

# Происхождение человека в свете данных популяционной генетики

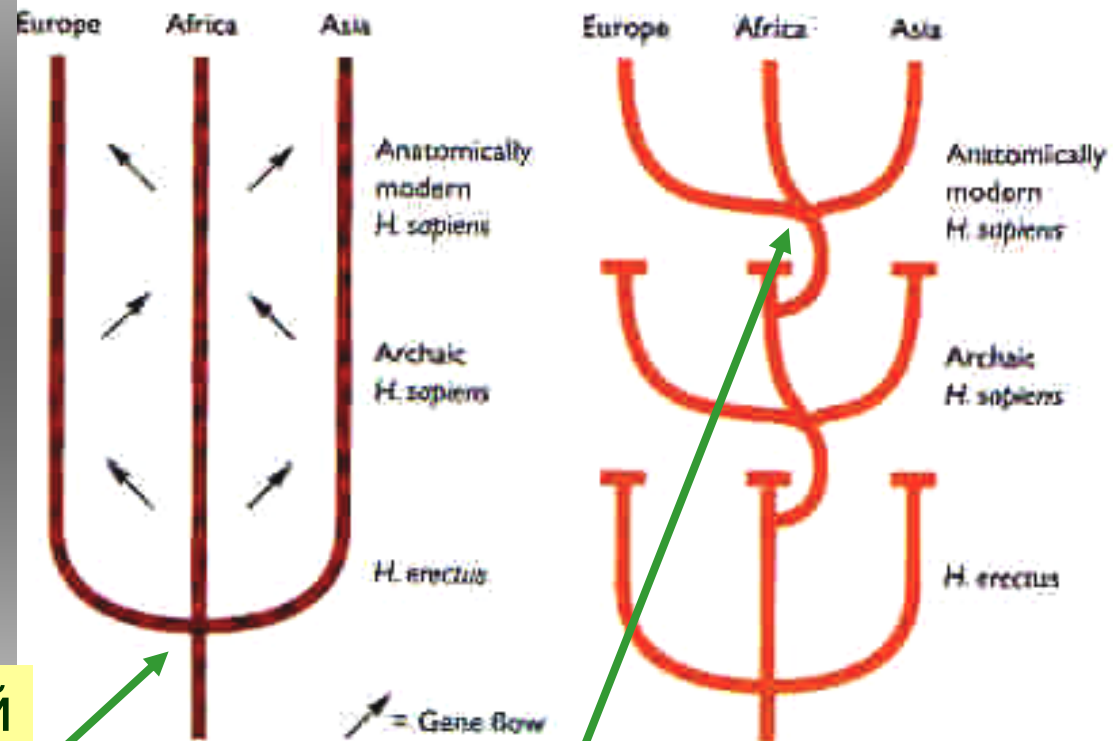
А.Г. Козинцев

Музей антропологии и этнографии РАН,  
Санкт-Петербург

# Крайние взгляды на эволюцию человека (Lahr 1995)

## Полицентризм

## Моноцентризм

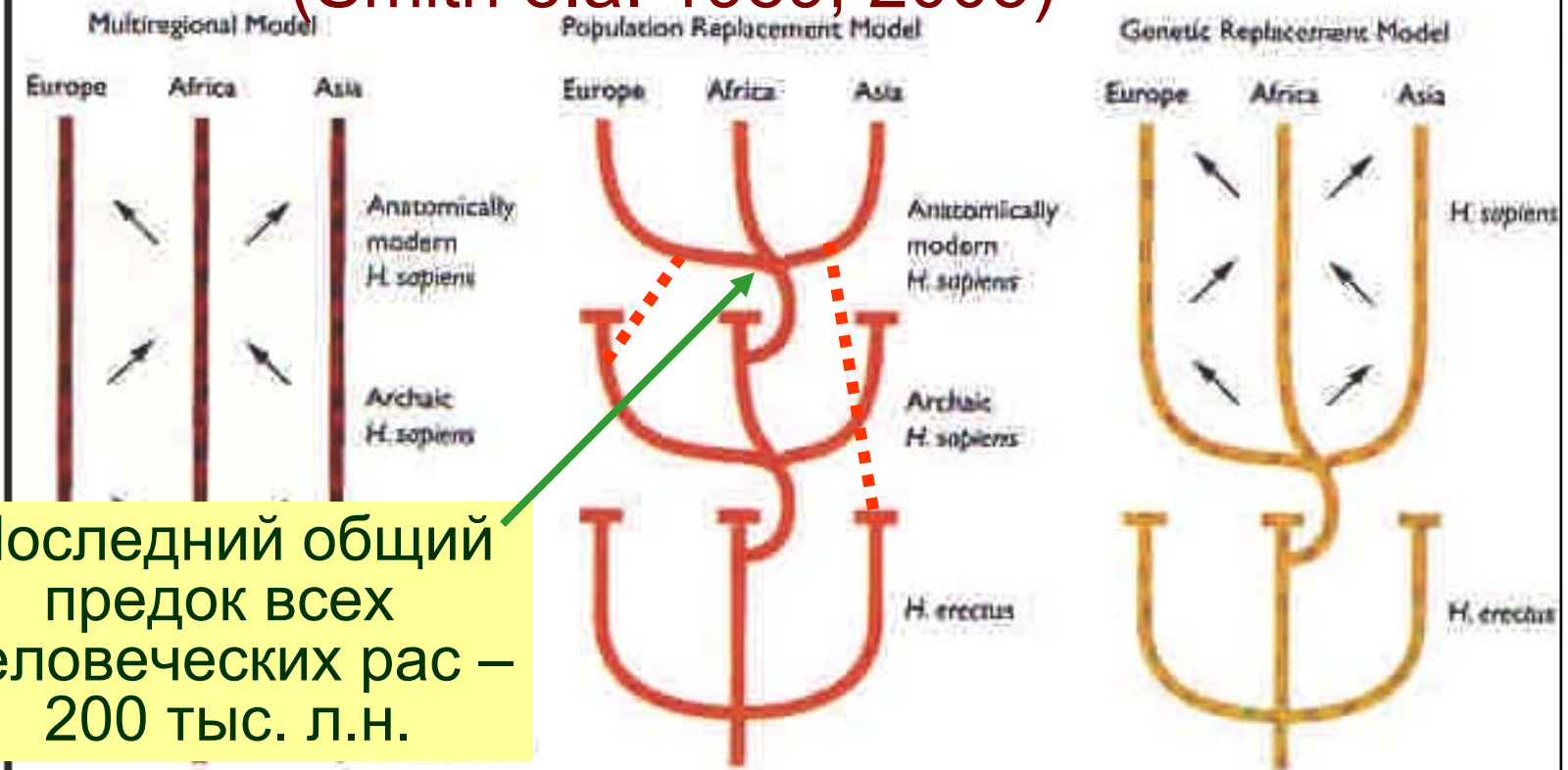


Последний общий предок всех человеческих рас

2 млн л.н.

200 тыс. л.н.

Компромисс: «широкий моноцентризм»  
(Рогинский 1949), или теория ассимиляции  
(Smith e.a. 1989, 2005)

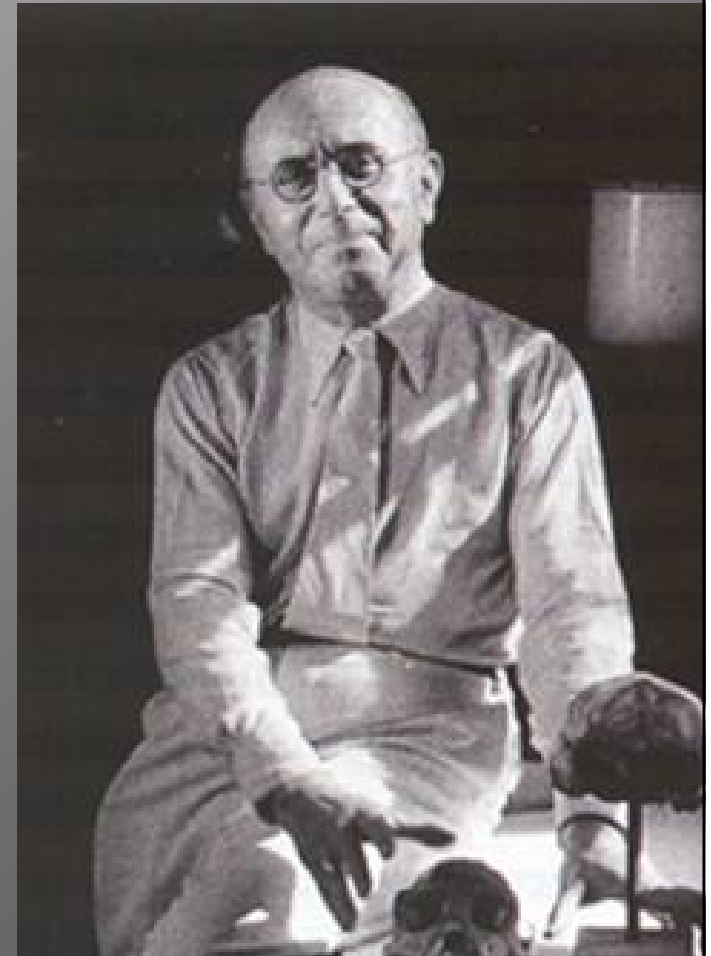


Последний общий предок всех человеческих рас – 200 тыс. л.н.

