

Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno – matematički fakultet
Biološki odsjek

MIGRACIJE MODERNOG ČOVJEKA

MIGRATIONS OF MODERN MAN

ZAVRŠNI SEMINAR

Vedran Vanjorek
preddiplomski studij molekularne biologije
(undergraduate study of molecular biology)

Mentor: izv. prof. dr. sc. Goran Kovačević

Zagreb, 2018.

SADRŽAJ

1. UVOD	2
2. KONKURENTNE HIPOTEZE	3
3. RAZNOLIKOST UNUTAR AFRIKE	6
4. BIOLOŠKA I TEHNOLOŠKA EVOLUCIJA TIJEKOM MIGRACIJE	7
5. GENETIČKI DOKAZI MIGRACIJA.....	9
6. ARHEOLOŠKI DOKAZI MIGRACIJA	11
7. ZAKLJUČAK.....	13
8. LITERATURA	14
9. SAŽETAK.....	15
10. SUMMARY	15

1. UVOD

Moderni *Homo sapiens* je izašao iz Afrike s većim kapacitetom neurokranija od svojih ranijih predaka i s relativno sofisticiranim skupom kamenih alata. Poboljšani skup kamenih alata je dao modernom čovjeku značajnu prednost u skupljanju hrane i priliku da se proširi u novo stanište. Povećana dostupnost hrane uzrokovala je rast lokalnih populacija ranog modernog čovjeka. Kako bi se olakšao populacijski pritisak, dolazi do iseljavanja i ekspanzije populacija sve do nepremostivih barijera koje onemogućuju daljnji rast populacije ili prolaz u nove teritorije i okolišne niše, te dolazi do zastoja u nastajanju novih populacija modernog čovjeka, s prekidom migracije. S time, nove inovacije koje omogućuju prijelaz preko inače nepremostivih barijera i naseljavanje novih okolišnih niša omogućuju dodatnu ekspanziju i migracije. (1) Tako je moderni čovjek neprekidnim ciklusima migracija i novih inovacija uspio kolonizirati cijeli Stari i Novi svijet, te nam je usput ostavio tragove svojih osvajanja.

Postoje barem dvije najveće migracije roda *Homo*. Prije oko 2 do 1 milijuna godina, *H. erectus* počeo se širiti iz Afrike u cijeli Stari svijet, te se anatomski moderan *H. sapiens* počeo širiti prije oko 100,000 do 60,000 godina, te je tako nastavio sve do sadašnjice. Na temelju fosilnih nalaza iz Azije nastala je multiregionalna teorija koja navodi da se moderni čovjek u raznim regijama svijeta razvijao paralelnim evolucijskim događajima u lokalnim ljudskim populacijama, koje su se u tim regijama svijeta nalazile od prve ekspanzije vrste *H. erectus* iz Afrike. Glavni dokaz ove hipoteze je kontinuitet morfološke evolucije istočnoazijskih lubanja tijekom perioda od milijun godina. Međutim, arhaični *H. sapiens* najbliži modernim ljudima potječe iz Afrike. Iz analize mitohondrijske DNA (mtDNA) nastao je konkurentni model koji tvrdi da je podrijetlo ranog modernog čovjeka u Africi. Ta je hipoteza na temelju ranih genetičkih dokaza dobila dosta kritike u svojim ranim danima te je bila značajno oslabljena dodatnom analizom mtDNA, ali u to vrijeme nije bilo uzeto u obzir veće bogatstvo tipova mtDNA u Africi i dokazi iz nuklearnih gena, koji potvrđuju širenje vrste *H. sapiens* iz Afrike u Aziju i dalje na druge kontinente (model jedinstvenog podrijetla, engl. *Out of Africa* model). Najmoderniji oblici ovog modela tvrde da je moderni čovjek izašao iz Afrike sjevernim putem preko doline Nila i Sinajskog poluotoka ili južno preko ušća Crvenog mora. Aktualni genetički podatci ne mogu u potpunosti opovrgnuti intermedijarni model, gdje su se moderni ljudi miješali s direktnim potomcima arhaičnog oblika *H. sapiens*. Ova hipoteza objašnjava kontinuitet istočnoazijskih populacija i nedavnu ekspanziju vrste *H. sapiens* sa zapada (1), iako noviji dokazi sve više pokazuju da je vjerojatno došlo do zamjene arhaičnih oblika *H. sapiens* s modernim čovjekom.

Afrika je regija značajne genetičke, lingvističke, kulturne i fenotipske raznolikosti. Postoji više od 2000 različitih etno-lingvističkih grupa u Africi. Ove populacije prakticiraju široki raspon tipova agrikulture i lova. Na temelju modela jedinstvenog podrijetla anatomski je moderan čovjek nastao u Africi te se iz nje proširio na ostatak svijeta u sljedećih 100,000 godina. Tranzicija u modernog čovjeka nije bila iznenadna, te paleobiološki zapis pokazuje da postoji nepravilni mozaik modernih, arhaičnih i regionalnih morfoloških i bihevioralnih osobina koje su se dogodile tijekom znatnog vremenskog perioda preko širokog geografskog raspona u Africi. Najraniji nepotpuni skup morfoloških osobina povezanih s modernim čovjekom je nađen u fosilnim ostacima iz Etiopije, te su ostaci datirani na starost od 195,000 godina. Potpuniji skup modernih osobina se javlja u istočnoj Africi i jugoistočnoj Aziji prije oko 90,000 godina, popraćeno brzim širenjem modernog čovjeka kroz ostatak Afrike i Euroazije unutar sljedećih 80,000 do 40,000 godina. (5)

