

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://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:133545>

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

Download date / Datum preuzimanja: **2024-07-16**



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. Zaključak.....	16
4. Literatura	17
5. Sažetak	18
6. Summary	18

1. Uvod

Najveću fascinaciju evolucionista pokreće pitanje samog porijekla čovjeka. Oduvijek smo tragali za našim samim porijeklom, 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 pomažu sekvencionirati ljudski DNA i na temelju njenog proučavanja se razvijaju objektivne metode čija je rezultate možemo biti gotovo sigurni. U smislu rekonstrukcije ljudskog filogenetskog stabla to je bio doslovno “mali korak za čovjeka, ali veliki skok za čovječanstvo”. Ne samo da su metode omogućile rekonstrukciju stabla i određivanje 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 i prijelazni oblici između čovjeka 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 međusobno ih usporedili. Rezultati takve metode su bili vrlo šaroliki te je bilo nemoguće odrediti koji je najvjerođostojniji. Problem je leđao 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 isključivo korištenjem genetičkih podataka. Ranije studije su se fokusirale na imunološke metode uspoređivanja homolognih proteina u različitim vrstama te polimorfizme odnosno krvne grupe (ABO, MN, RH, HLA). Kasnije, razvojem elektroforeze, postalo je moguće proučavati i druge skupine proteina kao što su enzimi. 1980. godine uvodi se PCR (Polymerase Chain Reaction) metoda koja omogućuje umnožavanje segmenata DNA. To konačno rezultira potpunim uvidom u genetički materijal na njegovoj samoj osnovi. Za potrebe istraživanja DNA, najpodrobniji su se pokazali mutirajuć i nukleotidi i aleli te mikrosateliti (visoko ponavljajuće sekvence DNA). S današnjim saznanjima na molekularnoj razini razvijene su nove metode koje uspoređuju genetički zapis vrsta te daju objektivne rezultate.

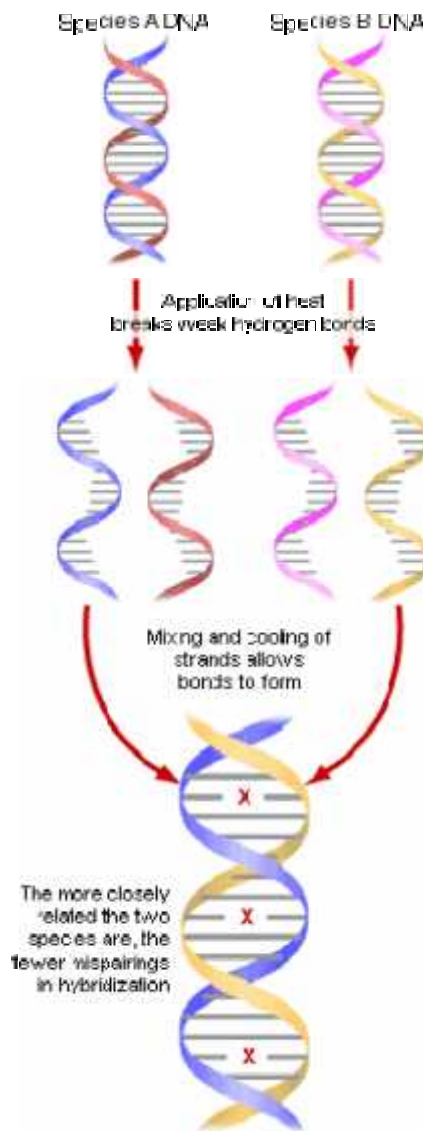
2.1. Istraživa ke metode na razini DNA

Genetička uspoređba je iznimno važna za procjenu odnosa u filogenetskom stablu. Ona najbolje ukazuje na sličnosti i razlike unutar različitim vrstama. No, kako bi se uopće mogli koristiti ovom metodom, moramo biti iznimno pažljivi u biranju gena. Primjerice, brzomutirajuće gene koristit ćemo za dokazivanje ranije divergencije u filogeniji jer gube moć pri određivanju starijih, dok sporomutirajuć i geni pokazuju veliku uinkovitost kod obrnute situacije ili određivanja starijih odvajanja vrsta. Postoji nekoliko pristupa kod uspoređbe genetičkog 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, sekvencioniranje DNA postaje pristupačnija pa tako i popularnija metoda za mnoge znanstvenike.