гибридизация

## Основатель полицентризма Франц Вейденрейх:

Человечество возникло по частям — каждая раса из своего архаического подвида (европеоиды — потомки неандертальцев, монголоиды — синантропов, австралоиды — питекантропов)



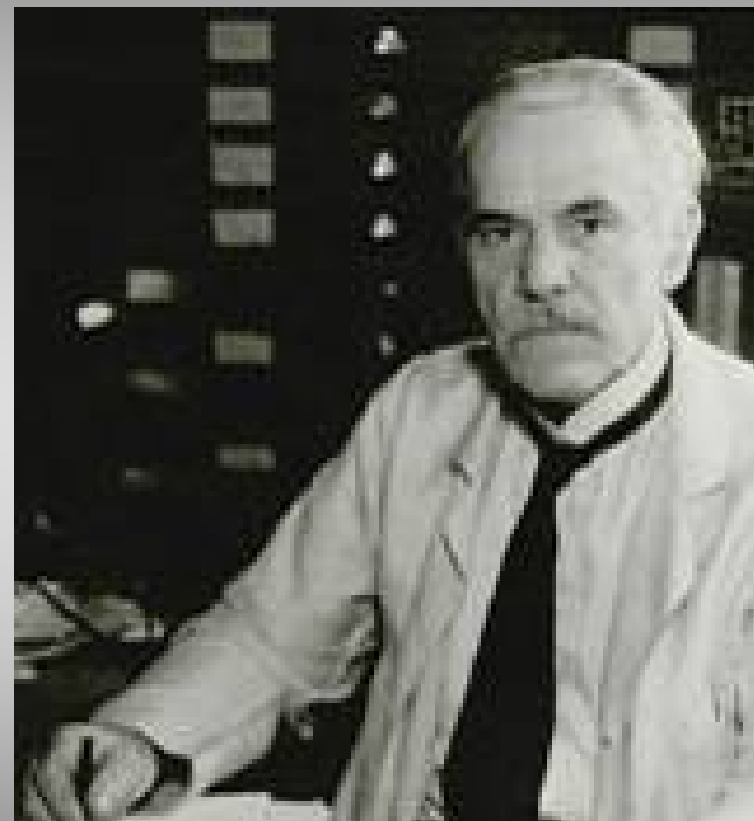
## Полицентризм и теория политипического вида:

Неандертальцы – раса,  
подвид вида *Homo sapiens*:  
*H. sapiens neandertalensis*

(Ф.Г. Добржанский)



**Еще раньше о родстве  
сапиенсов с неандертальцами  
писал Алеш Хрдличка:  
«человек прошел через  
неандертальскую фазу»**



Но сейчас ясно, что неандертальцы – не «фаза», а группа с определенным ареалом. Вид или раса?



## Классики отечественного полицентризма



**Г.Ф. Дебец**



**В.П. Алексеев**



## **У истоков моноцентризма:**

**«Неандертальцы –  
отдельный вид,  
тупиковая ветвь»**

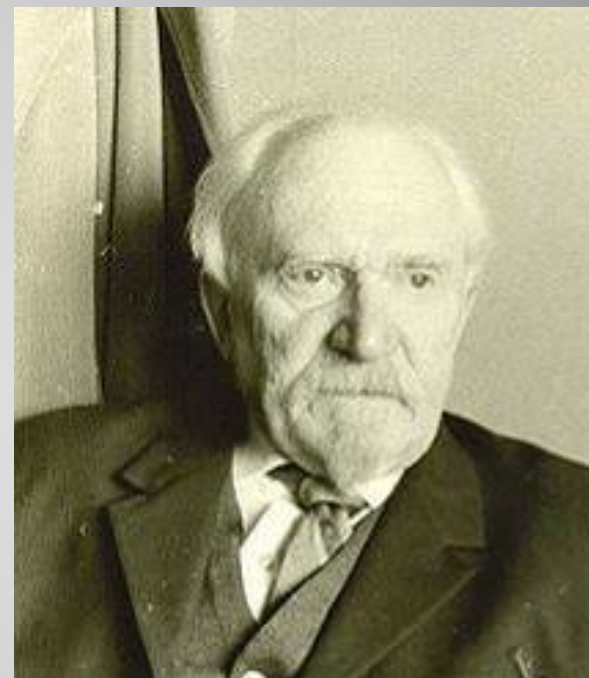
**(Марселен Буль)**



## Классики отечественного моноцентризма



**Я.Я. Рогинский**



**В.В. Бунак**

# Современный полицентризм: антропогенез как анагенез

С момента возникновения рода *Номо* 2.5 млн лет назад человечество на каждой стадии было единым эволюционирующим полиморфным видом с тремя хроновидами:

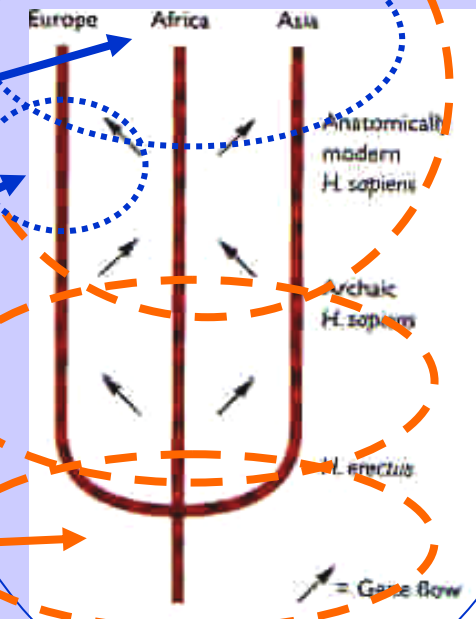
*Homo sapiens*

(хроно)-  
подвиды

*H. sapiens sapiens*  
*H. sapiens neandertalensis*

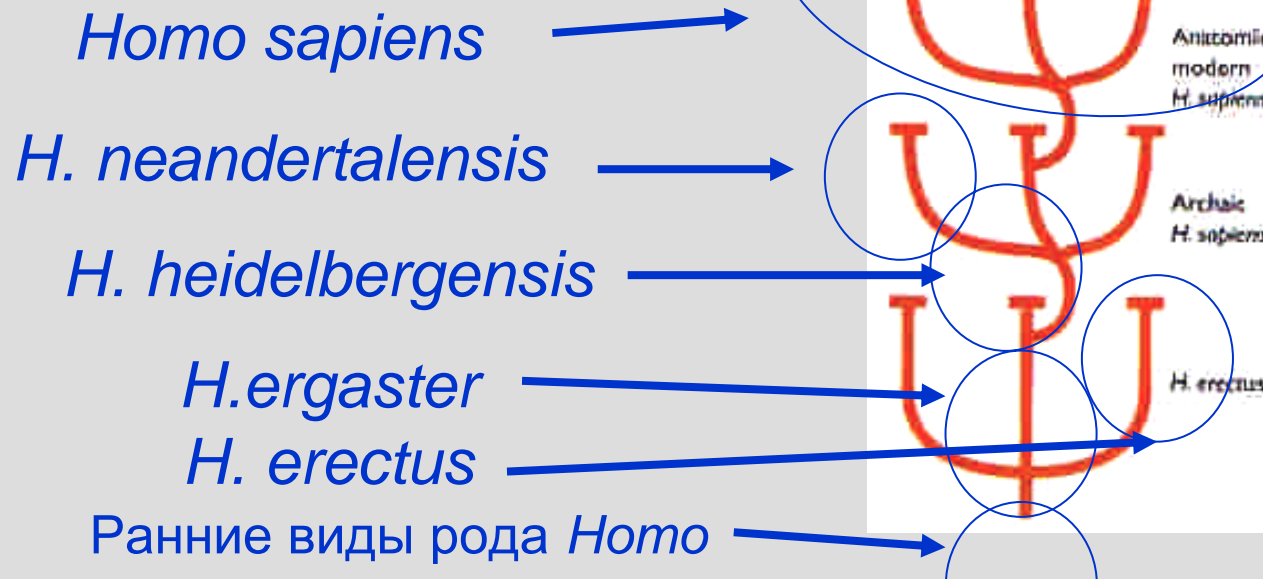
*Homo erectus*

*Homo habilis*

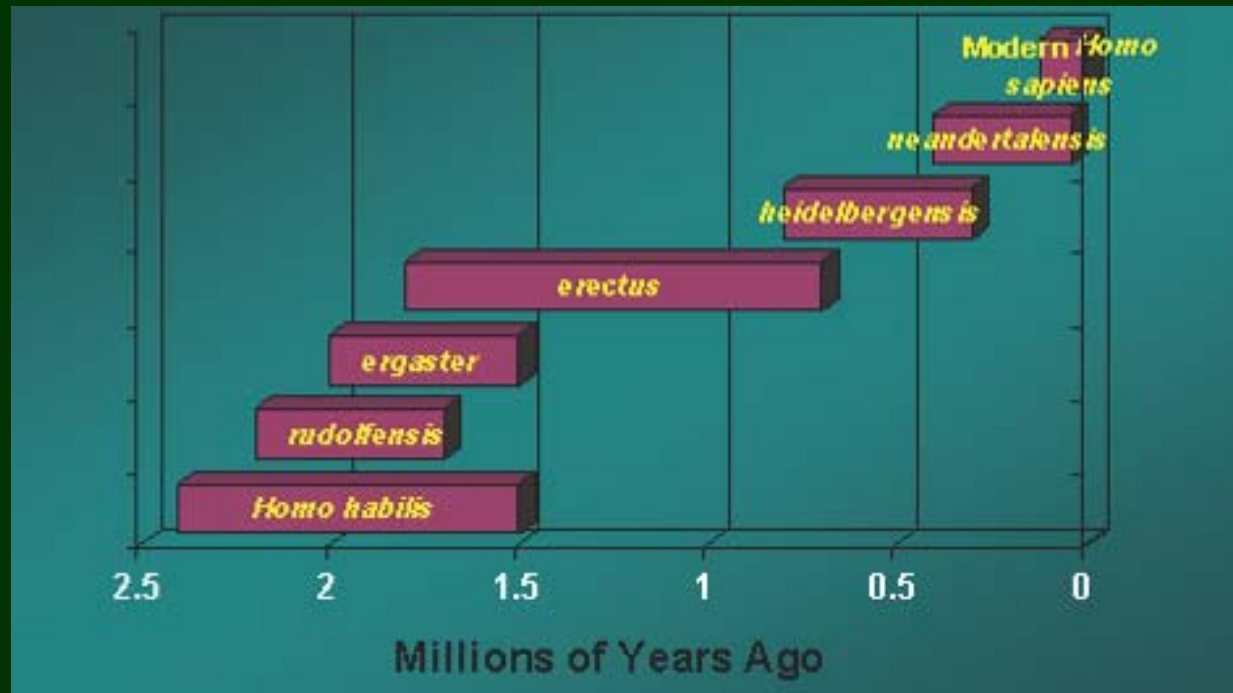


## Современный моноцентризм: антропогенез как кладогенез

Человечество стало единым видом  
менее 100 тыс. лет назад,  
а до этого предки сапиенсов жили  
только в Африке. На других континентах  
жили представители других видов  
(сапиенсы их вытеснили или истребили).  
Неандертальцы – особый вид.



