Usporedba genetskih i morfoloških dokaza širenja hominina tijekom pleistocena

Krstičević, Klara

Master's thesis / Diplomski rad

2021

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, University of Zagreb, Faculty of Humanities and Social Sciences / Sveučilište u Zagrebu, Filozofski fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:131:192524

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

Download date / Datum preuzimanja: **2024-04-19**

Filozofski fakultet
Sveučilišta u Zagrebu

Repository / Repozitorij:

ODRAZ - open repository of the University of Zagreb
Faculty of Humanities and Social Sciences

zir.nsk.hr

dabar
DIGITALNI AKADEMSKI ARHIVI I REPOZITORIJI

Sveučilište u Zagrebu

Filozofski fakultet

Odsjek za etnologiju i kulturnu antropologiju

Odjel antropologije

Diplomski rad

Usporedba genetskih i morfoloških dokaza širenja hominina tijekom pleistocena

Klara Krstičević

Mentorice:

dr.sc. Davorka Radovčić

dr.sc. Martina Podnar Lešić

Zagreb, 2021

Izjavljujem pod punom moralnom odgovornošću da sam diplomski rad „Usporedba genetskih i morfoloških dokaza širenja hominina tijekom pleistocena“ izradila potpuno samostalno uz stručno vodstvo mentorice dr. sc. Martine Podnar Lešić i mentorice dr. sc. Davorke Radovčić. Svi podaci navedeni u radu su istiniti i prikupljeni u skladu s etičkim standardom struke. Rad je pisan u duhu dobre akademske prakse koja izričito podržava nepovredivost autorskog prava te ispravno citiranje i referenciranje radova drugih autora.

_____

(potpis)

Sadržaj

Uvod ... 1
Euroazija ... 3
Vindija ... 3
Denisova ... 6
Altajski neandertalac ... 6
Denisovac ... 8
Chagyrskaya ... 14
Kostenki ... 16
Ust'-Ishim ... 18
Peştera cu Oase ... 21
Satsurblia ... 25
Bichon ... 26
Satsurblia i Bichon ... 27
Mal'ta ... 28
Sunghir ... 29
Tianyuan ... 31
Goyet Q116-1, Dolní Věstonice 16, El Mirón i Villabruna ... 34
Dolní Věstonice morfologija ... 36
El Mirón morfologija ... 36
Villabruna 1 morfologija ... 37
Amerika ... 38
Anzick ... 39
Diskusija ... 42
Zaključak ... 46
Prilozi ... 47
Literatura ... 58
Sažetak ... 69
Summary ... 70

Uvod

Kretanje arhaičnih populacija tijekom pleistocena jedna je od tema paleoantropologije koja svakim ponuđenim odgovorom pokreće novi val pitanja. Uz sav trud znanstvenika kako bi odgonetnuli kojim su se putovima arhaične populacije kretale, koje su bile veze među njima i jesu li se međusobno miješali, količina podataka koju mogu dobiti iz pronađenih ostataka ograničena je pa odgovore na neka pitanja nikada neće otkriti.

Naslov ovoga diplomskoga rada ukazuje na pokušaj sistematiziranja podataka dobivenih iz paleoantropologije i genetike te dobivanja nekih novih uvida o životu i kretanju arhaičnih populacija tijekom pleistocena. Kako sam naslov diplomskoga rada obuhvaća dosta širok prostor i vrijeme, ograničiti će se na pleistocen (2,58 – 0,0117 milijuna godina prije sadašnjosti[1]), ali samo na ona nalazišta na kojima je iz fosilnih ostataka hominina uspješno sekvenciran nuklearni genom s pokrivenosti većom od 1X. Pod tim uvjetima u obzir dolazi tek nekoliko nalazišta na svijetu, točnije, riječ je o petnaest nalazišta na prostoru Euroazije te o jednom u Sjevernoj Americi (Slika 1).

Susanne Hummel (2015) definira istraživanje arhaične DNA (aDNA) kao „ekstrakcija i analiza degradirane DNA sekvence iz forenzičkih dokaza, muzejskih uzoraka, arheoloških nalaza, fosilnih ostataka i svih drugih degradiranih tragova DNA“ (vlastiti prijevod[2]) (764). Probleme kod sekvenciranja i analize nuklearnog genoma iz arhaičnih uzoraka predstavljaju ograničenost u količini endogene DNA u uzorku i kontaminacija uzorka s DNA današnjih ljudi. Uvjeti kao što su niske temperature, nedostatak vlage i neutralna ili blago bazična pH vrijednost pomažu pri duljem očuvanju DNA (Hofreiter et al. 2001). Napredak tehnologije od izuma lančane reakcije polimerazom (engl. Polymerase Chain Reaction, PCR) koja omogućuje umnažanje ciljnog DNA fragmenta u velikom broju kopija, do novih tehnika sekvenciranja nove generacije (engl. Next Generation Sequencing, NGS), omogućio je dobivanje sekvenci arhaičnih genoma.

Sekvenciranje arhaičnih nuklearnih genoma omogućilo je znanstvenicima da u nekim slučajevima potvrde podatke dobivene morfološkom analizom kostiju, a u drugima, kada se podatci nisu slagali, da se ponovo morfološki analiziraju kosti i dođe do novih zaključaka. Na primjer debata oko miješanja neandertalaca i anatomski modernih ljudi razriješena je

[1] https://stratigraphy.org/timescale/
[2] Svi citati u tekstu su prevedeni od strane autorice s engleskog ili francuskog jezika

sekvenciranjem nukleranog genoma neandertalaca koji je usporedbom s genomima današnjih modernih ljudi pokazao da su populacije izvan Afrike genski srodnije neandertalcima nego današnje populacije u Africi (Green et al. 2010). Razvoj tehnologije u datiranju, sekvenciranju DNA i bioinformatici u zadnjih nekoliko desetaka godina znatno je poboljšao naša saznanja o populacijskoj povijesti današnjih populacija, razvoju vrsta roda *Homo*, njihovim prilagodbama okolišu, prehrani, načinu života, o odnosima između populacija ranih modernih ljudi, ali i o odnosima između populacija ranih modernih ljudi i drugih pleistocenskih arhaičnih populacija.

Obrada nalazišta raspoređena je po kontinentima. Pregled započinje obradom nalazišta na prostoru Euroazije gdje su najprije obrađena nalazišta sa sekvencom nuklearnog genoma neandertalaca i denisovaca, a zatim nalazišta na kojima je sekvenciran nuklearni genom ranih anatomski modernih ljudi i anatomski modernih ljudi. Zadnje obrađeno nalazi se na prostoru Sjeverne Amerike. Svako poglavlje donosi pregled podataka dobivenih sekvenciranjem nuklearnog i mitohondrijskog genoma, a zatim i morfološku analizu koštanih ostataka (izuzetak su poglavlja u kojima su obrađivani nuklearni genomi više nalazišta u jednoj studiji te, zbog lakšeg razumijevanja, morfologija prethodi podatcima dobivenim iz nuklearnog genoma). Diskusija na kraju teksta dolazi kao svojevrsna analiza i pokušaj sumariziranja prethodno navedenih podataka.

Euroazija

Prostor Euroazije za sada je jedini na svijetu na kojem je provedeno više uspješnih analiza arhaičnih nuklearnih genoma (engl. ancient DNA, aDNA). Iako obuhvaća veliki prostor istraživanja su dala uvid u rasprostranjenost pojedinih arhaičnih populacija tijekom kasnog pleistocena, omogućila spoznaju o odnosima između različitih vrsta te pokazala kada su se pojedine populacije anatomski modernih ljudi geografski odvojile jedne od drugih. Na ovom prostoru nuklearna aDNA uspješno je ekstrahirana iz koštanih ostataka sa sljedećih nalazišta: Vindija, Denisova (denisovac i altajski neandertalac), Chagyrskaya, Kostenki, Ust-Ishim, Peştera cu Oase, Satsurblia, Bichon, Ma'lta, Sunghir, Tianyuan, Goyet, Věstonice, El Mirón i Villabruna (Slatkin i Racimo 2016, Yang i Fu 2018).

Vindija

Špilja Vindija (Slika 2) smještena je kod mjesta Donja Voća u sjeverozapadnoj Hrvatskoj na Križnjakovom vrhu. Opsežnija iskopavanja na nalazištu počinju 1974. godine pod vodstvom M. Maleza i traju do 1986. godine (Ahern et al. 2004). Stratigrafija špilje (prema Malez i Rukavina 1979) podijeljena je u 14 slojeva (Slika 3), A – N, od kojih su A – C nastali u holocenu, a D – N u pleistocenu (Malez i Rukavina 1979, Ahern et al. 2004). Prema novijim podatcima stratigrafija špilje podjeljena je u 13 stratigrafskih jedinica od kojih su A – D nastale za vrijeme holocena, a D – M za vrijeme pleistocena (Janković et al. 2006).