2. KONKURENTNE HIPOTEZE

„Multiregionalna hipoteza“ ili „multiregionalna teorija“ navodi da je moderni čovjek evoluirao iz višestrukih arhaičnih oblika tijekom milijun godina paralelno na nekoliko različitih lokacija Starog svijeta. Toj hipotezi konkurira hipoteza „afričke zamjene“ ili „modela jedinstvenog podrijetla“ (engl. *Out of Africa*) koja sugerira da su moderni ljudi nastali u Africi prije 200,000 do 100,000 godina, te su se raspršili kroz Stari svijet i kompletno zamijenili arhaične ljudske oblike. Većina populacijskih genetičara u potpunosti podupire ovu hipotezu ili varijantu u kojoj je moderni čovjek podrijetlom iz Afrike, ali da umjesto potpune zamjene arhaičnih oblika, dolazi do miješanja populacija različitih vrsta. (4)

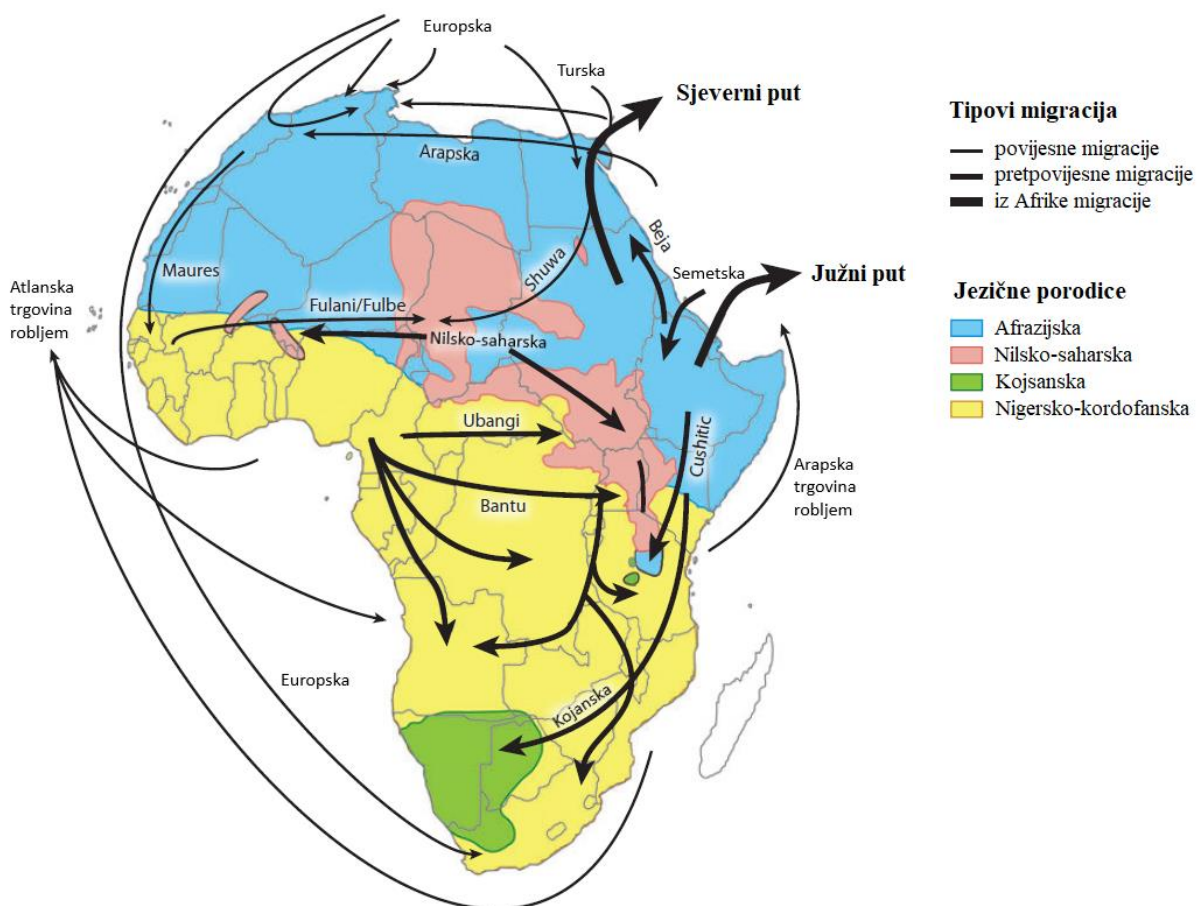
Predložena su dva migratorna puta modernog čovjeka iz Afrike. Prisustvo modernih ljudi u Oceaniji prije već 50,000 godina, što je starije od njihovog prisustva u Europi prije 40,000 godina, sugerira južni obalni put oko Indijskog oceana putem kojeg je moderni čovjek prvo napustio Afriku. Vjeruje se da je to učinio prijelazom preko tjesnaca Bab-el-Mandeb na ušću Crvenog mora, te dalje brzo migrirao prema jugoistočnoj Aziji i Oceaniji. Ovaj model je podržan prisustvom veoma starih mtDNA haplotipova u južnoj Aziji i njihovog odsustva u Levantu. Drugi modeli tradicionalno favoriziraju sjeverniji put preko Sinajskog poluotoka u Levant. Moderni ljudi koji su migrirali iz Afrike su imali slične obrasce genetičke raznolikosti između ne-afričkih populacija. Divergentni uzorci genetičke varijacije između afričkih populacija argumentiraju protiv ponovnog uzorkovanja Afričke raznolikosti iz višestrukih izvornih populacija. Nakon što su moderni ljudi migrirali iz Afrike, moglo je doći do miješanja modernih ljudi s arhaičnim populacijama u Euroaziji, kao što su neandertalci. (5)

