



## 5. PŘÍKLADY STUDIA HISTORIE POPULACÍ

## Metody studia historie populací

- 1) **Metody studia genetické rozmanitosti** – komplexní fenotypové znaky, molekulární znaky.
- 2) **Mechanismy evoluce** – mutace, přírodní výběr, genový posun a genový tok
- 3) **Anageneze x kladogeneze** - co je vlastně druh
- 4) **Dva příklady studia historie populací** - historie irské populace  
- odštěpení člověka od lidoopů
- 5) **Rozšíření zemědělství do Evropy** – migrace technologie nebo zemědělců  
(příklad užitečnosti genetických analýz)

## Genetika a historie – dva příklady

Rekonstrukci historie na základě genetických dat

↙  
uvnitř jednoho druhu

Studium historie irské populace

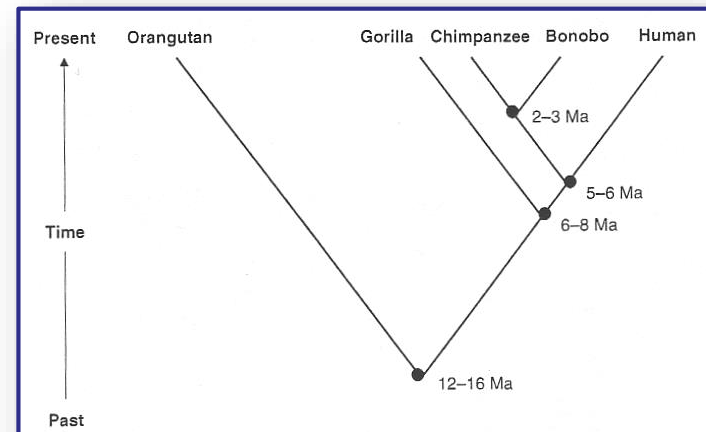
Sledujeme na základě současných evolučních trendů uvnitř jednoho druhu.



↘  
příbuznost mezi druhy

Odštěpení člověka od lidoopů

Ukazuje studium evoluční historie dvou odlišných druhů, které se oddělily před několika miliony let.



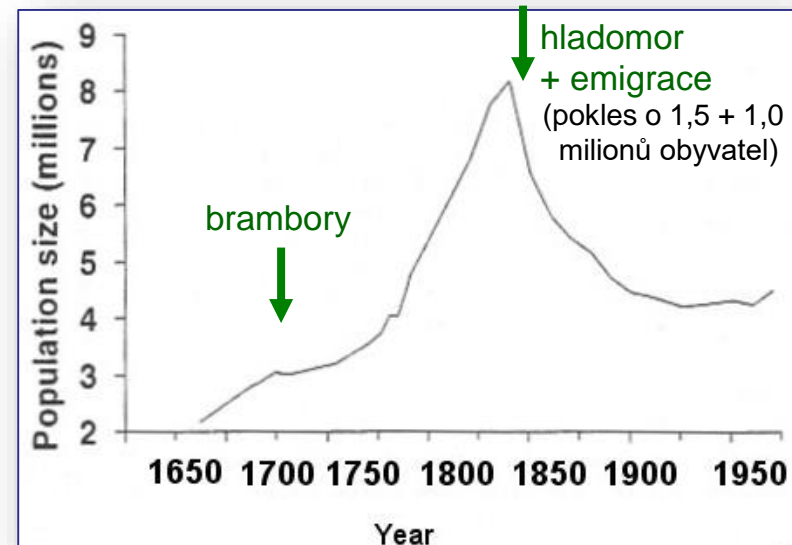
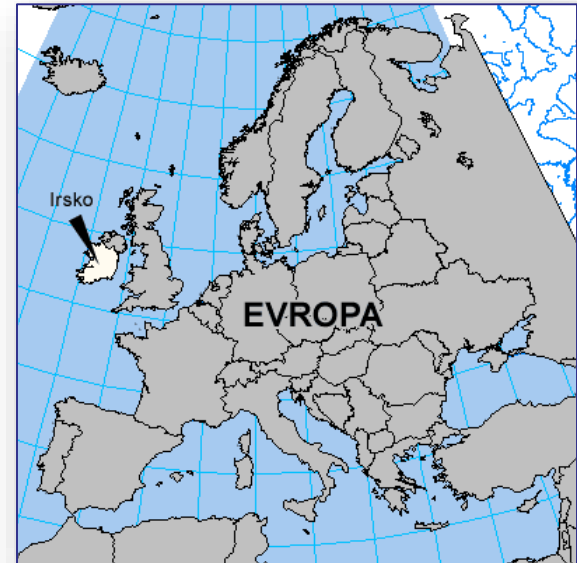
**Příklad 1:**

**Studium historie irské populace**



## Studium historie irské populace

- historie populace na irském ostrově je přitažlivá pro historiky a antropology již po dlouhá léta
- Irsko bylo **poprvé osídleno již před více než 4000 lety** postupně Vikingy, anglo-normanskými nájezdníky a nakonec imigrací Skotů a Angličanů
- v demografické historii Irska lze sledovat jednak **významný nárůst velikosti populace** na začátku 18. století (brambory v Irsku jako základní potravina) a naopak **velký pokles** v období velkého hladomoru
- změny ve velikosti populace a migrace = **genetický posun a genový tok**



## Studium historie irské populace

- současné Irsko je tvořeno dvěma celky – Irskou republikou a Severním Irskem
- my však budeme studovat populaci jako celek, napříč celým ostrovem
- historii irské populace budeme studovat nejdříve **pomocí fenotypových znaků** - antropometrická měření z poloviny 30. let 20. století (C. Wesley Dupertuis)
- Dupertuis zpracoval antropometrická a demografická data u téměř **9 000 dospělých irských mužů**
- podobně jeho kolegyně Helen Dawson u vzorku téměř **2 000 dospělých žen**
- v roce 1978 začínají Michael Crawford a John H. Relethford (student) tato data zpracovávat



## Studium historie irské populace

### Problémy související s antropometrickými daty.

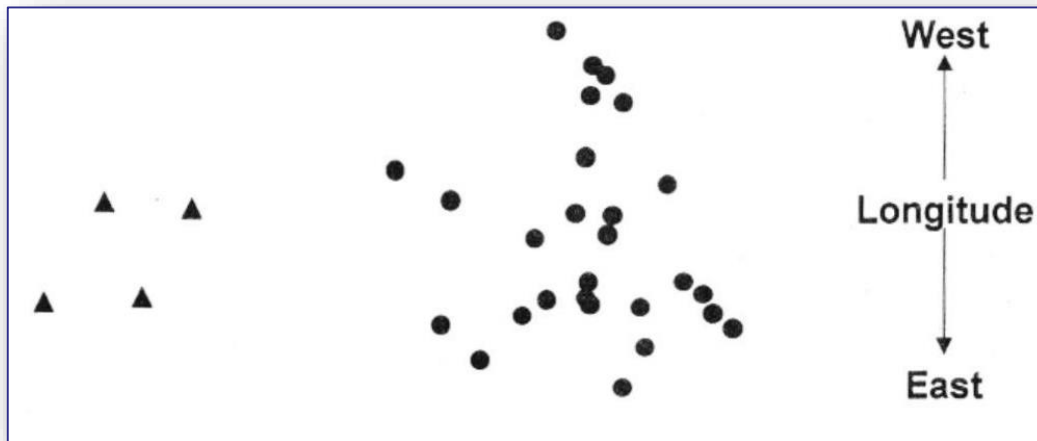
- antropometrická data nejsou pro tyto studie tak vhodná jako genetická - sice odrážejí genetické rozdíly mezi populacemi, ale **jsou ovlivněny také podmínkami prostředí**
- nicméně genetická data nebyla k dispozici a **fenotypová variabilita** se dá **slušně použít pro odhad genotypové variability** právě zejména v těch případech, kdy jsou studované populace v podobných podmínkách prostředí i kultury
- k vyjádření příbuznosti byla použita tzv. **fenetická vzdálenost** (*phenetic distance*) – pomocí fenotypových rozdílů mezi populacemi odhadujeme genetické vzdálenosti (měřené jako veškeré genetické rozdíly)

### Úprava a výběr dat:

- tato data ještě mohou být ovlivněna také **věkem**
- **antropometrická data** týkající se především měření různých částí těla jsou často **ovlivněna prostředím a stravou** = byly **vybrány** pouze **takové charakteristiky, které jsou maximálně vypovídající a nejsou těmito faktory tolik ovlivňovány**

## Studium historie irské populace

- po mnoha letech práce byly získány zajímavé výsledky
- na základě antropometrických údajů byla provedena **analýza fenetické vzdálenosti, vždy mezi dvěma populacemi navzájem** (celkem 31 krajů = populací), celkem 465 kombinací



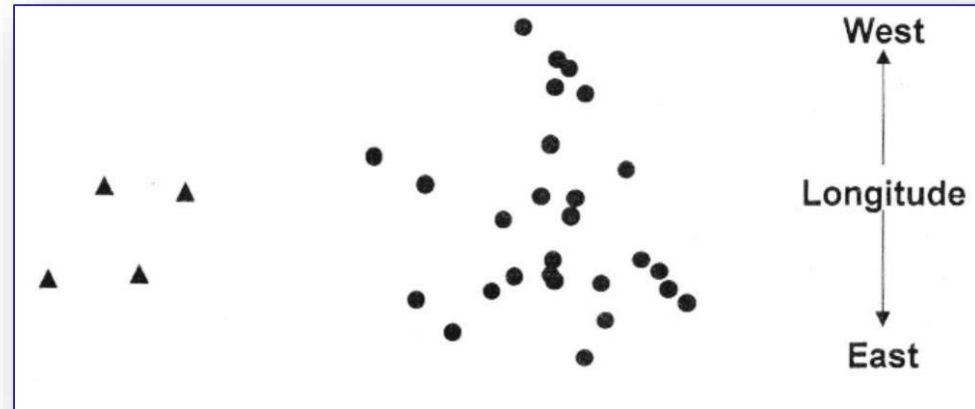
Mapa fenetických vzdáleností

- graf znázorňuje **fenetickou podobnost** studovaných populací **jako vzájemnou polohu jednotlivých populací**

Pozn.: každý jedinec je ztotožněn s místem (krajem) svého narození



## Studium historie irské populace



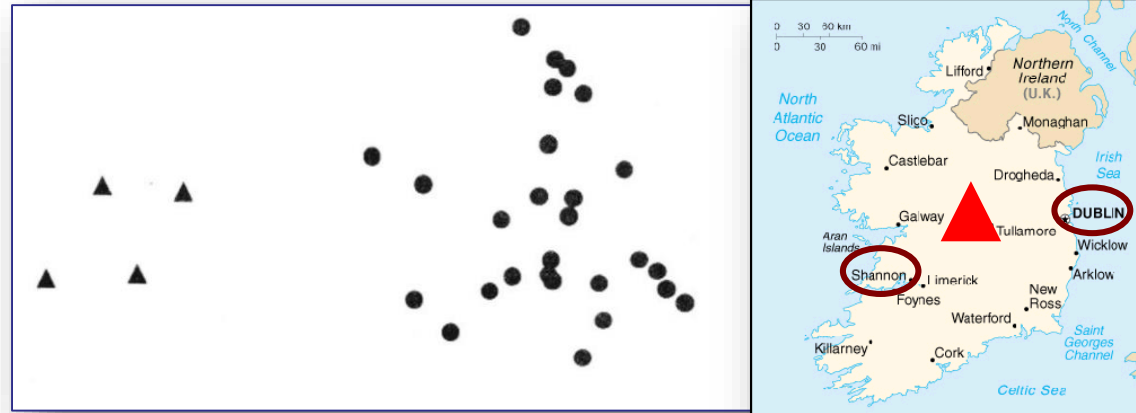
- čtyři populace (trojúhelníky) jsou jasně odděleny od zbylých - **všechny tyto čtyři populace pochází z irského středozemí**
- můžeme tedy předpokládat, že geograficky **centrálně lokalizované populace jsou si podobnější než ostatní**
- to může být **důsledek** například **migrace**, která procházela středem ostrova - avšak ve skutečnosti toto **není pravá příčina**

## Studium historie irské populace



### Závěr 1

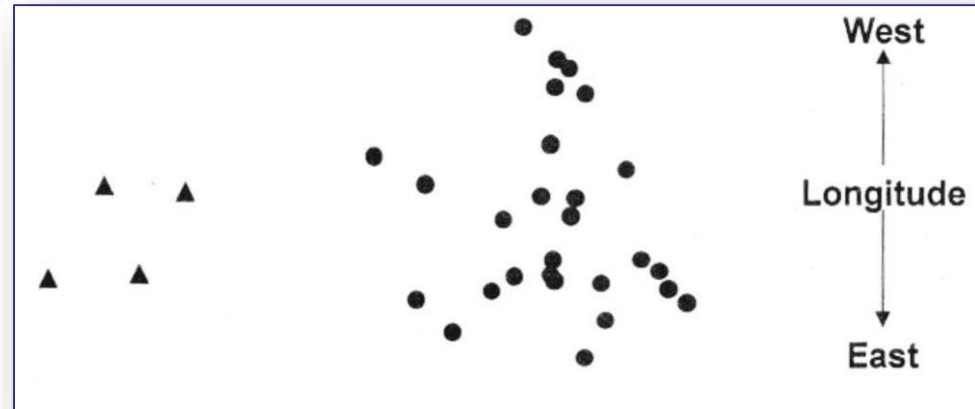
#### Vikingská stopa



Reálnější příčinou odlišnosti je samotná historie země - v populacích irského středozemí je mnohem významnější **příměs Vikingských populací** než na východě nebo západě

- **Vikingská invaze** do Irska začala v roce 794 a **byla omezena zejména na pobřežní oblasti** (například Dublin)
- nicméně **Vikingové** se také plavili z Atlantského oceánu přes **Shannon River** právě do **irského středozemí**, kde provedli **velké osídlení**
- toto velké množství osídlenců v kombinaci s následným křížením způsobilo, že právě **zde je větší příměs vikingské DNA** než kdekoliv jinde v Irsku = **tyto populace jsou tak mírně odlišné od těch ostatních**

## Studium historie irské populace



Tato analýza však ukazuje ještě jeden **zajímavý jev**, pokud se podíváme na **geografickou pozici ostatních populací mimo středozeří** (znázorněny jako kolečka)