Green et al. objavili su 2010. godine rezultate analize nuklearne DNA ekstrahirane iz triju kostiju (Slika 4) s nalazišta Vindija u Hrvatskoj. Opisali su kako je za prvotnu analizu uzeta 21 kost manje morfološke značajnosti s nalazišta te su odabrane tri kosti u kojima je metodom lančane reakcije polimerazom[3] (engl. Polymerase Chain Reaction, PCR) pokazana prisutnost neandertalske mitohondrijske DNA (mtDNA). Prva kost Vi33.16 pronađena je u sloju G3 i datirana ^{14}C 38 310 ± 2,130 godina prije sadašnjosti (nekalibrirano); Vi33.25 koja je pronađena u sloju I (što je čini starijom od Vi33.16), ali ova kost nije sadržavala dovoljno kolagena za datiranje; kost Vi33.26 je pronađena u sloju G (nepoznatog podsloja) i datirana je na 44 450 ± 550 godina prije sadašnjosti (nekalibrirano). Problem ovog istraživanja bio je što je iz triju kostiju koje su korištene dosegnuta tek niska pokrivenost (engl. coverage) genoma (1.3X). Kako bi došli do informacija o srodnosti neandertalaca širom prostora kojeg su zauzimali, Green et al. (2010) sekvencirali su (niskom pokrivenošću) kosti s još triju nalazišta

[3] Lančana reakcija polimerazom (PCR) tehnika je koju je 1983. godine razvio Kary B. Mullis. PCR metodom brzo i precizno se umnaža broj kopija određenog DNA segmenta. („Polymerase Chain Reaction Definition & Steps, Britannica“ 2021)

s prostora Euroazije: El Sidrón u Španjolskoj (datirano na ~ 49,000 godina prije sadašnjosti), Feldhofer u Njemačkoj (datirano na ~42,000 godina prije sadašnjosti) i Mezmaiskaya u Rusiji (datirano na 60 000 do 70 000 godina prije sadašnjosti). Na temelju podataka dobivenih usporedbom genoma neandertalaca iz Vindije, El Sidróna, Feldhofer i Mezmaiskaya, Green et al. (2010) zaključili su da DNA razlike između svakog od ovih uzoraka i ljudskog referentnog genoma ne pokazuju da se neki od njih bitno razlikuje od individua iz Vindije, što bi značilo da su genomi neandertalaca na cijelom prostoru koji su zauzimali i u dužem vremenskom periodu bili slični. Usporedbom ovih genoma također dolaze do zaključka da su neandertalci širom zapadne Euroazije jednako srodni današnjim ljudima. Autori su napomenuli da ovi podatci ne mogu biti u potpunosti pouzdani zbog ograničene količine podataka dobivenih parcijalnim sekvenciranjem uzoraka s navedenih nalazišta.

U novijem istraživanju Prüfer et al. (2017) su ekstrahirali i sekvencirali DNA iz 12 uzoraka dobivenih iz kosti Vindija 33.19, fragmenta kosti koji je na temelju mtDNA određen da pripada neandertalcima. Sekvencirano je 1,8 milijardi baza neandertalskog genoma te rekonstruiran kompletni nuklearni genom neandertalca iz Vindije (pokrivenost 30X). Također, radiokarbonsko datiranje pokazuje da je kost starija od 45 500 godina prije sadašnjosti. Usporedbom podataka dobivenih iz genoma neandertalca iz Vindije, altajskog neandertalca i denisovca iz špilje Denisova u Rusiji, Prüfer et al. (2017) dolaze do zanimljivih zaključaka. Uspoređujući heterozigotnost genoma altajskog neandertalca i denisovca iz špilje Denisova, primjećuju sličnost u heterozigotnosti ovih dvaju genoma (iznosi jednu petinu heterozigotnosti genoma današnjih Afrikanaca i oko jednu trećinu heterozigotnosti današnjih Euroazijata). Kada u ovu priču uključe i individue iz Vindije, primjećuju da je njihova heterozigotnost slična altajskom neandertalcu i malo manja nego kod denisovaca. Zaključuju da moguće objašnjenje slične niske heterozigotnosti kod ovih individua leži u veličini populacija u kojima su živjeli, to jest da su populacije bile izolirane i brojale do 3000 individua (Prüfer et al. 2017).

Green et al. (2010) usporedbom mtDNA ekstrahirane iz kostiju primijetili su da su sekvence Vi 33.26 i Vi 33.16 jednake te da je moguće da dolaze od iste individue. Analizom nuklearne DNA utvrđeno je da ove dvije kosti ne pripadaju istoj osobi, ali da su matrilinearno srodne. Prüfer et al. (2017) analizom mtDNA iz kosti Vindija 33.19 utvrdili su istu sekvencu kao kod Vi 33.26 i Vi 33.16, ali je usporedba heterozigotnih mjesta u nuklearnoj DNA pokazala kako Vindija 33.19 ne pripada istoj individui kao Vi 33.26 ili Vi 33.16, već samo da su sve tri individue bile matrilinearno srodne.

Prüfer et al. (2017) testirali su dijeli li neki od triju genoma neandertalaca (Vindija, Altaj i Mezmaiskaya) više alela s današnjim ljudima izvan Afrike. Zaključuju da genomi Vindija 33.19 i Mezmaiskaya 1 dijele više alela s današnjim ljudima izvan prostora Afrike nego genom altajskog neandertalca, ali se ne razlikuju u količini alela koje dijele s današnjim ljudima, to jest jednako su srodni današnjim ljudima (Prüfer et al. 2017).

Fragmenti kostiju korišteni za sekvenciranje nuklearne DNA iz špilje Vindija nisu bili od veće morfološke važnosti, ali ostale kosti pronađene u istim slojevima ukazuju neke promjene među neandertalcima u Europi. Wolpoff et al. (1981) daju pregled koštanih ostataka pronađenih u špilji Vindija i uspoređuju ih s ostatcima neandertalaca s prostora Europe. Prema njihovim zaključcima neandertalci iz špilje Vindija imaju sve glavne morfološke karakteristike neandertalaca kao što su dimenzije i morfologija supraorbitalnog torusa, veličina alveole incizora, morfologija i konfiguracija kranijalnog svoda, oblik aksijalnog ruba skapule te morfologija mandibule i anteriorno postavljeni zubi (Wolpoff et al. 1981). Neandertalci iz špilje Vindija također pokazuju karakteristike koje iako su unutar neandertalske varijacije daju dojam stanja bližeg ranim modernim europljanima nego neandertalcima (Wolpoff et al. 1981). Prema njihovim podatcima, usporedbom s neandertalcima iz Krapine, kod neandertalskih uzoraka s područja južne-centralne Europe vidljive su morfološke promjene koje vode prema modernom stanju (Wolpoff et al. 1981). Usporedbom s drugim manjim uzorcima neandertalaca zaključuju da 'moderne' karakteristike koje pokazuju neandertalci iz špilje Vindija ne mogu biti rezultat nezrelosti uzoraka ili dimorfizma. Također se ne slažu s hipotezom prema kojoj su „moderne“ karakteristike kod neandertalaca iz špilje Vindija rezultat protoka gena od druge populacije s „modernim europskim“ karakteristikama. Napominju da prema svim hipotezama populacija koja je bila izvor modernog genskog materijala postojala na prostoru Levanta (najbolje predstavljena uzorcima s nalazišta Skhul i Qafzeh), ali njima „ovi uzroci jednostavno ne izgledaju naročito europski kao što izgledaju uzorci s nalazišta Mladeč, Předmosti, Velika Pećina i Brno“ (Wolpoff et al. 1981, 543).

Smith (1994) opisuje ostatke neandertalaca iz špilje Vindija kao „mozaik karakteristika“, to jest opisuje maksile s nazalnim otvorima manjim od prosječnih neandertalskih u Europi, smanjenje alveolarne visine, simfize mandibule koje su vertikalnije nego kod neandertalaca. Prema Smithu (1994) karakteristike koje se primjećuju kod neandertalaca iz Vindije, usporedbom s ranijim neandertalcima iz Krapine, ukazuju na smanjenje i promjenu u kranijalnofacijalnim karakteristikama neandertalaca. Smithovu

hipotezu o smanjenju kranijalnofacijalnih karakteristika neandertalaca iz Vindije podupire i morfološka analiza Ahern et al. (2004). Ahern et al. (2004) među uzorcima iz Vindije analiziraju fragmente Vi 284-230-255-256 koji međusobno artikuliraju. Uspoređuju Vi 284, fragment supraorbitalnog dijela frontalne kosti na kojem je u potpunosti sačuvan frontomalarni šav, sa Krapina 28 na kojem je vidljivo zadebljanje iznad i lateralno od frontomalarnoga šava kao nastavak supraorbitalnoga torusa. Kod Vi 284 ovakvo zadebljanje nije vidljivo te je cjelokupni supraorbitalni torus manje isturen nego kod drugih neandertalaca (Ahern et al. 2004).