Iz Afrike model ima tri komponente: jedinstveno podrijetlo u Africi, uzorak izmjene lokalnih arhaičnih populacija s modernim čovjekom bez miješanja i mehanizam raspršenja po svijetu. Na temelju nalaženja najranijih tranzicijskih oblika u istočnoj Africi, vjeruje se da je to područje podrijetla modernog čovjeka. Istočna Afrika je sa svojim raznolikim staništem i potencijalom za izolaciju bila veliki izvor evolucijskih noviteta. Geografska ekspanzija je dovela do ranih diferencijacija ljudskih populacija. Izvan Afrike, moderni ljudi se javljaju prvo u Aziji i Australiji, te tek kasnije u Europi. Evolucijska tumačenja genetičkih dokaza se slažu sa „iz Afrike“ modelom. Glavni dokazi jedinstvenog podrijetla modernog čovjeka su dalje morfološki i kronološki. Najraniji oblici modernog čovjeka se nalaze u Africi i na Bliskom istoku čak do 60,000 godina prije nego što se oni javljaju u ostalim regijama. Različiti hominidi se preklapaju u vremenu i prostoru u području Bliskog istoka, Europe i istočne Azije. Arheološki dokazi iz Europe pokazuju izrazitu izmjenu lokalnih tradicija. Unatoč svemu, postoje dokazi morfološkog kontinuiteta iz regionalnih arhaičnih hominida do modernih regionalnih populacija i fosilnom zapisu, na čemu se temelji multiregionalna hipoteza. (6)

Model multiregionalne evolucije je bila prva opsežna teorija evolucije modernog čovjeka iz njegovih humanoidnih predaka. Multiregionalna evolucija za vrijeme ledenog doba objašnjavala je podrijetlo modernog čovjeka i naknadnu regionalnu raznolikost kao rezultat transformacije arhaičnih ljudskih grupa u moderne populacije na svim dijelovima svijeta. Iz Afrike model je moderniji i bazira se na fosilnim dokazima ranijeg pojavljivanja modernog čovjeka u Africi nego ikdje drugdje. (6)

Osobine morfološkog kontinuiteta nad kojima se bazira multiregionalna hipoteza su česte u *H. erectus* i arhaičnih *H. sapiens* fosila širokom cijelom svijeta. Postoje tri istraživanja koja su se bavila problemom morfološkog kontinuiteta. (8 - 9) Jedno istraživanje tvrdi da približna morfologija ne bi trebala biti dokaz filogenetskih odnosa. (8) Drugo istraživanje tvrdi da pojava istih značajki u kostiju lica javanskog *H. erectus* i australskih starosjedioca može uzeti kao dokaz morfološkog kontinuiteta. (9) U trećem istraživanju je otkriveno da regionalne osobine ne karakteriziraju populacije u istočnoj Aziji, te u Australaca samo u aspektu robusnosti. To istraživanje je pokazalo razvoj karakteristika kao izraženog supraorbitalnih mišića i grebena, javlja neovisno o regiji među modernim i arhaičnim populacijama s velikim kranijalnim i dentalnim dimenzijama. Razvitak određenih crta lica ovisi o prisutnosti velikog supraorbitalnog grebena. Iz ovih istraživanja vidimo da morfološki dokazi ne podržavaju multiregionalni model ljudskog podrijetla.

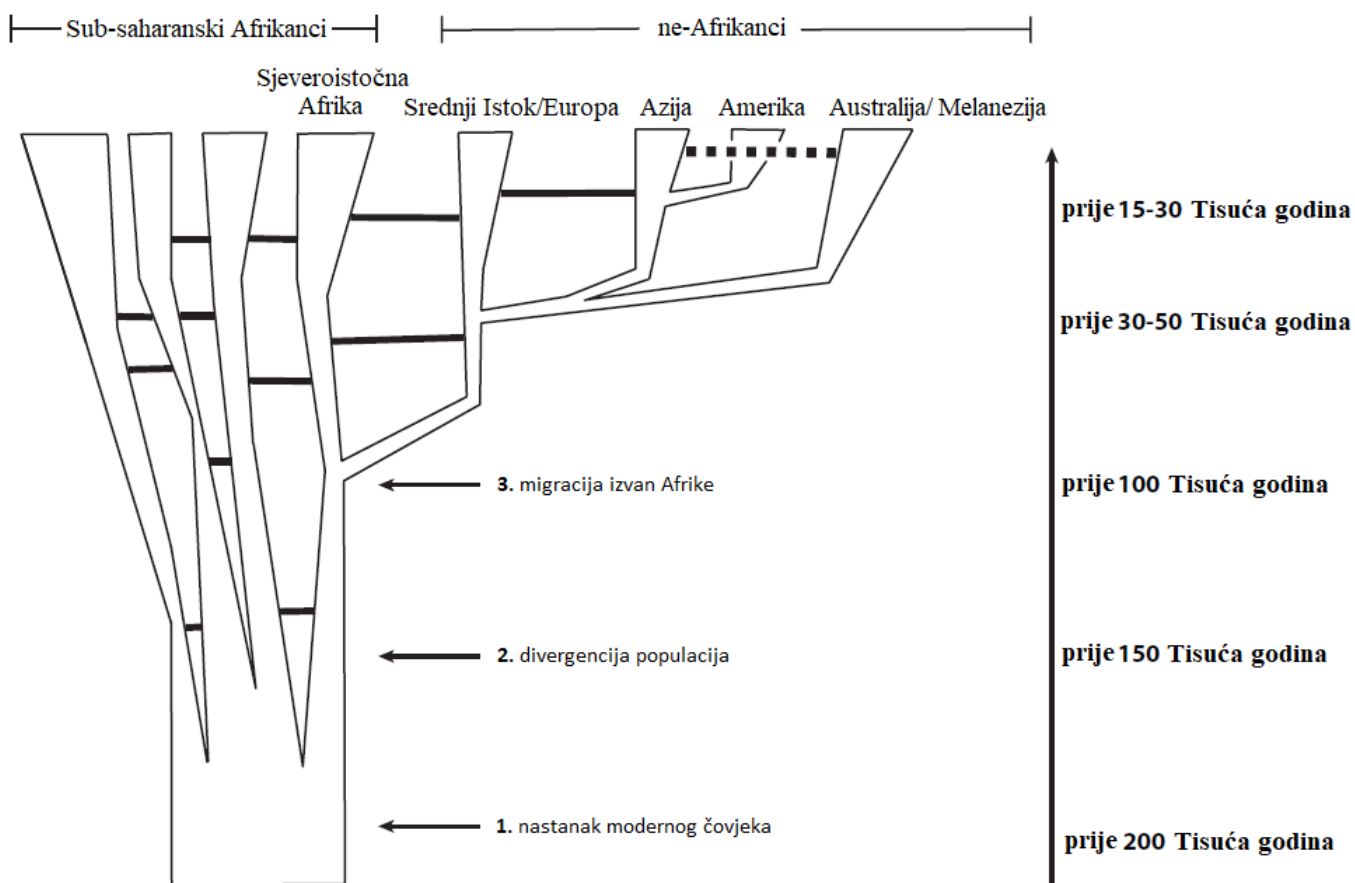
Najviše osporeni sadašnji problem je pitanje jednostruke ili višestruke disperzije anatomski modernog čovjeka iz Afrike u Euroaziju. Raniji model predviđa barem dvije odvojene epizode disperzije iz sjeveroistočne Afrike, koji se temelji na različitim tehnologijama kamenog oruđa. U ovom modelu, sjeverna disperzija je išla sjeverno preko doline Nila i Sinajskog poluotoka u jugozapadnu Aziju, te kasnije u Europu. Ta migrirajuća populacija je povezana s tehnologijom oštrica gornjeg paleolitika, najbolje reprezentirana nalazištima Boker Tachtit u južnom Izraelu i Ksar Akil u Libanonu. Oba nalazišta su datirana na starost od 50,000 do 45,000 godina. Odvojena južna disperzija se proširila iz „afričkog roga“ preko ušća Crvenog mora, odnosno, Bab-el-Mandeb tjesnaca, noseći tehnologiju srednjeg paleolitika prema istoku preko obala južne i jugoistočne Azije u Australiju. Oštri kontrast tehnologija povezan s ovim disperzijama je uzet kao odraz dviju razdvojenih izvornih populacija u Africi, gdje se južnija javlja bitno ranije od sjevernije. Genetičkim istraživanjima na mtDNA i Y kromosomu se došlo do zaključka da ograničena genetička raznovrsnost izražena u modernim Europljanima i Azijcima u uspoređivanju s onima u Africi opovrgava model dva odvojena događaja disperzije iz odvojenih populacija unutar Afrike i za dva različita perioda vremena. (7)