# Моноцентризм: виды в пределах рода *Homo*



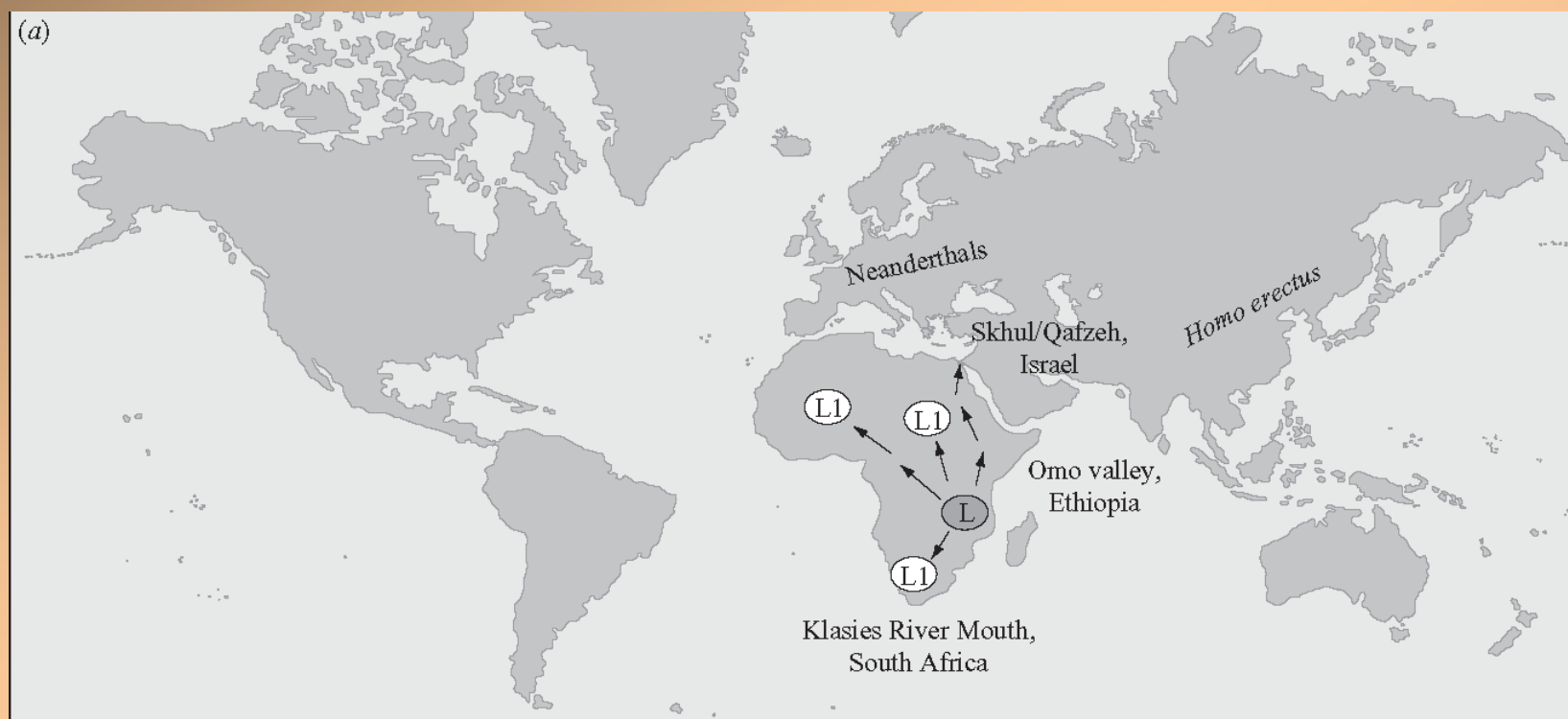
## **Генетика: быстро эволюционирующие локусы**

**Полоспецифичные гаплоидные локусы (мтДНК и нерекombинирующий участок Y-хромосомы), а также микросателлиты свидетельствуют о малой глубине генетической дифференциации человечества (не более 200 тыс. лет) и, соответственно, подтверждают моноцентризм.**

# Генеалогия человеческих рас по данным о мтДНК: теория африканской Евы (Orrenheimer 2008)

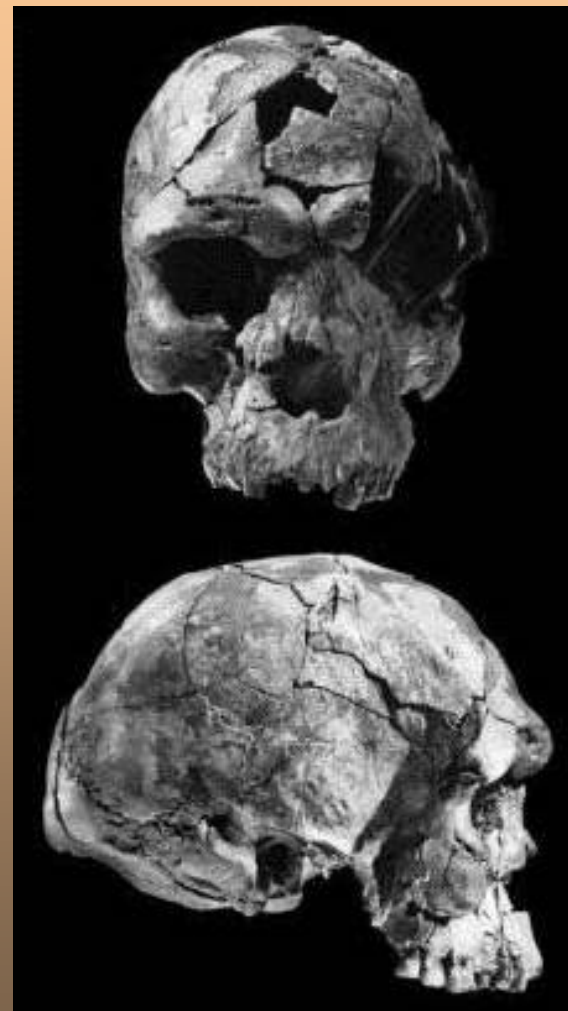


## Первичная эволюция и экспансия линий мтДНК 200-100 тыс. л.н. (Forster 2004)





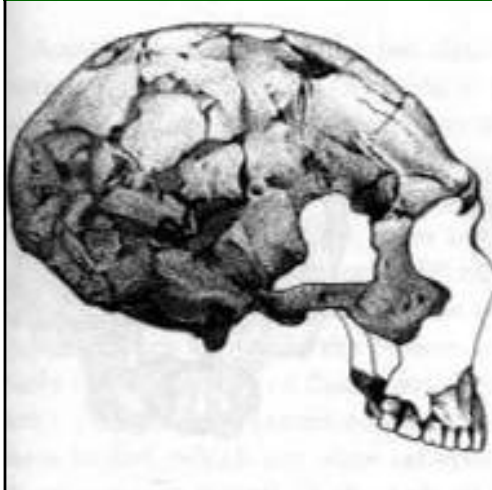
## Первые сапиенсы: Херто и Омо (Эфиопия, 155-195 тыс. лет назад)



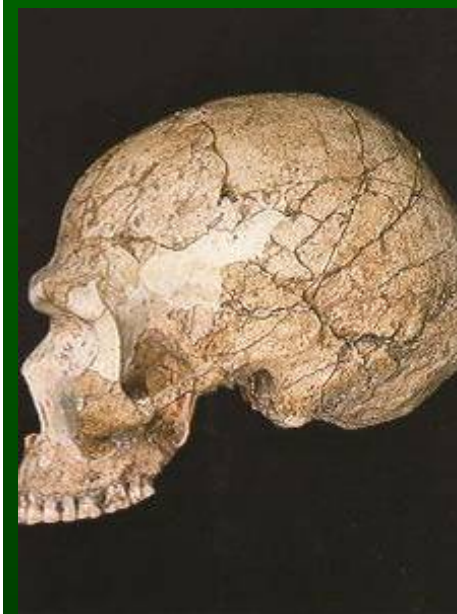
**Первый (неудачный?) выход сапиенсов  
из Африки: Схул и Кафзех  
(Израиль, 100 тыс. лет назад)**