= **silná korelace** – do jednoho shluku se sdružují populace ze **západního pobřeží** (v grafu nahoře) a **východního pobřeží** (v grafu dole)

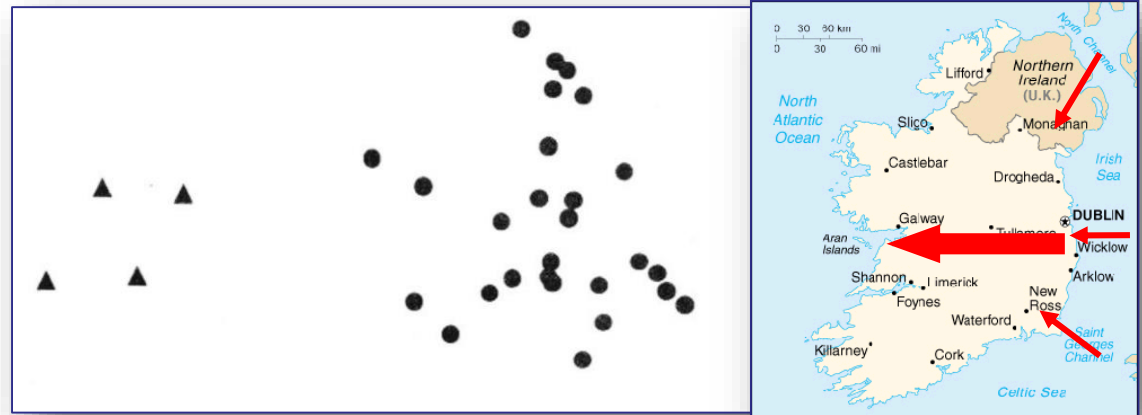
Seskupení je **v souladu s jinou studií** irské populace, která probíhala později **na základě již klasických genetických markerů**

= **ukazuje na východně-západní gradient** v podobnosti jednotlivých populací

## Studium historie irské populace

### Závěr 2

#### Anglická stopa

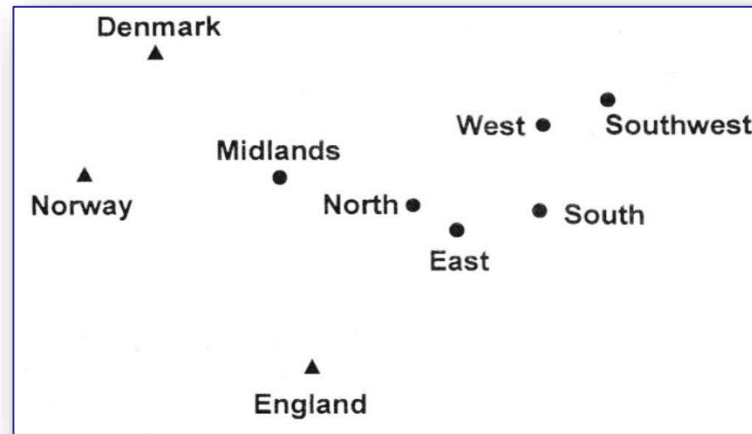


Tento gradient pravděpodobně odráží **imigrační historii** Irska:

- **kolonizace z Anglie a Walesu** započala někdy kolem roku 1600 a to nejvíce na severu, východě a jihovýchodě Irska
- rozložení populací v grafu tak odráží **kombinaci imigrace s rozdílným genovým tokem**

## Studium historie irské populace

**Další analýzy**

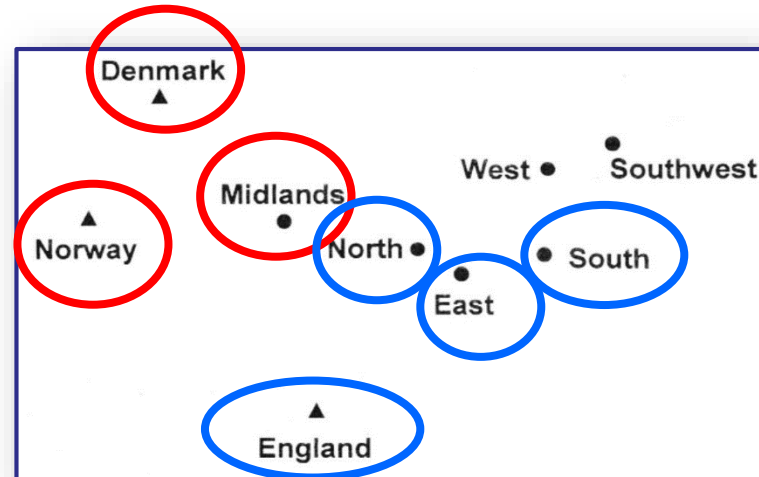


Provedené závěry byly **podpořeny další studií:**

data z Irské populace byla **porovnána s antropometrickými daty z Anglie, Norska a Dánska** (Norsko a Dánsko mají vikingskou minulost)

## Studium historie irské populace

### Další analýzy

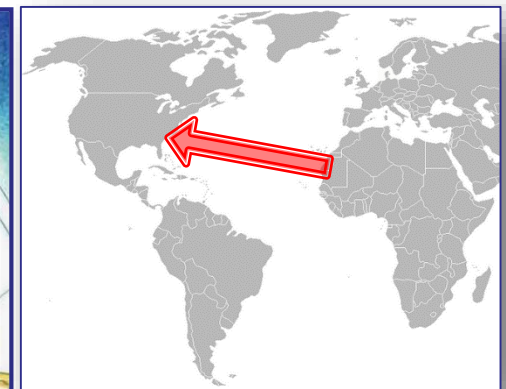
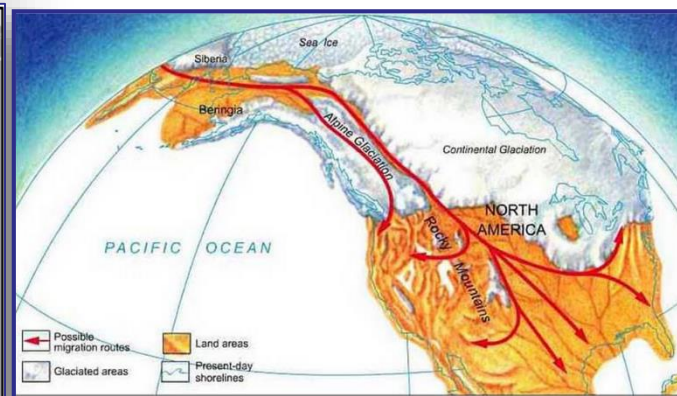
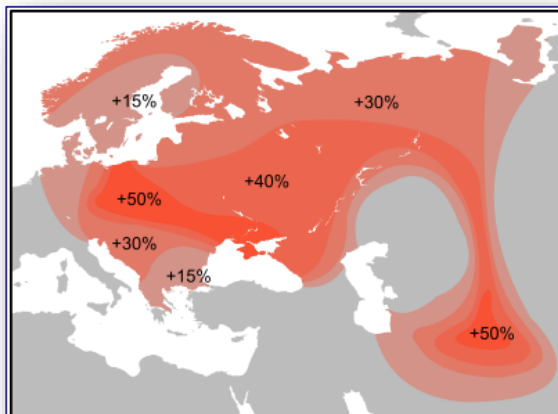


- graf ukazuje fenetickou mapu pro tyto populace společně s 6 geografickými zástupci irských populací
- lze vidět, že **irské středozevní populace jsou velmi podobné skandinávským**, což potvrzuje vliv vikingských předků
- také potvrzen **geografický gradient irských populací, kdy severní, východní a jižní regiony Irska mají blíže k Anglii než západní**, což svědčí o podpoře faktu zmiňované migrace z Anglie
- tyto výsledky byly u irských populací **potvrzeny** také ještě **později studiem krevních skupin** (North *et al.*, 2000)

## Studium historie irské populace

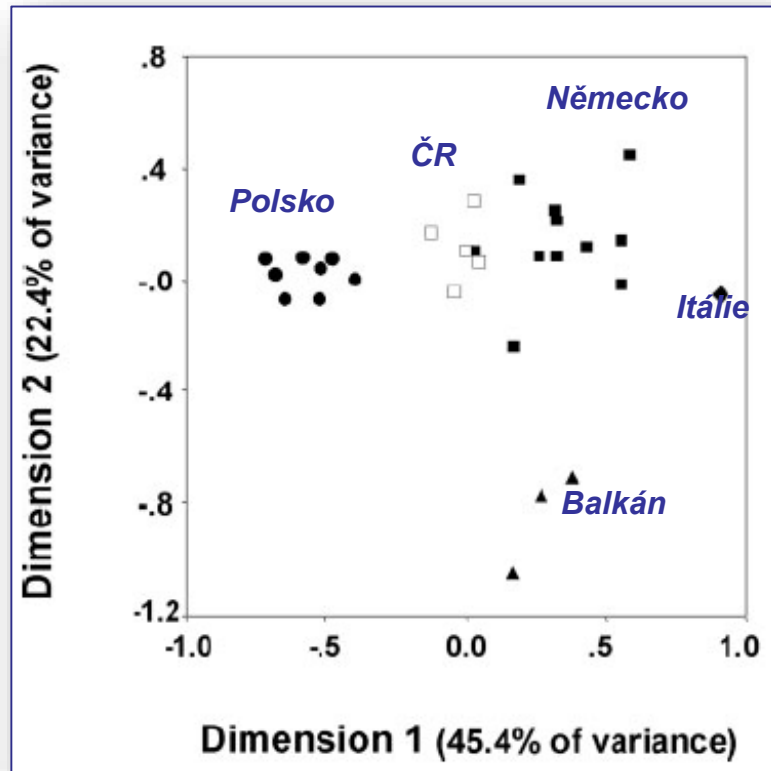
### K čemu lze využít takové studie?

- na základě genetické variability lze popsat historické události jak na lokální, tak regionální úrovni
  - např. - studium migrace populací a jejich genů po Evropě
  - rozšíření zemědělství (viz dále)
  - pátrání po původu domorodých obyvatel Ameriky (indiánů) a vztahy mezi nimi
  - nebo genový tok mezi evropskými osadníky a africkými otroky v raném stádiu kolonizace Ameriky



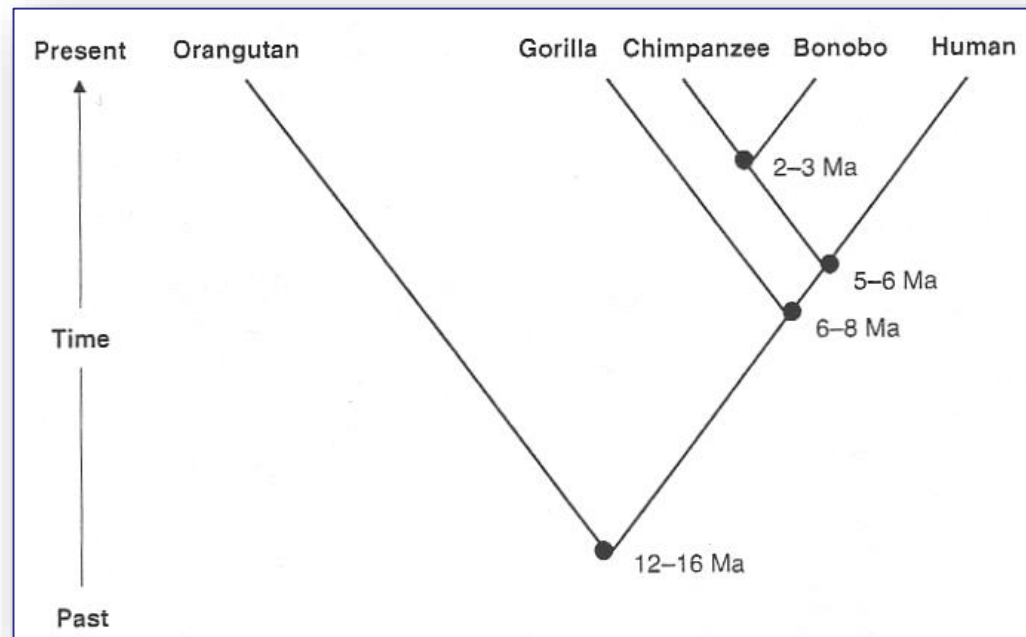
## Zajímavost

- Luca *et al.* (2006) analyzovali **chromozom Y** (19 haploskupin) **v ČR**
- četnost jednotlivých haploskupin – různé migrační vlny – neolitická, postneolitická, migrace po 2. světové válce



- všechny markery dohromady:
  - populace ČR má **nejblíže populaci Polska a Německa**
  - **nejvzdálenější je balkánská** populace
- souhlasí s výsledky pro centrální Evropu:
  - **silná migrace z euroasijských stepí** (haploskupina R1a, R1b)
  - **menšinová migrace z Balkánu** (zemědělství, haploskupina I)



**Příklad 2:****Evoluční odštěpení člověka od lidoopů**

## Evoluční odštěpení člověka od lidoopů

- zajímavá však je nejen historie v rámci jednoho druhu, ale i **studium genetické historie odlišných druhů**
- zájem antropologů je namířen především na studium genetických odlišností mezi lidmi a ostatními druhy primátů - **rekonstrukce historie speciace v rámci vyšších primátů**

## Evoluční odštěpení člověka od lidoopů

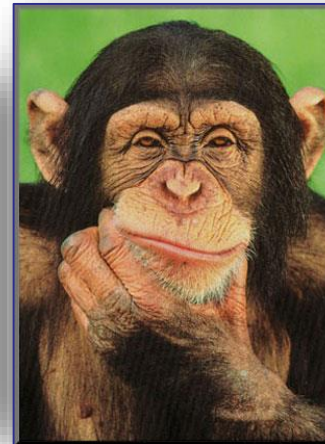
- jeden z hlavních objevů se týká příbuznosti člověka a velkých opic – konkrétně **vztahy mezi** zástupcem asijských velkých opic - **orangutanem** a třemi africkými zástupci velkých opic – **gorilou, šimpanzem a bonobem**