2.1.1. DNA hibridizacija

DNA hibridizacija proučava gene i nekodirajuće regije DNA te izvlači genetsku sličnost odnosno razlike u evolucijskoj stopi kroz cijeli genom. Metoda se zasniva na stvaranju hibrida iz jednostrukih lanaca DNA molekula promatranih uzoraka. Hibridizirane sekvence s 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 oformiti izvan hibridne DNA. Time se reducira temperatura na kojoj će se uzvojnice razdvojiti. Uzvojnice 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 veličinu divergencije između homolognih regija. Prednost DNA hibridizacije jest što pokazuje stopu divergencije kroz cijelu jednolančanu 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 moguće rezolucije na minimum. Osim toga, nailazimo na tehnike poteškoće razdvajanja ponavljajućih 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 sekvencu. Danas se ta tehnika koristi samo u istraživanju daljih srodnika i divergencija u rodoslovnom stablu, a izbjegava kada se radi o istim vrstama pa čak i rodovima. U tom slučaju bolji odabir za istraživanje jest metoda sekvencioniranja DNA.

Zahvaljujući DNA hibridizaciji, za naše najbliže srodnike stavljamo šimpanze. 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 nasljeđuje, možemo im pridodati vlastite filogenije i njihovim konsenzusom procijeniti genetsko stablo cijele vrste. Ovom tehnikom određena je i starost odvajanja hominida od sestrinske vrste *Cercopithecoidea* te se procjenjuje na 28 Ma.



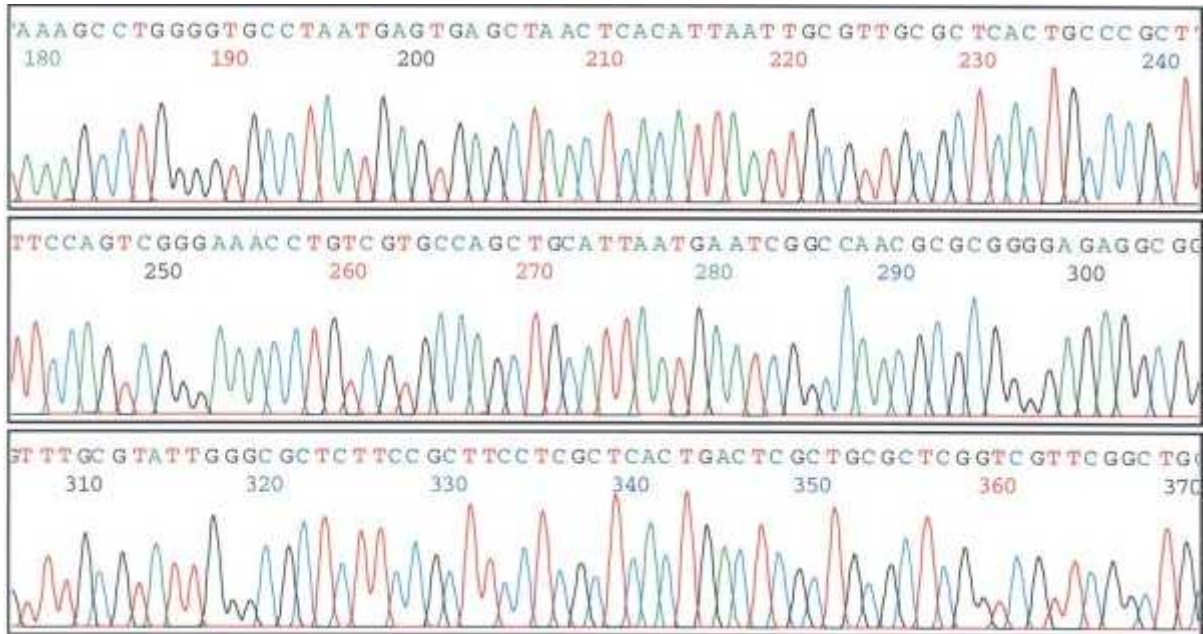
Slika 1. Shematski prikaz DNA hibridizacije