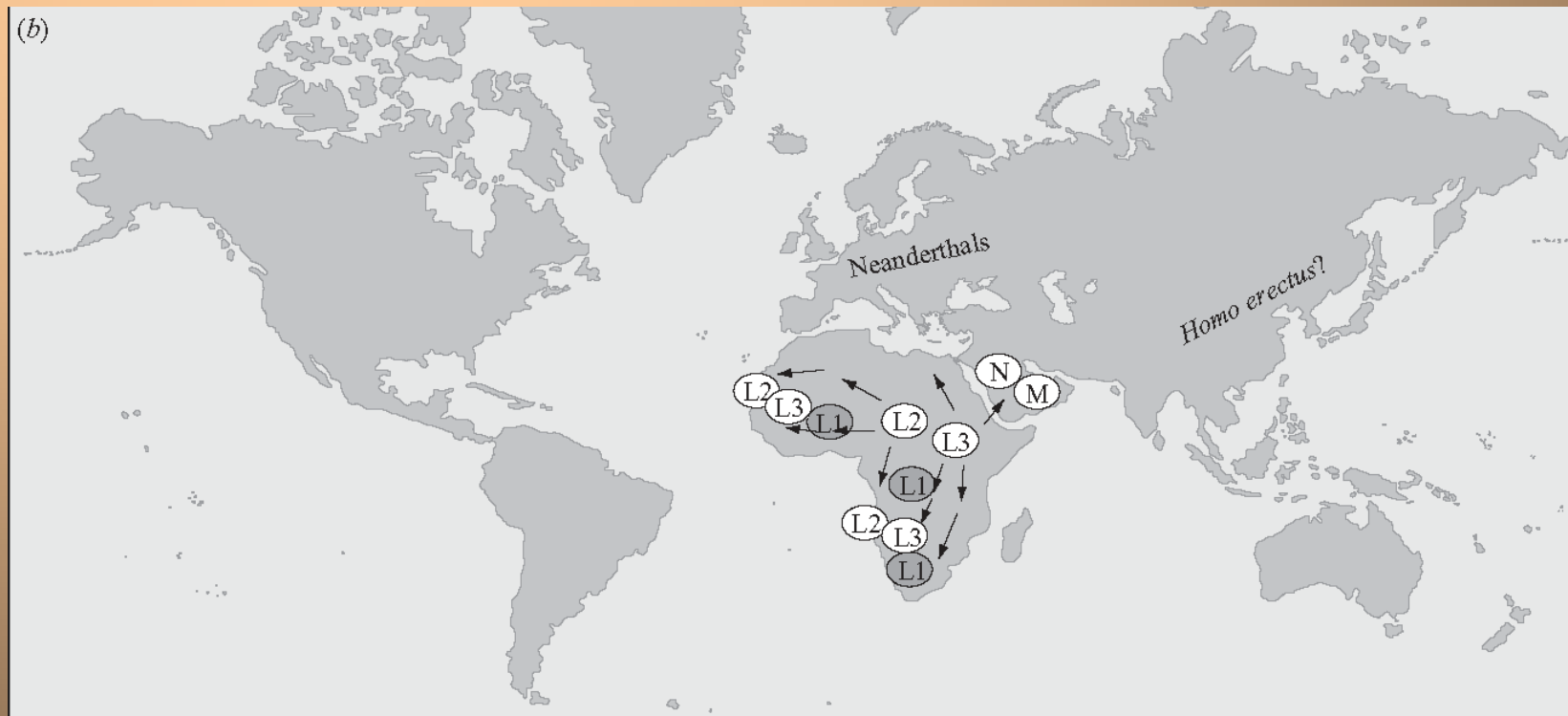
# Левант: вытеснение сапиенсов неандертальцами?



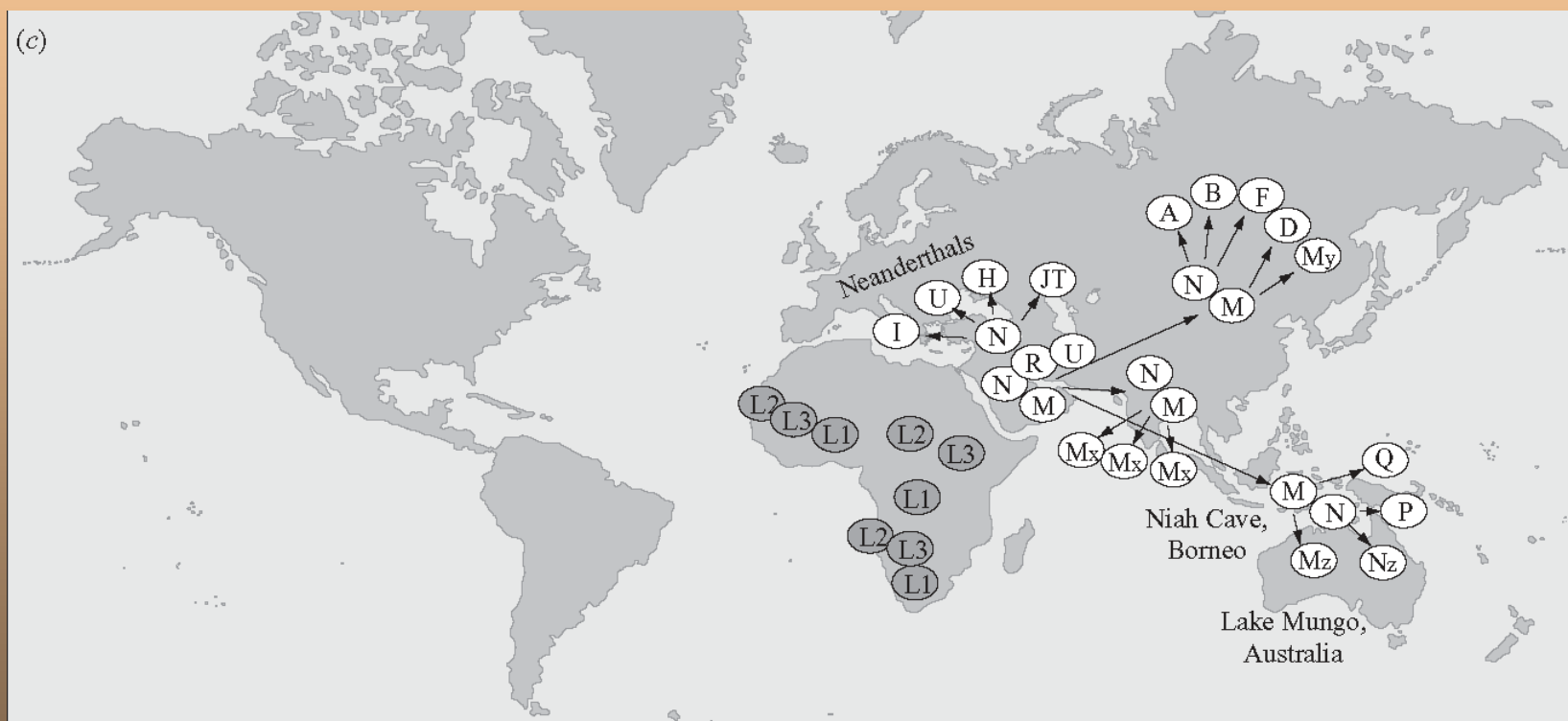
		EUROPE	MIDDLE EAST	
35	H.S.S.	Cro-Magnon	неандерт. сапиенсы Леванта Леванта	
60	Neanderthals	Circeo, La Chapelle-aux-Saints, La Ferrassie, la Quina, Néanderthal, Spy	Amud, Shanidar, Kebara	
90			Qafzeh Skhul	
120		Saccopastore	120 ↑	
135	Pre-Neanderthals		Tabun	
180		Biache La Chaise Suard	180 ↓	
300		Swanscombe		Zuttiyeh
			200 ↑ 250 ↓	



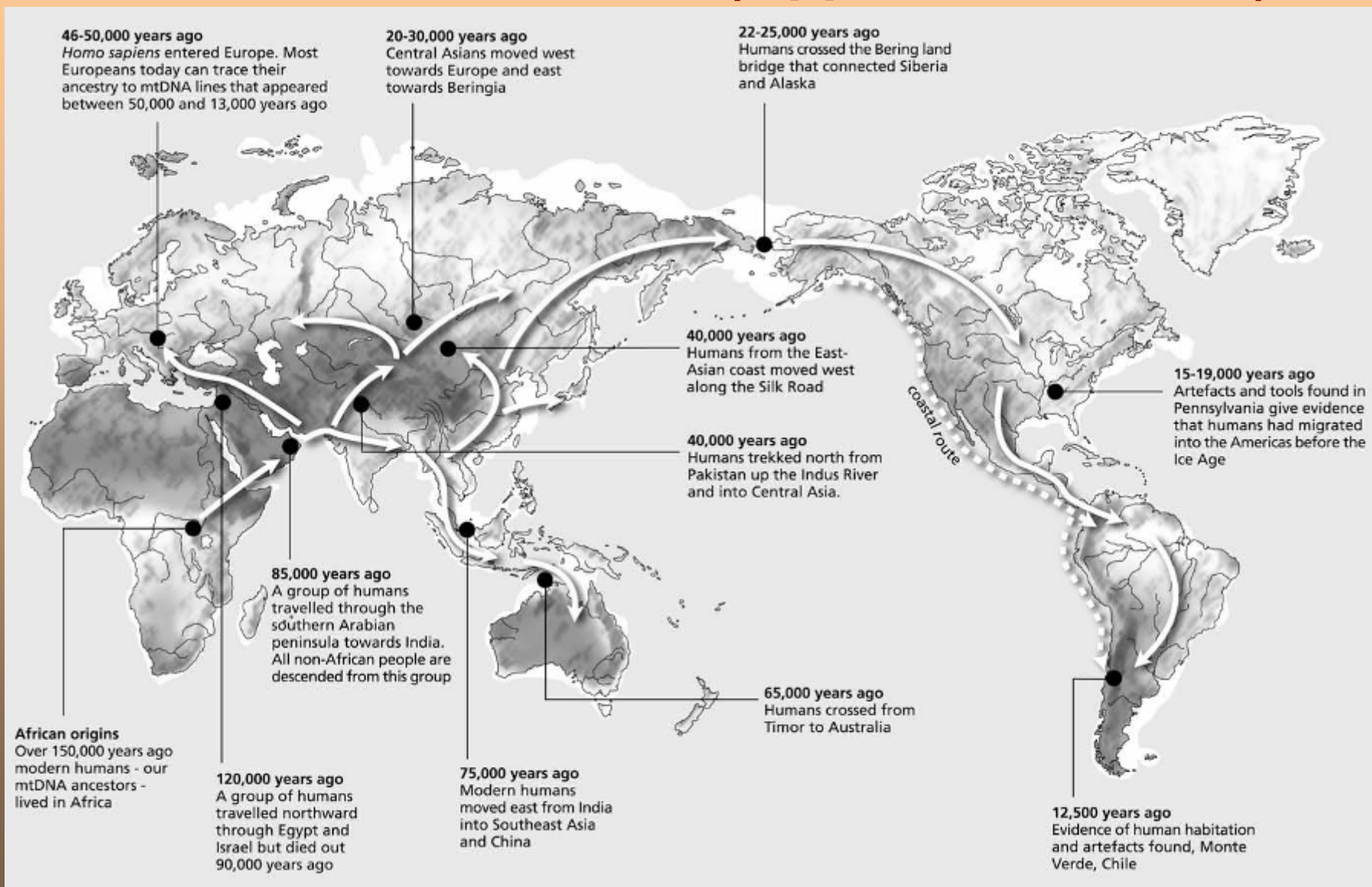
## Эволюция и экспансия линий мтДНК 80-60 тыс. л.н. (Forster 2004)