Slika 1. Prikaz karte afričkih jezičnih porodica i svih značajnih hipoteza migracija unutar Afrike i iz Afrike. Dvije najdeblje crne strelice označavaju moguće prolaze kojima je rani moderni čovjek izašao iz Afrike. (5)

3. RAZNOLIKOST UNUTAR AFRIKE

Povećana afrička divergencija u kombinaciji s relativno nedavnim razdvajanjem afričkih i ne-afričkih populacija se smatra dokazom scenarija u kojemu je mali dio afričke populacije emigrirao iz Afrike kako bi kolonizirao ostatak svijeta prije otprilike 100,000 godina. Točnija slika ljudske evolucije bi imala mnogostruke veze između grana ljudske evolucije (Slika 2.). Veća efektivna veličina afričke populacije možda oponaša promatrani uzorak divergencije čak i ako sve tri populacije divergiraju jedna od druge u isto vrijeme. Iz toga, zaključak da su Afrikanci najviše divergirana populacija i da se njihovo odvajanje od ne-Afrikanaca dogodilo prije oko 100,000 godina je konzistentan sa hipotezom afričkog porijekla modernog čovjeka. (4)



Slika 2. Shematski prikaz veličine i divergencije afričkih i ne-afričkih populacija kroz vrijeme, te teorijski protok gena između tih populacija reprezentiran crnim linijama između grana populacija. (5)

4. BIOLOŠKA I TEHNOLOŠKA EVOLUCIJA TIJEKOM MIGRACIJE

Transformacija iz arhaičnog u anatomski modernog čovjeka se dogodila prvo u Africi, između 140,000 i 100,000 godina, te su svi moderni ljudi potomci te afričke populacije. Arheolozi su primijetili da su oštrice često bile korištene u Africi prije 90,000 do 80,000 godina, davno prije nego što su zamijenile litičko oruđe u Aziji ili Europi. (3)

Kulture arhaičnog čovjeka su uglavnom poznate po iskopinama kamenog oruđa i ostalih artefakata. Rane tradicije izrade oruđa su paleolitske ili starog kamenog doba. Olduvajska i ašelenska tradicija izrade oruđa su najjednostavnije tehnologije prvih ljudi. Na temelju tih tehnologija rani pripadnici roda *Homo* se grupiraju zajedno u stadij kulturnog razvoja niskog paleolitika. *H. heidelbergensis* je nastavio izrađivati oruđa po acheulian-skoj tradiciji. Do velikog napredaka je došlo prije oko 100,000 godina kada su neandertalci i ostali kasni arhaični hominidi razvili musterijensku tradiciju izrade oruđa, koja je dobila ime po nalazištu *Le Moustier* u Francuskoj. Ova tehnologija označava fazu srednjeg paleolitika, te su se slične tradicije i industrije pojavile u to vrijeme kod ranih modernih ljudi Afrike i jugozapadne Azije.

Koevolucija kulture, i biologije mozga objašnjava izvorište modernog čovjeka i njegovu radijaciju. Ljudski mozak je dosegno sadašnju veličinu prije sekundarne ekspanzije iz Afrike, s prvom pojavom *H. sapiens*. Tijekom ovog perioda je vjerojatno moderni ljudski jezik evoluirao na sadašnju razinu profinjenosti te se vjeruje da je značajno utjecao na sekundarnu ekspanziju. Uporaba splavi i brodova je vjerojatno bila česta pojava jer su moderni ljudi prije oko 60,000 i 55,000 godina prošli nekoliko morskih puteva da dosegnu Australiju. Razvoj navigacijskih vještina je pomogao Afrikancima da dosegnu jugoistočnu Aziju i Australiju uzduž južnih obala Azije. Brz i točan sustav verbalne komunikacije je dao modernom čovjeku prednost u širenju na nove teritorije i okolišne niše. (1)