Denisova

Špilja Denisova smještena je u planinskom masivu Altaj u južnom Sibiru u Rusiji. Prema arheološkim nalazima može se pratiti naseljavanje od 280 000 do 10 000 godina prije sadašnjosti (Medenikova 2011). Jedna falanga ruke pronađena je 2008. godine u sloju 11.2 te je analizom nuklearnog genoma pokazano da pripada do tada nepoznatoj vrsti hominina nazvanoj *Homo denisova*. Distalna falanga noge koja prema morfološkim osobinama može pripadati neandertalcima ili modernim ljudima pronađena je 2010. godine u sloju 11.4 (Prüfer et al. 2014). Sloj 11 u kojem su pronađene obje kosti podijeljen je u pet horizonata na prijelazu iz srednjega u gornji paleolitik. Za sloj 11.2 određena je apsolutna starost od 50 300 ± 2 200 godina (Prüfer et al. 2014). Budući da je distalna falanga noge pronađena u sloju 11.4 koji je stratigrafski stariji od sloja 11.2, može se zaključiti kako je kost neandertalca starija od kosti denisovca.

Altajski neandertalac

Proksimalna falanga nožnoga prsta, pronađena 2010. godine u istočnoj galeriji špilje Denisova, određena je da pripada neandertalcu nakon sekvenciranja mitohondrijske DNA, iako je po morfološkim osobinama mogla pripadati neandertalcima ili anatomski modernim ljudima (Prüfer et al. 2014). Filogenetsko stablo pokazuje kako mtDNA individue kojoj je falanga pripadala dijeli zajedničkoga pretka sa šest prethodno objavljenih neandertalskih mtDNA, dok je najsrodnija mtDNA individue iz Mezmaiskaye (Prüfer et al. 2014).

Rezultate sekvenciranja genoma iz proksimalne falange nožnoga prsta (pokrivenost 52X) objavili su Prüfer et al. 2014. godine. Usporedbom genoma altajskog neandertalca, tri individue iz Vindije (Vi33.16, Vi33.25 i Vi33.26), neandertalskoga djeteta iz Mezmaiskaye (Mezmaiskaya 1) i 25 današnjih ljudi, pokazuje se kako altajski neandertalac tvori kladu s genomima neandertalaca. Pokazali su i da je prosječna divergencija altajskog neandertalca od

genoma individua iz Vindije i špilje Mezmaiskaya jednaka jednoj trećini divergencije genoma neandertalaca i denisovaca.

Analizirajući srodnost današnjih ljudi izvan Afrike s altajskim neandertalcem, Mezmaiskaya 1 te tada poznatim genomom triju individua iz Vindije, Prüfer et al. (2014) su zaključili da je udio neandertalskoga genoma u današnjim populacijama 1,5 – 2,1 % te da je neandertalska DNA u današnjim ljudima srodnija Mezamaiskaya 1 nego altajskom neandertalcu i individuama iz Vindije. Također, procjenili su vrijeme razdvajanja populacije neandertalaca koji su pridonijeli svoju DNA današnjim ljudima i populacije kojoj je pripadao altajski neandertalac na 77 000 – 114 000 godina prije sadašnjosti (za mutacijsku ratu $\mu=0,5 \times 10^{-9}$ /pb/godini).

Mednikova (2011) opisala je kratku cjevastu kost maksimalne dužine 26 mm kojoj nedostaje veći dio distalne epifize. Iako su falange ruke i noge slične, prema veličini, presjeku i obliku identificira kost kao falangu noge. Pri određivanju pozicije falange napominje da kost ima jednu proksimalnu facetu, a ne dvostruku kao što posjeduju srednje falange (Mednikova 2011). Uzimajući sve navedeno u obzir, Mednikova (2011) zaključuje da je kost proksimalna falanga noge. Nadalje, opisuje kako je u lateralnom pogledu dorzalni nagib naglašen što je tipično za petu falangu. Budući da se oblik proksimalnoga zgloba uzima kao kriterij za pripisivanje falange određenoj zraci, razlike su u ovom slučaju minimalne te se kost može pripisati četvrtoj ili petoj zraci. Određivanje strane kojoj kost pripada predstavlja još jedan problem zbog nedostatka trohleje. Mednikova (2011) napominje da kad se kost gleda dorzalno trohleja djeluje nagnuta u desnu stranu što sugerira da pripada desnoj strani, baza kosti je asimetrična, dok je na plantarnoj strani desna margina naglašenija nego lijeva. Uspoređujući kost s fosilima kao što su Kiik-Koba i Tianyuan, može se zaključiti da kost pripada desnoj strani, ali uspoređujući je s modernim *Homo sapiensom*, pripadala bi lijevoj strani. U određivanju biološke starosti Mednikova (2011) referira se na srastanje epifiza proksimalne nožne falange što se kod modernih ljudi događa između 11. i 22. godine života. Proksimalna falanga iz špilje Denisova pokazuje srastanje obiju epifiza te ne pokazuje degenerativne promjene, što znači da falanga pripada juvenilnoj ili odrasloj osobi.

Komparativnom morfologijom Mednikova (2011) usporedila je proksimalnu falangu stopala s dostupnim uzorcima neandertalaca i ranih anatomski modernih ljudi. Zbog nepoznanice kojoj zraci (četvrtoj ili petoj) proksimalna falanga pripada Mednikova (2011) radi posebnu usporedbu za obje mogućnosti. Široka dijafiza falange, za što Mednikova (2011)

navodi da je arhaična karakteristika, smješta altajskog neandertalca među arhaične populacije, ali kako Medenikova napominje taksonomski status kosti ne može se odrediti na temelju samo jedne karakteristike. Kombinacijom omjera poprečnog presjeka i maksimalne visine baze altajski neandertalac povezan je sa Shanidar-4 i Tianyuan individuama. Indeks širine i dužine dijafize je jako velik te je od uzoraka s kojima je uspoređivan veći jedino kod Shanidar-4. Objašnjava da u slučaju da falanga pripada četvrtoj zraci spadala bi u sredinu između neandertalca i članova Skhul grupe, ali u slučaju da falanga pripada petoj zraci onda predstavlja najrobusniji od svih poznatih uzoraka. Također napominje da, bez obzira kojoj zraci pripada, falanga je širinom veća nego kod gornjo-pleistocenskih hominina, uključujući neandertalce (Mednikova 2011).

Denisovac

Distalna falanga ruke, kasnije određena da pripada denisovcima, pronađena je 2008. godine u stratigrafskom sloju 11 špilje Denisova. U stratigrafskom sloju 11 pronađene su alatke tipične za gornjo-paleolitičke industrije koje se povezuju s anatomski modernim ljudima i koštane alatke tipične za srednji paleolitik (Reich et al. 2010). Reich et al. (2010) datirali su sedam fragmenata kostiju koje pokazuju antropogene promjene, od kojih su četiri kosti starije od 50 000 godina prije sadašnjosti, dok tri datiraju između 30 000 i 16 000 godina prije sadašnjosti. Zaključili su da je sloj 11 nastanjivan u barem dva različita vremenska perioda, a Denisova 3 (proksimalna falanga ruke) i Denisova 4 (drugi ili treći gornji molar) pripadaju vremenu starije okupacije špilje. Duoka et al. (2019) odredili su starost najstarijeg podsloja sloja 11, 11,4 na između otprilike 40 000 i 35 000 godina prije sadašnjosti. Duoka et al. (2019) direktno su datirali proksimalnu falangu – Denisova 3, pronađenu u sloju 11,2, na 76 200 – 51 600 godina prije sadašnjosti (95,4 % vjerojatnosti).

Kompletni mitohondrijski genom iz falange sekvencirali su i objavili Krause et al. (2010b), koristeći PEC[4] (engl. Primer Extention Capture) metodu za izoliranje fragmenata mtDNA. Fragmenti dobiveni PEC metodom sekvencirani su s oba kraja na Illumina GAII platformi. Za daljnju analizu uzeti su fragmenti čija su se dvosmjerna očitanja (engl. Forward and reverse) preklapala barem u 11 parova baza. Došli su do broja od 30 443 jedinstvene sekvence i pokrivenost genoma od 156X (najmanja 2X, najveća 602X). Usporedili su

[4] PEC (engl. Primer extension capture) metoda koju su razvili Briggs et al. (2009) koja „izolira specifične DNA sekvence iz kompleksnih biblioteka jako degradirane DNA. PEC koristi 5' biotinilirane oligonukleotidne početnice i DNA polimerazu za hvatanje ciljanih sekvenci iz biblioteke DNA fragmenata povezanih s adapterima.“ Prednosti ove metode su manja cijena, brzina te mogućnost sekvenciranja arhaične DNA iz jako degradiranih uzoraka.

kompletni mitohondrijski genom distalne falange s 54 današnja moderna ljudska mitohondrijska genoma, s mitohondrijskim genomom s nalazišta Kostenki te s 6 tada poznatih kompletnih mitohondrijskih genoma neandertalca. Rezultati pokazuju razliku u broju nukleotidnih mjesta u kojima se neandertalci (202 nukleotidna mjesta) i individua iz Denisove (385 nuklotidnih mjesta) razlikuju od modernih ljudi (Krause et al. 2010b). Napomenuli su i da filogenetska analiza mitohondrijskih DNA pokazuje da se mitohondrijska linija individue iz špilje Denisova odvojila prije nego mitohondrijske linije neandertalaca i modernih ljudi. Procjenili su, ako se pretpostavi da je posljednji ženski zajednički predak modernih ljudi i čimpanzi živio prije 6 milijuna godina, da se mitohondrijska linija prisutna kod individue iz špilje Denisova odvojila od mitohondrijske linije modernih ljudi prije otprilike milijun godina (779 300 – 1 313 500 godina), to jest prije dva puta više vremena nego mitohondrijska linija neandertalca (Krause et al. 2010b).