## Эволюция и экспансия линий мтДНК 60-30 тыс. л.н. (Forster 2004)



# Возникновение современного человечества по данным о мтДНК (Oppenheimer 2008)



# Древнейшие пути миграций сапиенсов по данным об Y-хромосоме и мтДНК (Stanyon e.a. 2009)



## **Первые сапиенсы в Европе — мигранты с юга? (> 40 тыс. лет назад)**

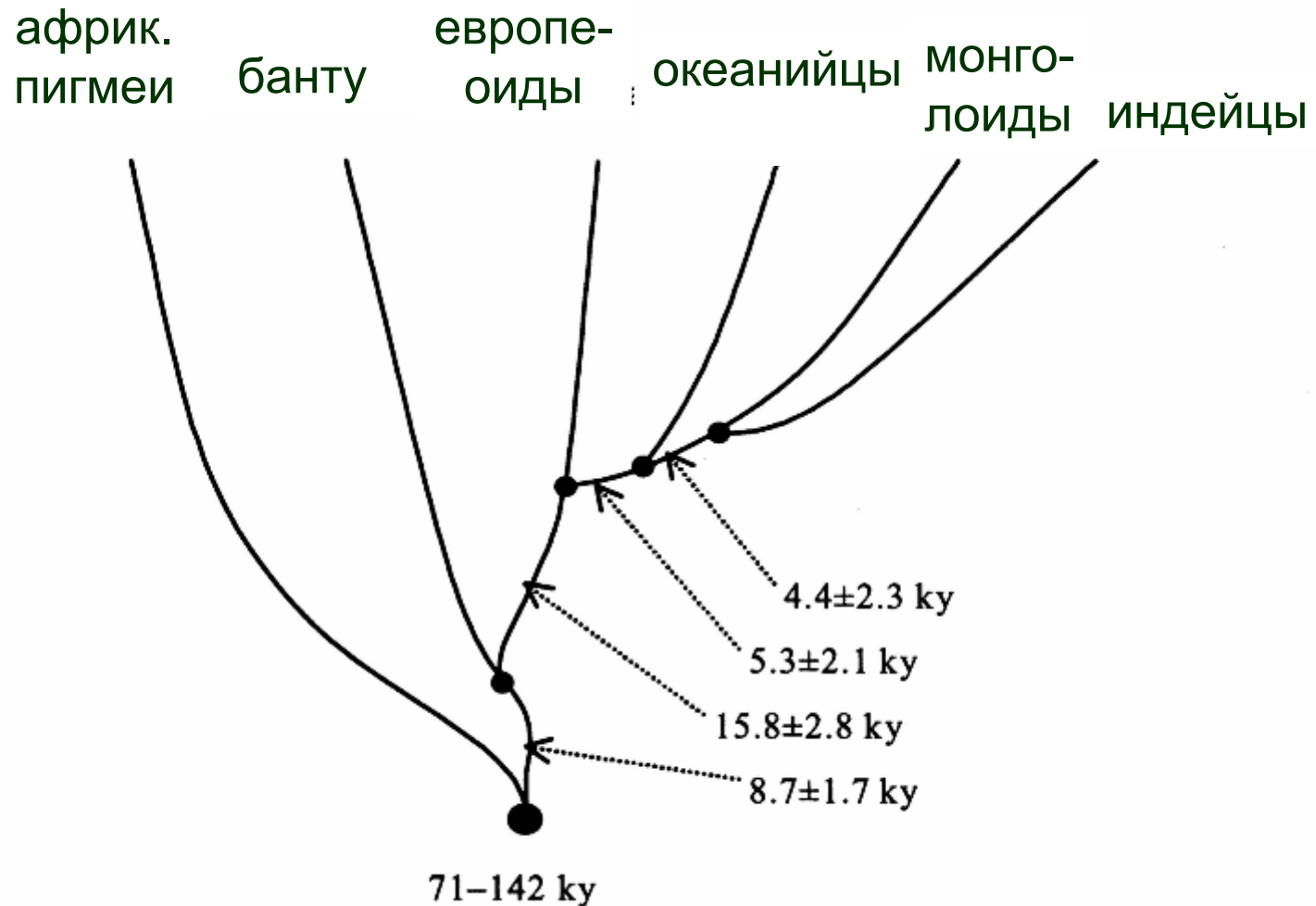
- **«Тропические» пропорции тела несмотря на ледниковый климат**
- **«Тропические» черты лица**

**Верхнепалеолитический человек из Костенок XIV (Маркина Гора) близ Воронежа**





# Столь же недавний общий предок всех рас – по данным о микросателлитах (Zhivotovsky e.a. 2003)



## Пигмеи Центральной Африки – древнейшая раса человечества?



# Чем дальше от Африки, тем ниже нейтральная генетическая изменчивость, по данным о микросателлитах (Prugnolle et al. 2005)

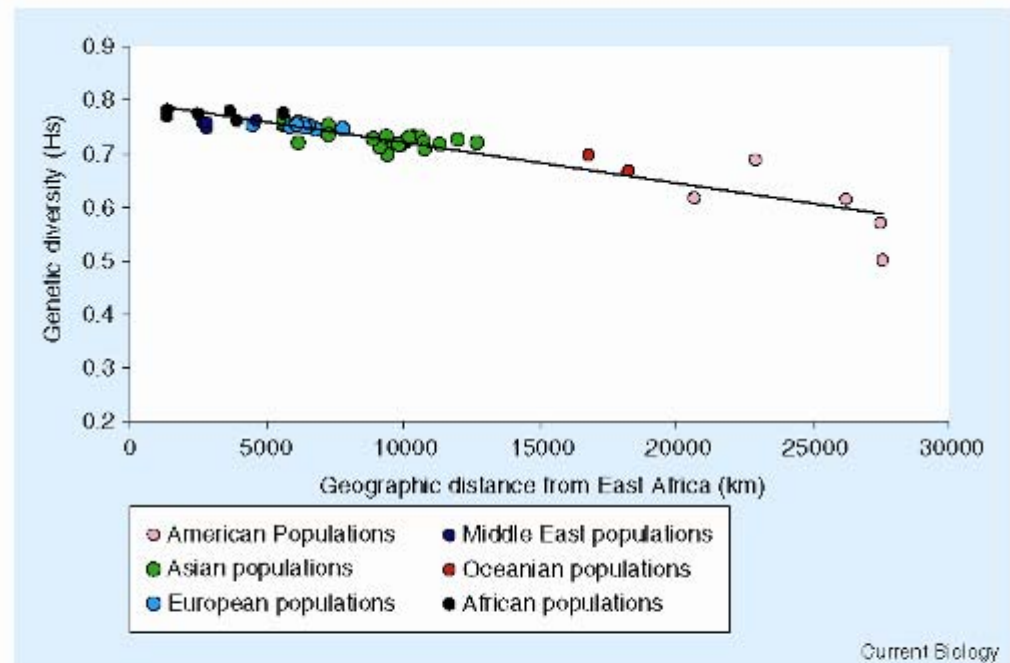
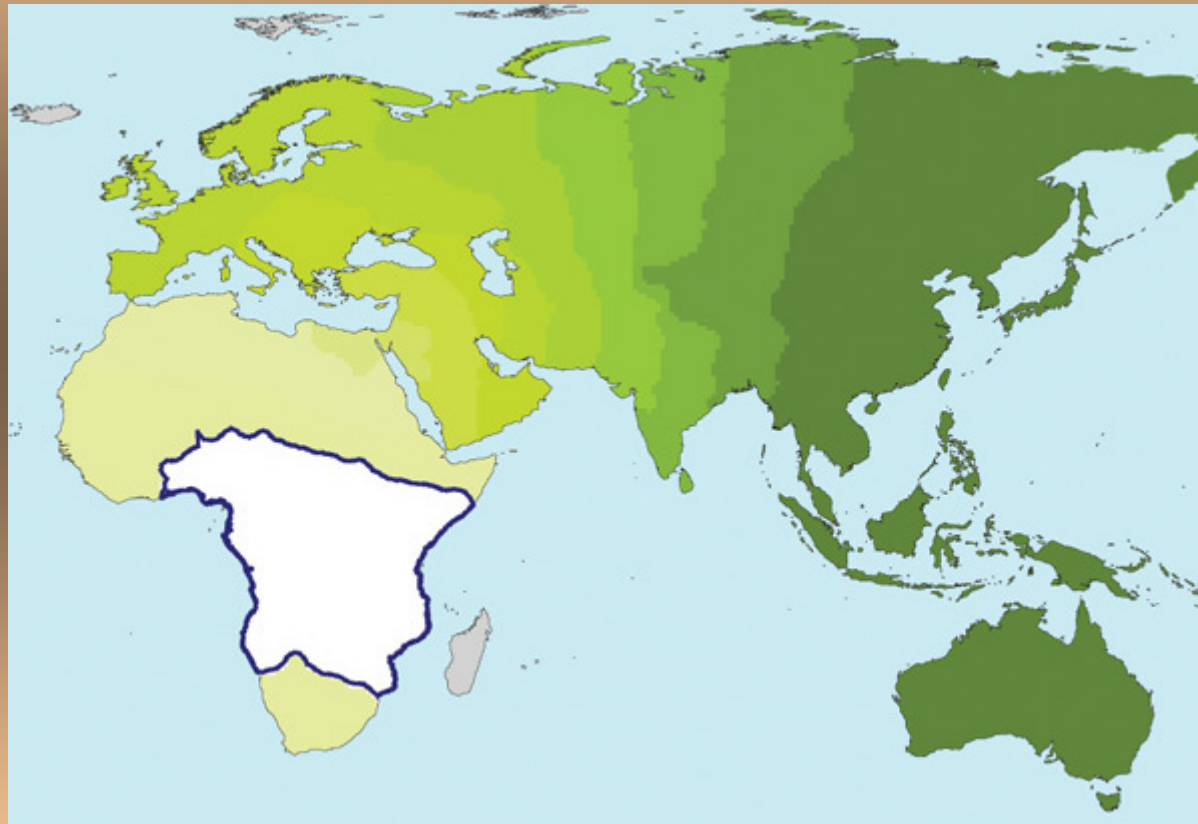
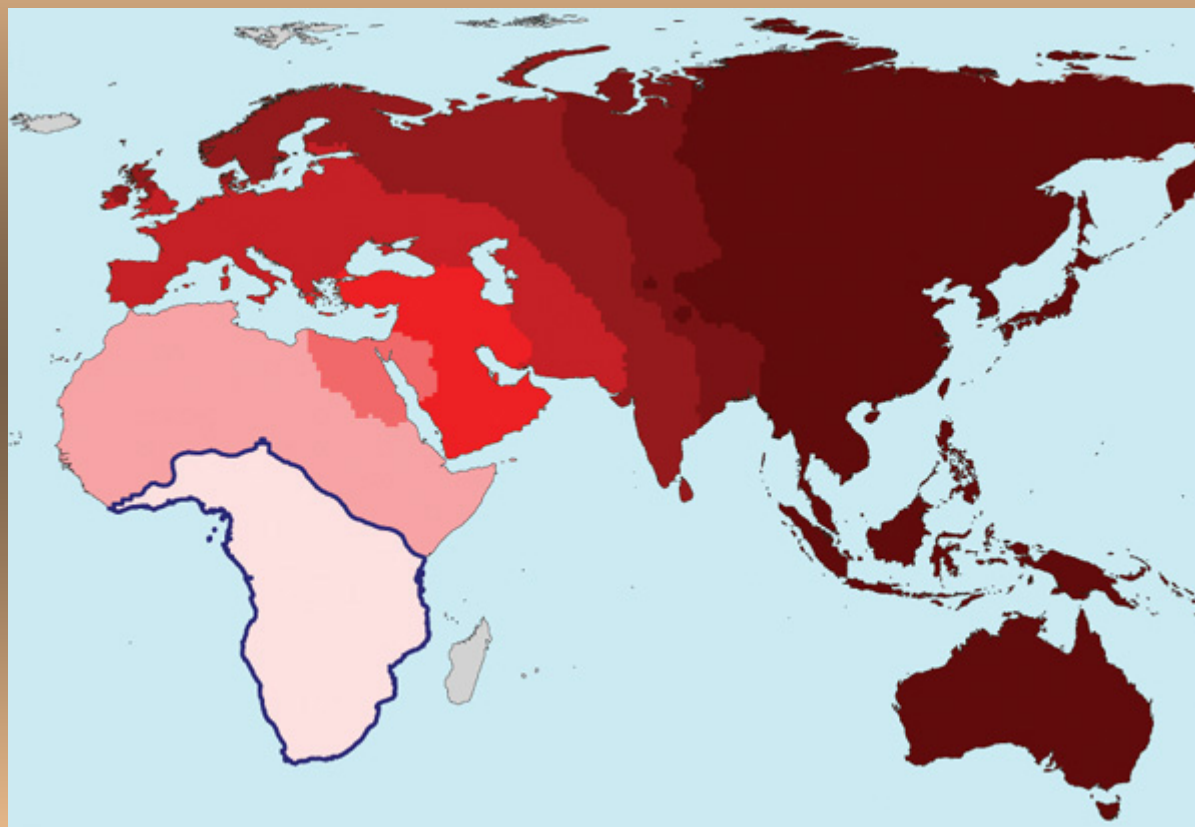