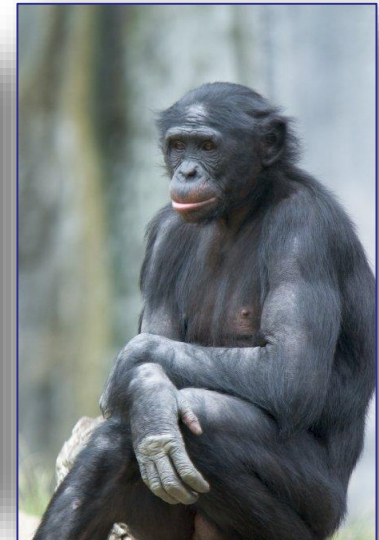
orangutan



gorila



šimpanz



bonobo

## Evoluční odštěpení člověka od lidoopů

- všechny uvedené druhy (stejně jako menší lidoop gibbon) jsou označováni jako **hominidi**
- hominidi např. **nemají oproti opicím ocas a mají pohyblivá ramena**, která jim umožňují zvednout paže, ruce nad svojí hlavu - využívají toho při ručkování po větvích nebo při zavěšování (lidé jsou také hominidy – např. děti na hřišti)
- **člověk je** v rámci hominidů **tradičně stavěn odděleně od velkých lidoopů** – důvodem jsou obvykle charakteristické znaky – lidé oproti velkým lidoopům chodí výhradně po dvou, jsou méně ochlupení, mají velký mozek a malé špičáky
- **tato klasifikace** na člověka a velké lidoopy **však vůbec neodráží evoluční historii**
- někteří vědci (**Charles Darwin, Thomas Henry Huxley**) si už dříve všimli, podle některých anatomických podobností, že lidé a afričtí lidoopi jsou si více příbuzní než jsou si afričtí lidoopi příbuzní s asijským orangutanem

**Podíváme se tedy na tento problém evoluční příbuznosti mezi žijícími druhy na základě využití genetických metod, porovnáním genetické podobnosti.**

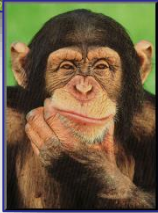
## Evoluční odštěpení člověka od lidoopů

- velmi **blízká příbuznost** mezi člověkem a africkými lidoopy (především šimpanzem) byla **prvně prokázána pomocí analýzy krevních bílkovin**
- a **později** byla potvrzena i na základě **analýzy DNA**
- příklad takové analýzy ukazuje obrázek - **jeden shluk (klastr) představuje člověk s africkými lidoopy** a odděleně stojí orangutan



- **těsná genetická příbuznost odráží nedávný společný původ** (stejným způsobem, jako je vaše DNA podobnější DNA vašeho sourozence než třeba DNA bratrance)
- **obecně větší genetická podobnost mezi dvěma druhy nasvědčuje, že jsou tyto více příbuzné a nedávno spolu sdílely společného předka**

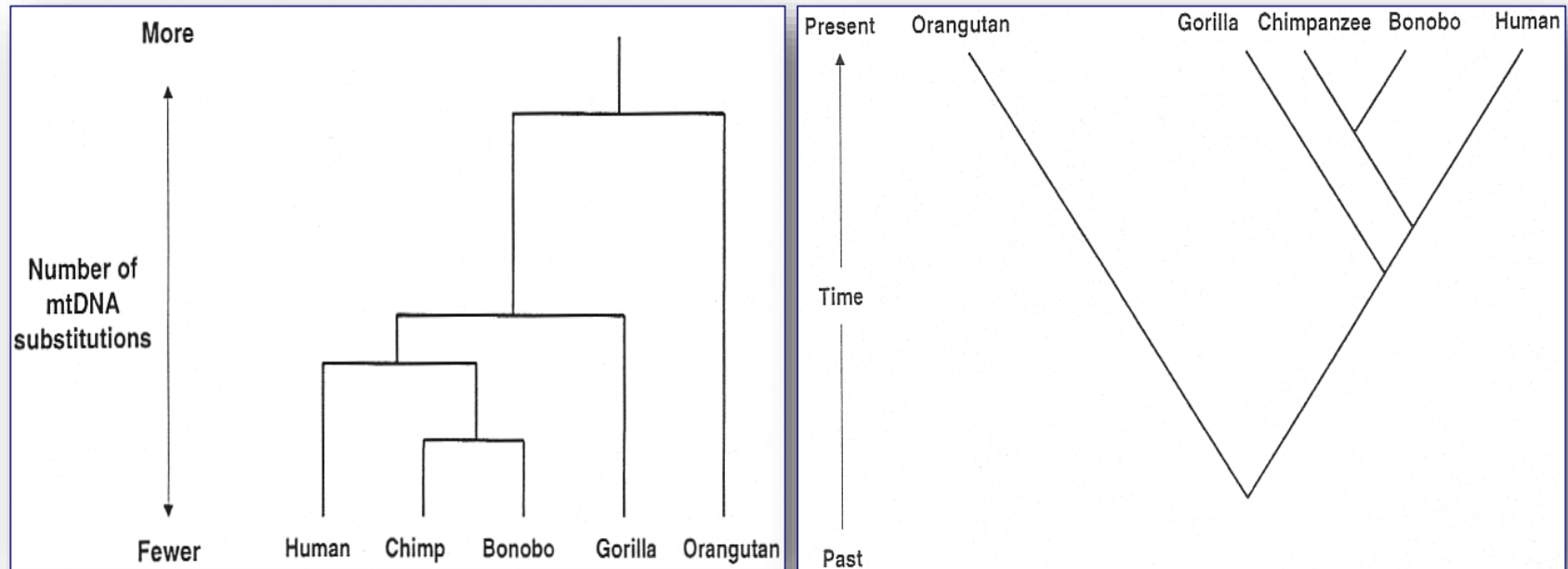
## Evoluční odštěpení člověka od lidoopů



- **genetické důkazy** tedy jednoznačně ukazují, že **lidé a afričtí lidoopi** jsou geneticky navzájem podobnější než jsou si podobní například s orangutanem

## Evoluční odštěpení člověka od lidoopů

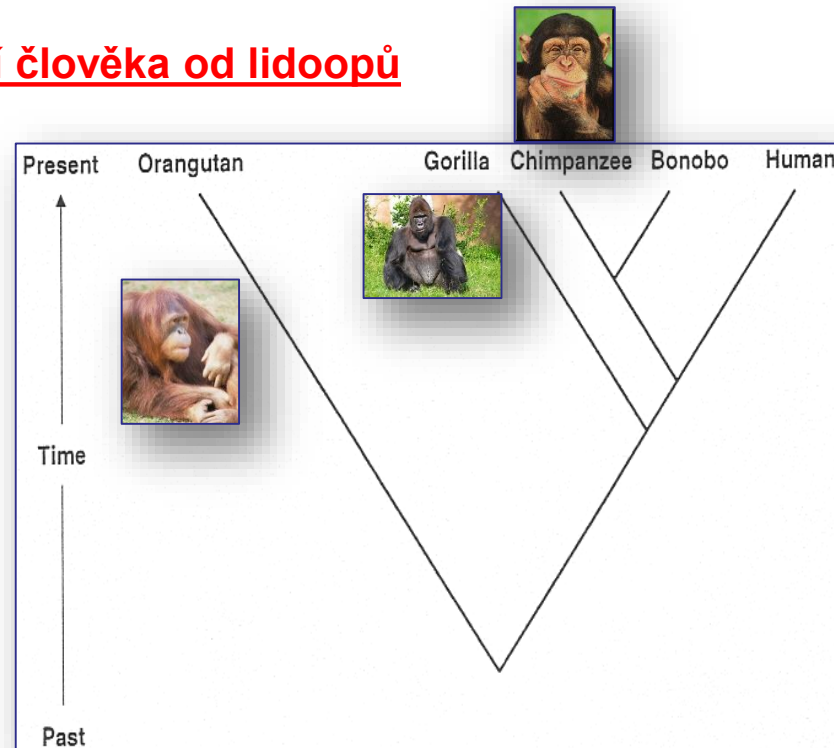
- to znamená, že **lidé a afričtí lidoopi sdíleli společného předka později (nedávno)** a naopak mnohem dříve sdíleli společného předka s orangutanem



- avšak i přes větší fyzickou podobnost velkých lidoopů navzájem (oproti člověku) - **nelze vytvořit oddělenou skupinu lidoopů od člověka – podobnost je velká**

= bylo prokázáno jak na krevních proteinech (počátek 90. let 20. st.), tak později pomocí analýzy DNA - **člověk a šimpanz spolu sdílí přes 98 % genů**

## Evoluční odštěpení člověka od lidoopů



- **genetická data podpořila model**, podle kterého se **společný předek hominidů rozdělil ve dvě linie** - jednu vedoucí k dnešnímu orangutanovi a druhé vedoucí ke společnému předku afrických lidoopů a člověka, kteří se od sebe oddělili v nedávné minulosti
- protože rychlost (četnost) změn je u některých molekulárních markerů více či méně konstantní = můžeme odhadnout čas, **kdy došlo k takovému oddělení dvou druhů** na základě tzv. „**molekulárních hodin**“

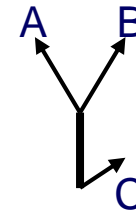


## Evoluční odštěpení člověka od lidoopů

### Molekulární hodiny

- základní myšlenka je, že **na základě genetických dat** lze provést jakousi **kalibraci** těchto **molekulárních hodin** za **pomoci fosilních nálezů** a odhadnou tak čas nedávné speciace
- například máme tři žijící druhy A, B a C
- mezi těmito druhy známe genetickou vzdálenost vyjádřenou jako počet rozdílů mezi nimi navzájem:

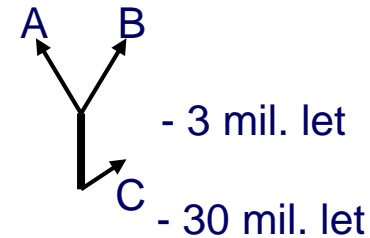
vzdálenost mezi A a B = 3  
 A a C = 30  
 B a C = 30



- druhy **A a B mají mladšího společného předka**, protože **jsou si navzájem více příbuzné** než je každý z nich příbuzný s druhem C – menší počet odlišností = větší podobnost
- = druh C se v evoluční historii oddělil od společného předka jako první a teprve později následovalo rozdělení na druhy A a B

## Evoluční odštěpení člověka od lidoopů

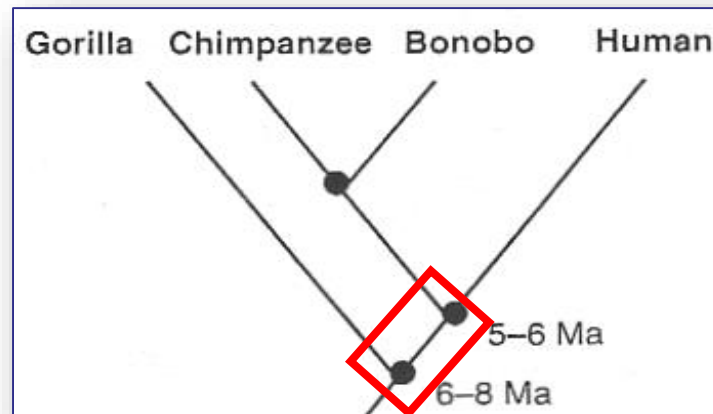
vzdálenost mezi A a B = 3  
 A a C = 30  
 B a C = 30



- nyní je možné celou situaci **kvantifikovat** - vzdálenost mezi A a B je **desetinová** oproti vzdálenosti mezi A a C nebo B a C
  - dále víme **na základě fosilních důkazů**, že linie vedoucí k druhu C **se oddělila před 30 miliony lety**
- = druhy A a B se tedy od sebe oddělily před  $30 \times 1/10 = 3$  miliony let
- pokud tedy máme k dispozici **evoluční strom** a důkazy o **konstantní rychlosti** změn, pak můžeme jednoduchou **kalibrací z fosilních nálezů doplnit údaje** do zbytku evolučního stromu

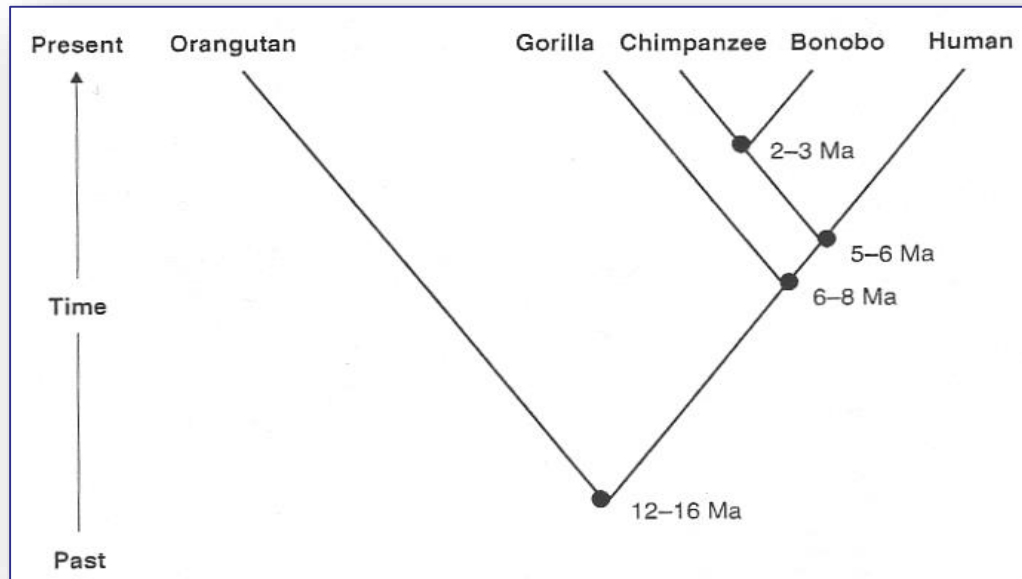
## Evoluční odštěpení člověka od lidoopů

- tento přístup poprvé použili Sarich a Wilson v 60. letech 20. století
- ke zjištění rozdílů mezi druhy použili rozdílů v **sekvenci proteinu albuminu**
- jejich závěr byl, že k oddělení linie ve směru k **africkým lidoopům a člověku došlo asi před 6 miliony let**



- toto datování však **vyvolalo velké kontroverze** – na základě fosilních nálezů došlo k oddělení před 15 až 20 miliony let (*Ramaphitecus*, později jako *Sivapithecus*)
- výsledky Sariche a Wilsona byly řadou paleoantropologů odmítnuty a vedly k rozsáhlé diskusi, zda **je přesnější fosilní nebo molekulární datování**
- k odmítnutí bohužel také přispělo vyjádření Sariche k fosilním nálezům a datování, že „*věci nejsou takové, jaké se zdají*“