Nuklearni genom individue iz špilje Denisova sekvencirali su 2010. godine Reich et al. koristeći DNA ekstrahiranu iz distalne falange. Sekvencirano je 82 227 320 sekvenci nuklearnog genoma koje su se mogle mapirati uz ljudski genom (pokrivenost 1,9X).

Reich et al. (2010) htjeli su doći do odgovora na pitanja: “predstavlja li individua iz špilje Denisova vanjsku grupu neandertalcima i modernim ljudima, kako pokazuje mtDNA, je li sestrinska grupa neandertalcima ili modernim ljudima, ili spada u raspon varijacija jedne ovih dviju grupa“ (Reich et al. 2010, 1055). Kako bi došli do odgovora, odredili su učestalost kojom su u denisovskom genomu zastupljena „ljudska“ odnosno „čimpanzina“ stanja značajki na mjestima na kojima se referentni genomi modernog čovjeka i čimpanzi razlikuju. Odredili su da genom individue iz Denisove odstupa od ljudskog referentnog genoma, to jest dijela koji je afričkog podrijetla, na 11,7 % linije koja vodi od zajedničkog pretka između modernih ljudi i čimpanzi, dok genom neandertalca iz Vindije odstupa na 12,2 % linije. Zaključili su da iako se mitohondrijska linija individue iz špilje Denisova odvojila prije dva puta više vremena od mitohondrijske linije modernog čovjeka nego neandertalska mitohondrijska linija, prosječna divergencija nuklearnog denisovskog genoma od genoma modernih ljudi nalik je onoj neandertalaca. Smatraju da moguće objašnjenje za slične udaljenosti denisovskog i neandertalskih genoma od genoma danas živućih ljudi leži u njihovom podrijetlu od zajedničkoga pretka koji se ranije razdvojio od pretka današnjih ljudi. Kako bi testirali ovu hipotezu, usporedili su divergenciju između parova od 7 arhaičnih i modernih genoma (Denisova, neandertalci, Francuzi, Han Kinezi, Papuanci, Yoruba i San). Zaključili su da je udaljenost između individue iz špilje Denisova i neandertalca iz špilje Vindija oko 9,84 %

puta na liniji od modernih ljudi i posljednjega zajedničkoga pretka ljudi i čimpanzi (genska divergencija izražena kao frakcija genske divergencije između čovjeka i čimpanze) što je manje od prosječne divergencije od 12,38 % utvrđene između današnjih afrikanaca i obje te linije. Uzimajući da je posljednji zajednički predak modernih ljudi i čimpanzi živio prije 6,5 milijuna godina, podatci dobiveni ovom analizom pokazuju da se nuklearna DNA sekvenca individue iz špilje Denisova razdvojila od linije koja vodi prema neandertalacima prije otprilike 640 000 godina, a od linije koja vodi prema današnjim modernim ljudima u Africi prije 804 000 godina (Reich et al. 2010).

S obzirom da denisovski nuklearni genom u prosjeku dijeli nedavnijeg zajedničkog pretka s neandertalcima nego s modernim ljudima Reich et al. (2010), analizirali su pripada li individua iz špilje Denisova u morfološki i geografski raspon neandertalca ili predstavlja sestrinsku grupu neandertalcima analizirajući divergenciju između genoma individue iz špilje Denisova, triju neandertalca iz Vindije, neandertalskog djeteta iz Mezmaiskaye, neadertalca iz Feldhofera u Njemačkoj te neandertalca iz El Sidróna u Španjolskoj. S barem 65 % vjerojatnosti zaključuju da DNA sekvence neandertalaca dijele zajedničkog pretka nedavnije u odnosu na njihovo odvajanje od pretka individue iz špilje Denisova. Neandertalci diljem svoga geografskoga raspona bliži su jedni drugima, nego individui iz špilje Denisova, a nakon odvajanja od pretka individue iz špilje Denisova prošli su kroz populacijsko usko grlo (engl. bottleneck). Zaključili su da neandertalci širom svog geografskog prostora dijele populacijsku prošlost različitu od populacijske prošlosti populacije kojoj je pripadala individua iz Denisove (Reich et al. 2010).

Reich et al. (2010) htjeli su ispitati dijele li današnje populacije van Afrike više izvedenih alela (engl. derived alleles) s denisovcima u odnosu na afričke populacije kao što je slučaj s neandertalcima. Proveli su test u kojem su analizirali sravnjenja genoma današnjih populacija Afrike (Yoruba ili San) i Euroazije (Francuzi ili Han Kinezi) s genomom arhaičnog hominina (neandertalac ili denisovac) i čimpanze. Dobiveni podatci pokazuju da je arhaična komponenta koja je pronađena kod populacija s prostora euroazijske genske zalihe manje srodna individui iz Denisove nego neandertalcima (Reich et al. 2010). Nadalje, htjeli su istražiti je li postojao protok gena između denisovaca i predaka neke od današnjih populacija Starog svijeta. Analizirali su srodnost genoma denisovca s genomima 938 današnjih ljudi iz 53 populacije. Analiza je pokazala da Papuanci i populacija otoka Bougainville dijele veći dio genoma s denisovcima nego ostale populacije izvan Afrike. Procjenjuju da 4,8 ± 0,5 % genoma današnjih Malezijaca potječe od denisovaca, to jest 7,4 ± 0,8 % njihovog genoma

potječe od miješanja s arhaičnim populacijama. Primjeri protoka gena u kasnom pleistocenu prikazani su na slici 5.

Brown et al. (2016) analizirali su fragmente pronađene u špilji Denisova metodom zooarheologije masenom spektrometrijom[5] (engl. Zooarchaeology by Mass Spectrometry, ZooMS). Ovom metodom analizirali su 2 315 neidentificiranih fragmenata od kojih samo jedan, DC1227 (kasnije nazvan Denisova 11), sadržavao svih šest peptidnih markera koji su prethodno identificirani kao ljudski (Brown et al. 2016). Fragment je radiokarbonski datiran te rezultati pokazuju starost veću od 49 900 godina prije sadašnjosti što ukazuje da je kost starija od maksimalnog limita radiokarbonskog datiranja kolagena iz kosti (Brown et al. 2016). Douka et al. (2019) napominju da datiranje uranija u Denisova 11 daje minimalnu starost od 67 500 ± 2 500 godina prije sadašnjosti, dok njihova analiza temeljena na Bayesian[6] modelima procjenjuje starost Denisova 11 na 79 300 – 118 100 godina prije sadašnjosti. Brown et al. (2016) sekvenciraju mitohondrijski genom Denisova 11 na pokrivenost 130X. Filogenetsko stablo mitohondrijskog genoma Denisova 11 pokazuje da spada unutar varijacije mitohondrijskih genoma deset neandertalaca (Brown et al. 2016).

Slon et al. (2018) sekvencirali su nuklearni genom Denisova 11 (pokrivenost 2,6X) te zbog jednake pokrivenosti autosomalnih kromosoma i X kromosoma zaključili da je Denisova 11 bila ženskog spola. Kako bi došli do odgovora kojoj skupini srednje pleistocenskih populacija pripada Denisova 11 Slon et al. (2018) usporedili su srazmjere DNA fragmenata izvedenih alela neandertalskog (altajski neandertalac) i denisovskog (Denisova 3) genoma, kao i genoma današnje populacije Afrike (Mbuti). Rezultati ukazuju da na informativnim mjestima 38,6 % fragmenata genoma Denisova 11 nosi alele koji odgovaraju neandertalskom genomu i 42,3 % fragmenata nosi alele koji odgovaraju denisovskom genomu, što ukazuje da su obje arhaične skupine doprinijele podrijetlu Denisova 11 u otprilike jednakom obujmu (Slon et al. 2018).

Prema heterozigotnosti Denisova 11, koja je veća od heterozigotnosti dvaju neandertalaca (altajskog neandertalca i Vindija 33.19) i denisovca (Denisova 3), a slična

[5] Zooarheologija masenom spektrometrijom (engl. Zooarchaeology by mass spectrometry, ZooMS) je „minimalno destruktivna metoda za određivanje životinjskog podrijetla peptidnim otiscima za (mineralizirane) kolagene materijale“ (van Doorn 2014).