Figure 2. Relationship between mean genetic diversity of 51 human populations computed over 377 autosomal microsatellite markers and their geographic distances in km from East Africa. The percentage of variance explained by geographic distance is  $R^2 = 85\%$  ( $p < 10^{-4}$ ). The different colours correspond to the different ethnic groups defined by Rosenberg et al. [6]. If those ethnic groups are entered as an additional variable in the model, they do not allow explaining a significantly higher proportion of the variance ( $p = 0.35$ ). There is also no significant difference between the individual regressions computed for each ethnic group separately (slopes  $p = 0.12$ ; intercepts  $p = 0.27$ ).

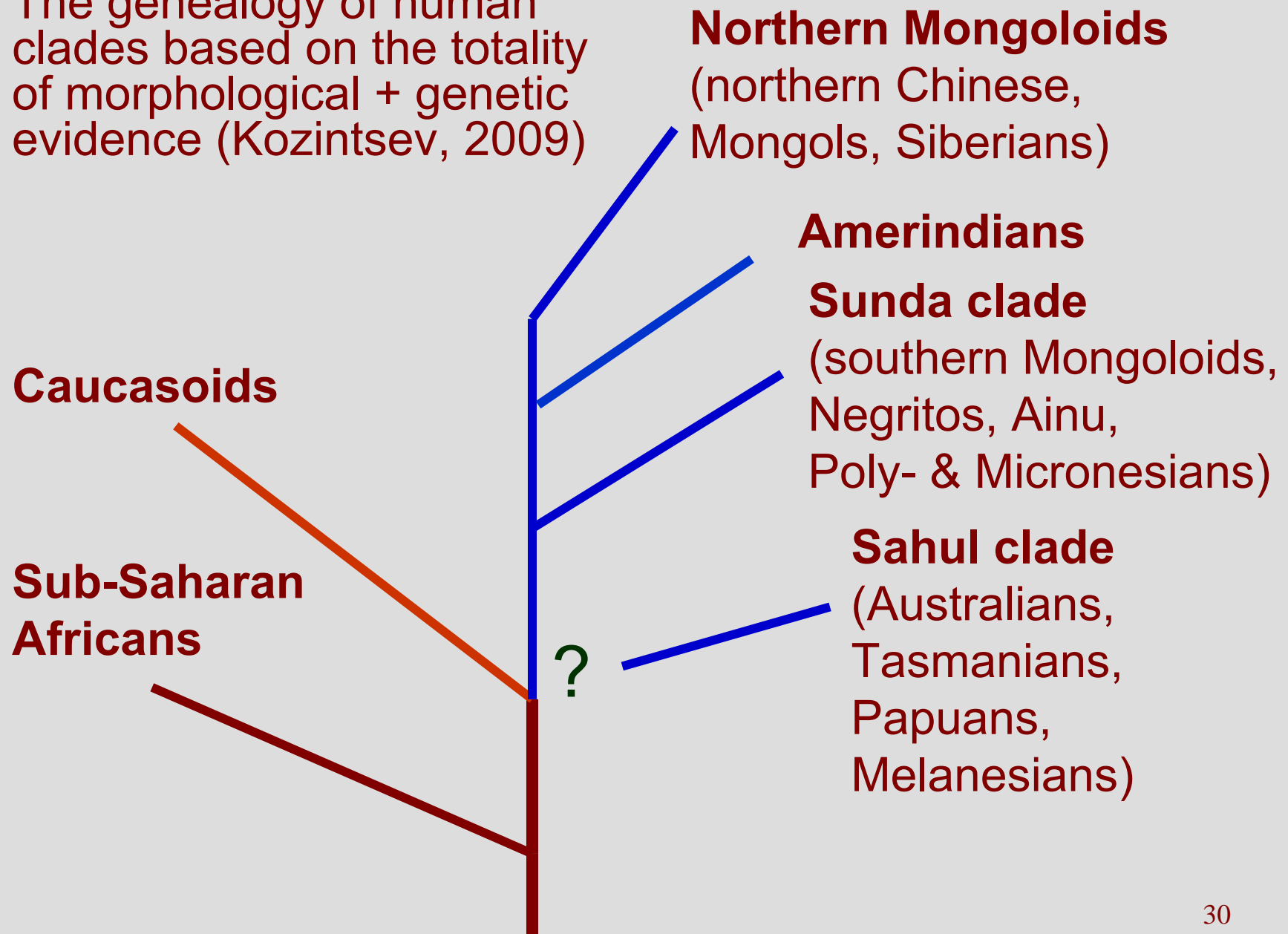
**Чем дальше от Африки, тем ниже  
гетерозиготность (Manica et al. 2007)**



**Чем дальше от Африки, тем ниже фенотипическая изменчивость, по данным краниометрии (Manica et al. 2007)**



The genealogy of human clades based on the totality of morphological + genetic evidence (Kozintsev, 2009)