## Evoluční odštěpení člověka od lidoopů



- **správnost** Sarichových a Wilsonových výsledků byla **později potvrzena** dalšími pracemi – **k oddělení hominidů došlo skutečně v období mezi 5 až 7 miliony let**
- **později** byla **správnost molekulárního přístupu (datování) potvrzena i fosilními nálezy** - *Ramaphitecus* je dnes považován za jednu z mnoha fosilií lidoopů **žijících před oddělením člověka od lidoopů** (není považován za hominida)
- **genetické a fosilní důkazy** se v tomto případě nakonec shodly, avšak debata o tom, **zda jsou lepší fosilní nebo genetické údaje**, stále pokračuje zejména v souvislosti s hledáním původu moderního člověka

## Dva příklady - shrnutí

Studium historie irské populace

Odštěpení člověka od lidoopů

- v obou příkladech jsme sledovali **genetickou vzdálenost (odlišnost)** mezi analyzovanými jednotkami:
  - odlišnými populacemi v rámci druhu v případě irské populace
  - odlišnými druhy ve druhém případě
- v obou příkladech podle principu, že **těsná genetická podobnost odráží společnou minulost**
- avšak **pozor** - přestože je **výsledek podobný**, tyto dva příklady se od sebe **zásadně liší**
- v případě irské populace byly antropometrické rozdíly mezi populacemi interpretovány jako **příčina genového toku** při migraci lidí do Irska – historie, struktura populace
- ve druhém případě však genetické rozdíly vznikají po **přerušení genového toku** a představují **nahromadění mutací a vlivu genetického driftu** na oddělení druhů –  
- fylogenetické větvení

Pozor - **nelze tyto přístupy zaměňovat** – např. u irské populace nelze na základě rozdílů uvažovat o nějakém větvení – tady nenastala reprodukční izolace – **stále tu probíhá genový tok**

- **a stejně nelze uvažovat ani naopak**, že mezi africkými lidoopy a lidmi je větší genový tok než mezi nimi a orangutany - **lidé a lidoopi jsou oddělené druhy a genový tok mezi nimi není možný**
  - je tedy zřejmé, že **vhodný model volíme podle studovaných populací** (jeden druh vs. více odlišných druhů)
  - avšak **při studiu původu moderního člověka není situace tak jasná**
    - **například nejsme schopni říct, zda-li archaické populace představují odlišný druh nebo nikoliv**
  - budeme tedy při interpretacích používat vždy kompatibilní model, což však samo o sobě neříká, že je to ten jediný správný a pravý pohled na věc, a že druhý model je nepoužitelný
- = budeme se řídit *Ockhamovou břitvou***

**Human Prehistory 101**

**Part 3:**

*Agriculture Rocks  
Our World*

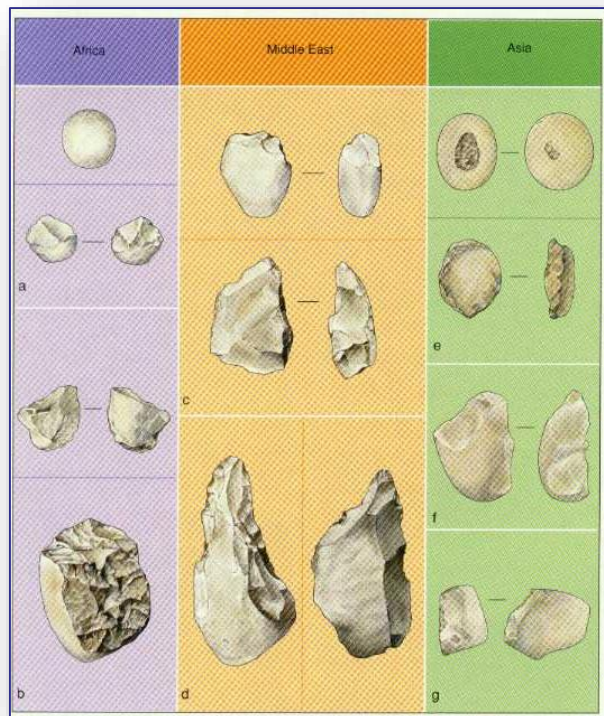
## Metody studia historie populací

- 1) **Metody studia genetické rozmanitosti** – komplexní fenotypové znaky, molekulární znaky.
- 2) **Mechanismy evoluce** – mutace, přírodní výběr, genový posun a genový tok
- 3) **Anageneze x kladogeneze** - co je vlastně druh
- 4) **Dva příklady studia historie populací** - historie irské populace  
- odštěpení člověka od lidoopů
- 5) **Rozšíření zemědělství do Evropy** – migrace technologie nebo zemědělců  
(příklad užitečnosti genetických analýz)



## Studium způsobu rozšíření zemědělství do Evropy

- v historii moderního člověka nastaly **dvě velmi významné** (revoluční) **změny** s velkým vlivem na jeho další vývoj
  - vznik **technologie výroby kamenných nástrojů** (před asi 2,5 miliony let)
  - vznik **zemědělství** (před asi 12 000 lety)

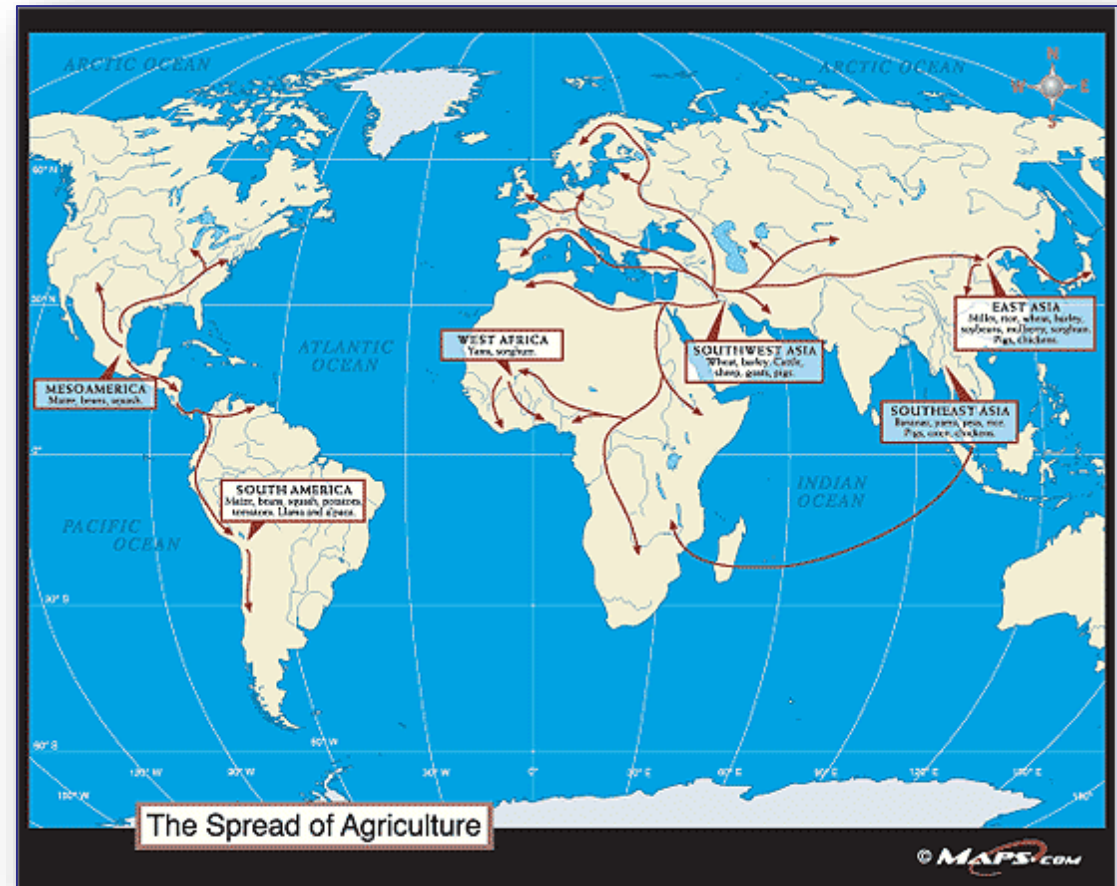


## Studium způsobu rozšíření zemědělství do Evropy

### Vznik zemědělství:

- dle **archeologických** nálezů – **míst původu je více**
- objevuje se v různých částech světa v rozdílnou dobu v průběhu posledních 10 000 letech

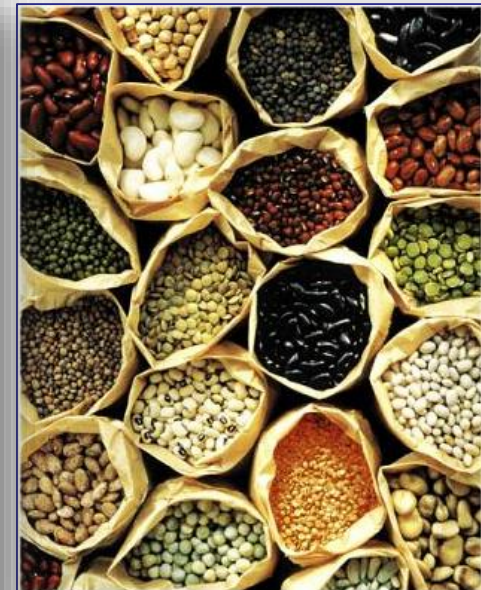
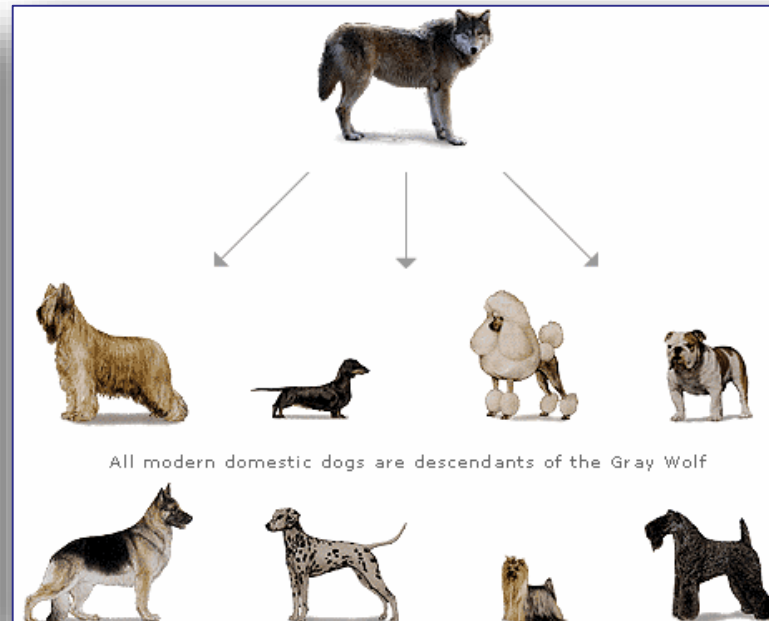
- Primárními místy jsou části:
  - Jihozápadní Asie
  - Východní Asie
  - sub-Saharská Afrika
  - Severní, Centrální a Jižní Amerika



## Studium způsobu rozšíření zemědělství do Evropy

### Vznik zemědělství:

- první důkazy o domestikaci rostlin a zvířat pocházejí z období před 12 000 lety z Jihozápadní Asie
  - před 12 000 domestikace psa\* a ovcí
  - před 11 000 domestikace kozy, pěstování pšenice, ječmene, čočky a dalších
  - před 8 000 až 7 000 lety pěstování rýže - Východní Asie



## Studium způsobu rozšíření zemědělství do Evropy

### Zajímavost – domestikace psa

viz „Další studijní materiály ve skriptech



*Slouží jako informace pro zájemce, není součástí zkoušky!*

## Scénáře vzniku zemědělství

změna klimatu

vs.

populační tlak

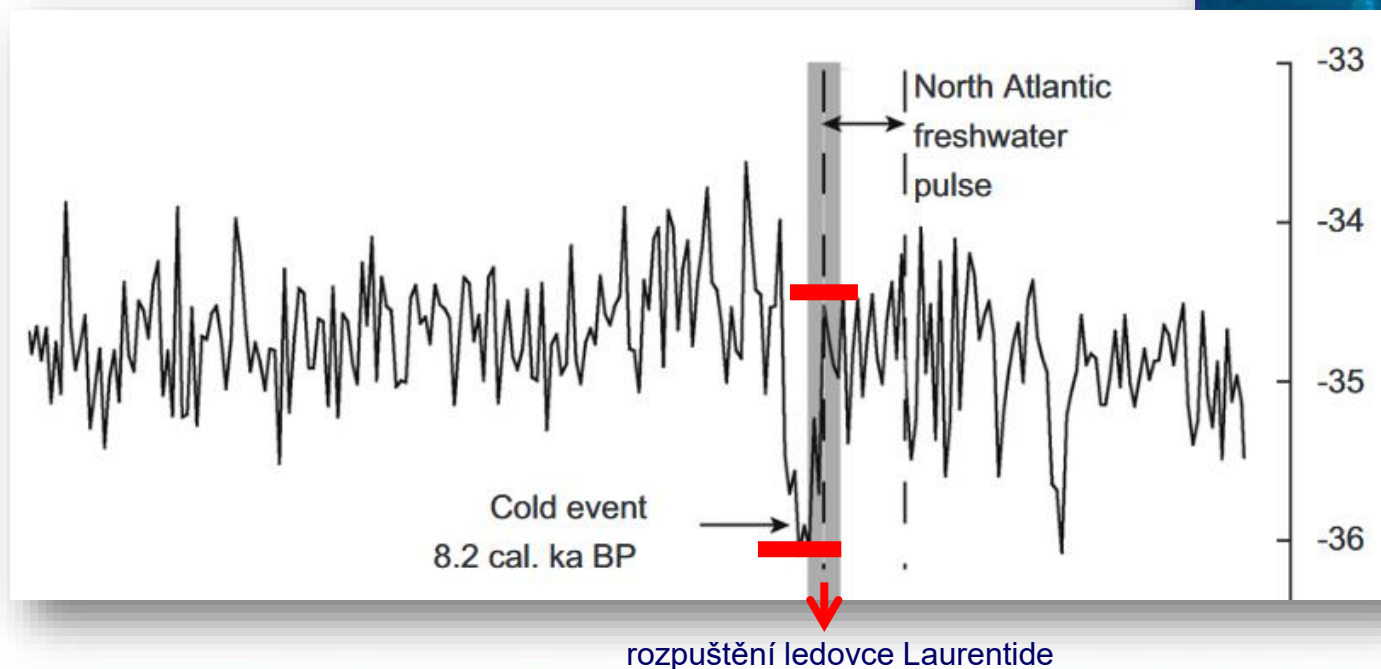
- **konec doby ledové** - tají ledovce, otepluje se