(<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 sličnosti između jedinki iste vrste ili roda. Velika prednost sekvencioniranja leži u tome što to ne određuje slijed nukleotidnih baza DNA (gvanina, citozina, adenina i timina) ili slijed aminokiselina kod bjelancevina. Princip DNA sekvencioniranja se zasniva na razdvajanju uzvojnica visokom temperaturom te ubacivanjem po etnicima 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 veličini pomoću gel elektroforeze kako bi se determinirale baze na krajevima. Time dobivamo potpuni uvid u redoslijed baza cijeloga genoma.



Slika 2. Rezultati DNA sekvencioniranja

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

2.2. Istraživanja mitohondrijske DNA

Otkriveno 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 se 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 granjanja u mitohondrijskom filogenetičkom stablu, a razumijevanje materinskog nasljeđivanja je omogućilo praćenje ljudskog porijekla preko cijeloga svijeta sve do Afrike. Istraživanja su pokazala da mtDNA vuče 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.

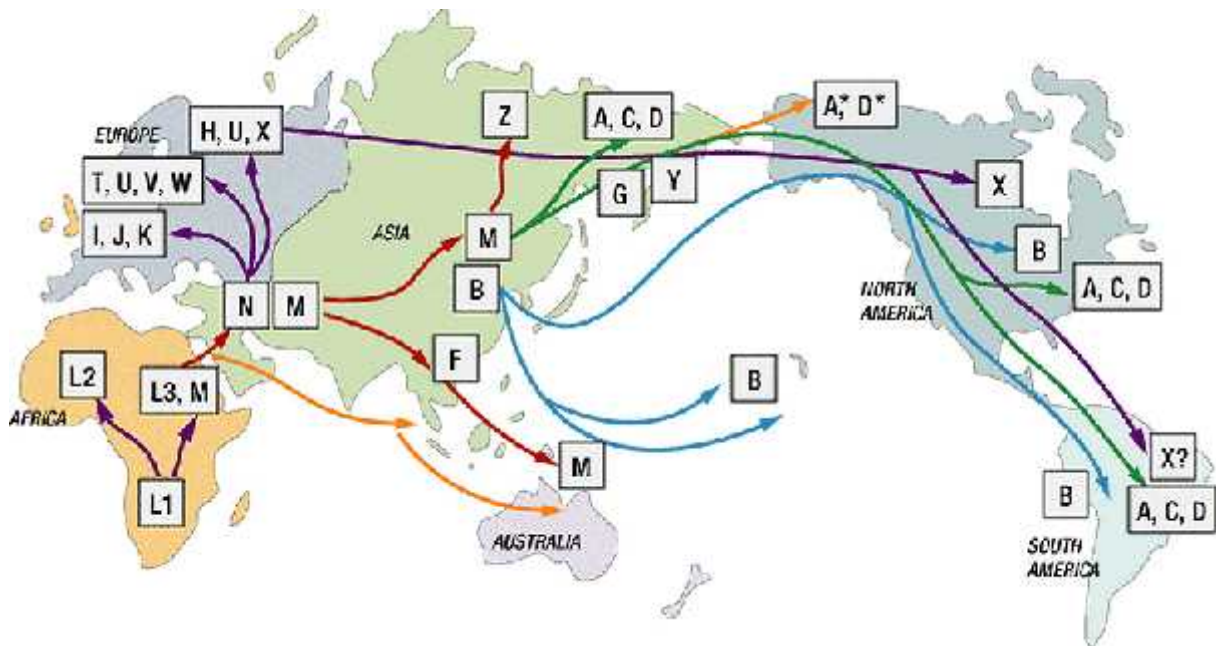
Skupina znanstvenika analizirala je 407 kontrolnih regija mtDNA sekvenci trinaest afričkih etničkih grupa koje imaju svoj korijen u “mitohondrijskoj Evi”. Kombinirali su mtDNA sekvence 236 individua iz 9 afričkih populacija koje su proučavali Watson i suradnici (1996.g.) s podacima 171 publicirane sekvence iz 4 dodatnih afričkih populacija (Vilgint 1990., Graven et al. 1995.) kako bi se dobila reprezentativna baza podataka za veštinu lingvističke i geografske parcelacije Afrike. Sekvence su pohranjene u GenBank, osim 5 iz Watsonovog rada zbog moguće dokumentacijske greške. Dvije dodatne sekvence 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 ekspanzija, kada je ljudski “gene pool” bio više raznolik od današnjeg (Watson E., Forster P., Richards M., Bandelt H., 1997.)