Radialna brzina (engl. radial rate) ekspanzije populacije ovisi o brzini rasta populacije i rati migracije. Izmjerene su radialne brzine od 1 km po godini iako je vjerojatno bilo i bržih ekspanzija. Do genetičke diferencijacije susjednih migrirajućih populacija dolazi radi genetičkog drifta, koji značajno pridonosi brzini lokalne genetičke diferencijacije radi male veličine migrirajućih populacija, ili prirodne selekcije u novim okolišnim uvjetima. Ekspanzije imaju tendenciju formiranja prepoznatljivih uzoraka gotovo cirkularnih genetičkih gradijenata okolo područja podrijetla, te se mogu raširiti u velike regije u nekoliko tisuća godina. (1)

Početno raspršivanje populacija modernog čovjeka prema istoku iz njihovog originalnog afričkog zavičaja preko obalnih puteva u Australiju se dogodilo tijekom relativno kratkog vremena u trajanju od 15,000 do 10,000 godina, čija je rata raspršenja iznosila 1 km po godini ako uzmemo u obzir DNA i arheološke dokaze. (7)

Humana plastičnost i fleksibilna ekspresija genoma omogućuje modernom čovjeku da živi u varirajućem okolišu, umjesto da se previše adaptira na određene okolišne niše. To ukazuje na kompleksni odnos između genotipova, fenotipova i ponašanja. Ključni čimbenik varijacije između ranih populacija modernog čovjeka je interakcija gena, umjesto prvenstveno u smislu prirodne selekcije na nove mutacije. Zato je moderan čovjek fleksibilan i u svom ponašanju. Konstrukcijska i bihevioralna fleksibilnost omogućuju modernom čovjeku ublaživač na varijabilnost okoliša tijekom disperzije populacija u nove regije. (2)

Otkriveno je da frekvencija gena DRD dopamin receptora varira u ovisnosti o udaljenosti ranih populacija modernog čovjeka od izvora modernog čovjeka. Ovaj gen djeluje u prefrontalnom kontekstu gdje ima bihevioralni efekt koji potiče traženje noviteta, što dovodi do povećanih razina migracije. Dodatno, ostali važni aspekti migracije kao uzimanje rizika i ambicija imaju svoju osnovu u varijacijama gena unutar mozga. (2)

Pojava efekta utemeljitelja i asociiranog kulturnog drifta, kako se malene populacije šire progresivno prema istoku uz južne i jugoistočne obale Azije, je ponavljanjem i kumulacijom ovih dviju efekata imalo utjecaja na genetičke i biološke funkcije populacije, ali i na njihovu kulturu i tehnologiju, što je vodilo do progresivnog gubitka kompleksnosti raznolikosti kulturoloških i tehnoloških osobina uz povećanje udaljenosti od demografske točke podrijetla. Na primjer, ovakav efekt utemeljitelja i tehnološkog drifta je vidljiv u gubitku tehnologija poput ribarenja, koštanih alata i ostalih kulturnih elemenata u kolonizaciji tasmanijskih populacija prije 35,000 godina. Ovakvi kulturni i tehnološki procesi se mogu vidjeti kao paralela progresivnog gubitka generičke raznolikosti u migrirajućim populacijama modernog čovjeka preko geografskih putanja od njihovog afričkog podrijetla prema istoku i zapadu. (7)

