

Molekularna filogenija hominida

Bukovac, Anja

Undergraduate thesis / Završni rad

2010

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://urn.nsk.hr/um:nbn:hr:217:133545>

Rights / Prava: [In copyright/Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-05-08**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



SVEU ILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO – MATEMATI KI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

MOLEKULARNA FILOGENIJA HOMINIDA

MOLECULAR PHYLOGENY OF THE HOMINOIDS

SEMINARSKI RAD

Anja Bukovac
Preddiplomski studij biologije
(Undergraduate Study of Biology)
Mentor: prof. dr. sc. Mirjana Kalafati

Zagreb, 2010.

SADRŽAJ:

1. Uvod	2
2. Istraživa ke metode.....	3
2.1. Istraživa ke metode na razini DNA.....	3
2.1.1. DNA hibridizacija.....	4
2.1.2. Sekvencioniranje DNA	5
2.2. Istraživanja mitohondrijske DNA.....	6
2.2.1. Istraživanja ljudske ekspanzije na temelju mtDNA.....	7
2.3. Istraživanja Y kromosoma.....	8
2.3.1. Istraživanja ljudske ekspanzije na temelju Y kromosoma	9
2.4. “Out of Africa” – geneti ki dokazi.....	10
2.5. Filogenetsko stablo hominida	11
2.5.1. Korijen filogenetskog stabla ljudske populacije	13
2.5.2. Prijelazni oblici izme u ovjeka i majmuna – “karika koja nedostaje”	14
3. Zaklju ak.....	16
4. Literatura	17
5. Sažetak	18
6. Summary	18

1. Uvod

Najveću fascinaciju evolucionista pokreće pitanje samog porijekla ovjeka. Oduvijek smo tragali za našim samim početcima, pitali se što je "karika koja nedostaje" između nas i majmuna. Dugo nam je bilo onemogućeno s preciznošću ustvrditi slijed događaja i rekonstruirati filogenetsko stablo na temelju pronađenih jedinki. U početku su se znanstvenici mogli oslanjati samo na morfološke karakteristike koje nisu precizna i objektivna metoda. Ulaskom u 20. st. razvijaju se nove znanstvene grane i metode. Genetika i molekularna biologija nam pomognu sekvencionirati ljudski DNA i na temelju njenog proučavanja se razvijaju objektivne metode u čije rezultate možemo biti gotovo sigurni. U smislu rekonstrukcije ljudskog filogenetskog stabla to je bio doslovno "mali korak za ovjeka, ali veliki skok za ovje anstvo". Ne samo da su metode omogućile rekonstrukciju stabla i odričivanje našeg korijena u samom srcu Afrike, već je moguće pratiti kretanje ljudi kroz povijest i njihovo naseljavanje ostatka svijeta. Kako se u posljednje vrijeme intenzivno radi na lovu na "kariku koja nedostaje", pronađeni su mogući prijelazni oblici između ovjeka i majmuna, ali debata još uvijek traje.

2. Istraživa ke metode

Dugi niz godina znanstvenici su se oslanjali na relativno jednostavnu metodu – uzeli bi veliki broj fenotipskih obilježja i me usobno ih usporedili. Rezultati takve metode su bili vrlo šaroliki te je bilo nemogu e odrediti koji je najvjerojatniji. Problem je ležao u subjektivnosti te metode. Dolaskom Darwina te razvojem genetike i molekularne biologije, takva metoda se gotovo u potpunosti odbacuje. Zadnjih osamdeset godina se intenzivno radi na rekonstrukciji ljudske evolucije isklju ivo korištenjem geneti kih podataka. Ranije studije su se fokusirale na imunološke metode uspore ivanja homolognih proteina u razli itih vrsta te polimorfizme odnosno krvne grupe (ABO, MN, RH, HLA). Kasnije, razvojem elektroforeze, postalo je mogu e prou avati i druge skupine proteina kao što su enzimi. 1980. godine uvodi se PCR (Polymerase Chain Reaction) metoda koja omogu uje umnožavanje segmenata DNA. To kona no rezultira potpunim uvidom u geneti ki materijal na njegovoj samoj osnovi. Za potrebe istraživanja DNA, najpodrobniji su se pokazali mutiraju i nukleotidi i aleli te mikrosateliti (visoko ponavljaju e sekvene DNA). S današnjim saznanjima na molekularnoj razini razvijene su nove metode koje uspore uju geneti ki zapis vrsta te daju objektivne rezultate.

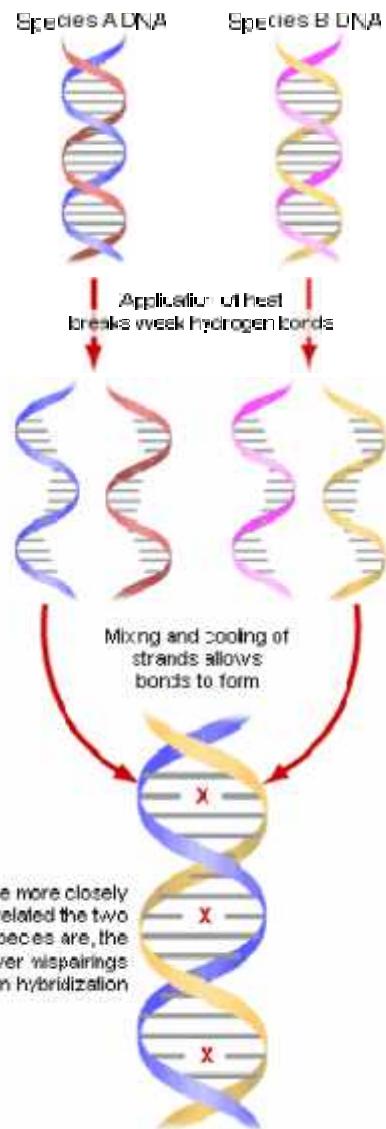
2.1. Istraživa ke metode na razini DNA

Geneti ka usporedba je iznimno važna za procjenu odnosa u filogenetskom stablu. Ona najbolje ukazuje na sli nosti i razlike unutar razli itih vrsta. No, kako bi se uop e mogli koristiti ovom metodom, moramo biti iznimno pažljivi u biranju gena. Primjerice, brzomutiraju e gene koristit emo za dokazivanje ranije divergencije u filogeniji jer gube mo pri odre ivanju starijih, dok sporomutiraju i geni pokazuju veliku u inkovitost kod obrnute situacije ili odre ivanju starijih odvajanja vrsta. Postoji nekoliko pristupa kod usporedbe geneti kog materijala: analiza aminokiselinskih sekvenci, nukleotidnih sekvenci i DNA-DNA hibridizacija. DNA hibridizacija je starija metoda koja u zadnje vrijeme pokazuje neke nedostatke, ali se i dalje koristi. Dolaskom PCR-a, sekpcioniranje DNA postaje pristupa nija pa tako i popularnija metoda za mnoge znanstvenike.