Prateći klastere u populacijama možemo dobiti uvid u migracije. Zvjezdoliko filogenetsko stablo mtDNA se skuplja i generira u istočnoj 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 činjenicu kod najranijih ekspanzija ljudskog roda. U njoj su participirali samo klasteri L3 i moguće 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 sjeverni 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 daljnim naseljavanjem 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))

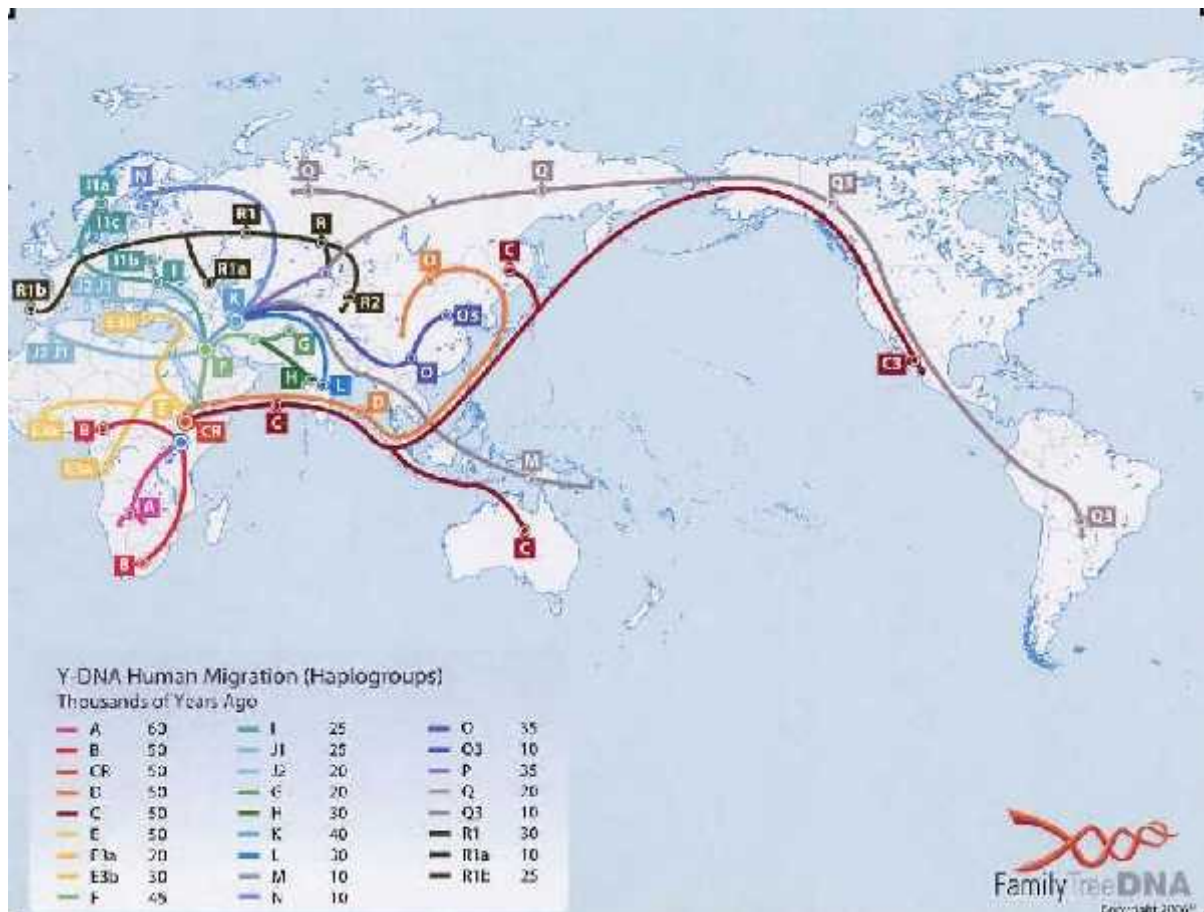
2.3. Istraživanja Y kromosoma

Druga vrsta haplotipa, uz mtDNA, koja se koristi u filogenetske svrhe jest Y kromosom. Haplotip jest nerekombiniraju i gen koji nema svojeg para na drugom kromosomu. Stoga se ovaj haplotip prenosi samo s oca na sina i daje uvid u parijetalno nasljeivanje. 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 naći i samo na području Great Rift 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

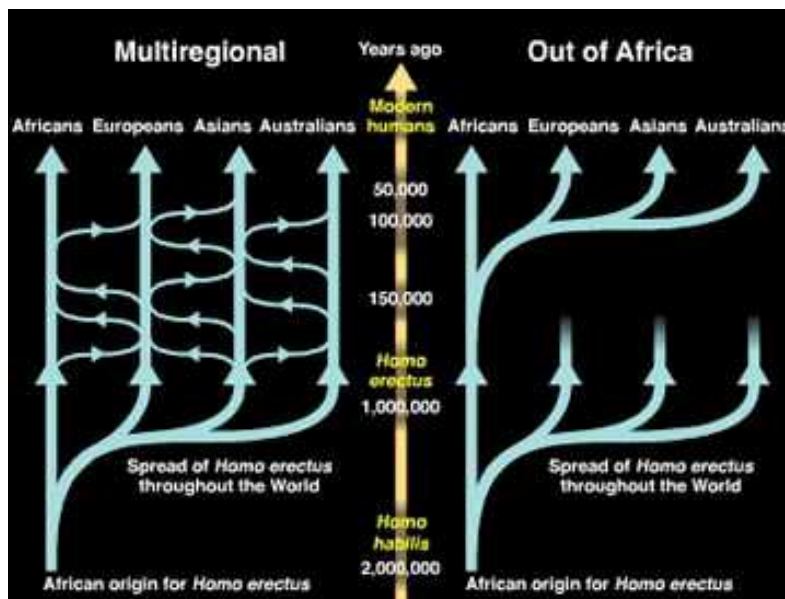