**Zajímavost – rozšíření zemědělství mohlo být vynucenou migrací vlivem změny klimatu:**

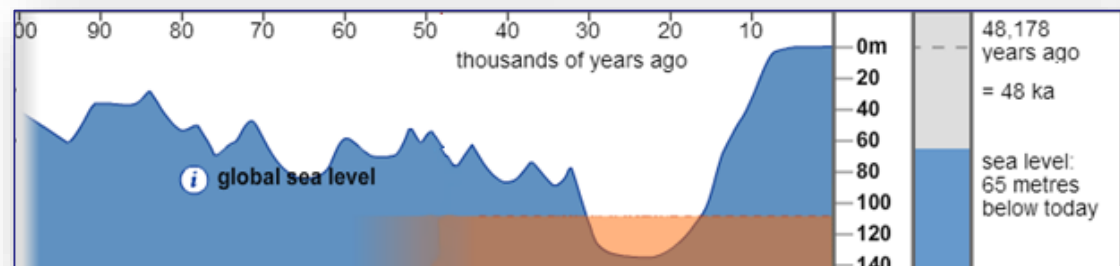
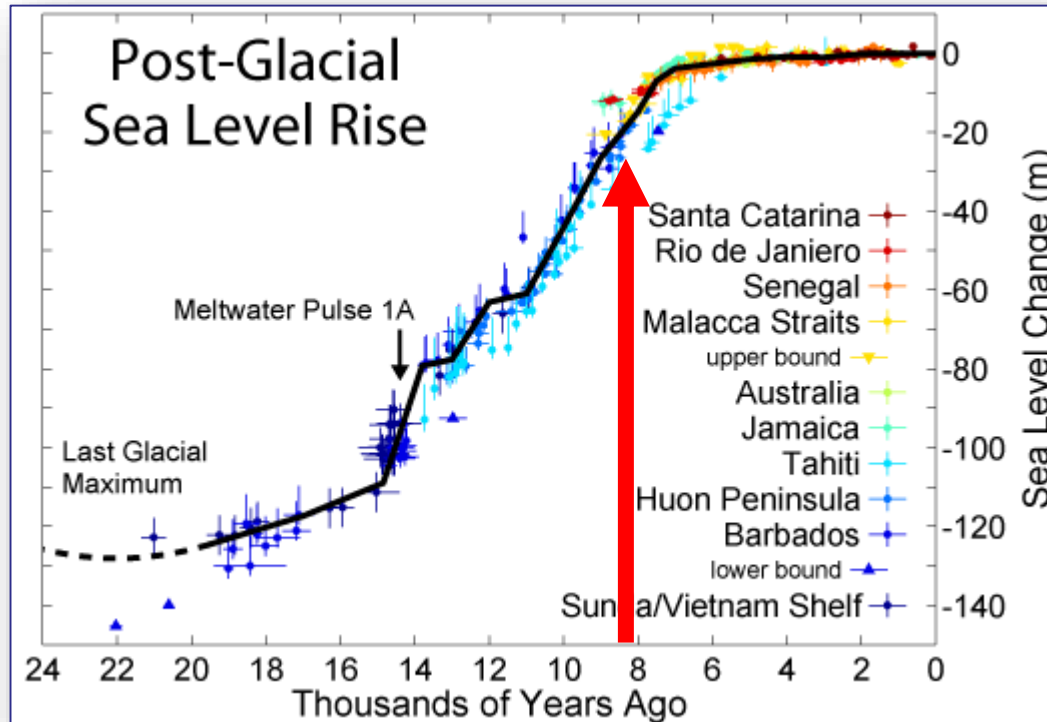
- např. před 8 740 - 8 100 lety rozpuštění **ledovce Laurentide**
- **náhlý vzestupu** mořské hladiny o 1,4 m
- **tání ledovců a vzestup moře se týkalo i Evropy**
- **zemědělci vytlačeni z pobřeží do vnitrozemí** = počátek expanze zemědělství (Turney and Braun, 2007)



Ledovec Laurentide pokrývající podstatnou část Severní Ameriky v období poslední doby ledové



## Zajímavost - hladina moře v posledních 25 000 letech



## Scénáře vzniku zemědělství

změna klimatu

vs.

populační tlak

- **konec doby ledové** - tají ledovce, otepluje se
- **lov a sběr poskytují více zdrojů**
- populace člověka se zvětšuje
- zmenšují se tlaky na pohyb = lidé zůstávají v určitých částech roku na jednom místě
- **zvyšuje se plodnost** = další růst populace
- **sběr a lov postupně nepokrývají potřebu**



## Scénáře vzniku zemědělství

změna klimatu

vs.

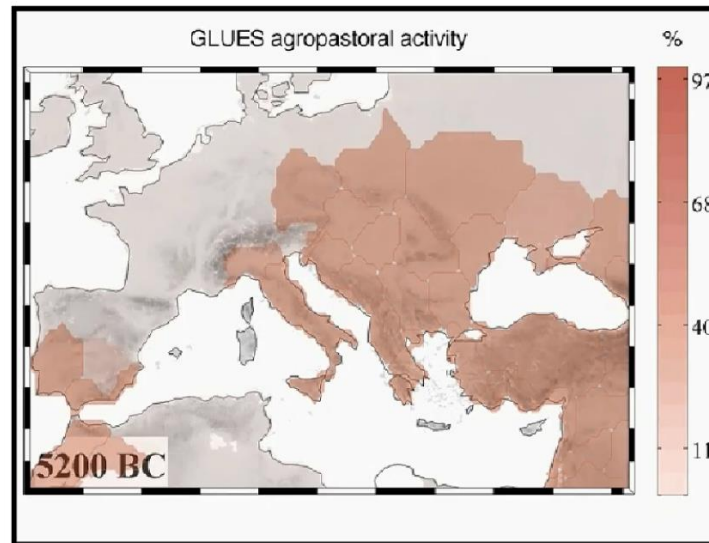
populační tlak

- **konec doby ledové** - tají ledovce, otepluje se
  - **lov a sběr poskytují více zdrojů**
  - populace člověka se zvětšuje
  - zmenšují se tlaky na pohyb = lidé zůstávají v určitých částech roku na jednom místě
  - **zvyšuje se plodnost** = další růst populace
  - **sběr a lov** postupně **nepokrývají potřebu**
- důvodem je **zvětšující se populace**
  - **nedostatek zdrojů** = snaha si vypěstovat
  - **počátky zemědělství**
  - dostatek zdrojů vede k růstu populace
  - růst populace tlačí na dostatek zdrojů
  - **vylepšování výnosů**
  - další růst populace .....= zacyklení

**Pravděpodobně se uplatňovaly oba scénáře podle místních podmínek.**

## Zemědělství v Evropě

- Evropa je jediným místem, kde zemědělství nevzniká, ale přichází odjinud
- dle **archeologických důkazů** má evropské zemědělství původ v Jihozápadní Asii z doby před 11 000 lety, odkud se po svém vzniku v následujících několika málo tisících letech rozšiřuje dále do Evropy ([video](#), Lemmen *et al.*, 2011) + cesta ze Severní Afriky
  - snad všechna v Evropě domestikovaná zvířata (vyjma skotu) a kulturní plodiny se objevují už dříve právě v Jihozápadní Asii

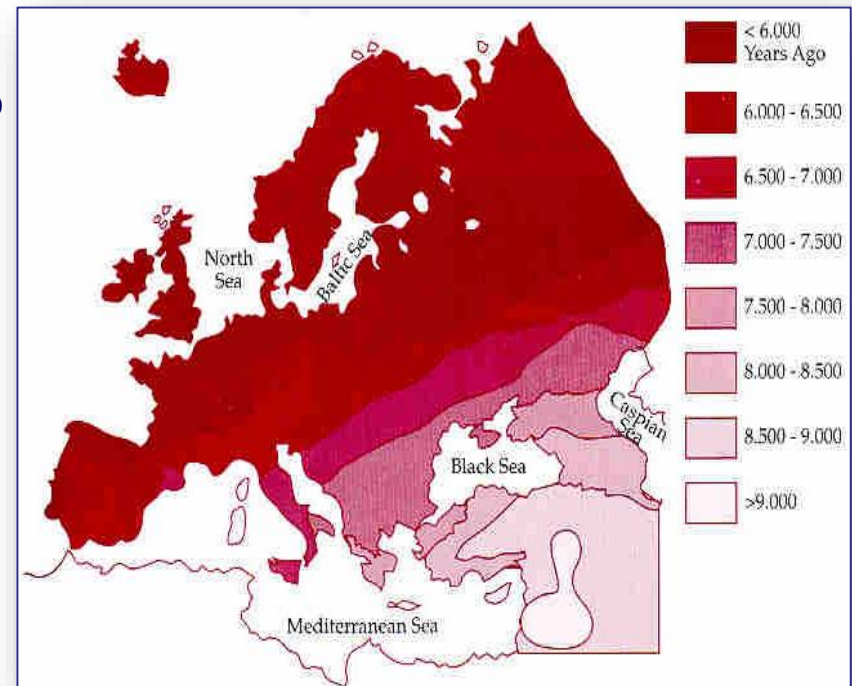


## Zemědělství v Evropě

- Evropa je jediným místem, kde zemědělství nevzniká, ale přichází odjinud
- dle **archeologických důkazů** má evropské zemědělství původ v Jihozápadní Asii z doby před 11 000 lety, odkud se po svém vzniku v následujících několika málo tisících letech rozšiřuje dále, včetně severní cestou do Evropy (Lemmen *et al.*, 2011)
  - snad všechna v Evropě domestikovaná zvířata (vyjma skotu) a kulturní plodiny se objevují už dříve právě v Jihozápadní Asii

- **počátky expanze zemědělství** lze klást do období **před 9 000 lety** – začíná se šířit z oblastí dnešního Iráku a Turecka směrem na severozápad do Evropy

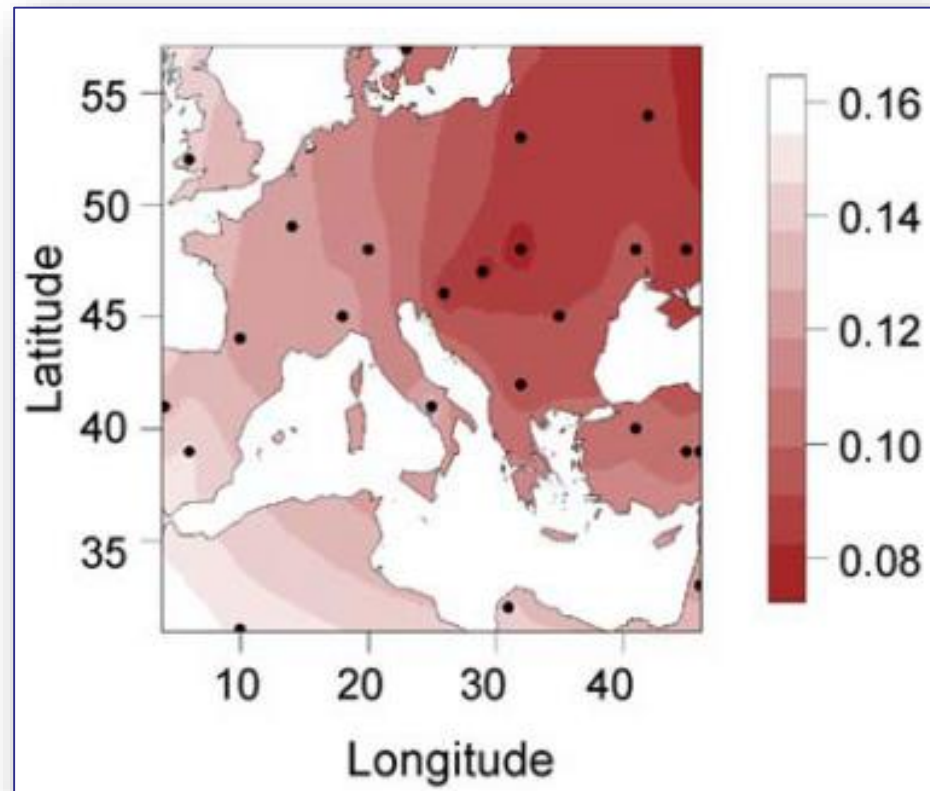
- Albert Ammerman a Luca Cavalli-Sforza
  - rychlost šíření zemědělství = asi **1 km / rok v severozápadním směru**



## Zemědělství v Evropě

Francois *et al.*, 2008 – **rozšíření evropských populací *Arabidopsis thaliana***

- hlavní migrační vlna **od východu k západu**
- šíření nastalo **před 10 000 lety s rychlostí 0,9 km / rok**
- rozšíření z východního refugia **po skončení doby ledové**
- **může dokládat cestu šíření zemědělství**