2.1.1. DNA hibridizacija

DNA hibridizacija proučava gene i nekodirajuće regije DNA te izvlaže genetsku sličnost odnosno razlike u evolucijskoj stopi kroz itav genom. Metoda se zasniva na stvaranju hibrida iz jednostrukih lanaca DNA molekula promatranih uzoraka. Hibridizirane sekvene sa visokim stupnjem sličnosti će imati jaču vezu za koju će biti potrebna veća energija da se razdvoje. U svrhu razdvajanja se koriste visoke temperature odnosno takozvano otapanje DNA. Nukleotidne supstitucije između homolognih regija reduciraju broj hidrogenih veza koje se mogu formirati izvan hibridne DNA. Kada se reducira temperatura na kojoj se uzvojnica razdvojiti, uzvojnica se polako zagrijavaju te se mjeri temperatura na kojoj se polovica uzvojnica razdvoji. Hibridizirane homologne regije DNA različitih vrsta će se razdvojiti već pri nižim temperaturama (zbog svoje odudarnosti i nemogućnosti sparivanja komplementarnih baza) ako se razlikuju u puno nukleotidnih supstitucija. Za hibridizirane homologne regije DNA istih vrsta bit će potrebne puno veće temperature za razdvajanje zbog njihove sličnosti i kompatibilnosti. Temperatura otapanja hibridnih molekula indirektno pokazuje veliku divergenciju između homolognih regija. Prednost DNA hibridizacije jest što pokazuje stopu divergencije kroz cijelu jednolanu uzvojnicu ili komponentu genoma. S druge strane, postoji više nedostataka i zamjerki na ovu metodu. Najveći je taj što su sve varijacije reducirane u jedinstvenu, prosječnu stopu divergencije te to svodi razinu mogućih rezolucija na minimum. Osim toga, nailazimo na tehničke poteškoće razdvajanja ponavljujućih genetskih sekvenci u DNA hibridizacijskim eksperimentima te na analitičke prilike razlikovanja homolognih (imaju zajedničkog pretka) od homeoplastičnih (jednaki u formi i strukturi ali ne i u porijeklu) dijelova DNA sekvenca. Danas se ta tehnika koristi samo u istraživanju daljih srodnika i divergencija u rodoslovnom stablu, a izbjegava kada se radi o istim vrstama pa i rodovima. U tom slučaju bolji odabir za istraživanje jest metoda sekveniranja DNA.

Zahvaljujući DNA hibridizaciji, za naše najbliže srođnike stavljamo impanze. Tu tezu je potkrijepio Ruvolo proanaliziravši veliki broj nezavisno nasljeđenih gena (nevezanih gena) na različitim kromosomima. Budući da se radi o genima koji se svaki posebno nasljeđuju, možemo im pridodati vlastite filogenije i njihovim koncenzusom procijeniti genetsko stablo cijele vrste. Ovom tehnikom određena je i starost odvajanja hominida od sestrinske vrste Cercopithecoidea te se procjenjuje na 28 Ma.



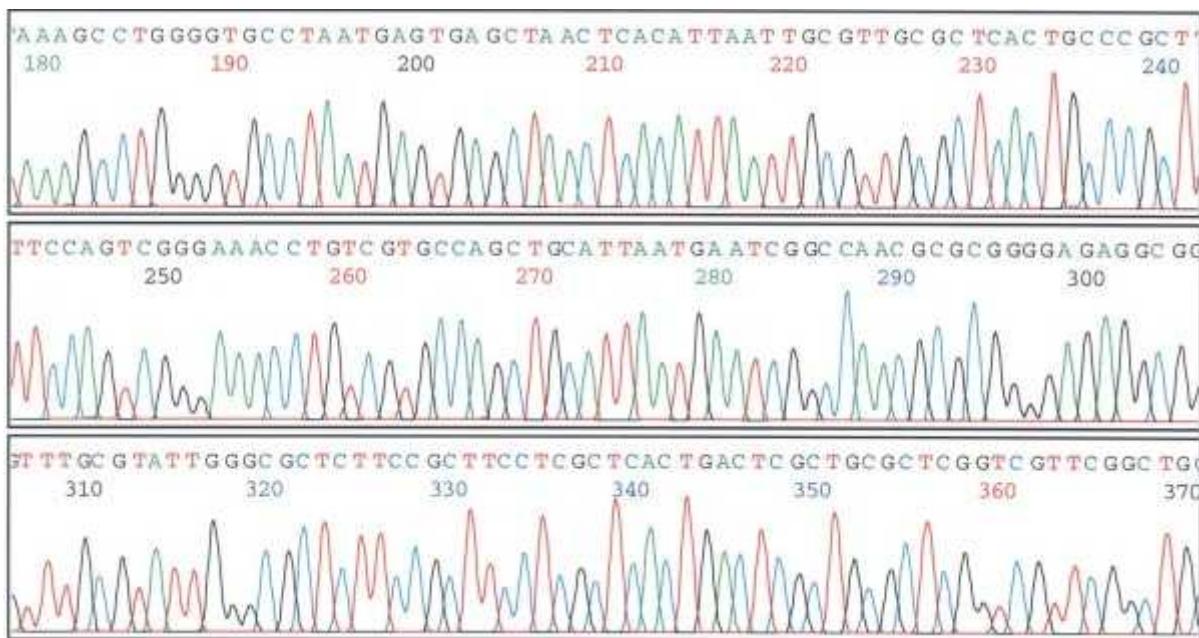
Slika 1. Shematski prikaz DNA hibridizacije

(<http://evolution.berkeley.edu/evolibrary/images/history/hybridization.gif>)

2.1.2. Sekvencioniranje DNA

DNA sekvencioniranje je postalo dostupnije otkri em PCR-a. U zadnje vrijeme sve više zamjenjuje metodu DNA hibridizacije te se smatra puno preciznijom, pogotovo kada je rije o prouavanju slinosti između jedinki iste vrste ili roda. Velika prednost sekvencioniranja leži u tome što to no odreuje slijed nukleotidnih baza DNA (guanina, citozina, adenina i timina) ili slijed aminokiselina kod proteinova. Princip DNA sekvencioniranja se zasniva na razdvajanju uzvojnica visokom temperaturom te ubacivanjem po etnici koje zatim slijede DNA polimeraze i rade nove kopije DNA. Svaka nova kopija je

jednaka prethodnoj umanjena za jednu bazu. Kopije se zatim poredaju po veliini pomoći u gel elektroforeze kako bi se determinirale baze na krajevima. Time dobivamo potpuni uvid u redoslijed baza cijelog genoma.