[6] Bayesova statistika sustav je kojim se opisuje epistemiološka nesigurnost uz pomoć matematičkog jezika vjerojatnosti. Spiegelhalter i Rice (2009) navode „u Bayesovoj paradigmi određeni su stupnjevi uvjerenja u prirodna stanja, oni nisu negativni i ukupno uvjerenje u sva prirodna stanja je fiksirano kao jedan. Bayesove statističkemetode započinju s već postojećim uvjerenjima te se ažuriraju pomoću podataka dajući prijašnja uvjerenja koja se mogu koristiti kao osnova za inferencijalne odluke“

heterozigotnosti kod današnjih Afrikanaca, Slon et al. (2018) napominju da bi ova razina heterozigotnosti bila očekivana ako bi Denisova 11 nosila jedan set kromosoma neandertalskog podrijetla i jedan denisovskog podrijetla. Ovakvi rezltati mogli bi se pokazati i u slučaju da je Denisova 11 pripadala populaciji koja nosi miješano neandertalsko i denisovsko podrijetlo ili u slučaju ako joj je svaki od roditelja ove individue pripadao jednoj od ovih dviju skupina (Slon et al. 2018). Kako bi odredili koji od ova dva scenarija bolje odgovaraju dobivenim podatcima Slon et al. (2018) „razmatraju pozicije na kojima genomi altajskog neandertalca i Denisova 3 nose transverzijske razlike u homozigotnom obliku“ (113). Njihovi podatci pokazuju da se u 43,5 % slučajeva jedan fragment Denisova 11 podudara s neandertalskim genomom, a drugi s denisovskim genomom, dok se u 27,3 % slučajeva fragmenti podudaraju sa stanjem u nendertalskom genomu, a u 29,2 % sa stanjem u denisovskom genomu (Slon et al. 2018). Na temelju ovih podataka Slon et al. (2018) zaključuju da od dva moguća scenarija koja objašnjavaju sličan udio neandertalskog i denisovskog podrijetla u genomu Denisova 11 individue točan drugi, to jest da je Denisova 11 potomak neandertalske majke i denisovskog oca.

Kako bi odredili je li neandertalska majka Denisova 11 bila bliža populaciji neandertalaca srodnoj altajskom neandertalcu ili Vindija 33.19, Slon et al. (2018) procjenjuju omjer fragmenata Denisova 11 koji odgovaraju izvedenim alelima u ova dva neandertalska genoma. Pokzuju da Denisova 11 dijeli izvedene alele s altajskim neandertalcem u 12,4 % slučajeva, a s Vindija 33.19 genomom u 19,6 % slučajeva. Ovi rezultati pokazuju da je neandertalska majka Denisova 11 pripadala populaciji koja je srodnija Vindija 33.19 nego altajskom neandertalcu.

Morfološku analizu Denisova 3 obavili su Viola et al. (Reich et al. 2010) te je opisali kao: „…proksimalnu epifizu ručne falange juvenila sačuvane proksimalne artikularne površine i kosti koja je okružuje. Slomljena je oko 2 mm distalno od nesrasle proksimalne epifizne linije“ (83). Napominju da epifize distalnih falangi počinju srastati između 13,5 i 16 godina starosti te pretpostavljaju prema veličini da je osoba starosti od 6 do 7 godina. Morfološka analiza proksimalne falange i novopronađenoga fragmenta distalne falange napravljena je ponovno 2019. godine. Autori Bennet et al. (2019) sekvenciraju mtDNA novopronađenoga fragmenta distalne falange kako bi nedvojbeno pokazali da dvije kosti dolaze od iste individue. Dobivena je pokrivenost mitohondrijske DNA od 26,7X i pokazuju da dvije kosti imaju identične mitogenome na temelju čega Bennet et al. (2019) zaključuju da dvije kosti potječu od iste individue. Prema morfološkim karakteristikama, ponajprije dobro

definiranom ungualnom tuberozom na palmarnoj strani apeksnog čuperka, te prema proksimalnoj artikularnoj površini na palmarnoj strani, zaključuju da prijašnje objašnjenje prema kojem epifize kosti nisu srasle nije točno. Napominju da μCT snimke također potvrđuju da je epifiza kosti započela srastati. Napominju da je, kako je iz nuklearne DNA potvrđeno, individua kojoj su falange pripadale ženskoga spola i da je, pod pretpostavkom da je razvoj sličan kao kod modernih ljudi, u trenutku smrti osoba imala oko 13,5 godina. Smatraju da se prema veličini, ako se uzme u obzir varijabilnost falangi kod modernih ljudi, falange mogu odrediti petoj zraci i desnoj strani.

Koristeći jednovarijantnu i multivarijantnu analizu Bennet et al. (2019) uspoređuju morfologiju Denisova 3 temeljenu na originalnim mjerama i virtualnoj rekonstukciji maksimalne dužine, s prethodno objavljenim, ali i ne objavljenim podatcima distalnih falangi neandertalaca, pleistocenskih modernih ljudi i tri uzorka recentnih modernih ljudi s prostora Francuske i Belgije koji su datirani od neolitika do Srednjeg vijeka. Navode da „uz izuzetak proksimalne širine, sve dimenzije Denisova 3 spadaju unutar varijacije pete distalne falange modernih ljudi [. . .] visina na srednjem dijelu dijafize i visina na distalnom dijelu apikalnog čuperka blizu su srednje vrijednosti modernih ljudi, dok druge mjere spadaju u donji raspon varijacije što znači da je falanga Denisova 3 gracilna“ (Bennet et al. 2019, 4). Multivarijantna analiza[7] bazirana na obliku distalnih falangi kod koje prve dvije glavne komponente koje predstavljaju više od 50 % ukupne varijacije, pokazuje jasnu razliku između neandertalskih uzoraka i uzoraka modenih ljudi. Denisova 3 pozicionirana je u donjem desnom kvadrantu unutar varijacije modernih ljudi (Bennet et al. 2019).

S obzirom da nuklearni genom Denisova 3 pokazuje da su denisovci srodniji neandertalcima nego anatomski modernim ljudima Bennet et al. (2019) napominju da je mogući uzrok sličnosti distalne falange Denisova 3 i anatomski modernih ljudi leži u pleziomorfnom razvoju morfoloških karakteristika. Pretpostavka je da se specifična morfologija distalnih falangi neandertalaca razvila nakon odvajanja denisovaca i neandertalaca. Bennet et al. (2019) zaključuju da je sličnost u morfologiji distalne falange Denisova 3 i anatomski modenih ljudi „u kontrastu s morfologijom molara denisovskih individua koje su morfološki bliže arhaičnim homininima srednjeg do kasnog pleistocena“ (7).

[7] Multivarijantna analiza (engl. Multivariate analysis) statističko je proučavanje podataka gdje se na svakoj eksperimentalnoj jedinici vrši više mjerenja i gdje su važni odnosi između multivarijantnih mjerenja i njihova struktura (Olkin i Sampson 2001).

Chagyrskaya

Špilja Chagyrskaya smještena je u planinskom masivu Altaj oko 100 kilometara udaljenosti od špilje Denisova. Stratigrafija špilje sastoji se od sedam slojeva od čega su slojevi 1 – 4 nastali u holocenu, a slojevi 5 – 7 u pleistocenu (Mafessoni et al. 2020).

Za sekvenciranje nuklearne DNA Mafessoni et al. (2020) uzeli su uzorak iz distalne falange ruke (Chagyrskaya 8) kojoj određuju starost metodama računanja omjera izvedenih supstitucija koje 'nedostaju' u genomu individue iz špilje Chagyrskaya, a prisutne su kod današnjih modernih ljudi, te usporedbom s druga dva objavljena nuklearna genoma neandertalaca uzimajući stopu mutacije (1,45 x 10^{-8} mutacija po generaciji po paru baza) i vrijeme između generacija (29 godina) kod današnjih modernih ljudi. Ovim metodama određuju starost Chagyrskaya 8 na oko 80 000 godina prije sadašnjosti, ali ova starost ne odgovara starosti sloja 6b u kojem je kost pronađena čija je starost određena na oko 60 000 godina. Zaključuju da su moguća objašnjenja da je stopa mutacije kod neandertalaca manja nego kod modernih ljudi ili da se stopa mutacije kod modernih ljudi smanjila (Mafessoni et al. 2020). S obzirom da Denisova 3 denisovac i Chagyrskaya 8 neandertalac imaju sličan omjer izvedenih mutacija koje „nedostaju“ u usporedbi s današnjim modernim ljudima Mafessoni et al. (2020) zaključuju da su otprilike slične starosti.

Nuklearni genom Chagyrskaya 8 treća je objavljena sekvenca nuklearnog genoma neandertalca s visokom pokrivenošću (27,6X). Uz sekvencu nuklearnog genoma objavili su i kompletnu sekvencu mitohondrijskog genoma (944X). Zaključili su da je mitohondrijski genom Chagyrskaya 8 unutar varijacije prethodno određenih neandertalskih genoma (Mafessoni et al. 2020).