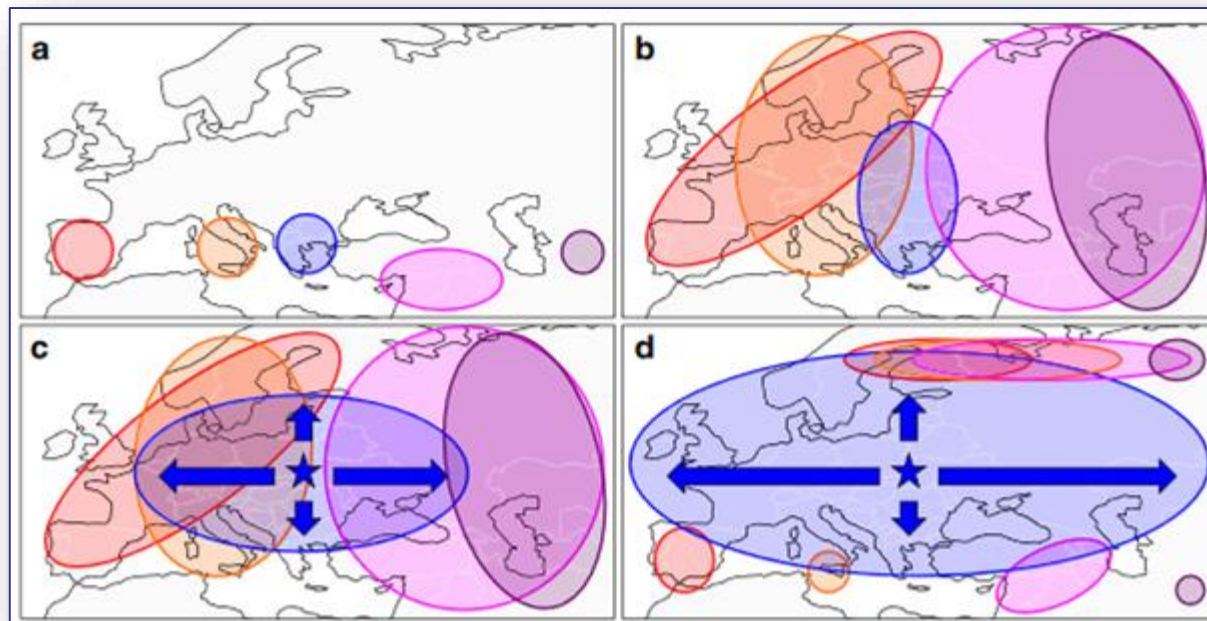


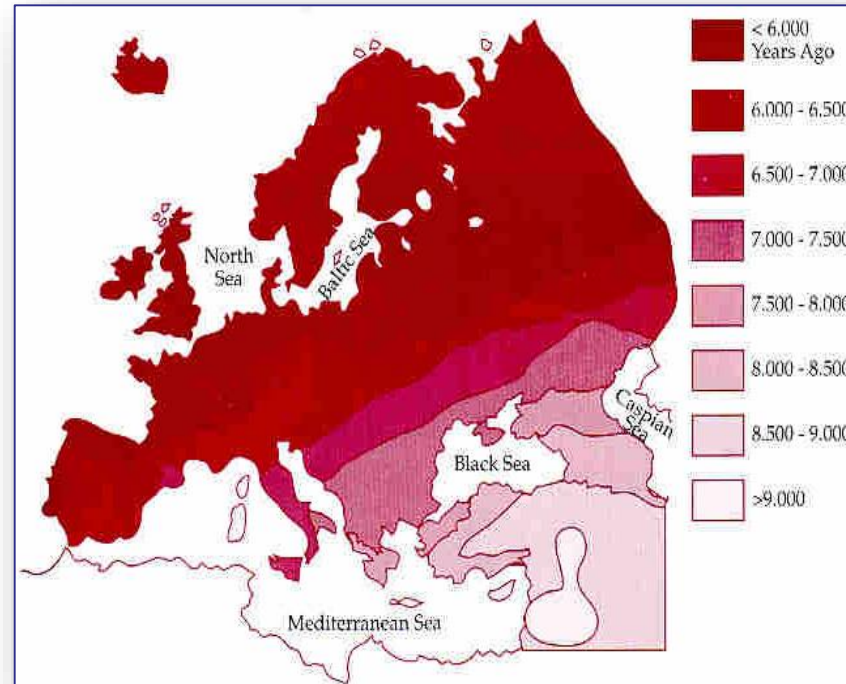
## Zemědělství v Evropě



Lee *et al.*, 2017 – **rozšíření evropských populací *Arabidopsis thaliana***

- genomická analýza (SNP)
- **potvrzeno** – rozšíření současných populací *Arabidopsis* souvisí s přechodem na zemědělství
- v době ledové populace zatlačeny do refugií (a)
- odtud se rozšířili po skončení doby ledové směrem na sever (b)
- později se však po Evropě rozšíří ve východně-západním směru jediná populace ze severního Balkánu a východní Evropy (c)
- genetické pozůstatky předchozích populací najdeme kolem Středozemního moře (d)





Šířilo se zemědělství do Evropy jako kulturní technologie („*cultural diffusion*“) nebo jako technologie nesená lidmi, zemědělci („*demic diffusion*“)?

## Přenos technologie („cultural diffusion“)

- mezi populacemi se šíří **zemědělské metody a technologie**
- **lidé** (zemědělci a lovci-sběrači) **zůstávají na stejném místě**
- zemědělství se šíří po Evropě **bez pohybu populací**



## Rozšíření lidmi („demic diffusion“)

- zemědělství se šíří po Evropě **spolu s lidmi**
- proces **migrace** a **populačního růstu**
- vlivem zemědělství se zvětšují populace zemědělců v jihozápadní Asii  
= expanze a hledání nových zdrojů  
= růst populace .....
- provázeno **křížením zemědělců s lidmi z lovecko-sběračských populací**

## Která teorie je platná?

- **archeologické důkazy** – jsou **v souladu s oběma teoriemi**, výsledek je v podobě archeologických nálezů stejný v obou případech
- Ammerman a Cavalli-Sforza – **genetické údaje mohou potvrdit nebo zamítnout migraci zemědělců (jejich genů)**
- **genetická struktura populací**
  - **odpovídá původní lovecko-sběračské genetické rozmanitosti = šíření technologie**
  - nebo
  - **současné populace nesou genetickou informaci typickou pro asijské jihozápadní populace = probíhalo křížení = zemědělství šířeno **migrací****



## Předpokládaný scénář pro migraci

Jihozápadní Asie

Východní Evropa

Západní Evropa

----->  
směr rozšíření zemědělství dle archeologických důkazů

### Četnost pomyslné asijské alely:

100 %

0 %

0 %

### Migrace populací z Jihozápadní Asie do Východní Evropy:

100 %

50 %

0 %

- 50 % genetické variability původní lovecko-sběračské populace
- 50 % genetické variability donorové zemědělské populace

### Pokračující migrace až do Západní Evropy:

100 %

50 %

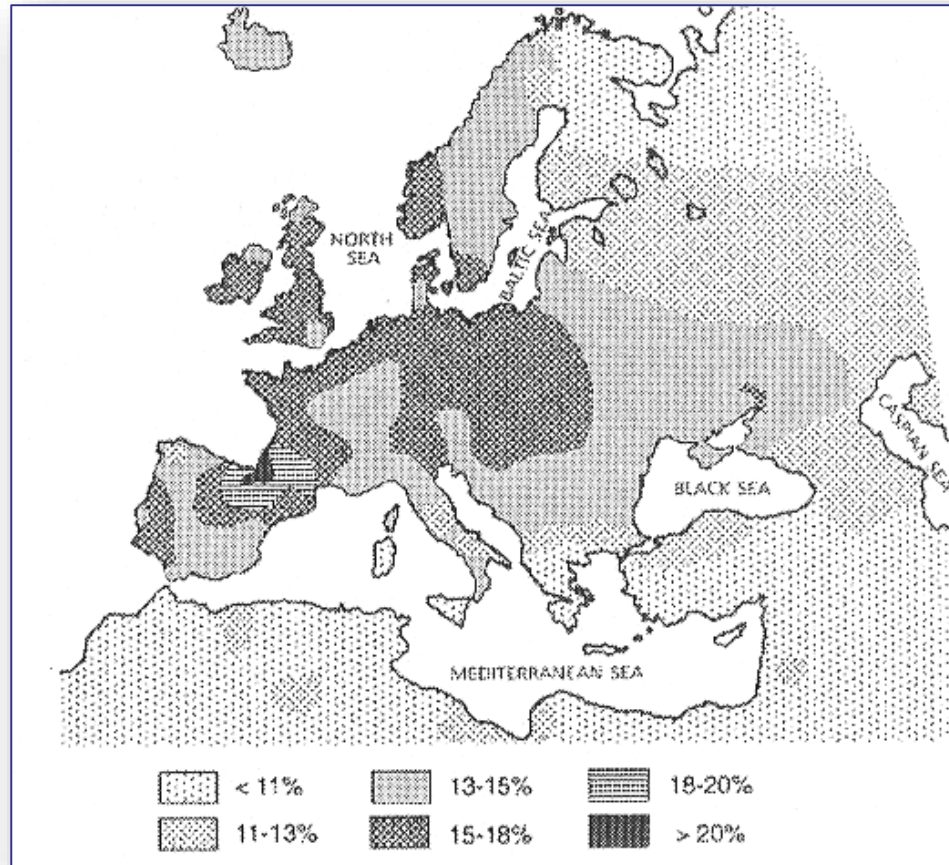
25 %

Geografický gradient alelové frekvence – **klinální charakter**

## Genetické důkazy pro scénář migrace

### Důkaz č. 1

- Cavalli-Sforza *et al.* **klinální charakter četnosti řady genů** v severozápadním směru



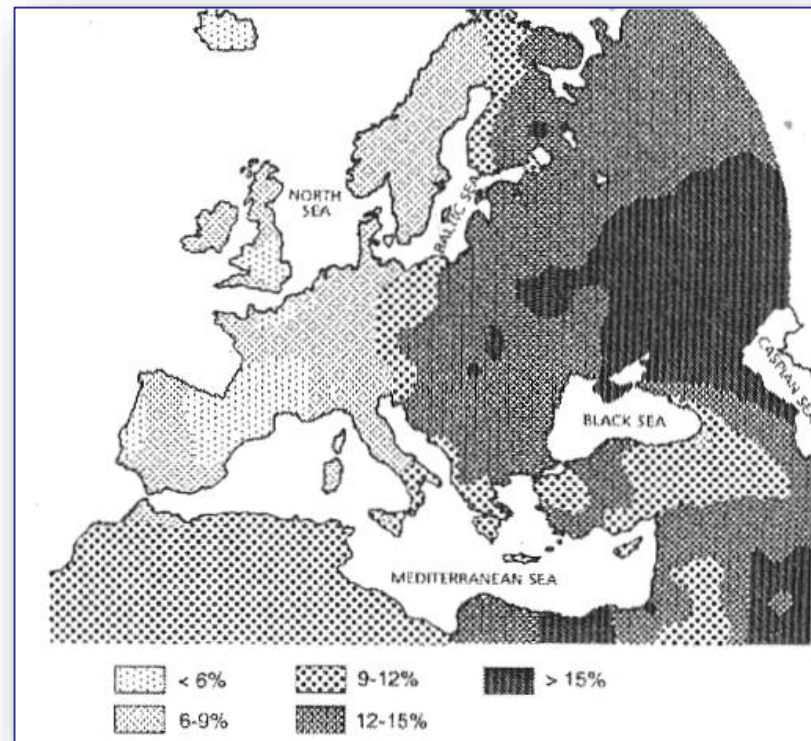
skupina Rh<sup>-</sup>

- výjimka: Severní Španělsko a Jižní Francie mají nižší výskyt Rh<sup>-</sup> = baskický původ

## Genetické důkazy pro scénář migrace

### Problém

- řada dalších genů potvrdila gradient v severozápadním směru, avšak ne všechny  
např. četnost alely pro krevní skupinu B v systému AB0 – východně-západní gradient
- odráží jinou migrační vlnu



## Genetické důkazy pro scénář migrace

### Důkaz č. 2

- **analýza velkého počtu genů** - ukáže na významnou migraci
- metoda je založena na statistické metodě označované jako „**principal components analysis**“ (**analýza hlavních komponent**, redukce dimenze příznakového prostoru, metoda extrakce příznaků)
- nalezne **statisticky platnou korelaci mezi četnostmi různých alel v různých evropských populacích** (jak úzce jsou mezi sebou korelovány různé alelové četnosti)
- **identifikuje nejpravděpodobnější prostorový vztah** mezi všemi alelami různých genů

- Cavalli-Sforza a kol. provedli tuto analýzu u **95 různých alel** v různých evropských populacích

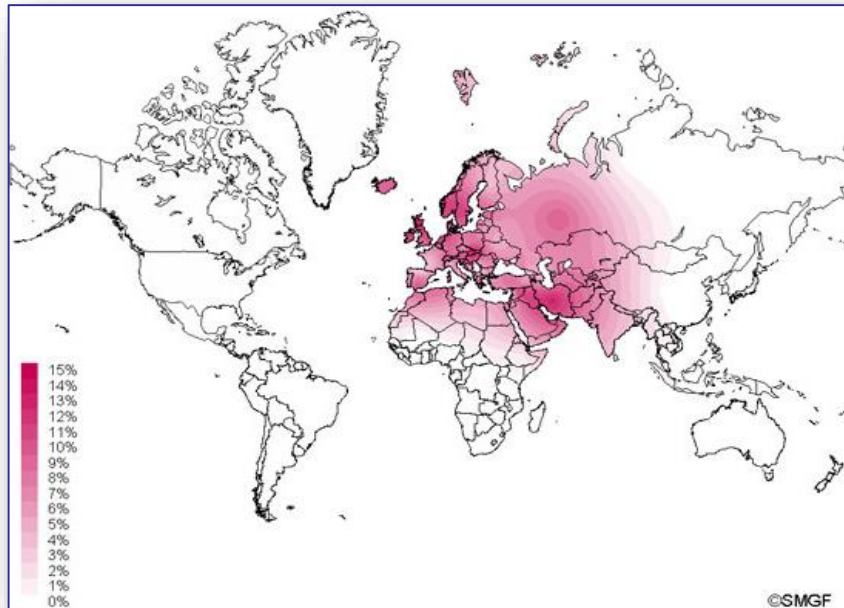


- **první hlavní komponenta** („first principal component“) – identifikuje hlavní, nejsilnější prostorový trend
- vyjadřuje se pro lepší názornost graficky (podobně jako např. izotermy v meteorologických předpovědních mapách)

## Jak velká byla migrace (křížení)

### genetická rozmanitost současných populací v Evropě by měla být tvořena:

- **příspěvkem** původních **paleolitických lovecko-sběračských populací**
  - **příspěvkem** **neolitických populací** z jihovýchodu Asie
- 
- Martin Richards a kol. (1996) analyzovali **mtDNA**
    - většina haploskupin v Evropě má stáří mezi 20 000 až 50 000 lety
    - **příspěvek neolitických populací byl tedy malý**
    - **dle mtDNA byl kulturní příspěvek významnější** než ten genetický (nevyvrací však scénář migrace)