Slika 2. Rezultati DNA sekvencioniranja

(<http://snhs-plin.barry.edu/Research/Sequencing.jpg>)

2.2. Istraživanja mitohondrijske DNA

Otkriće da se mitohondrijska DNA (mtDNA) nasljeđuje nezavisno od genoma zapisanog u jezgri stanice, navelo je znanstvenike da svoja istraživanja ljudskog porijekla okrenu u tom smjeru. Mitohondrijska DNA je pokazala svojstvene karakteristike: nasljeđuje se isključivo preko majke na svu djecu, nerekombiniraju a je i sve haplogrupe (definirane razlikama u ljudskoj mtDNA) se mogu svesti na zajedničku ancestralnu "mitohondrijsku Evu". Mutacijska stopa mtDNA je dovoljno visoka da osigura informacije o najranijim fazama ljudske evolucije. Haplogrupe predstavljaju glavne točke grananja u mitohondrijskom filogenetičkom stablu, a razumijevanje materinskog nasljeđivanja je omogućilo proučenje ljudskog porijekla preko cijelog svijeta sve do Afrike. Istraživanja su pokazala da mtDNA ima svoj korijen iz Afrike star 200 000 godina (Templeton, 1997.).

2.2.1. Istraživanja ljudske ekspanzije na temelju mtDNA

Nastupom novih filogenetskih metoda moguće je proučavati geografske korijene mtDNA haplogrupa u Africi, kao i ekspanziju unutar Afrike koja je prethodila naseljavanju Europe i Azije.

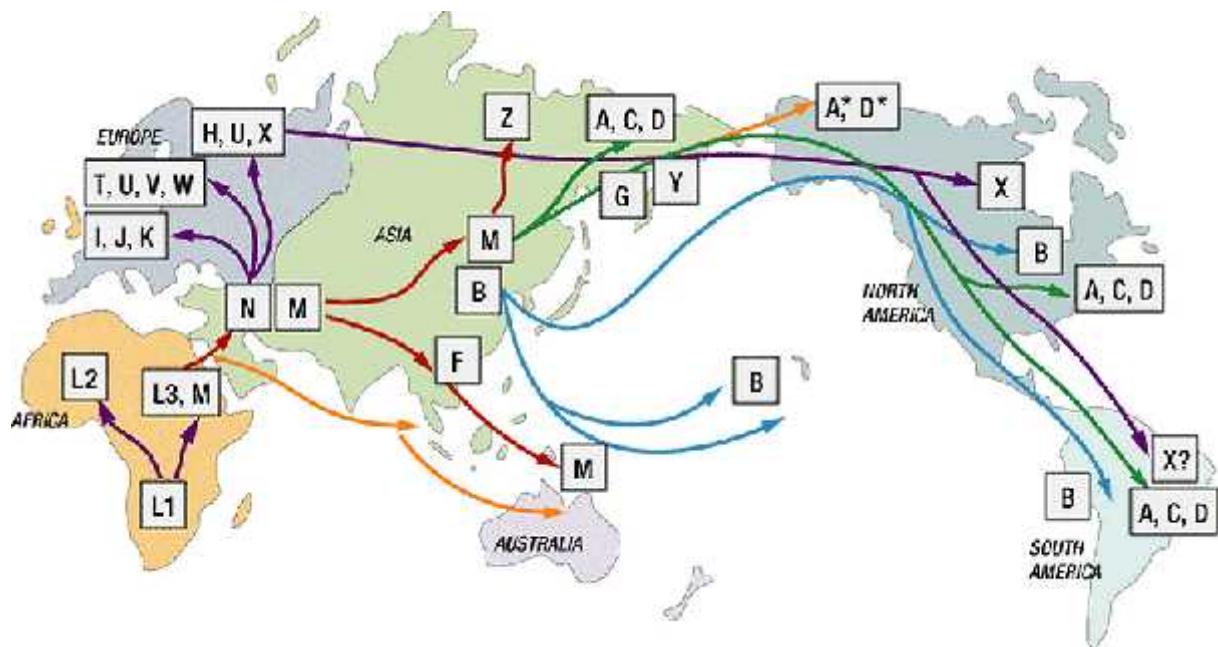
Skupina znanstvenika analizirala je 407 kontrolnih regija mtDNA sekvenci trinaest afričkih etničkih grupa koje imaju svoj korijen u "mitohondrijskoj Evi". Kombinirali su mtDNA sekvene 236 individua iz 9 afričkih populacija koje su proučavali Watson i suradnici (1996.g.) s podacima 171 publicirane sekvene iz 4 dodatnih afričkih populacija (Viligant 1990., Graven et al. 1995.) kako bi se dobila reprezentativna baza podataka za uveličanje i geografske parcelacije Afrike. Sekvene su pohranjene u GenBank, osim 5 iz Watsonovog rada zbog mogućih dokumentacijskih grešaka. Dvije dodatne sekvene podnesene u GenBank predstavljaju jedinstvene uzorke drugih afričkih populacija.

Rezultat je bio da 87% sekvenci pada u 4 glavna klastera (L1a, L1b, L2 i L3) tvore i zvjezdoliko filogenetsko stablo, a 13% sekvenci nije dijeljeno u populacijama te se nazivaju izoliranim sekvencama (L1i) i direktno se spajaju s "mitohondrijskom Evom". Ova manjina sekvenci predstavlja vrijeme prije ekspanzije, kada je ljudski "gene pool" bio više raznolik od današnjeg (Watson E., Forster P., Richards M., Bandelt H., 1997.)