Analizirajući količinu dijeljenih izvedenih alela Mafessoni et al. (2020) analizirali su srodnost između triju poznatih nuklearnih genoma neandertalaca: altajskog neandertalca, Vindija 33.19 i Chagyrskaya 8, te njihovu srodnost s denisovcem, Denisova 3. Procjenjuju da je „Chagyrskaya 8 srodniji Vindija 33.19 i drugim neandertalcima koji su živjeli u Europi oko 45 – 55 000 godina prije sadašnjosti nego Denisova 5 (altajski neandertalac) te da je posljednji zajednički predak Chagyrskaya 8 i Vindija 33.19 živio otprilike 100 000 godina prije sadašnjosti“ (Mafessoni et al. 2020, 40). Nadalje, analizirali su srodnost Chagyrskaya 8 i Vindija 33.19 s populacijom neandertalaca koja je pridonijela genomu današnjih modernih ljudi. Zaključili su da 300 genoma iz Simons Genome Diversity Panel i 89 Papuanskih genoma dijele sličan omjer alela s Chagyrskaya 8 i Vindija 33.19, to jest da njihove analize ne

daju naznake da je Chagyrskaya 8 ili Vindija 33.19 bio srodniji populacijama neandertalaca koji su doprinijeli genomu modernih ljudi (Mafessoni et al. 2020).

Na osnovu veličine i potpuno sraslih epfiza Mafessoni et al. (2020) zaključuju da je Chagyrskaya 8 distalna falanga ruke odrasle osobe. Napominju da nije moguće odrediti kojoj zraci distalna falanga pripada, ali na osnovu veličine mogu isključiti prvu zraku (palac), te prema nedostatku suženja dijafize i malog apikalnog čuperka isključuju petu zraku. Također, prema tehnikama Case i Heilman napominju da je vjerojatnija pripadnost lijevoj strani, ali napominju da je točnost ovih tehnika 50 – 70 %.

Usporedba dužine distalnih falangi druge do četvrte zrake modernih ljudi i neandertalaca s Chagyrsakaya 8 (maksimalne dužine 19, 7 mm) pokazuje da je relativno duža nego distalne falange recentnih modernih ljudi (s obzirom i na maksimalnu i artikularnu dužinu), dok spada negdje ispod prosjeka za neandertalce (Mafessoni et al. 2020). Mafessoni et al. (2020) navode da je kod Chagyrskaya 8 „visina srednjeg dijela dijafize blizu gornjeg limita varijacije modernih ljudi, velika širina srednjeg dijela dijafize je izvan raspona varijacije fosila i recentnih modernih ljudi, ali blizu neandertalskom prosjeku“ (2). Analiza glavnih sastavnica[8] (engl. Principal Component Analysis, PCA) „mjera izabranih kako bi se maksimizirali dostupni uzorci (artikularna dužina, visina i širina srednjeg dijela dijafize, maksimalna proksimalna visina i širina, visina i širina proksimalnog artikularnog dijela, maksimalna distalna širina)“ (Mafessoni et al. 2020, 3) kod koje prve dvije sastavnice objašnjavaju 90 % varijacije razdvaja uzorke neandertalaca i modernih ljudi. Chagyrskaya 8 spada unutar neandertalske grupe te tvori klaster s druga dva Chagyrskaya uzorka, Krapina 206.5 i Moula-Guercy M-H1-21 (Mafessoni et al. 2020).

Mafessoni et al. (2020) zaključili su da su „širok i zaobljen apikalni čuperak, u kombinaciji s dugom i robusnom dijafizom, kao kod Chagyrskaya 8, odavno prepoznati kao morfološke karakteristike tipične za neandertalce“ (Mafessoni et al. 2020, 3) te da je prema morfološkim karakteristikama i metričkim značajkama Chagyrskaya 8 neandertalac.

[8] Analiza glavnih sastavnica (engl. Principal Component Analysis, PCA) je „matematički algoritam kojim se smanjuje dimenzijalnost podataka uz zadržavanje većine varijacija u skupu podataka. Smanjivanje se postiže identificiranjem pravaca, koji se nazivaju glavnim sastavnicama, uz koje je varijacija podataka maksimalna. Korištenjem nekoliko sastavnica, svaki uzorak može se predstaviti s relativno malo brojeva umjesto vrijednostima za tisuće varijabli. Tada se mogu ucrtati uzorci, što omogućuje vizualnu procjenu sličnosti i razlika između uzoraka i utvrđivanje mogu li se uzorci grupirati“ (Ringnér 2008).

Kostenki

Arheološki kompleks Kostyonki-Borshchyovo nalazi se na zapadnoj obali rijeke Don u Rusiji. Udaljen je oko 400 kilometara od Moskve. Pomoć pri datiranju stratigrafskih slojeva na nalazištu Kostenki pruža sloj vulkanskoga pepela (Campanian Ignimbrite Y5) koji se na drugim nalazištima datira oko 40 000 godina prije sadašnjosti (Anikovich et al. 2007) ili prema novijem datiranju ~39 300 kalendarskih godina prije sadašnjosti (Seguin-Orlando et al. 2014).

Lijeva tibija iz koje je uzet uzorak za sekvenciranje arhaične DNA iskopana je 1954. godine, a nalazila se ukopana u sloj vulkanskoga pepela. Prijašnja datiranja kostiju iz ovoga sloja davala su rezultate od ~3 700 do 13 600 godina prije sadašnjosti (Marom et al. 2012), što ne odgovara starosti stratigrafskoga sloja u kojem su kosti pronađene. Ponovno datiranje objavili su 2012. godine Marom et al. (2012) te su iz uzorka uzetoga iz desne tibije došli do starosti od 33 250 ± 500 radiokarbonskih godina prije sadašnjosti ili 38 700 do 36 200 kalendarskih godina prije sadašnjosti (Seguin-Orlando et al. 2014).

Za sekvenciranje uzorka s nalazišta Kostenki 14, Seguin-Orlando et al. (2014) uzeli su uzorke ukupne težine 1,285 g sa dorzalnoga dijela dijafize lijeve tibije. Identificirali su 148,9 milijuna očitanja koji se mogu svrstati uz ljudski referentni genom (hg19), što predstavlja pokrivenost 2,42X. Fu et al. (2016) u svrhu analize arhaičnih genoma zapadne Euroazije tijekom posljednjeg velikog ledenog doba sekvenciraju Kostenki 14 na pokrivenost 16,1X, ali zaključuju „potvrđujemo da su ključni znanstveni rezultati dosljedni između dvaju neovisno prikupljenih baza podataka Kostenki 14“ (Fu et al. 2016).

Sekvencu kompletnog mitohondrijskog genoma kostura Markina Gora s lokaliteta Kostenki objavili su Krause et al. (2010a). Zaključuju da mtDNA spada u haplogrupu U2 koja se danas može naći u populacijama sjeverne Afrike, zapadne Azije i Europe te da prisutnost haplogrupe U2 u Europi danas svjedoči o genskom kontinuitetu između ranih modernih ljudi i današnjih ljudi na ovom prostoru. Pri određivanju haplogrupe Y kromosoma dolaze do zanimljivoga zaključka. Naime, kost s nalazišta Kostenki 14 pripada haplogrupi C M130, istoj kao individua s nalazišta La Braña u Španjolskoj koja pripada grupi lovaca sakupljača kasnoga mezolitika.

Koristeći D statistiku kojom se uspoređuje srodnost Kostenki 14 s današnjim populacijama, Seguin-Orlando et al. (2014) pokazuju da je za parove populacija koji uključuju Europljane i Istočne Azijate, Kostenki 14 uvijek bliži današnjim Europljanima (npr.

Litva), nego istočnim Azijatima (npr. Han Kinezi). Koristeći D i f_3 statistiku (Slika 6) pokazuju da je Kostenki 14 unutar Europe bliži današnjim populacijama sjeverne Europe, što je, kako napominju, isto kao kod europskih mezolitičkih lovaca-sakupljača te Mal'ta 1. „Outgroup“ f_3 statistika[9] arhaičnih genoma pokazuje veću srodnost između Kostenki 14 s mezolitičkim lovcima-sakupljačima (Loschbour i La Braña), nego s drugim arhaičnim individuama ili današnjim populacijama (Seguin-Orlando 2014). Ova statistika i činjenica da individue s nalazišta La Braña i Kostenki 14 dijele rijetku haplogrupu Y kromosoma C M130 su: „… jak dokaz o zajedničkom podrijetlu i opsežnoj razmjeni gena između gornje paleolitičkih zapadno europskih populacija srodnih Kostenki 14 i europskih mezolitičkih lovaca-sakupljača te njihovih suvremenih europskih potomaka“ (Seguin-Orlando et al. 2014, 1114).