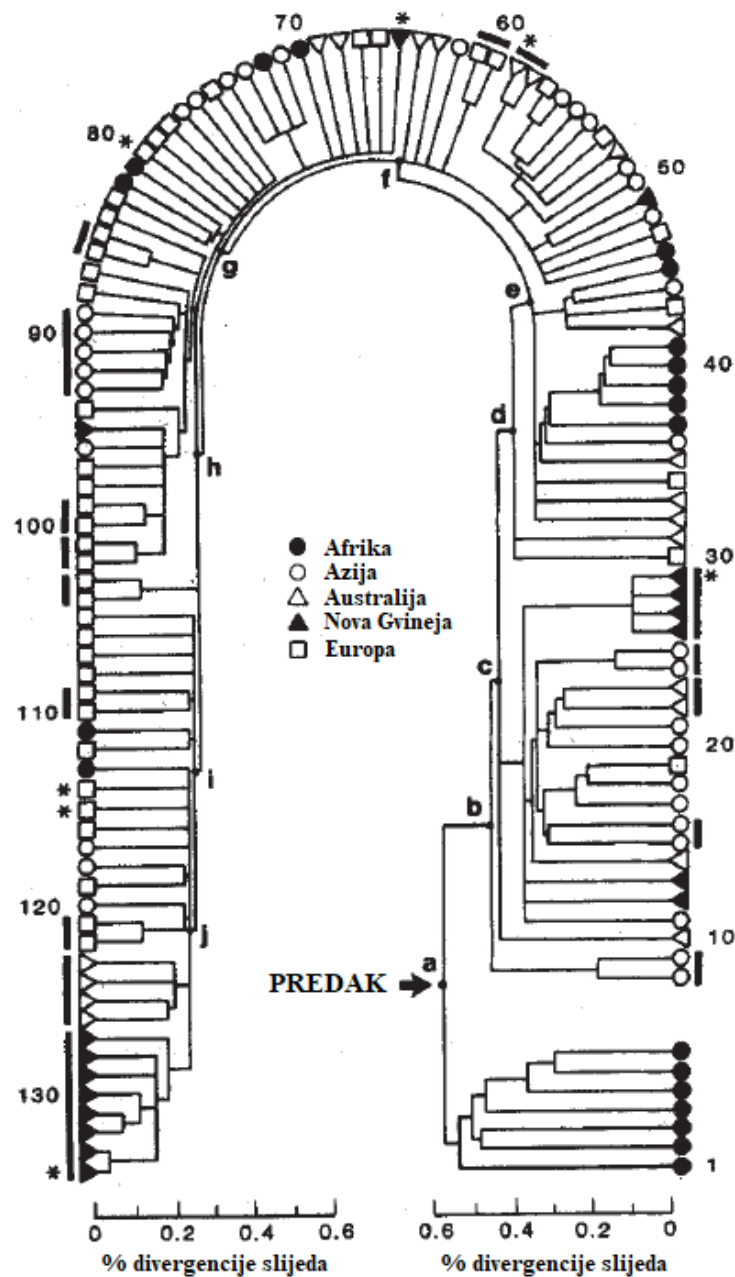
5. GENETIČKI DOKAZI MIGRACIJA

Genetički podaci su korišteni za rješavanje mnogih pitanja o povijesti naše vrste. Na primjer, iz mjerenja postupnih promjena u frekvenciji gena preko Europe se podupire hipoteza da se agrikultura proširila Europom kroz migracije agrikulturnih populacija ljudi, a ne samo kroz kulturnu difuziju same tehnologije. Klasična istraživanja krvnih grupa su pokazala da su Romi genetički više slični sjevernim Indijcima nego obližnjim europskim populacijama, što potvrđuje usmenu tradiciju njihovog podrijetla u Indiji. (4)

Nuklearni geni se nasljeđuju od oba roditelja te se miješaju u svakoj generaciji. Za razliku od DNA, mitohondrijska DNA (mtDNA) omogućuje uvid u povijest ljudskog genoma na tri načina. Mutacije u mtDNA se akumuliraju nekoliko puta brže nego u jezgri. (3) Stopa mutacije mtDNA je 10 puta veća naspram one u DNA u protein kodirajućim regijama, te je mnogo više od 10 puta veća za tRNA i rRNA. (10) Citoplazmatskim nasljeđivanjem mitohondrija i njihove mtDNA ne dolazi do rekombinacije, te tako možemo odrediti odnose između pojedinaca. Majčinsko i haploidno nasljeđivanje mtDNA znači da je ono osjetljivije od jezgrine DNA na značajne redukcije broja pojedinaca u populaciji. Brza evolucija i specifični način nasljeđivanja mtDNA nam omogućuje uvid u vrijeme nastanka ljudskog genoma. (3)

Alternativni pogled ljudske evolucije baziran na dokazima da je rod *Homo* bio prisutan u Aziji i Africi milijun godina tvrdi da je transformacija iz arhaičnog u anatomski modernog čovjeka dogodila u različitim krajevima starog svijeta (multiregionalna teorija). Nađene su značajke na kosturima azijskih hominida, koje ukazuju da azijski *H. erectus* nije predak *H. sapiens*. Vjerojatno je došlo do izmjene ne-afričke *erectus* populacije s migracijskim populacijama modernog čovjeka iz Afrike. Nepotpuni fosili ukazuju na prisustvo ranih modernih ljudi u zapadnoj Aziji (Zuttiyeh-u prije 150,000 do 75,000 godina i Qafzeh-u prije 70,000 do 50,000 godina) ukazuju na te prve migracije. (3)

Ako je došlo do hibridizacije između mjesnih arhaičnih formi iz Azije i anatomski modernog čovjeka koji proizlazi iz Afrike, trebali bismo očekivati pronalazak značajno različitih tipova mtDNA u sadašnjim pripadnicima azijskih populacija, mnogo različitijim od bilo koje mtDNA iz Afrike, no nema dokaza prisutnosti ovakve mtDNA te je moguće došlo do izmjene *H. erectus* u Aziji s modernim čovjekom iz Afrike bez miješanja gena. (3)



Slika 3. Evolucijsko stablo napravljeno metodom najveće parsimonije na temelju 133 tipa ljudske mtDNA i referentne sekvence, a odnosi se na majčinske linije. Sadrži dvije primarne grane, jednu sačinjenu u potpunosti od Afrikanaca i drugu od ostalih 5 populacija (ostali Afrikanci, Azijci, Europljani, australski i novogvinejski starosjedioci).(3)

Iako moderni čovjek varira značajno u fizičkom izgledu, zapravo je genetički homogena vrsta. Čimpanze pokazuju značajno više varijacije u njihovom jezgrenom genomu od modernog čovjeka. Ovaj nedostatak genetičke varijabilnosti upućuje na hipotezu da su moderni ljudi podrijetlom iz malene populacije ranog modernog čovjeka. Postoje dva objašnjenja malene raznolikosti nukleotida u ljudi. Moderni čovjek je nedavno pretrpio prolazak kroz usko grlo u veličini populacije ili je veličina efektivne populacije ljudske vrste bila malena veoma dugo. (4)

Migracija modernog čovjeka iz Afrike je u pratnji populacijskog uskog grla, te je veličina migrirajuće populacije oko 1000 ženki efektivne populacije, bazirano na rezultatima analize mtDNA. Ova pretpostavka implicira da je došlo do brze ekspanzije populacije Euroazijaca koja je dovela efektivnu veličinu globalne populacije modernog čovjeka na 10,000 pojedinaca te se tako zadržala kroz dulji period vremena. (5)

Iz mtDNA možemo odrediti vrijeme kada je živio najraniji zajednički (ženski) predak, odnosno prije 200,000 do 100,000 godina što je potvrđeno podacima na temelju analize Y kromosoma i β -globina. Na temelju tih podataka određena je efektivna veličina svjetske populacije ranog modernog čovjeka.