Prateći klaster u populacijama možemo dobiti uvid u migracije. Zvjezdoliko filogenetsko stablo mtDNA se skuplja i generira u isto vrijeme Africi prije 60 000-80 000 godina ekspanzijom male združene podskupine ancestralne mtDNA. To upućuje na malu raznolikost modernih ljudi (unutar i izvan Afrike) u odnosu na ostale hominide. Ruvolo svojim istraživanjima 1994.g. objašnjava tu pojavu kao rezultat uskog grla koji je uslijedio dugo nakon razvoja anatomski modernih ljudi.

Korijen Europljana i Azijaca iz istočne Afrike je podržan i rezultatima dobivenih istraživanjem nuklearne DNA. Što se tiče mtDNA, ona ukazuje na jednu zanimljivu injenicu kod najranijih ekspanzija ljudskog roda. U njima su participirali samo klasteri L3 i L2 tako da su danas svi dijelovi Afrike domaćini različite, filogenetski izolirane linije iz perioda prije ekspanzije. Mogući razlog za ekspanziju samo L3 i L2 klastera jest da su samo ti pojedinci bili prilagođeni na klimatske promjene. Prema mtDNA možemo govoriti o tri velike migracije iz istočne Afrike: prva jest ekspanzija na jug Afrike i kontinent, a druga i treća su ekspanzije po Aziji i Europi koje su prethodile naseljavanju Amerike.

I dalje ostaje nejasno kretanje modernih ljudi prije 40 000 godina te porijeklo i moment ekspanzije iz Afrike (anatomski moderni ljudi sa srednjepaleolitskom kulturom na Srednjem istoku se pojavljuju prije 90 000-120 000 godina što je davno prije gornjopaleolitske ekspanzije u Europu). Nejasna ostaje i sama ekspanzija po itavoj Africi te njeni odnosi s dalnjim naseljevanjem u druge dijelove svijeta.



Slika 3. Shematski prikaz ekspanzije ljudi baziran na mtDNA

([http://www.worldfamilies.net/files/image/migration_map_wfn\(1\).gif](http://www.worldfamilies.net/files/image/migration_map_wfn(1).gif))

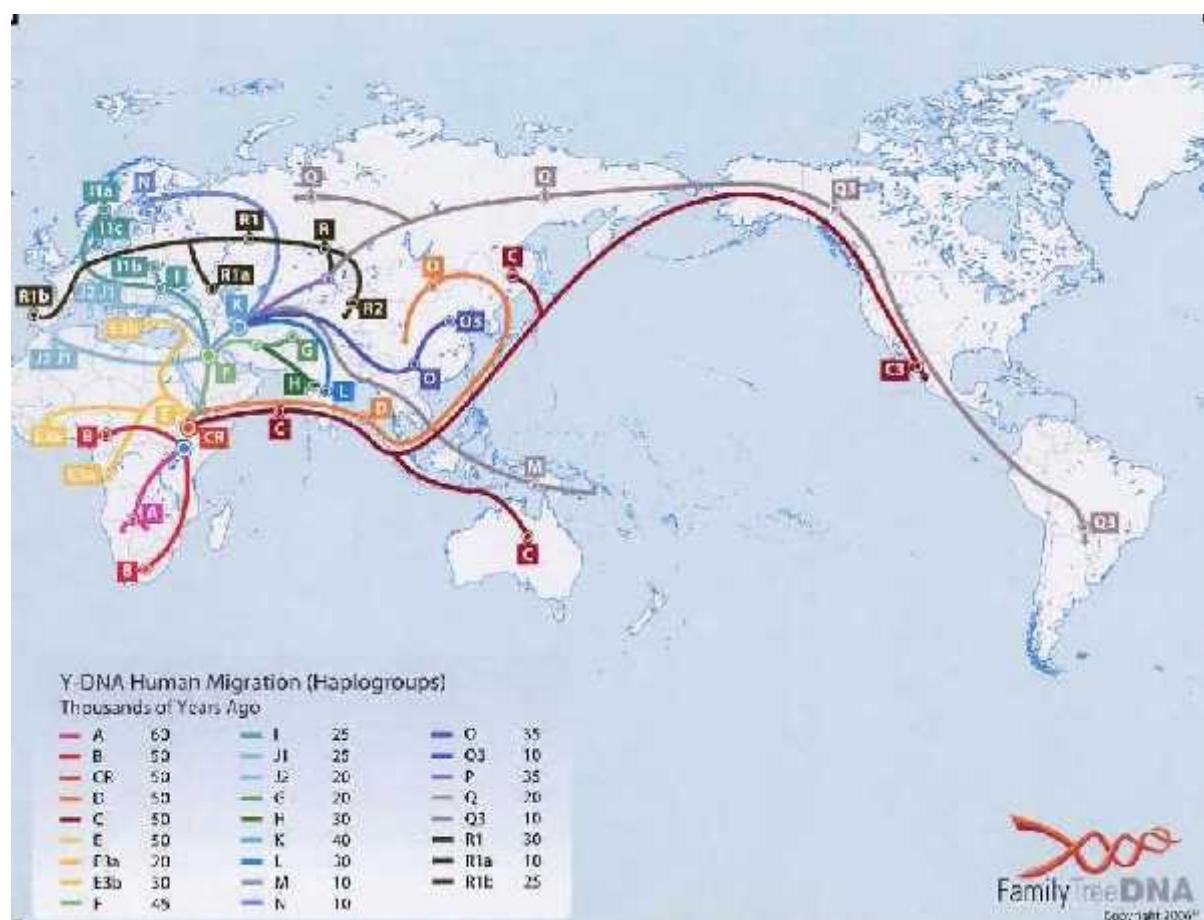
2.3. Istraživanja Y kromosoma

Druga vrsta haplotipa, uz mtDNA, koja se koristi u filogenetske svrhe jest Y kromosom. Haplotip jest nerekombinirajući gen koji nema svojeg para na drugom kromosomu. Stoga se ovaj haplotip prenosi samo s oca na sina i daje uvid u parijetalno nasljeđivanje. Skupine svih Y haplotipova su svrstane u 10 haplogrupa koje daju rekonstrukciju Y kromosomske geneologije. Razvrstavanje se temeljilo na skupljanju različitih genetičkih haplotipova na bazi više od 200 mutacija.

2.3.1. Istraživanja ljudske ekspanzije na temelju Y kromosoma

Uzmemo li u obzir rodoslovno stablo i distribuciju mutacija u najbližih primata možemo odrediti najstariju haplogrupu. Nju sadržavaju samo Etiopljani i Bušmani, odnosno može se na i samo na području Great Rif Valleya. Drugu haplogrupu nalazimo gotovo isključivo kod Pigmejaca centralne Afrike. Treća pokazuje ekspanziju na ostatak Afrike te se pojavljuje i na Srednjem istoku. Zanimljivo je, primjerice, da je četvrta haplogrupa ograničena samo na Japan.