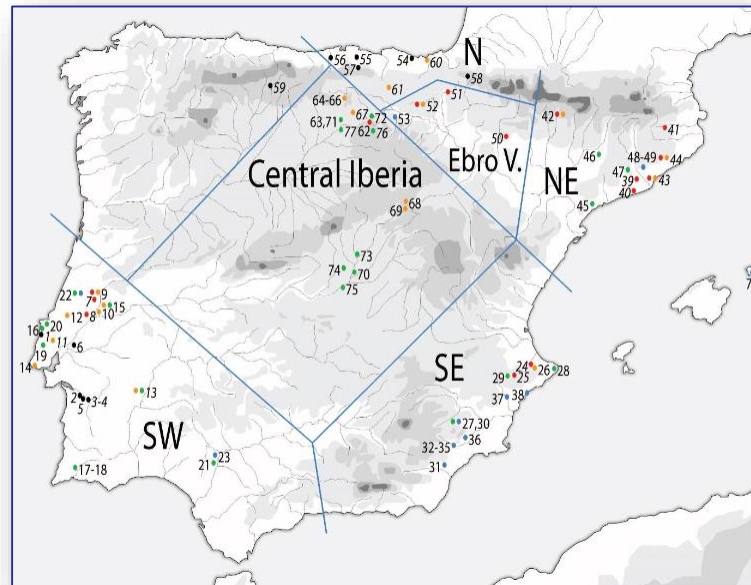


Příklad rozšíření haploskupiny J  
(mtDNA, 10 000 let)



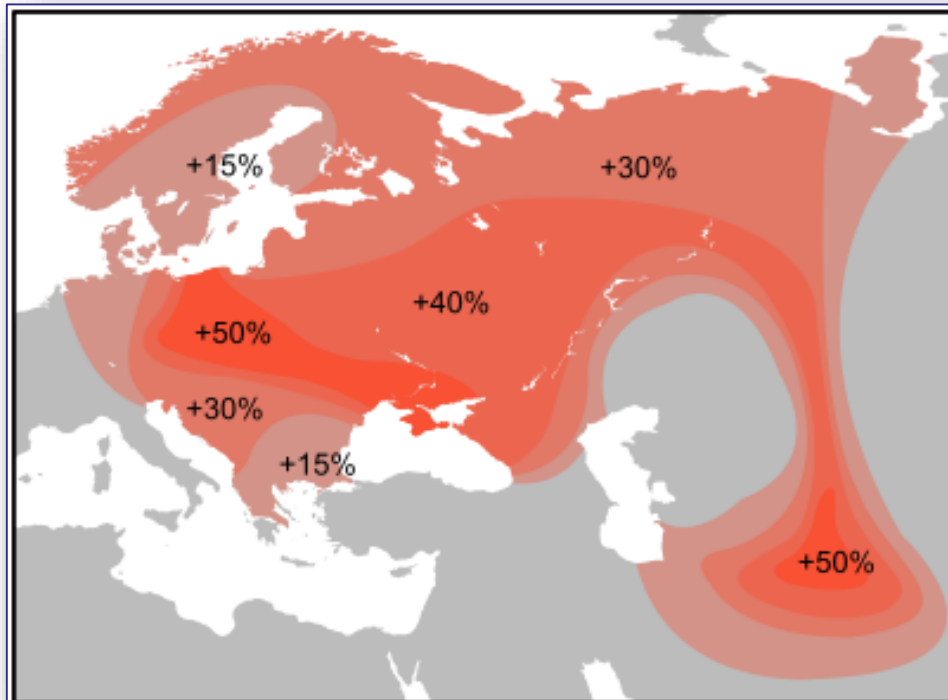
## Jak velká byla migrace (křížení)

- Anna Szecsenyi-Nagy a kol. (2017) – **mtDNA populací Pyrenejského poloostrova**
  - jako u ostatních populací Evropy **linie lovecko-sběračské i neolitické**
  - **genetický příspěvek ze strany lovců-sběračů** v době přechodu k zemědělství i po něm (starší doba bronzová) **je však mnohem větší**
  - nejvýraznější v centrální oblasti a na jihozápadě
  - oproti střední Evropě **změna v mtDNA v období starší doby bronzové není tedy tak významná**
  - = genetická **historie obyvatel Pyrenejského ostrova má poněkud odlišný charakter**
  - **potvrzuje však na úrovni mtDNA dřívější výsledky**



## Jak velká byla migrace (křížení)

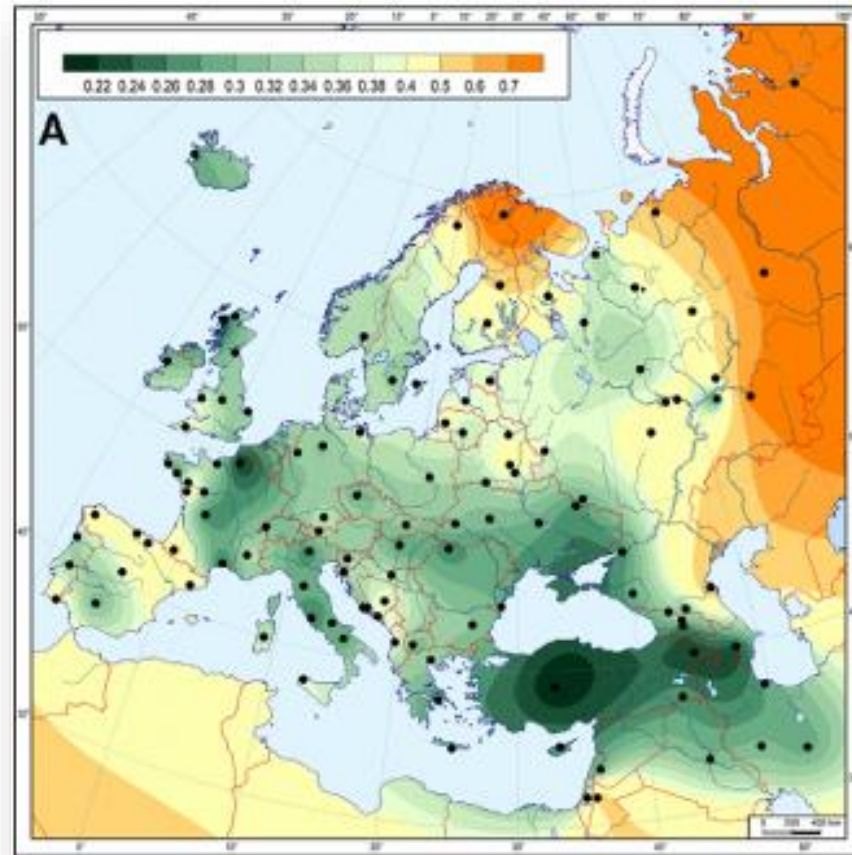
- Lounés Chikhi a kol. analyzovali **chromozom Y**
  - **65 % současné genetické rozmanitosti chromozomu Y má původ v zemědělských populacích z jihozápadu Asie**
  - 35 % představuje původní lovecko-sběračský původ
  - **silná podpora scénáři migrace**
  - pozn.: údaje jsou průměrem pro evropskou populaci jako celek (populace jižnější mají podíl neolitických polymorfizmů vyšší, naopak severnější populace nižší)



Příklad rozšíření R1a haploskupiny (Y chromozom, 10 000 let)



- hypotézu o rozšíření zemědělství do Evropy neolitickými lidmi názorně potvrzuje i studie z roku 2010 (Haak *et al.*, mtDNA a Y) a 2012 (Fu *et al.*, mtDNA)

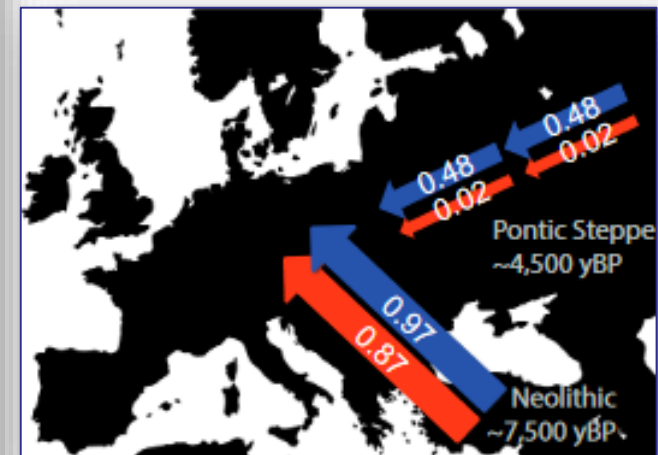
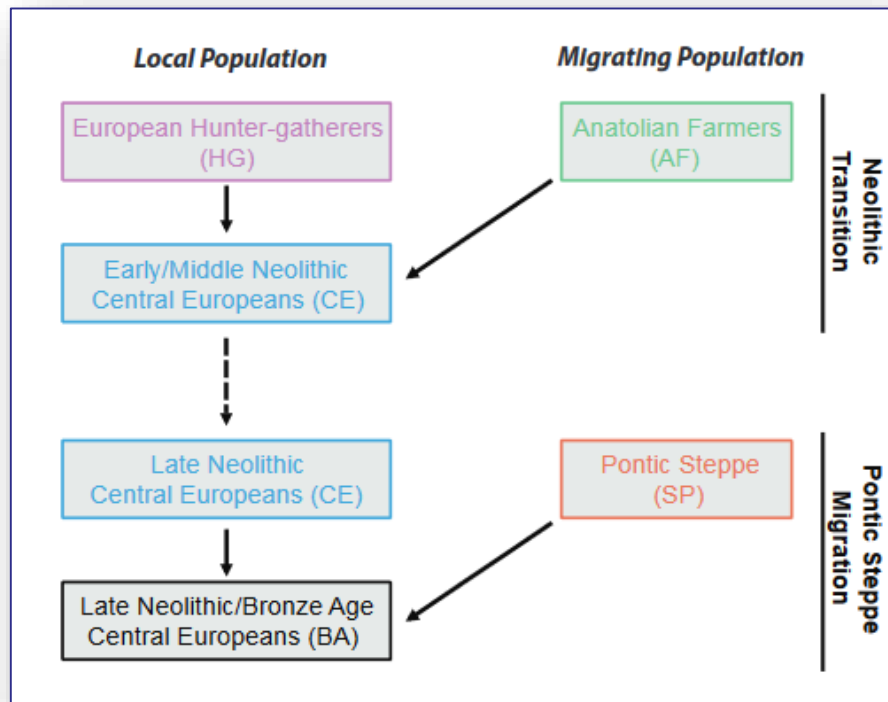


Genetická vzdálenost mezi populacemi zjištěná analýzou **SNP** markerů **mtDNA** a chromozomu **Y** (Haak *et al.*, mtDNA a Y)



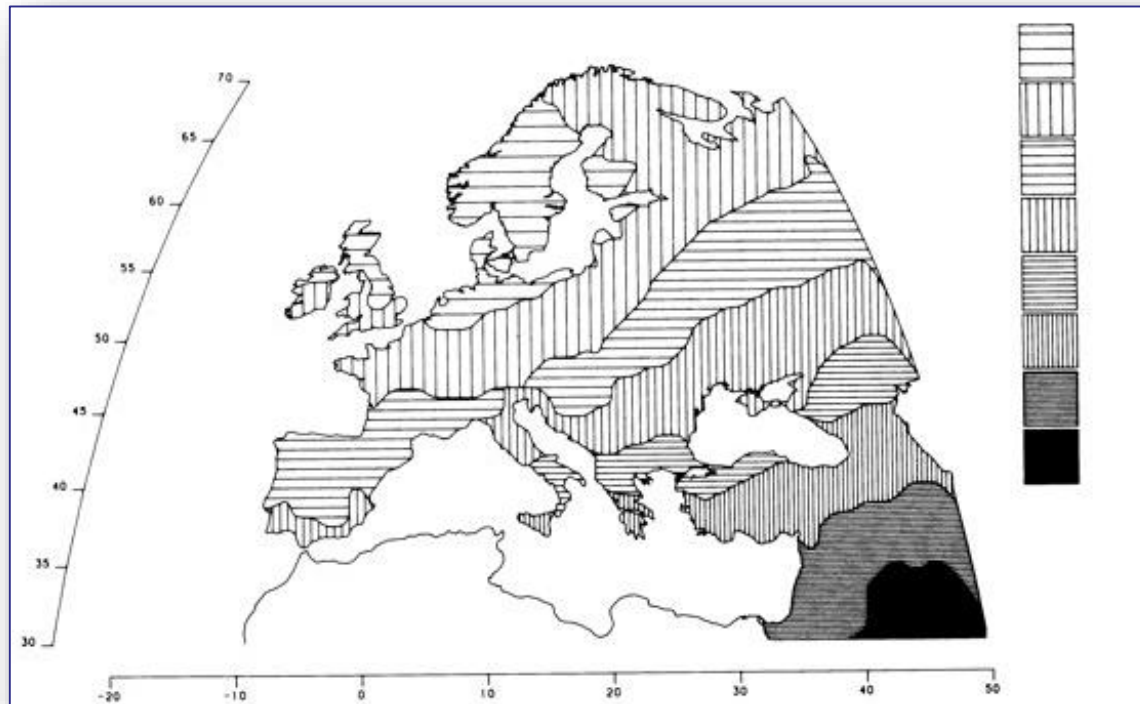
Goldberg *et al.*, 2016

- analýza chromozomu X
- neolitická migrace do střední Evropy z oblasti Anatólie
- byla migrací celých rodin
- postneolitická migrace v pozdní době bronzové z euroasijských stepí (pontské stepi – dávána do souvislosti s příchodem indoevropských jazyků)
- byla migrací především mužů (5-14 migrujících mužů na 1 migrující ženu)