Velika raznolikost mtDNA unutar Afrike znači da je Afrika u vrijeme nastanka i migracije modernog čovjeka imala veću populaciju od ostalih regija svijeta u tom periodu. Uzimanjem ovih demografskih parametara u obzir postoje dokazi vodećeg vala u afričkim uzorcima, što predlaže da je Afrika bila izvor disperzije modernog čovjeka. Noviji dokazi temeljeni analizom jezgrine DNA potvrdili su rezultate prijašnje analize mtDNA o afričkom podrijetlu. (6)

6. ARHEOLOŠKI DOKAZI MIGRACIJA

Najizravniji izvještaj naše prošlosti proizlazi iz fosilnih zapisa. Skeletni ostaci su bili od velike važnosti u određivanju evolucije arhaičnih ljudi u Africi, te su nam dali indicaciju nastanka modernog čovjeka. Genetički podaci nam omogućuju drugi način gledanja ljudske evolucije. Značajni demografski događaji, poput migracije populacija, uskog grla i ekspanzija ostavljaju otisak u obliku izmijenjene frekvencije gena. Pošto se ovi otisci prenose na sljedeće generacije, genom modernog čovjeka sadrži neizbrisiv zapis naše evolucijske povijesti. Ako se dovoljno genetičke varijacije nađe u dovoljno pojedinaca, naša evolucijska povijest se može u velikoj mjeri dešifrirati. (4)

Prije 100,000 godina postojali su moderni ljudi u istočnoj Africi, sjevernoj Africi, na Bliskom istoku i u južnoj Africi, a rani oblici modernog čovjeka su bili ograničeni na sjevernu Afriku. Postoje klimatski, faunski i arheološki dokazi bio-geografskih kretanja preko Sahare prije 50,000 godina. Manjak fosilnih dokaza iz ovog vremena i područja isključuje protok gena iz populacija subsaharske Afrike u populacije Sjeverne Afrike, koje su se razvile u robusne mezolitičke grupe Afaloua, Tatoralta i Mechta. U subsaharskoj Africi su dokazi nakon prvih modernih fosila rijetki. (6)

Prvi zapis prisustva ljudi u Australiji je arheološki. Nađeni su artefakti primitivnog kamenog oruđa baziranog na obradi kamena datirano na starost od 60,000 godina. Ova tehnologija, zajedno sa složenim koštanim alatima i umjetninama, karakterizira većinu ostatka australske prapovijesti. Količina geološke distribucije i arheoloških nalazišta se povećala prije 40,000 godina. Prvi fosilni

dokazi prisustva ljudi u Australiji su na sjeveroistoku kontinenta na nalazištima Mungo i jezera Willandra. Ti fosili pokazuju veliku varijaciju u količini robusnosti, te imaju morfološke osobine koje ih povezuju sa sadašnjim australskim starosjediocima. (6)

U istočnoj Aziji, arheološki i paleontološki zapis prve polovice gornjeg ledenog doba je oskudan. Prvi fosilni dokazi modernog čovjeka u jugoistočnoj Aziji datira od prije 40,000 godina (Niah, Wadjak, Tabon). Populacija jugoistočne Azije gornjeg ledenog doba i njeni moderni potomci se mogu identificirati kranijalno i dentalno. Raspon ove populacije je od jugoistočne Azije do južne Kine i Japana koji je tada bio povezan s kopnom, te naknadno Polinezija. Najbolje poznati fosili istočne Azije modernog čovjeka su morfološki slični kineskom, eskimskom i melanezijskom narodu. Ljudski ostaci nađeni u širokom području istočnog Sibira, Mongolije, Koreje, Japana i Amerika s kraja zadnjeg ledenog doba imaju osobine mongoloidne morfologije. Nije poznato u kakvim je odnosim jugoistočna azijska populacija s jugoistočnom azijskom populacijom iz koje su nastali australski i novogvinejski starosjedioci. Nije jasno je li jugoistočna azijska populacija od prije 40,000 godina rezultat dugotrajne diferencijacije od populacija koje su bile prisutne u tom području 30,000 do 20,000 godina ili je rezultat novih migracija iz sjeverne Afrike i s Bliskog istoka prije 45,000 godina, ili je mješavina oboje. Dokazi sugeriraju da je prva hipoteza točna. Kranijalni, dentalni, arheološki i mtDNA dokazi dodatno sugeriraju da su jugoistočne, istočne i sjeveroistočne azijske grupe blisko povezane, prezentirajući uski mongoloidni kompleks neovisni od Euroazije i Indije. (6)

Postoji isto pitanje indijanskog srodstva. Ako su Amerike kolonizirane prije oko 40,000 do 20,000 godina, prvi stanovnici bi bili iz manje specijaliziranih azijskih populacija, dok ako su kolonizirane kasnije, prije oko 15,000 do 10,000 godina, onda bi prvi stanovnici tog područja bili iz relativno specijaliziranih istočno-azijskih grupa. Arheološki i paleontološki dokazi upućuju na kasniju od ove dvije migracije u Novi svijet, te su potvrđeni genetičkim i lingvističkim podacima. (6)

Povijest populacije Bliskog istoka je kompleksna. Nakon prve pojave modernog čovjeka u zadnjem međuledenom dobu to područje je zauzela arhaična populacija europskih neandertalskih srodnika (Kebara, Amud). Tehnološki nema razlike između rane moderne te arhaičnih populacija. (6)

Tijekom većine gornjeg ledenog doba Europa je bila zauzeta populacijom neandertalaca. Prvi dokazi modernog čovjeka u Europi su uglavnom arheološki, te je povezano širenjem orinjasijenih nalazišta. Većina fosila gornjeg ledenog doba su datirani za kasnije periode i pripadne industrije tog doba. Populacije tih modernih ljudi su bile robustne s većim lubanjama od sadašnjih ljudi, te su u većini slučajeva bili različiti od sadašnjih Europljana. Nad ovim paleolitičkim populacijama je izraženo raspršenje poljoprivrednih naroda iz ranog holocena. Moderni Europljani su kranijalno najviše homogena od svih ostalih regionalnih populacija. (6)