Najbogatije podatke za Y kromosom nalazimo za Europu. Njegovom analizom se jasno vidi tijek prve migracije u paleolitiku preko Srednjeg istoka te zadnja ekspanzija koja se odvijala prije 3000-5000 godina preko Urala u sjeveroistočnu Europu.



Slika 4. Shematski prikaz ekspanzije ljudi baziran na Y kromosomu

(<http://www.soundchristian.com/man/ftdna-migration-map.jpg>)

2.4. “Out of Africa” – geneti ki dokazi

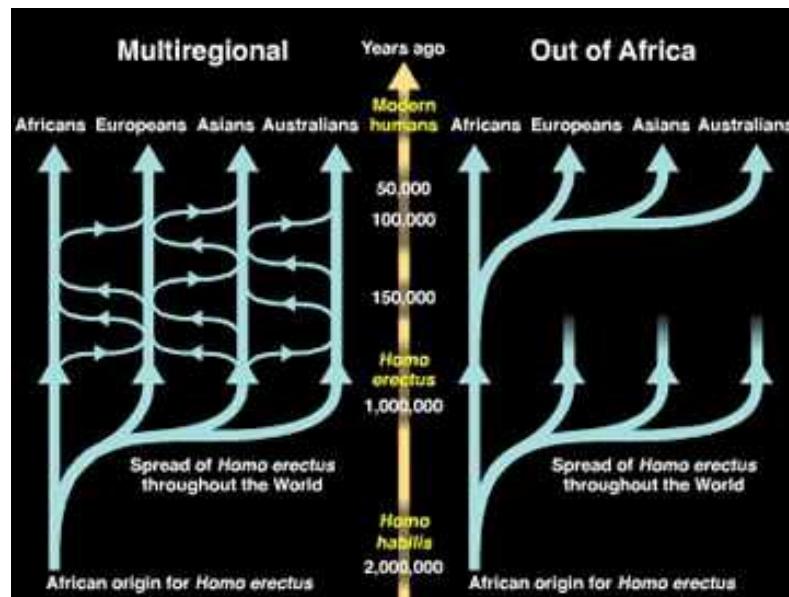
Postoje dvije hipoteze o razvoju i porijeklu modernog ovjeka. Prva je multiregionalna teorija koja tvrdi da su se moderni ljudi razvili iz starijih formi (kao što je *Homo erectus*) u različitim dijelovima svijeta potpuno neovisno. Ona se zasniva na fizičkim dokazima poput nastavljanja morfoloških promjena između starijih i mlađih vrsta. Danas je prihvaćena druga teorija – “out of Africa” koja se zasniva na genetičkim dokazima. Ova teorija predlaže da su se moderni ljudi razvili na tlu Afrike prije 100 000-200 000 godina, a zatim kolonizirali ostatak svijeta ne mijesajući se sa starijim oblicima. Istraživanja pokazuju da je najveća raznolikost mtDNA u Africi te podržavaju teoriju “out of Africa”. Tu teoriju potkrijepljuju i istraživanja na nuklearnoj DNA te paleoantropološki nalazi.

Postoje kritike na dokaze teorije “out of Africa” zasnivanih na mtDNA. Razlog tomu jest što su istraživanja većinom fokusirana na polimorfizme male regije mitochondrialne DNA nazvane D-loop koja obuhvaća svega 7% mitochondrialnog genoma. Popularnost te sekcije leži u jako visokoj stopi mutacija. Zahvaljujući tome, znanstvenici mogu obraditi vrlo kratke sekvene i uvidjeti razlike između bliskih jedinki. Ipak, ne možemo zanemariti tri glavna problema D-loop regije: povratne mutacije, paralelne supstitucije i stopu heterogenosti. Povratne mutacije ukazuju na mesta koja su već prošla zamjenu te se vratila u svoje prvobitno stanje. Paralelne supstitucije ukazuju na mutacije koje nastaju na istom mjestu u neovisnim linijama. Stopa heterogenosti objašnjava velike razlike u stopi mutacija nekih lokacija u odnosu na druge iste regije. Rješenje za ove probleme je analiza cijele sekvene mtDNA.

Model migracija modernih ljudi u zadnjih 100 000 godina je uglavnom baziran na mitochondrialnoj DNA i Y kromosomu, a manje na autosomalnoj DNA i genima X kromosoma. Mitochondrijska DNA pokazuje veću stopu mutacija od Y kromosoma i ne kompenzira manju veličinu s više mutacija. Zbog toga je teško odrediti genealogiju s velikom sigurnošću. Usporedba rezultata migracija preko mtDNA i Y kromosoma ukazala je na jednu zanimljivost. Najraniji zajednički muški predak je bio mladi i od najranijeg ženskog zajedničkog pretka. Znanstvenici to objašnjavaju na nekoliko načina: visoka smrtnost muškaraca, više migracija žena na manje udaljenosti te više varijanta reproduktivskog uspjeha kod muškaraca.

Afrikanci pokazuju ve e koli ine geneti ke raznolikosti od ostalih ljudi za mnoge nukleotidne lokuse ili mitohondrijske DNA. Takvi rezultati podržavaju teoriju "out of Africa" pretpostavljuju i da se radi o svega 1000 jedinki koje su iz Afrike kolonizirale Evropu i Aziju, te je kod njih uslijedio efekt uskog grla.

Analiza mitohondrijske DNA Neandertalaca pokazuje da je odvojenje evropskog i afri kog predka starije od pojave modernih ljudi u Africi. Zaklju ak je da su evropski pretci dali neandertalsku liniju, a afri ki su se razvili u moderne, današnje ljudi. Tako je dokazano da Neandertalci nisu direktni pretci suvremenih ljudi.



Slika 5. Usporedba multiregionalne i „Out of Africa“ teorije

(<http://outofafricaintoasia.tripod.com/adm/interstitial/remote.jpg>)

2.5. Filogenetsko stablo hominida

Filogenetsko stablo grafi ki opisuje evolucijske odnose grupe organizama bazirane na fizi kim ili geneti kim sli nostima i razlikama. Dužine granjanja ozna avaju procijenjeno vrijeme kroz koje su se organizmi nezavisno razvijali ili broj mutacija, a to ke granjanja ozna avaju zajedni kog pretka. Metode izrade filogenetskog stabla su isklju ivo matemati ke i kompjutorske prirode.