Postoje dvije hipoteze o razvoju i porijeklu modernog čovjeka. Prva je multiregionalna teorija koja tvrdi da su se moderni ljudi razvili iz starijih formi (kao što je *Homo erectus*) u različitim dijelovima svijeta potpuno neovisno. Ona se zasniva na fizičkim dokazima poput nastavljanja morfoloških promjena 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 miješajući se sa starijim oblicima. Istraživanja pokazuju da je najveća raznolikost mtDNA u Africi te podržavaju teoriju “out of Africa”. Tu teoriju potkrepljuju i istraživanja rađena na nuklearnoj DNA te paleoantropološki nalazi.

Postoje kritike na dokaze teorije “out of Africa” zasnovanih na mtDNA. Razlog tomu jest što su istraživanja većinom fokusirana na polimorfizme male regije mitohondrijske DNA nazvane D-loop koja obuhvaća svega 7% mitohondrijskog genoma. Popularnost te sekcije leži u jako visokoj stopi mutacije. Zahvaljujući tome, znanstvenici mogu obraditi vrlo kratke sekvence i uvidjeti razlike između jako bliskih jedinki. Ipak, ne možemo zanemariti tri glavna problema D-loop regije: povratne mutacije, paralelne supstitucije i stopu heterogenosti. Povratne mutacije ukazuju na mjesta 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 mutacije nekih lokacija u odnosu na druge iste regije. Rješenje za ove probleme je analiza cijele sekvence mtDNA.