Iz arheoloških nalazišta Patine u zapadnoj Indiji, Jwalapuram u jugoistočnoj Indiji i Batadomba-lena u Šri-Lanki postoje arheološki nalazi koji pokazuju veliku sličnost s onima iz istočne i južne Afrike iz perioda prve disperzije modernog čovjeka iz Afrike. Ova nalazišta imaju veliki broj malih polumjesečastih oblika kamenog oruđa koja su veoma slična onima s nalazišta u južnoj i istočnoj Africi, datirano na starost od 55,000 do 65,000 godina. Međutim, oruđa nađena u Indiji su generalno manja od onih nađenih u Africi. Dodatno, na indijskim nalazištima su nađeni djelići ogrlica napravljenih od precizno obrađenih fragmenata ljuske nojevih jaja, veoma slični onima nađenim na afričkim nalazištima, zajedno sa ukriženim motivom koji liči onome dizajnu ugraviranom na komadima crvenog oker-a iz perioda kasnog srednjeg kamenog doba nađenom u špilji Blombos u južnoj Africi. Ove očite sličnosti u kulturi materijala ukazuju na direktnu poveznicu između najranijih kolonizatora modernih ljudi južne Azije i njihovih predaka u istočnoj i južnoj Africi. (7)

7. ZAKLJUČAK

Za sada model postanka modernog čovjeka u Africi i neposrednog izlaska iz nje prevladava te je potkrijepljen čvrstim dokazima. Glavni migratorni događaj je vjerojatno bio jedinstven. Izlaskom iz Afrike, moderni čovjek je prvo kolonizirao Bliski istok te je relativno brzo kolonizirao priobalne dijelove cijele jugoistočne Azije. Dalje je došlo do sporije ekspanzije i osvajanja Melanezije, Australije i sjeveroistočne Azije. U isto vrijeme dolazi do prvog ulaska modernog čovjeka u Europu. Krajem ledenog doba dolazi do kolonizacije Amerike od strane istočno-azijskih grupa. Sve ove migracije su bile pokrenute i omogućene biološkim i tehnološkim inovacijama. Na temelju genetičkih dokaza određeno je vrijeme pojave prvog modernog čovjeka u Africi prije 200,000 do 100,000 godina. Efektivna veličina migrirajuće populacije bila je veoma malena s oko 1000 ženskih pripadnika. Usporedbom Afrikanaca i ne-Afrikanaca zna se da je došlo do efekta uskog grla nad migrirajućim populacijama, te da smo zato uspjeli opstati kao veoma homogena vrsta. Na temelju naše homogenosti smo odredili da nije došlo ni do miješanja gena između modernog čovjeka i arhaičnih hominida, te da su današnje razlike rezultat efekta utemeljitelja, genetičkog i kulturnog drifta. Iz arheoloških nalaza su određeni datumi nastanka novih tehnologija i popratnih migracija.

8. LITERATURA

- (1) Luigi L. Cavalli-Sforza, Paolo Menozzi, Alberto Piazza. 1993. Demic expansions and human evolution. *Science*, 259, 639.
- (2) Michael H. Crawford, Benjamin C. Campbell. 2012. *Causes and Consequences of Human Migration: An Evolutionary Perspective*. Cambridge University Press, 75–77.
- (3) Rebeca L. Cann, Mark Stoneking, Allan C. Wilson. 1987. Mitochondrial DNA and human evolution. *Nature*, 325, 31–36.
- (4) Lynn B. Jorde, Michael Bamshad, Alan R. Rogers. 1998. Using mitochondrial and nuclear DNA markers to reconstruct human evolution. *BioEssays*, 20, 126-136.
- (5) Michael C. Campbell, Sarah A. Tishkoff. 2008. African Genetic Diversity: Implications for Human Demographic History, Modern Human Origins, and Complex Disease Mapping. *Annual Review of Genomics and Human Genetics*, 9, 403–33.
- (6) Marta Mirazon Lahr, Robert Foley. 1994. Multiple Dispersals and Modern Human Origins. *Evolutionary Anthropology*, 3 (2), 48-60.
- (7) Paul Mellars. 2006. Going East: New Genetic and Archaeological Perspectives on the Modern Human Colonization of Eurasia. *Science*, 313, 796-800.
- (8) Groves CP. 1989. A regional approach to the problem of the origin of modern humans in Australasia. *The Human Revolution*, 1, 274-285.
- (9) Habgood PJ. 1989. The origin of anatomically modern humans in Australasia. *The Human Revolution*, 1, 245-273.
- (10) Allan C. Wilson, Rebecca L. Cann, Steven M. Carr, Matthew George, Ulf B. Gyllensten, Kathleen M. Helm-Bychowski, Russell G. Higuchi, Stephen R. Palumbi, Ellen M. Prager, Richard D. Sage, Mark Stoneking. 1985. Mitochondrial DNA and two perspectives on evolutionary genetics. *Biological journal of the Linnean Society*, 26, 375-400

9. SAŽETAK

Na temelju genetičkih istraživanja i fosilnog zapisa nastale su dvije prevladavajuće teorije nastanka modernog čovjeka, multiregionalna hipoteza i teorija izlaska iz Afrike. Za sada se teorija postanka modernog čovjeka u Africi te njegova neposredna migracija izvan Afrike u Aziju te u sve ostale regije svijeta čini točnijom. Modifikacije teorije izlaska čovjeka iz Afrike govore o višestrukim migracijama iz Afrike ili miješanju populacija modernog čovjeka s arhaičnim hominidima. Biološkim i tehnološkim inovacijama je moderni čovjek bio prisiljen migrirati te je usput došlo do raznih efekata evolucije nad migrirajućim populacijama koje smo dokazali genetičkim analizama današnjih populacija i arheološkim nalazima. Na temelju arheoloških nalaza određeni su nastanci novih tehnologija, kultura i početci novih migracija.

10. SUMMARY

Based on genetic research and fossil record, there exist two predominant theories on the origin of a modern humans, multiregional hypothesis and out of Africa theory. For now, the theory of the emergence of a modern human in Africa and his immediate migration outside of Africa to Asia and in all the other regions of the world seems more accurate. Modifications of the theory of human migration from Africa point towards multiple migrations from Africa or by mixing populations of modern humans with archaic hominids. Modern humans were forced to migrate thanks to biological and technological innovations, and various evolutionary effects happened upon migratory populations, which we have proven through genetic analysis of today's populations and archeological findings. Based on archaeological findings, establishing of new technologies, cultures and the beginnings of new migrations have been identified.