Postoje odre ene poteško e i organi enja kod izrade filogenetskog stabla. Ono ne mora nužno predstavljati to an evolucijski slijed iz više razloga. Kod analize može do i do

zabune zbog horizontalnog transfera gena, konvergentne evolucije, konzerviranih sekvenci ili hibridizacije dviju vrsta koje prethodno nisu bile najbliži srodnici. U cilju ispravka toga, uzimaju se kombinacije gena iz različitih genetičkih izvora (primjerice mtDNA, nuklearna DNA) ili geni za koje se očekuje da će se razviti pod utjecajem različitih selekcijskih režima kako bi se izbjegla homoplazija (lažna homologija) koja je rezultat prirodne selekcije. Nadalje, našu moramo imati i endosimbionte koji imaju drugačiji evolucijski razvoj od njihovog domaćina. Povrh svega, danas nemamo sva saznanja o izumrlim vrstama tako da je teško doći do pravog zajedničkog pretka.

Dvije su vrste filogenetskog stabla: ukorijenjeno i neukorijenjeno. Kod ukorijenjivanja stabla se koristi vanjska grupa (najbolje sestrinska). Veza s vanjskom grupom definira korijen filogenetskog stabla. Ukorijenjivanje stabla nam omogućuje prepoznavanje ancestralnih (pleziomorfnih) od izvedenih (apomorfnih) grupa. Ako je stablo neukorijenjeno, onda ne možemo definirati vanjsku grupu ili je stablo ne posjeduje. Na filogenetskim stablima razlikujemo vorove (taksonomske jedinice) i ogranke (odnosi među jedinicama u smislu pretka i potomka). Tako moramo znati razliku između konvergencije koja predstavlja slične karakteristike različitog porijekla i divergencije koja predstavlja različite karakteristike istog porijekla.

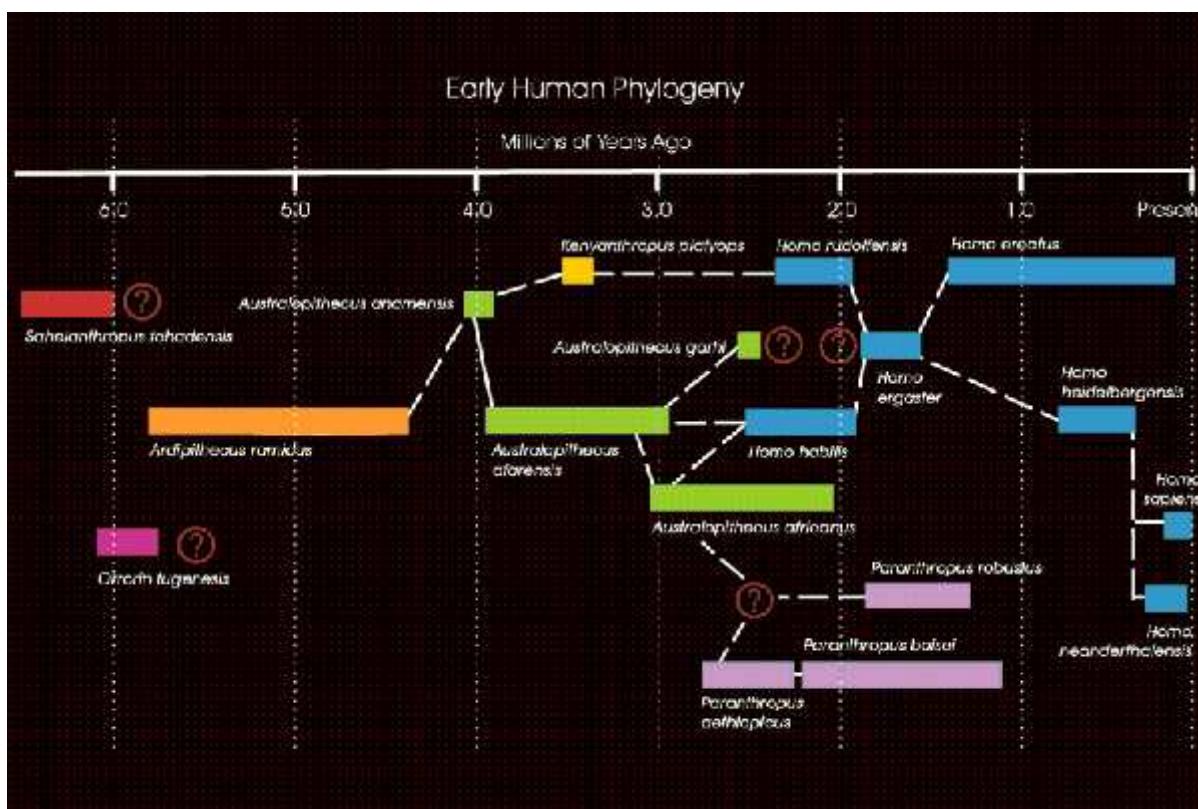
NATPORODICA	PORODICA	POTPORODICA	PLEME	ROD
	<i>HYLOBATIDAE</i>			<i>HYLOBATES</i>
<i>HOMINOIDEA</i>	<i>PONGIDAE</i>	<i>PONGINAE</i>		<i>PONGO</i>
	<i>HOMINIDAE</i>	<i>GORILLINAE</i>		<i>GORILLA</i>
		<i>HOMININAE</i>	<i>PANINI</i>	<i>PAN</i>
			<i>HOMININI</i>	<i>HOMO</i>

Slika 6. Suvremena podjela natporodice *Hominoidea* (prema Janković I., Osvit ovjeanstva – po etci našeg biološkog i kulturnog razvoja)

2.5.1. Korijen filogenetskog stabla ljudske populacije

Rano je istraživanje korijena ljudske populacije u kojem su korištene impanze kao vanjska grupa i statističke metode. Afrička populacija je već prije pokazala veću raznolikost od ostatka svjetskih populacija, ali je bilo teško ustanoviti sam korijen zbog varijabilnih stopa evolucije između populacija uslijed njihovih fluktuacija u veličini. Napravljeno je filogenetsko stablo ljudske populacije bazirano na pet različitih setova gena nuklearne DNA ljudi i impanzi. Korištena su dva seta mikrosatelitskih sekvenči (sadržavali su 25 i 8 lokusa), restriktivni fragment dužine polimorfizma (RFLP) veličine 79 lokusa, uzorak proteinskog polimorfizma veličine 15 lokusa te uzorak insercije *Alu* sekvenče veličine od svega 4 lokusa.