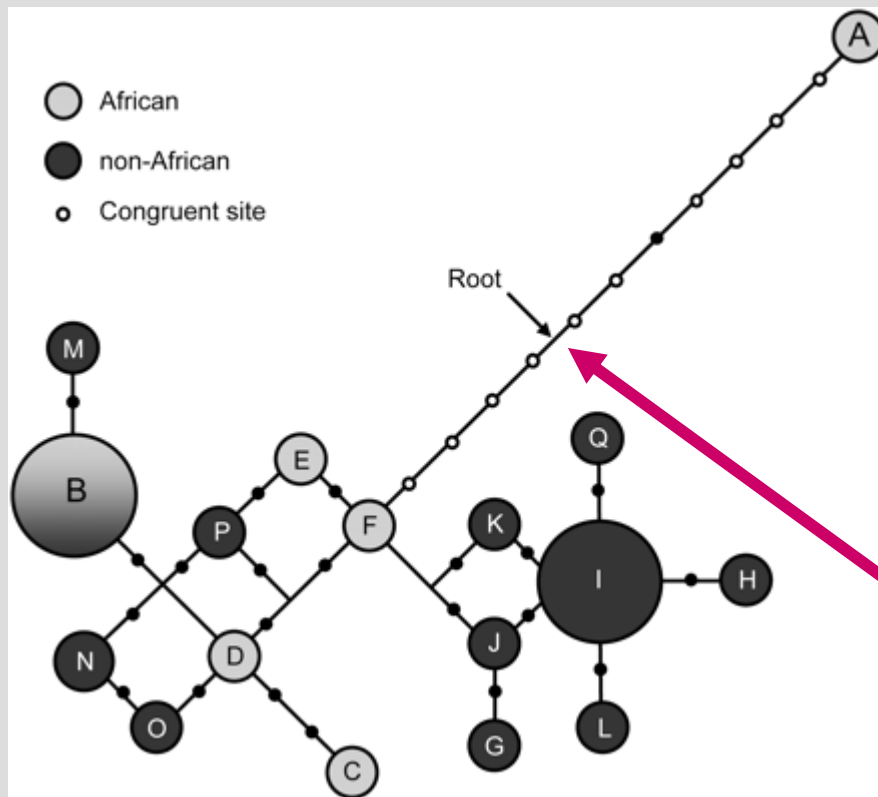


## **Генетика: медленно эволюционирующие локусы**

**Большинство диплоидных локусов ядерного генома свидетельствуют о большой глубине генетической дифференциации человечества (до 2 млн лет).**

**Однако все древнейшие эндемичные гены, кроме одного, встречаются лишь в Африке. Это наследие ранних африканских представителей рода *Ното*.**

Один из древнейших аллелей, эндемичных для Африки: X-сцепленный псевдоген Хр21.1:  
(Garrigan et al. 2005)

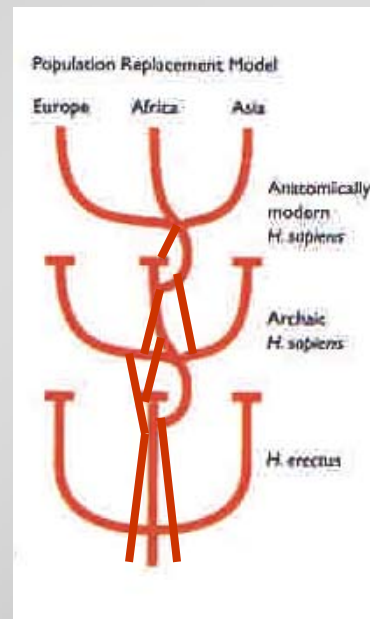


← Гаплотип А обнаружен лишь у африканских пигмеев, варианты гаплотипа В — и в Африке, и в других частях света

← Время дивергенции гаплотипа А и других гаплотипов — 1.9 млн л.н.



Существование древнейших аллелей,  
эндемичных для Африки, не противоречит  
моноцентризму, т.к. эти аллели – наследие  
африканских предков человека



Единственный локус, один из древнейших аллелей которого эндемичен для Евразии:  
X-сцепленный псевдоген *RRM2P4*  
(Garrigan e.a. 2005; Cox e.a., 2008)

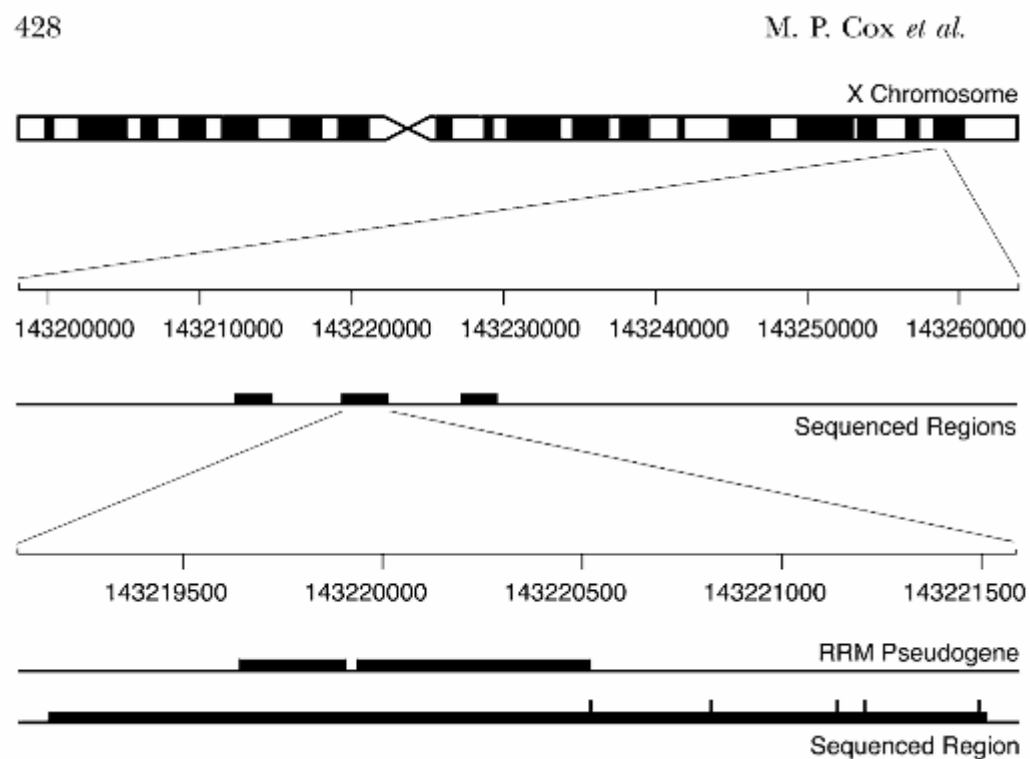
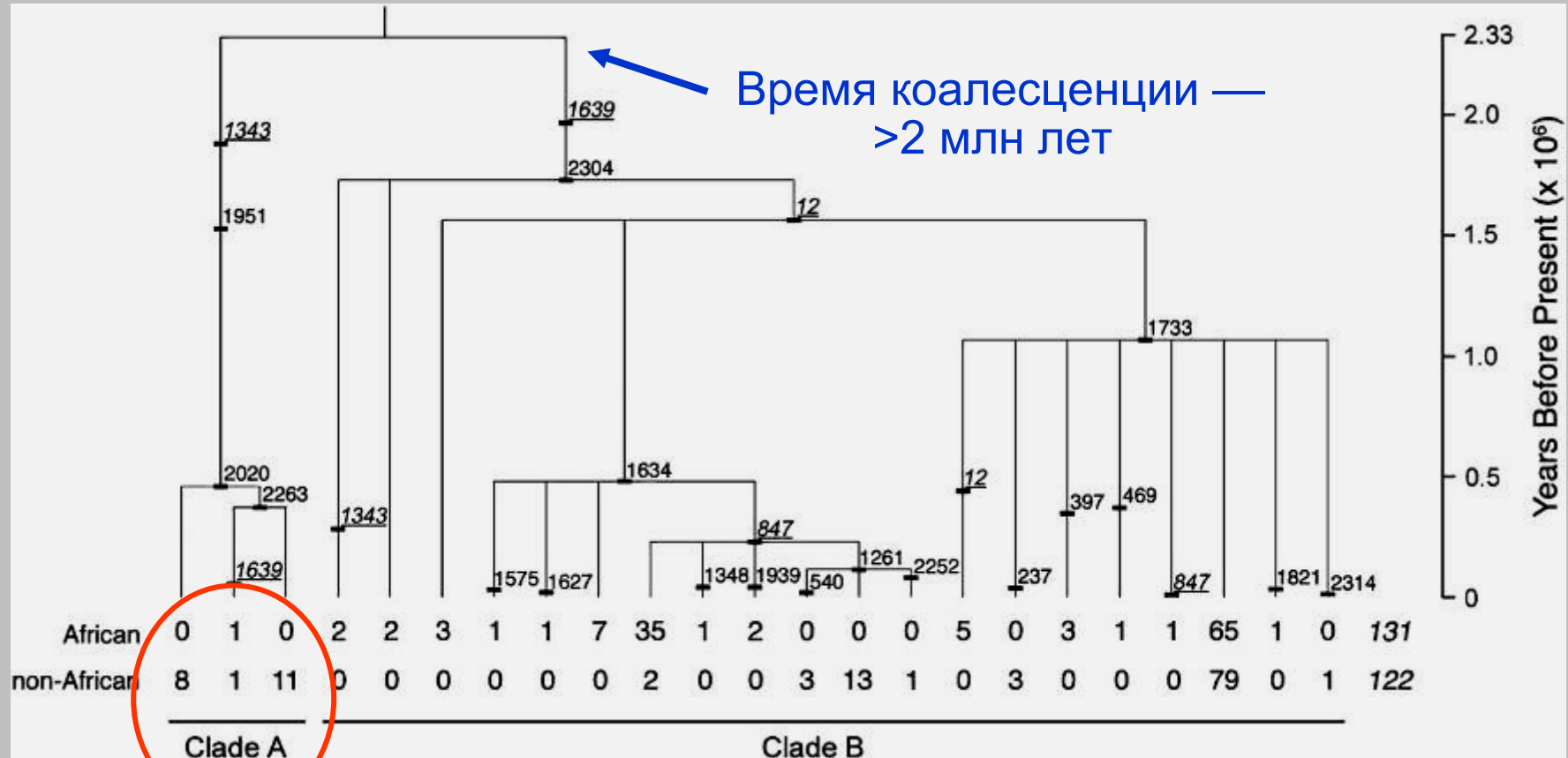


FIGURE 1.—Location of the *RRM2P4* locus on the X chromosome (top bar), positions of the three sequenced regions (middle bar), and placement of the *RRM2P4* pseudogene fragments relative to the *RRM2P4* central region (bottom bars). Vertical bars in the central region indicate SNPs defining the two basal clades. All coordinates correspond to the human genome UCSC March 2006 build.