Model migracija modernih ljudi u zadnjih 100 000 godina je uglavnom baziran na mitohondrijskoj DNA i Y kromosomu, a manje na autosomalnoj DNA i genima X kromosoma. Mitohondrijska DNA pokazuje veću stopu mutacije od Y kromosoma čime 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 mlađi od najranijeg ženskog zajedničkog pretka. Znanstvenici to objašnjavaju na nekoliko načina: visoka smrtnost muškaraca, više migracija žena na manje udaljenosti te više varijanta reproduktivnog 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” pretpostavljaju i da se radi o svega 1000 jedinki koje su iz Afrike kolonizirale Europu i Aziju, te je kod njih uslijedio efekt uskog grla.

Analiza mitohondrijske DNA Neandertalaca pokazuje da je odvojenje europskog i afri kog predka starije od pojave modernih ljudi u Africi. Zaklju ak je da su europski pretci dali neandertalsku liniju, a afri ki su se razvili u moderne, današnje ljude. 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, na umu 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 klorove (taksonomske jedinice) i ogranke (odnosi među jedinicama u smislu pretka i potomka). Također moramo znati razliku između konvergenције koja predstavlja slične karakteristike različitog porijekla i divergenције koja predstavlja različite karakteristike istog porijekla.

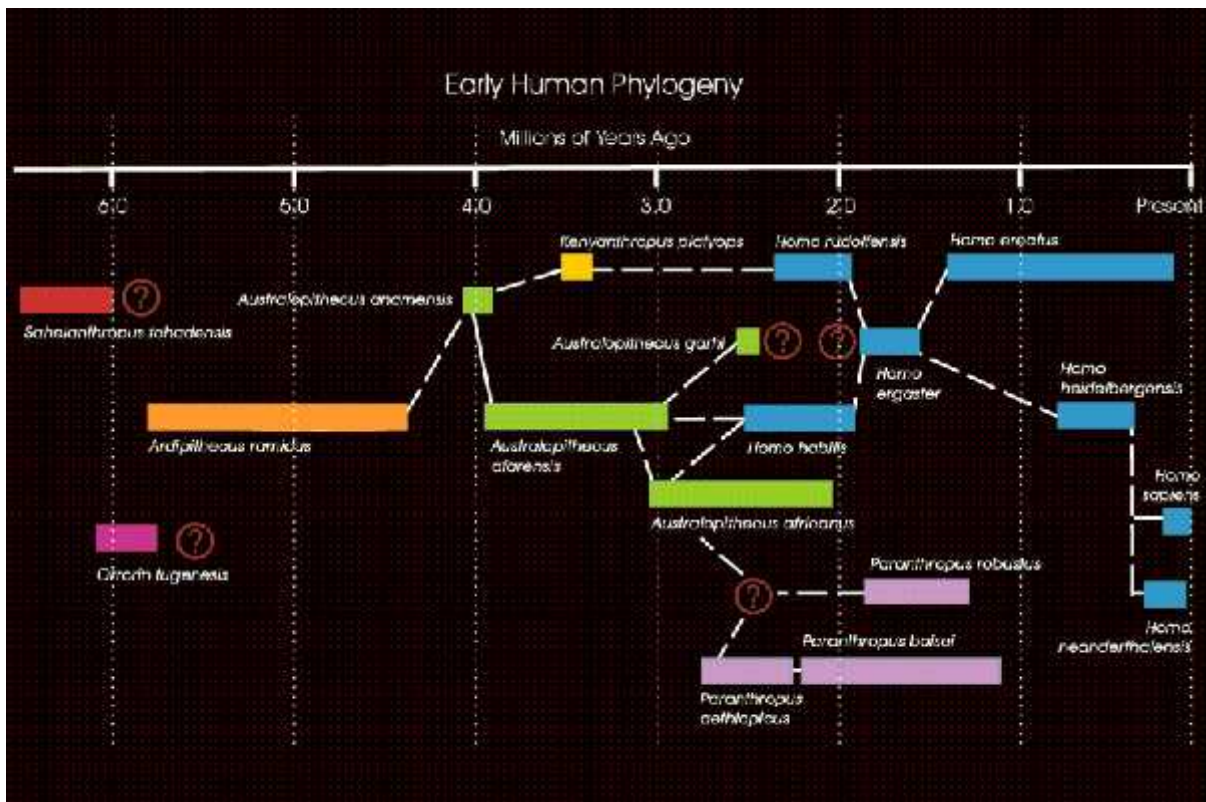
NATPORODICA	PORODICA	POTPORODICA	PLEME	ROD
<i>HOMINOIDEA</i>	<i>HYLOBATIDAE</i>			<i>HYLOBATES</i>
	<i>PONGIDAE</i>	<i>PONGINAE</i>		<i>PONGO</i>
	<i>HOMINIDAE</i>	<i>GORILLINAE</i>		<i>GORILLA</i>
		<i>HOMININAE</i>	<i>PANINI</i>	<i>PAN</i>
			<i>HOMININI</i>	<i>HOMO</i>