Moiseev et al. (2017) opisuju nalaz s nalazišta Kostenki 14 kao namjeran pokop zbog načina na koji su kosti bile raspoređene. Također, napominju da su kosti lubanje i postkranija bili obojeni tamnom oker bojom. Prvotnu morfološku analizu kostiju obavio je Debets koji zaključuje da je Kostenki 14 bio anatomski moderni čovjek, 20 do 25 godina starosti s nekim arhaičnim morfološkim osobinama (Moiseev et al. 2017). Navodi i kako neke karakteristike lubanje, točnije jaki alveolarni prognatizam te prilično širok nazalni otvor, približava individuu iz Kostenki 14 modernim ekvatorskim populacijama, kao što su Papuanci i Malezijci. S obzirom na to da su analize nuklearne DNA i mtDNA dale rezultate kontradiktorne onima dobivenim morfološkom analizom, Moissev et al. (2017) provode novu morfološku analizu kranijalnih ostatka Kostenki 14.

Kanoničkom analizom[10] distribucije kraniofacijalnih karakteristika uspoređuju karakteristike Kostenki 14 koje je 1955. godine dobio Debets s 37 arhaičnih grupa (od mezolitika do ranoga željeznoga doba) s prostora sjeverne Euroazije i četiri moderne grupe s

---

[9] F statistika metodološki je okvir kojim se „mjeri zajednički genetski pomak između setova od dvije, tri ili četiri populacije i mogu se koristiti za testiranje jednostavnih i složenih hipoteza o genskom miješanju između populacija“ (Peter 2016, 1485). Outgroup f_3 statistiku predložili su Raghavan et al. (2014) želeći ispitati „za nepoznatu populaciju P_U koja je najsrodnija populacija iz panela k postojećih populacija $\{Pi, i = 1,2, \dots, k\}$. Izračunali su koristeći F_3 (P_O; P_U, P_i), gdje je P_O populacija izvan skupine za koju se pretpostavlja da se uvelike razlikuje od P_U i svih populacija u panelu. Ovim se mjeri zajednički pomak (ili zajednička grana) P_U s populacijama iz panela te visoke F_3 vrijednosti impliciraju bližu srodnost“ (Peter 2016, 1493).

[10] Kanonička analiza (engl. Canonical analysis) „istodobna je analiza dviju, ili možda nekoliko tablica podataka. [. . .] Postoje dvije glavne obitelji kanonskih metoda: asimetrične i simetrične. U asimetričnim oblicima analize postoji skup podataka odgovora i skup podataka objašnjenja, predstavljeni sa Y, odnosno X. [. . .] Suprotno tomu, u simetrične metode koriste se u slučajevima kada dva skupa podataka, takozvani Y_1 prema Y_2 za obilježavanje simetrije, igraju istu ulogu u istraživanju, što znači da analiza Y_1 prema Y_2 daje isti rezultat kao i analiza Y_2 prema Y_1“ (Legendre i Legendre 2012, 625-626).

prostora jugoistočne Azije i Nove Gvineje. Kao najrelevantnije karakteristike za razlikovanje unutar grupe navode kut nazalne izbočine i malu širinu čela koje diferenciraju grupe u smjeru zapad-istok odvajajući većinu arhaičnih europskih od sibirskih uzoraka (Moiseev et al. 2017). Zaključuju da je Kostenki 14 na osnovu 14 kraniometričkih indikatora: "okarakterizirana europskim kompleksom karakteristika i ne pokazuje odstupanje prema tropskim grupama" (Moiseev et al. 2017, 118). Napominju da kanonična analiza u koju je uključena visina nosa (koja je kod Kostenki 14 iznimno mala) odvaja Kostenki 14 od svih analiziranih individua. Kako bi izbjegli ovisnost rezultata o samo jednoj karakteristici provode drugu kanoničku analizu u koju nije uključena krakteristika kuta nazalne izbočine. Druga analiza daje iste rezultate kao prva te pokazuje da Kostenki 14 ima najviše sličnosti s europskim uzorcima to jest pokazuje da kut nazalne izbočine nije jedina karakteristika koja povezuje Kostenki 14 s arhaičnim europskim grupama (Moiseev et al. 2017).

Analiza denticije Kostenki 14 također podupire rezultate dobivene kanoničkom analizom. Moiseev et al. (2017) napominju da denticija Kostenki 14 ne pokazuje markere povezane s ekvatorskom i tropskom strukturom denticije. Zanimljivost kod denticije Kostenki 14 prestavlja raspored veličine zubi. Moiseev et al. (2017) objašnjava da denticija *Homo sapiens sapiens* slijedi formulu prema kojoj je prvi zub uvijek veći od slijedećih na primjer okluzalni rub prvog incizora veći je nego kod drugog. Kostenki 14 ne pokazuje ovakav omjer denticije jer su gornji lateralni incizori vrlo malo reducirani u veličini u odnosu na centralne (Moiseev et al. 2017), dok kod molara postoji razlika između maksilarnih i mandibularnih. Kod maksilarnih molara u longitudinalnim dijametrima promjeri su raspoređeni po 'sapiens' formuli, dok dijagonalni promjeri održavaju arhaični odnos veličina po formuli M2 > M1 > M3 (Moiseev et al. 2017). Na mandibuli u longitudinalnom promjeru molari su postavljeni M3 > M1 > M2, a u dijagonalnom promjeru M2 > M1 > M3. Moiseev et al. (2017) objašanjavaju kompleksni odnos arhaičnih i progresivnih karakteristika denticije Kostenki 14 kao pripadnost nestabilnom evolucijskom morfološkom kompleksu.

Moiseev et al. (2017) smatraju da je razlog zbog kojega se Debetsovi zaključci razlikuju od njihovih, unatoč korištenju istih podataka, leži u dostupnosti različitih analitičkih i statističkih metoda danas i 1955. godine.

Ust'-Ishim

Nalazište Ust'-Ishim smješteno je na obali rijeke Irtysh u zapadnom Sibiru. Gotovo cijeli desni femur pronađen je 2008. godine na zapadnoj obali rijeke na mjestu na kojem se

nalaze slojevi pijeska i šljunka stari između 50 000 i 30 000 godina (Fu et al. 2014). Za datiranje femura uzeti su uzorci u dvije zasebne prilike. Oba datiranja dala su slične rezultate. Prvim datiranjem obavljenim 2011. godine određena je starost od 41 400 ± 1 300 godina prije sadašnjosti. Drugo datiranje obavljeno je 2014. godine i određena je starost kosti od 41 400 ± 1 400 godina prije sadašnjosti (Fu et al. 2014). Prilagođavajući ove podatke promjenama razine ^{14}C u atmosferi, Fu et al. (2014) s 95,4 % vjerojatnošću zaključuju da je starost kosti 46 880 – 43 210 kalendarskih godina prije sadašnjosti.

Za sekvenciranje nuklearnog genoma Fu et al. (2014) uzeli su 9 uzoraka s distalnoga dijela femura. Naposljetku, dobivena je pokrivenost genoma od 42X, to jest sekvencionirano je 1,86 gigabaza nuklearnoga genoma. Napominju da je pokrivenost X i Y kromosoma oko 22X što znači da je individua od koje kost potječe bila muškoga spola.

Filogenetska analiza pozicionirala je mitohondrijsku sekvencu Ust'-Ishim individue pri korijenu makrohaplogrupe R koja je danas široko rasprostranjena u Euroaziji. Makrohaplogrupa R danas je najčešća makrohaplogrupa mitohondrijskog genoma na prostoru zapade Euroazije kojoj pripada šest najrasprostranjenijih haplogupa na prostoru Europe (H, V, J, T, U, K) te pola najrasprostranjenijih haplogupa na prostoru Euroazije. Fu et al. (2014) određuju haplogrupu Y kromosoma K(xLT), kasnije preimenovana u haplogrupu K2, ali Wong et al. (2017) na temelju jednonukleotidnog polimorfizma (engl. Single Nucleotid Polymorphysm, SNP), tipičnog za haplogrupu NO, zaključuju da haplogrupa Y kromosoma Ust'-Ishim individue nije K2 kao što se prije smatralo, već NO. Za razliku od haplogrupe mitohondrijskog genoma koja je danas rasprostranjena širom prostora Euroazije, haplogrupa Y kromosoma Ust'-Ishim individue danas je povezana s populacijama Sibira, sjeveroistočne Europe i Istočne Azije.

Analizom glavnih sastavnica Fu et al. (2014) usporedili su genom individue s nalazišta Ust'-Ishim s genomima 922 individue iz 53 današnje populacije (Slika 7). Analiza je pokazala da je individua iz Ust'-Ishima bliža populacijama izvan Afrike, ali kada se usporedi genom individue iz Ust'-Ishima samo s populacijama van Afrike, podatci pokazuju da ne dijeli veći dio genoma niti s jednom određenom grupom populacija današnjih ljudi (analiza heterozigotnih mjesta u genomu pokazuje slične rezultate). Na temelju analize opsega dijeljenja izvedenih alela, analize glavnih sastavnica te mitohondrijskog genoma i Y kromosoma Fu et al. (2014) zaključuju da je populacija kojoj je pripadala Ust'-Ishim individua izvedena od, ili srodna populaciji modernih ljudi koja je napustila Afriku.