Svaki od setova gena je analiziran i dobiven je jedinstveni rezultat. Dokazano je da se korijen nalazi na grani koja spaja Afrikance i ne-afričke populacije. Analiza male *Alu* sekvenče bi mogla dati korijen smanjene pouzdanosti, ali i ona ukazuje na njegovo mjesto na grani između Nigerijaca i populacija ostatka svijeta (Masatoshi Nei, Naoko Takezaki, 1995.).



Slika 8. Filogenetsko stablo poznatih ljudskih oblika

(<http://www.blueberry-brain.org>)

2.5.2. Prijelazni oblici izme u ovjeka i majmuna – “karika koja nedostaje”

Najve u misteriju u znanstvenom svijetu evolucionista ini tzv. “karika koja nedostaje” odnosno vrsta koja se odvojila od glavne linije i ozna ila po etak razvoja ovjeka. Lov na “kariku koja nedostaje” doživljava procvat Dartovim pronalaskom 1924.g. Naime, te godine Raymond Dart, profesor anatomije na sveu ilištu u Johannesburgu, dobiva u posjed lubanju iz Taunga koja, izme u ostalog, sadržava i okaminu unutrašnjeg dijela lubanje. Uskoro se Dart odlu uje za naziv *Australopithecus africanus* (južni majmun iz Afrike) te navodi da se radi o „karici koja nedostaje“ izme u ovjeka i ovjekolikih majmuna.

Dart je svoje tvrdnje o karici koja nedostaje bazirao na organizaciji mozga, smještaju zatiljnog otvora na bazu lubanje (što upu uje na dvonožno kretanje) te morfologiji zuba i donje eljusti. Iako Dart navodi prave znanstvene dokaze, znanstvenici u to doba odbacuju njegovu teoriju. Situacija je bila malo složenija jer su do tada na eni samo predstavnici roda *Homo* i to ne na tlu crnog kontinenta. Smatralo se da titula iskonskog fosila pripada nalazu iz Piltdowna kojeg su 1913.g. imenovali Dawson i Woodward - vrsti *Eoanthropus dawsoni*. Nalaz je pokazivao veliki kranijalni kapacitet i modernu anatomiju kranija u spoju s primitivnim licem od kojeg su imali samo donju eljust. Taj nalaz je pobudio mnoge sumnje, ali da bi se one pokazale opravdanima, trebalo je pro i pola stolje a. Tada se nalaz pokazao istom obmanom gdje su spojeni eljust orangutana i lubanja modernog ovjeka. Kako je to tek kasnije dokazano, nalaz iz Piltdowna je Dartu predstavlja veliki problem. Zahvaljuju i njemu smatralo se da prva karakteristika koju treba tražiti u razvoju ovjeka jest pove anje lubanje, a ne razvitak dvonožnog hoda. Dartov nalaz su pokušali objasniti i upakirati u morfologiju djeteta ime su objašnjavali da bi odrasla jedinka više sli ila majmunu. Na svu sre u postojali su znanstvenici koji odlu uju razriješiti misterij i kre u u potragu za odraslim primjercima djeteta iz Taunga. Me u njima se nalazi i Robert Broom koji nailazi na niz robustnih australopitecina. Zahvaljuju i njemu znanstveno shva anje naših po etaka kre e u novom smjeru.

1951.g. u Cold Spring Harbouru dolazi do velike taksonomske revizije. Naime, bilo je uobi ajeno da svaki nalaz dobije novo taksonomsko zna enje ime je nastala velika zbrka. Tome su znanstvenici stupili na kraj odredivši tri roda: *Australopithecus*, *Paranthropus* i *Homo*. Ipak, kako se znanost razvija, pogotovo u zadnjih deset godina, dolazi do pronalaska novih vrsta i rodova.

Ubrzo je postalo opere prihva eno da je dvonožno kretanje prvi kriterij za razlikovanje hominina od ostalih primata te se pri tom smatra da mu je etveronožno kretanje bilo prete a. Tu kre u razvoji mnogih hipoteza od kojih se ve ina bazira na izmijenjenom okolišu, prehrani, termoregulacijskoj prednosti, zastrašivanju protivnika, time da je novo kretanje energetski isplativije ili ak na monogamskim zajednicama prilikom ega mužjak donosi ve e koli ine hrane kako bi prehranio obitelj. Me u svim tim teorijama dolazimo do hipoteze Y. Coppensa poznatijom pod nazivom East side story. Ona uzima u obzir klimatsko-geološke promjene u srednjem i kasnom miocenu, kada nastaje Velika rasjedna dolina Afrike. Zbog rasjeda sprije en je protok vlažnog zraka te dobivamo dva ekosustava: zapadni dio s gustim pokrovom i vegetacijom gdje se razvijaju ovjekoliki majmuni i isto ni dio gdje se okoliš isušuje i nastaje savana, zbog ega dolazi do razvoja hominina.

Temeljni zahtjevi za ravoj dvonožnog kretanju su ponajprije anatomske promjene. Prvo je promjena položaja centra ravnoteže (kod etveronožnih izme u prednjih i stražnjih udova, a kod dvonožnih pod stopalima), zatim gra a zdjelica, promjena kostiju gornjih i donjih udova i stopala te hvatišta miš a. Isto tako, zbog promjene centra ravnoteže, kralježnica dobiva karakteristi an oblik slova S što je bitno za uspravan stav. Zatiljni otvor se smješta više anteriorno na bazi lubanje. Kod anatomije stopala dobivamo dvostruki luk koji se kao amortizer suprotstavlja stresovima pri hodu, petnu kost ve ih dimenzija i palac u liniji s ostalim prstima, što upu uje da više ne mogu hvatati nogama.

Razvoj molekularne biologije i genetike dovodi nove vrste i rodove u igru te se pojava hominina pomi e za nekoliko milijuna godina unatrag. 2002.g. M. Brunet objavljuje najranijeg kandidata za hominina. Radi se o vrsti *Sahelanthropus tchadensis* još nazvanog i Toumai („nada života“) koji je prona en na lokalitetu Toros-Menalla u adu i procjenjuje se na 6-7mil. godina. Kao i kod svakog nalaza, postoje argumenti za i protiv te teorije. Karakteristike koje drže vodu teoriji su: manje dimenzije o njaka koji se troše od vrha (u ovjekolikih majmuna se o njaci oštare jedan o drugi), rekonstruirani smještaj zatiljnog otvora koji sugerira dvonožnost. S druge strane, veliki nedostatak jest mali volumen mozga pa ga smatraju dijelom evolucije gorile ili impanze.