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

2.5.1. Korijen filogenetskog stabla ljudske populacije

Raeno 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 mikrosatelitnih sekvenci (sadržavali su 25 i 8 lokusa), restrikcijski fragment dužine polimorfizma (RFLP) veličine 79 lokusa, uzorak proteinskog polimorfizma veličine 15 lokusa te uzorak insercije *Alu* sekvence 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* sekvence 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 označava etapu razvoja ovjeka. Govor na “kariku koja nedostaje” doživljava procvat Dartovim pronalaskom 1924.g. Naime, te godine Raymond Dart, profesor anatomije na sveučilištu u Johannesburgu, dobiva u posjed lubanju iz Taunga koja, izme u ostalog, sadržava i okaminu unutrašnjeg dijela lubanje. Uskoro se Dart odlučuje 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 upućuje 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 svijetu bili 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 proći pola stoljeća. 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 predstavljao veliki problem. Zahvaljujući njemu smatralo se da prva karakteristika koju treba tražiti u razvoju ovjeka jest povećanje lubanje, a ne razvitak dvonožnog hoda. Dartov nalaz su pokušali objasniti i upakirati u morfologiju djeteta čime su objašnjavali da bi odrasla jedinka više sličila majmunu. Na svu sreću u postojali su znanstvenici koji odlučuju razriješiti misterij i kreću u potragu za odraslim primjercima djeteta iz Taunga. Među njima se nalazi i Robert Broom koji nailazi na niz robusnih australopitecina. Zahvaljujući njemu znanstveno shvaćanje naših predaka kreće u novom smjeru.

1951.g. u Cold Spring Harbourn dolazi do velike taksonomske revizije. Naime, bilo je uobičajeno da svaki nalaz dobije novo taksonomsko značenje čime je nastala velika zbrka. Tome su znanstvenici stupili na kraj određivši 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 općeprihvaćeno da je dvonožno kretanje prvi kriterij za razlikovanje hominina od ostalih primata te se pri tom smatra da mu je četveronožno kretanje bilo pretežno. Tu kreću u razvoju mnogih hipoteza od kojih se većina bazira na izmijenjenom okolišu, prehrani, termoregulacijskoj prednosti, zastrašivanju protivnika, time da je novo kretanje energetski isplativije ili čak na monogamskim zajednicama prilikom čega mužjak donosi većinu količine hrane kako bi prehranio obitelj. Među 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 spriječen je protok vlažnog zraka te dobivamo dva ekosustava: zapadni dio s gustim pokrovom i vegetacijom gdje se razvijaju dvjehotični majmuni i istočni dio gdje se okoliš isušuje i nastaje savana, zbog čega dolazi do razvoja hominina.