## Генеалогия аллелей псевдогена *RRM2P4* (Garrigan e.a. 2005; Cox e.a., 2008)



Генетическое наследие питекантропов? Из 21 носителя  
архаического варианта – 20 жителей Юго-Восточной Азии

Среднеплейстоценовые гоминины из  
Цзиньнюшаня и Дали (Китай, 200-250 тыс. л.н.):  
прогрессивные черты у поздних эректусов



Возможно, с их потомками смешались ранние  
сапиенсы – мигранты из Африки, достигшие  
Восточной Азии ок. 60 тыс. л.н.

**В 1997 г. группа Сванте Паабо впервые секвенировала мтДНК неандертальца**



**Вывод: отличие от сапиенсов очень велико.  
Неандертальцы – отдельный вид.  
Свидетельств гибридизации с сапиенсами нет.**



J.Krause A.Briggs R.Green S.Pääbo

**Но с тех пор...**

# Выделен «языковой ген» *FOXP2* у неандертальцев (Krause et al. 2007)

***FOXP2* Gene of Neandertals 1909** Последовательность нуклеотидов в локусе *FOXP2* хромосомы 7 у человека, высших антропоидов, и неандертальцев

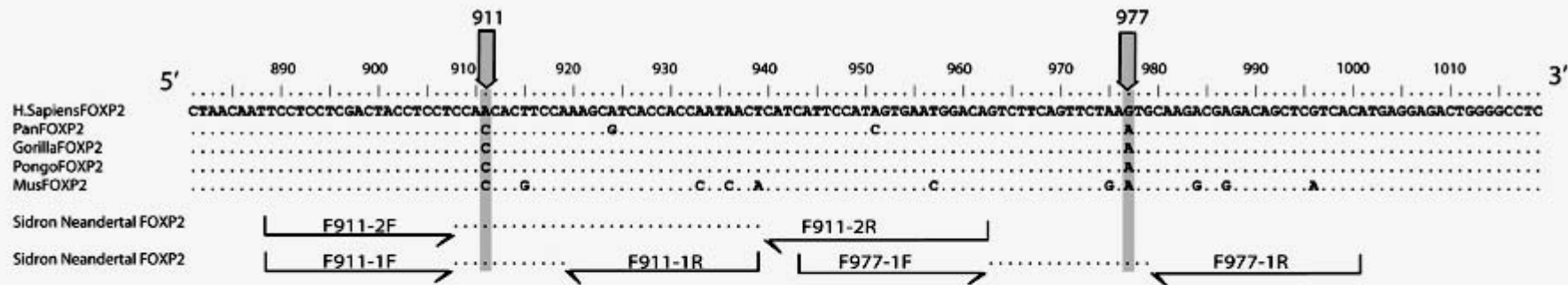


Figure 1. Sequence Alignment of Nucleotide Positions 880–1020 from the *FOXP2* Gene

The two nonsynonymous nucleotide substitutions on the human lineage are indicated by arrows. Identical positions in the alignment are given as dots. The three primer pairs used to retrieve the two substitutions from the El Sidrón Neandertals are indicated by arrows.

Наследие общего предка? (Krause et al., 2007)  
Получен от сапиенсов? (Coop et al., 2008)

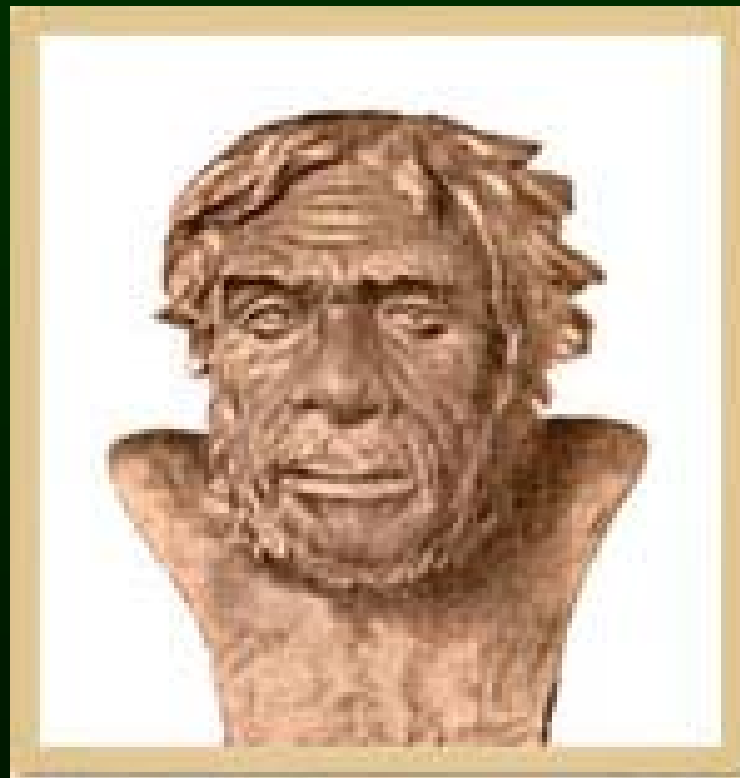


Подъязычная кость неандертальца из Кебары  
неотличима от человеческой



а значит...

# Неандертальцы, видимо, владели речью



## Смешивались ли неандертальцы с сапиенсами?

- **Нет** – данные о мтДНК (Currat, Excoffier 2004; Serre et al. 2004)
- **Нет** – данные Y-хромосоме (Krause et al. 2007)
- **Да** – данные о >1 млн пар нуклеотидов неандертальца из Виндии (Green et al. 2006)
- **Нет, или < 20%** – данные о меньшем участке ДНК (Noonan et al., 2006; Green et al. 2009)
- **Да, > 5%** – данные о ДНК современных европейцев (Plagnol, Wall 2006)

## Последние данные о смешении сапиенсов с неандертальцами (Green et al. 2010)

Секвенировано 60% неандертальского генома — 4 млрд нуклеотидов от 3 индивидуумов из Виндии — и соответствующие участки ДНК у 5 современных представителей разных рас.

### Выводы:

У современных евразийцев — 1-4% неандертальских генов. У африканцев (йоруба, сан) этих генов нет.

У евразийцев (француза, китайца) и папуаса доля неандертальских генов одинакова. Значит, они получены при смешении общих предков евразийцев и жителей Южной Пацифики с неандертальцами на ранней стадии заселения сапиенсами Евразии.

## Генетическое наследие неандертальцев у современных людей?

- Гаплогруппа D микроцефалина (регулирует рост мозга – древнее 1 млн лет. Гораздо более часта в Евразии, чем в Африке; получена от неандертальцев ~37 тыс. лет назад? (Evans et al. 2006; Hawks et al. 2008)
- Аллель H2 тау-белка (защищает от нейродегенеративных болезней). Древность – 30-10 тыс. лет; встречается только у европеоидов; получен от неандертальцев? (Hardy et al. 2005)

## Морфологические свидетельства неандертальского наследия у сапиенсов верхнего палеолита

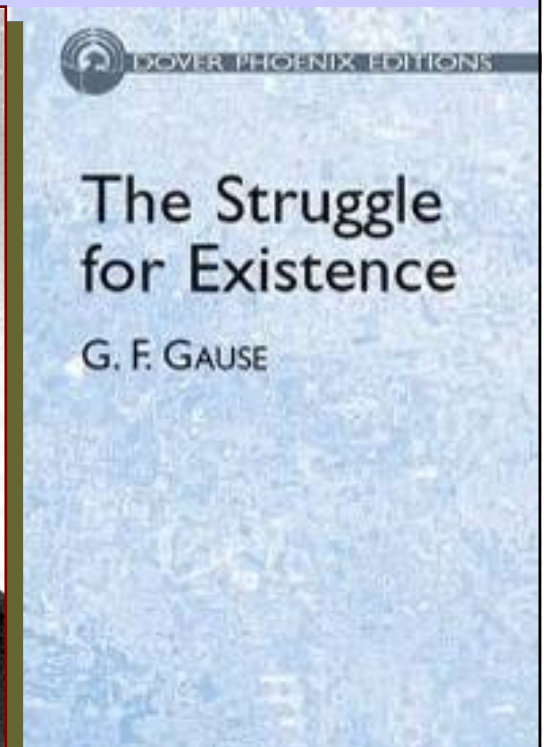
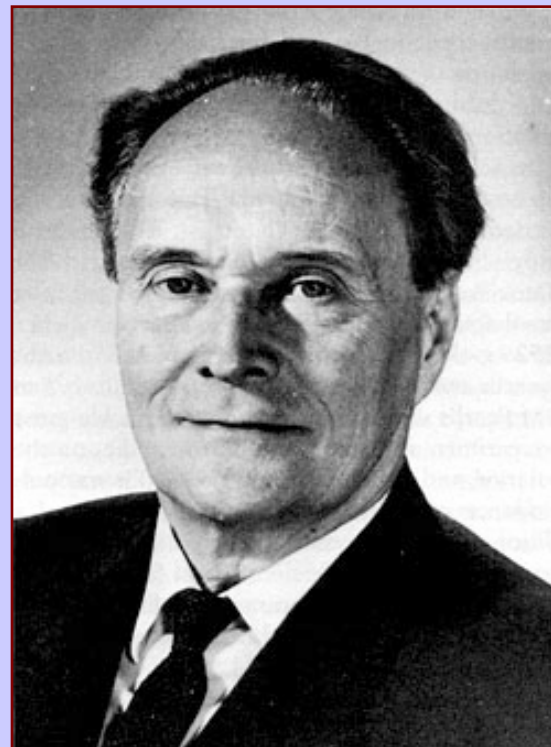


огромная длина ключицы

очень крупные  
передние зубы

Аборигены Европы (неандертальцы) сосуществовали с иммигрантами (сапиенсами) на протяжении более 10 тыс лет. Они освоили верхнепалеолитическую культуру (самостоятельно? заимствовали у сапиенсов?) и, возможно, дожили бы до наших дней, если бы не...

Закон Гаузе:  
Два вида не могут  
занимать одну  
экологическую нишу



Спасибо за внимание!