2000.g. dolazi drugi kandidat popularno nazvan Millenium man ili *Orrorin tugenensis* na en u gorju Tugen u Keniji od strane B. Senuta i M. Pickforda, ija se starost procjenjuje na 6 mil. god. Iako je zaklju eno da hoda na dvije noge, problem predstavljaju male dimenzije kutnjaka i morfologija prednjih zuba koja podsje a na ovjekolike majmune pa se predlaže stvaranje novog roda.

Idemo li još malo unazad, već u 90-ima prošlog stoljeća Tim White na nalazištu Aramis u Etiopiji nailazi na nešto što smatra australopitecinom. Ubrzo se odlučuje za novi takson *Ardipithecus ramidus* i njegova starost oko 4,4 mil. god. Razlog novom taksonu jest što je imao veće prednje i tanje zubnu caklinu te stražnje zube manjih dimenzija od australopitecina. Tako da, ima plitku, a ne udubljenu tvrđe hrane, zglobovnu ploštinu sljepoočne kosti i šupljikav mastoidni dio te kosti nalik na ovjekolike majmune. Novi nalazi te vrste su objavljeni 2001.g. (Haile-Selassie-Awash), nađeni u Etiopiji starosti 5,2-5,8 mil. god. te se predlaže novi naziv – *Ardipithecus kadabba*.

Rasprave o svim ovim nalazima još uvijek traju, no postoji mogunost da *Orrorin*, *Sahelanthropus* i *Ardipithecus* predstavljaju najranije hominine te da je njihova rasprostranjenost bila veća nego se mislilo (nađeni su i u šumovitim predjelima).

3. Zaključak

Danas nam je omogućeno istraživanje ljudskog genoma, a time i same naše povijesti. DNA hibridizacija te sekvencioniranje ljudske DNA nam je uvelike pomoglo da shvatimo naše porijeklo te rekonstruiramo naše filogenetsko stablo. U tom pogledu, impanze nisu našu najbližu sestrinsku vrstu. Istraživanjima, rađenim na manjim DNA sekvencama, poput mitohondrijske DNA ili Y kromosoma, možemo pratiti ekspanziju ljudi iz Afrike. Tako da, tim istraživanjima je utvrđen korijen filogenetskog stabla u Africi star 200 000 godina. Svi ti rezultati idu u prilog teoriji „out of Africa“ koja sugerira da su se moderni ljudi razvili na tlu Afrike te onda ekspanzijom naselili ostatak svijeta. Ipak, nailazimo na problem prilikom rekonstrukcije filogenetskog stabla: premalo fosilnih nalaza i dokaza da bi u potpunosti bili sigurni u naše podatke. Bez njih možemo dobiti samo nepotpunu sliku našeg rođoslavlja. Arheolozi naporno rade u cilju upotpunjavanja tih rupa. Nađeno je već nekoliko kandidata za „kariku koja nedostaje“, a pitanje je vremena koliko će se još takvih kandidata pronaći. Gotovo sa sigurnošću možemo tvrditi da filogenija života nikada u potpunosti nije bila razjašnjena, ne zbog neobjektivnih metoda, već zbog nedostatka arheoloških pronađenih nalaza. Možemo pratiti razvojnu liniju ljudi i njihovu ekspanziju kroz povijest, iako sam prijelaz s majmunskih obilježja na ljudska ostaje pod upitnikom. Ipak, jedinke s kojima se danas radi i potencijalna iskapanja novih mogu pružiti dovoljno dobar odraz naše evolucije.

4. Literatura

Janković I., 2009., Osvit ovojje anstva – Po etci našeg biološkog i kulturnog razvoja

Masatoshi Nei, Naoko Takezaki, 1995., The root of the Phylogenetic Tree of Human Populations

Pagel M., 2002., Encyclopedia of Evolution

Pilbeam D., Young N., 2004., Hominoid evolution: synthesizing disparate data

Tempelton A.R., 1997., Out of Africa? What do genes tell us?

Watson E., Forster P., Richards M., Bandelt H., 1997., Mitochondrial Footprints of Human Expansions in Africa

www.actionbioscience.org

www.genome.wellcome.ac.uk

www.humanorigins.si.edu

5. Sažetak

Po etci istraživanja ljudskog filogenetskog stabla su se zasnivali na subjektivnoj metodi koja je koristila morfološka obilježja za njegovu rekonstrukciju. U 20. st. genetika i molekularna biologija uvode ljudski genom kao osnovu istraživanja evolucijskih odnosa. Osnovne metode postaju DNA hibridizacija i sekvencioniranje genoma. Zahvaljujući tim metodama za našu najbližu sestrinsku grupu stavljamo impanze. Pažnja se posve uje i manjim DNA sekvencama poput mitohondrijske DNA ili Y kromosoma. To nam je omogućilo ne samo bolji uvid u našu evolucijsku granu rođoslovnog stabla, već i pružanje eksploracije ljudskih populacija kroz povijest. Korijen naše civilizacije se nalazi u Africi te se preko Europe i Azije širi u ostatak svijeta. To je potkrijepljeno i teorijom „out of Africa“ koja sugerira razvoj i eksploraciju modernih ljudi iz Afrike u ostatak svijeta. Danas se najveće polemike vode oko “karika koja nedostaje” i njenih dosad pronađenih kandidata.

6. Summary

The beginning of scientific research of human phylogenetic tree was based upon the subjective method which applied morphologic characteristics for its reconstruction. In 20. century genetic and molecular biology introduced human genome as the base for evolution relationship research. DNA hybridization and genome sequencing became basic methods. Owing to those methods we put chimpanzee as our nearest sister group. We also put our focus on smaller DNA sequences such as mitochondrial DNA or Y chromosome. That provided not only a better insight to our evolution branch of human family tree, but also to track expansions of human populations during history. The root of our civilization lies in Africa and spreads over Europe and Asia to the rest of the world. That point of view is also supported by „out of Africa“ theory which suggested that modern humans developed in Africa and then spread to the rest of the world. Today, the biggest controversy is the “missing link” and the candidates that represent it.