Temeljni zahtjevi za razvoj dvonožnog kretanja su ponajprije anatomske promjene. Prvo je promjena položaja centra ravnoteže (kod četveronožnih između prednjih i stražnjih udova, a kod dvonožnih pod stopalima), zatim grana zdjelica, promjena kostiju gornjih i donjih udova i stopala te hvatišta mišića. Isto tako, zbog promjene centra ravnoteže, kralježnica dobiva karakterističan oblik slova S što je bitno za uspravan stav. Zatiljni otvor se smješta više anteriorno na bazu lubanje. Kod anatomije stopala dobivamo dvostruki luk koji se kao amortizer suprotstavlja stresovima pri hodu, petnaestu kost većih dimenzija i palac u liniji s ostalim prstima, što omogućuje da više ne mogu hvatati nogama.

Razvoj molekularne biologije i genetike dovodi nove vrste i rodove u igru te se pojava hominina pomiče 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 pronađen na lokalitetu Toros-Menalla u Čadu 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 oknjaka koji se troše od vrha (u dvjehotičnih majmuna se oknjaci oštrem jedan od drugog), rekonstruirani smještaj zatiljnog otvora koji sugerira dvonožnost. S druge strane, veliki nedostatak jest mali volumen mozga pa ga smatraju dijelom evolucije gorile ili šimpanze.

2000.g. dolazi drugi kandidat popularno nazvan Millenium man ili *Orrorin tugenensis* nađen u gorju Tugen u Keniji od strane B. Senutua i M. Pickforda, čija se starost procjenjuje na 6 mil. god. Iako je zaključeno da hoda na dvije noge, problem predstavljaju male dimenzije kutnjaka i morfologija prednjih zuba koja podsjećaju na dvjehotične majmune pa se predlaže stvaranje novog roda.

Idemo li još malo unazad, ve u 90-ima prošlog stolje a Tim White na nalazištu Aramis u Etiopiji nailazi na nešto što smatra australopitecinom. Ubrzo se odlu uje za novi takson *Ardipithecus ramidus* ija je starost oko 4,4 mil. god. Razlog novom taksonu jest što je imao ve e prednje o njake i tanju zubnu caklinu te stražnje zube manjih dimenzija od australopitecina. Tako er, ima plitku, a ne udubljenu zbog tvr e hrane, zglobnu ploštinu sljepoo ne kosti i šupljikav mastoidni dio te kosti nalik na ovjekolike majmune. Novi nalazi te vrste su objavljeni 2001.g. (Haile-Selassie-Awash), na eni 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 mogućnost da *Orrorin*, *Sahelanthropus* i *Ardipithecus* predstavljaju najranije hominine te da je njihova rasprostranjenost bila ve a nego se mislilo (na eni 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 ine našu najbližu sestrinsku vrstu. Istraživanjima, ra enim na manjim DNA sekvencama, poput mitohondrijske DNA ili Y kromosoma, možemo pratiti ekspanziju ljudi iz Afrike. Tako er, tim istraživanjima je utvr en 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 rodoslovlja. Arheolozi naporno rade u cilju upotpunjavanja tih rupa. Na eno je ve nekoliko kandidata za “kariku koja nedostaje”, a pitanje je vremena koliko e se još takvih kandidata prona i. Gotovo sa sigurnoš u možemo tvrditi da filogenija života nikada u potpunosti ne e biti razjašnjena, ne zbog neobjektivnih metoda, ve zbog nedostatka arheoloških pronalazaka. 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

Jankovi I., 2009., Osvit ovje 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 etici 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 posvećuje i manjim DNA sekvencama poput mitohondrijske DNA ili Y kromosoma. To nam je omogućilo ne samo bolji uvid u našu evolucijsku granu rodoslovnog stabla, već i praćenje ekspanzije 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 ekspanziju modernih ljudi iz Afrike u ostatak svijeta. Danas se najveće polemike vode oko „karike 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.