## Zajímavost: další migrační vlny

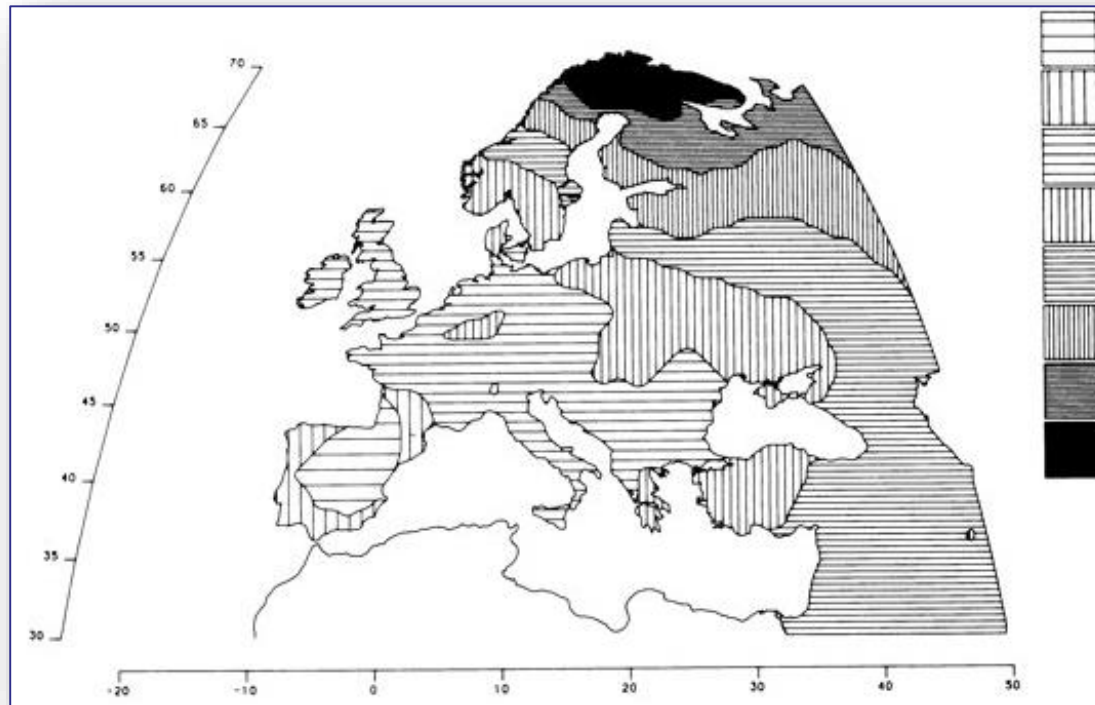
- **první hlavní komponenta** („first principal component“)
  - **migrační vlna zemědělců**
  - tvoří 28 % celkové genetické variability evropské populace



- analýza hlavních komponent však ukázala ještě **další zajímavé migrační vlny**

## Zajímavost: další migrační vlny

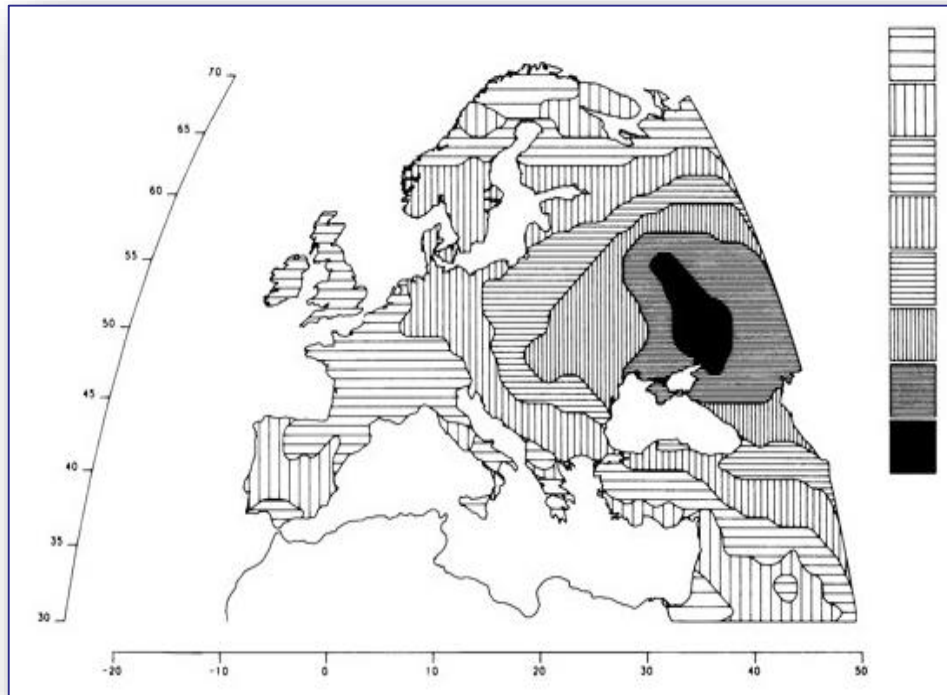
- **druhá hlavní komponenta** („second principal component“)
- **migrační vlna** z Pyrenejského poloostrova (jihozápadu) na severovýchod kontinentu **před asi 15 000 až 10 000 lety na konci doby ledové**
- tvoří 22 % z celkové variability



Pozn.: každá další a další komponenta představuje vždy zbytkovou variabilitu, slabší korelace

## Zajímavost: další migrační vlny


- **třetí hlavní komponenta** („third principal component“)
- **koncentrický gradient** směrem od středozevního moře
- pravděpodobně odráží **migrační vlnu Kurganů** z jihu Ruska do Evropy, která začala před asi 6 000 lety (**domestikace koní**)
- jejich jazyk může být základem všech indoevropských jazyků
- tvoří 11 % z celkové variability



## Zajímavost – původ a domestikace koní:

viz „Další studijní materiály ve skriptech



Co víme o původu koní podle analýzy DNA - rozšiřující informace 

### Co víme o původu koní podle analýzy DNA



- **divocí koně** (*Equus ferus*) obývají Evropu a Asii **před 35 000 až 10 000 lety**
- dle archeologických dat – **většina** linií **vyhynula** v důsledku změn klimatu v období posledních dob ledových (před 25 000-19 000 lety a 12 700-11 500 lety)



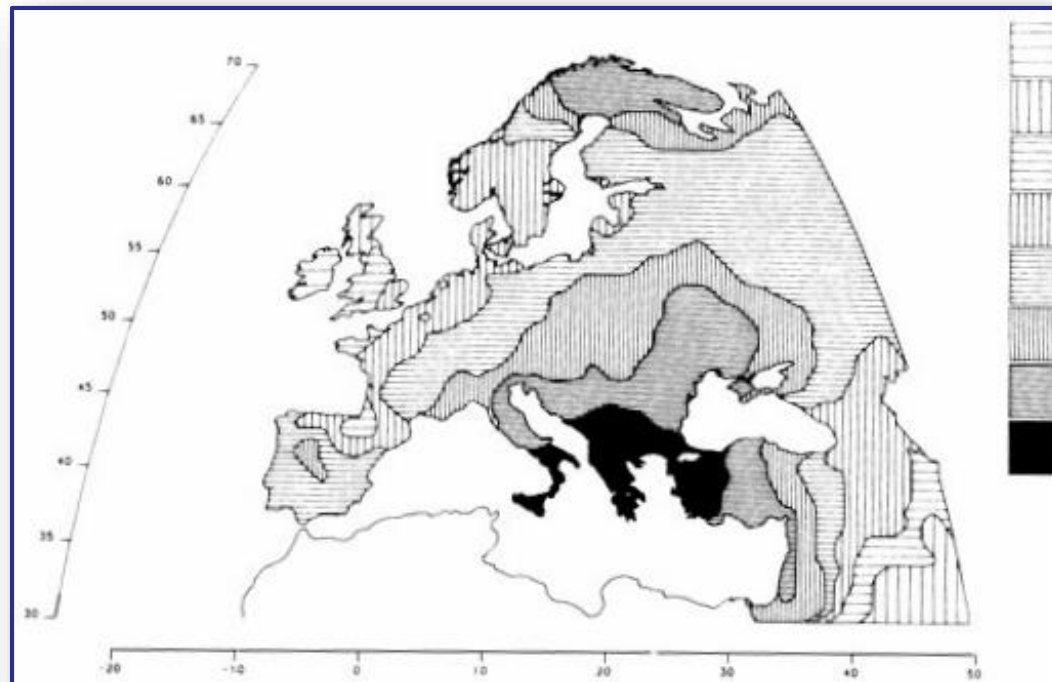
### Co víme o původu koní podle analýzy DNA

Analýza mtDNA:

*Slouží jako informace pro zájemce, není součástí zkoušky!*

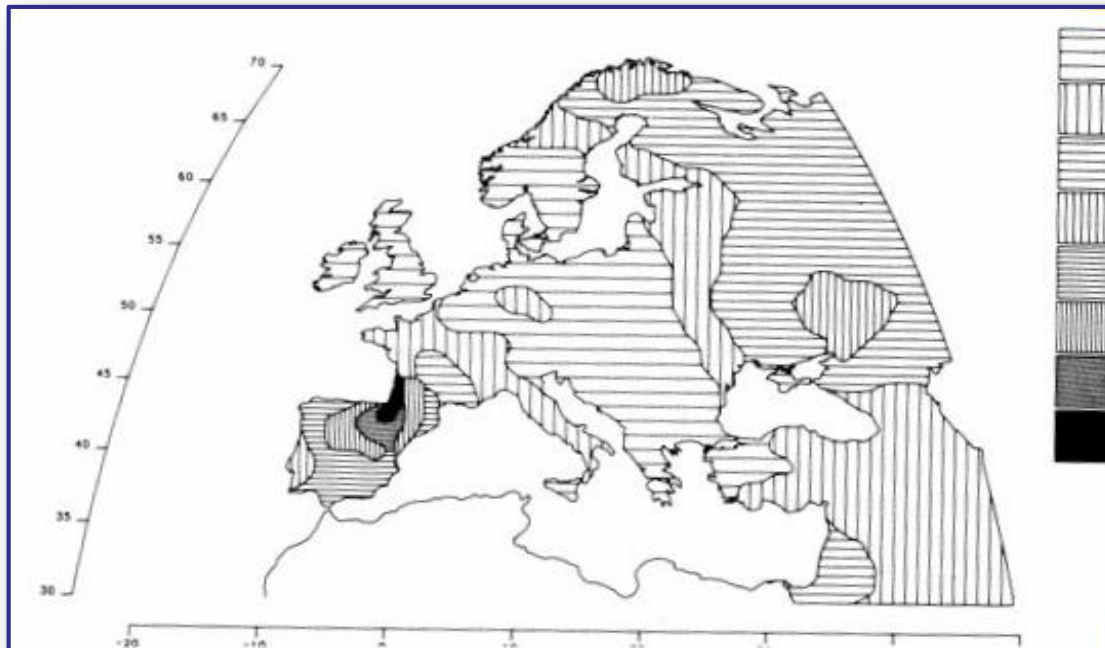
## Zajímavost: další migrační vlny

- **čtvrtá hlavní komponenta** („fourth principal component“)
  - **koncentrický gradient** s centrem v Řecku
  - pravděpodobně odráží **expansi řeckého impéria** v průběhu historie (záhadou však je reverzní formace v oblasti Skandinávie)
  - 7 % z celkové variability



## Zajímavost: další migrační vlny

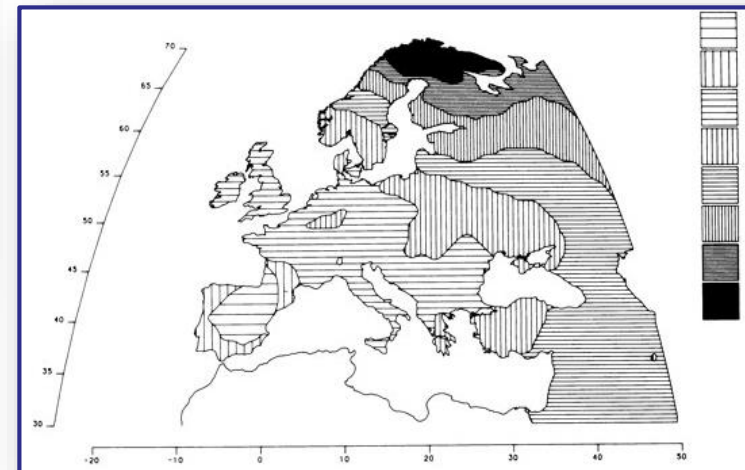
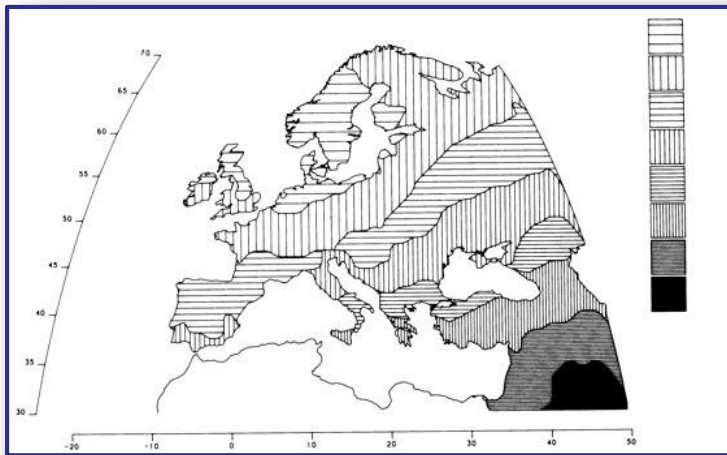
- **pátá hlavní komponenta** („fifth principal component“)
  - **prudký gradient** z Pyrenejského poloostrova, nejtmaší oblast spjata s Baskitským jazykem
  - **Baskové** jsou od ostatních západoevropských populací **odlišní** nejen **jazykem** (nemá indoevropský původ, původ je stále neznámý), ale také **geneticky** vzhledem ke své izolovanosti (nekřížili se s ostatními populacemi) = tmavá barva odkazuje na tuto izolaci
  - 5 % z celkové variability





## Zajímavost: další migrační vlny

- nejvýznamnější jsou výsledky první a druhé hlavní komponenty:
  - **migrace neolitických populací** z jihozápadu Asie (před 10 000 až 8 000 lety)
  - **migrace populací** s ustupujícím ledovcem **na konci doby ledové** (před 15 000 až 10 000 lety)



## Zajímavost – co víme o laktóзовé toleranci v populacích:

- **mutace**, která člověku umožňuje **trávit mléko**
- **rozšíření** této mutace pravděpodobně **souvisí s rozvojem zemědělství**



Co víme o laktóзовé toleranci v populacích

shrnutí známých poznatků v češtině

video



*Slouží jako informace pro zájemce, není součástí zkoušky!*