Usporedba dijeljenih alela u današnjim populacijama izvan Afrike i kod Ust'-Ishim individue pokazuje da je ona bliža današnjim populacijama istočne Azije, nego populacijama Europe. Kada su usporedili genom Ust'-Ishim individue s genomima individua s nalazišta La Braña i Mal'ta napominju da nema dokaza da je individua iz Ust'-Ishima bliža genomima današnjih populacija istočne Azije nego ovim arhaičnim genomima. Zaključuju da je moguće objašnjenje da se: "… populacija kojoj je Ust'-Ishim individua pripadala odvojila od predaka današnjih zapadnih Euroazijata i istočnih Euroazijata prije ili tijekom njihovog razdvajanja" (Fu 2014, 447). Wong et al. (2017) dolaze do drugačijih rezultata. Usporedbom 60 genoma današnjih modernih ljudi i 46 arhaičnih genoma pokazuju da je zajednički predak današnjih populacija Sibira i istočne Azije nosio oko 38 % podrijetla linije kojoj je pripadala Ust'-Ishim individua. Ove rezultate potvrđuje i D-statistika koja pokazuje da je Ust'-Ishim individua srodnija populacijama istočne Azije i istočnog Sibira nego populacijama Europe (Wong et al. 2017).

Analizom udjela neandertalske DNA u genomu individue iz Ust'-Ishima, Fu et al. (2014) procjenjuju da su neandertalci doprinijeli 2,3 ± 0,3 % genoma ove individue što je, napominju, slično kao kod današnjih populacija istočne Azije gdje je udio neandertalske DNA 1,7 – 2,1 % i Europe gdje je taj udio 1,6 – 1,8 %. Zaključuju da je prisutnost neandertalskoga genoma u genomu individue iz Ust'-Ishima dokaz da je protok gena između neandertalaca i modernih ljudi dogodio prije najmanje 45 000 godina, kolika je i starost ove individue. Očekivano, segmenti neandertalskoga genoma u genomu individue iz Ust'-Ishima su duži nego segmenti u genomima današnjih ljudi. Na temelju razlike u dužini introgresiranih neandertalskih fragmenata u Ust'-Ishim individui i današnjim ljudima te pod pretpostavkom da se protok gena između neandertalaca i predaka modernih ljudi dogodio samo jedanput (iako postoje dokazi da ovo nije slučaj (Villanea i Schraiber 2019) i uzimajući 29 godina kao razmak između generacija, Fu et al. (2014) procjenjuju da se miješanje između neandertalaca i predaka populacije kojoj je pripadala individua iz Ust'-Ishima dogodilo otprilike 50 000 – 60 000 godina prije sadašnjosti.

Morfološku analizu kosti provode Viola et al. (Fu et al. 2014). Opisuju Ust'-Ishim 1 kao: „… relativno cjelovitu dijafizu lijevoga femura maksimalne dužine 328 mm" (11). Također, napominju da presjek kosti ima oblik suze zbog relativno jako izraženih *linea aspera*. Kost je, napominju, proksimalno slomljena na razini maloga trohantera, dok je posteriorno sačuvana samo baza trohantera. Na distalnom dijelu kosti: „Linija puknuća je oko

75 mm distalno od mjesta odvajanja medijalne i lateralne usne *linea aspera* […] Anteriorno kost je sačuvana oko 20 mm više distalno“ (Fu et al. 2014, 11).

Usporedbom proksimalnog dijela dijafize Viola et al. (Fu et al. 2014) napominju da „neandertalci i rani anatomski moderni ljudi imaju manje razvijen glutealni potporanj (engl. gluteal buttress) pa time i više zaobljenu dijafizu, dok su kod gornje paleolitički femuri mediolateralno prošireni“ (12). Prema ovoj karakteristici femur Ust'-Ishim individue pripisuju gornjo-paleolitičkim populacijama. Femuri neandertalaca i anatomski modernih ljudi razlikuju se i po poprečnom presjeku na srednjem dijelu dijafize. Viola et al. (Fu et al. 2014) objašnjavaju da su femuri neandertalaca kružnog presjeka bez pilastera i neodvojenim usnama *linea aspera*, dok femuri većine gornjo-paleolitičkih ljudi i ranih anatomski modernih ljudi uglavnom imaju presjek u obliku suze s naznačenim pilasterom. Na osnovu ove karakteristike femur Ust'-Ishim odgovara morfologiji gornje paleolitičkih femura. Viola et al. (Fu et al. 2014) napominju da se i geometrija poprečnog presjeka na srednjem dijelu dijafize razlikuje između neandertalaca i modernih ljudi. Objašnjavaju da su „dijafize femura neandertalaca otporne na mediolateralno savijanje, dok su dijafize femura modernih ljudi otpornije na anterioposteriorno savijanje“ (Viola et al. (Fu et al. 2014), 12). Femur Ust'-Ishim je ponovno, kao kod prethodno navedenih karakteristika, sličan gornje paleolitičkim i ranim anatomski modernim ljudima.

Peştera cu Oase

Peştera cu Oase (špilja s kostima) nalazi se u pokrajini Banat u Rumunjskoj. Pronađena je 2002. godine tijekom speleološkoga istraživanja špilje (Trinkaus et al. 2006). Stratigrafija špilje podijeljena je u tri sloja: sloj 2, sloj 1 i površinski sloj. Prema Zilhão et al. (2007) akumulacija kostiju životinja, kao što su medvjedi i vukovi, može biti objašnjenja njihovim nastanjivanjem špilja, ali akumulacija kostiju hominina i životinja koji ne žive u špiljama najbolje bi mogla biti objašnjena geološkim procesima, to jest poplavljivanjima špilje.

Tijekom speleološkoga istraživanja špilje 2002. godine mandibula nazvana Oase 1 (Slika 8) pronađena je na površini Galeria celor Trei Cranii (Galerija triju lubanja). Uzorci za datiranje Oase 1 uzeti su s inferiornoga dijela desnoga ramusa te je kost datirana akcelerator masenom spektrometrijom[11] (AMS). Od dva uzorka jedan je datirao kost na više od 35 000

[11] Akcelerator masena spektrometrija (engl. Accelerator Mass Spectrometry, AMS) „koristi visokoenergetski tandemski akcelertor za podizanje energije iona do raspona mega-elektronskih volta (MeV) i omogućuje

radiokarbonskih godina prije sadašnjosti, dok je drugi uzorak datiran na 34 290 + 970 - 870 radiokarbonskih godina prije sadašnjosti (Trinkaus et al. 2003). Kombinacijom podataka dobivenih datiranjem dvaju uzoraka, Trinkaus et al. (2003) procjenjuju starost Oase 1 na 34 950 + 990 -890 radiokarbonskih godina prije sadašnjosti ili 42 500 – 40 500 kalendarskih godina prije sadašnjosti (Zilhão et al. 2007).

Dijelovi lubanje nazvane Oase 2 pronađeni su 2004. i 2005. godine prilikom iskopavanja u Panta Strămoşiloru. Pronađeni su dijelovi gotovo cijele lubanje, to jest sve kosti lica (osim mandibule), cijela lijeva temporalna kost, dijelovi parijetalne, desne temporalne, okcipitalne i frontalne kosti. Radiokarbonskim datiranjem Oase 2, lubanja je datirana na 29 000 godina prije sadašnjosti ili 34 200 kalendarskih godina prije sadašnjosti, ali Zilhão et al. (2007) napominju da je moguće, zbog loše sačuvanoga organskoga materijala, da ovaj broj predstavlja minimalnu starost.

Za sekvenciranje DNA Fu et al. (2015) koriste dva uzorka uzeta s inferiornoga dijela ramusa Oase 1. Pri sekvenciranju mitohondrijskog genoma (pokrivenost 803X) određuju da 21% fragmenata na 3' kraju pokazuje substituciju citozina u timin što znači da je bar dio mtDNA arhaičnog porijekla. Napominju da, ako se u obzir uzmu svi fragmenti mtDNA, mtDNA Oase 1 blizu je mtDNA današnjih Europljana, ali ako se u obzir uzmu samo fragmenti koji pokazuju substituciju citozina u timin, mtDNA Oase 1 srodna je haplogrupi N koja je danas raširena na prostoru Euroazije. Napominju da se mtDNA Oase 1 odvojila od makrohaplogrupe N prije nego što su se sub-haplogrupe odvojile jedne od drugih, te na temelju nekoliko mutacija mtDNA Oase 1 određuju starost ove haplogrupe na 36 330 godina prije sadašnjosti (95 %tni interval najveće posteriorne gustoće (engl. Highest Posterior Density (HPD) Interval) 14 520 – 56 450 godina prije sadašnjosti). Analizom fragmenata nuklearne DNA koji pokazuju supstituciju citozina u timin (pokrivenost 0,16X), Fu et al. (2015) određuju da je Oase 1 individua bila muškoga spola te određuju haplogrupu F Y kromosoma koja je danas raširena kod većine muškaraca na prostoru Euroazije.

Koristeći D statistiku, Fu et al. (2015) određuju dijeli li Oase 1 više alela s nekom od današnjih populacija u odnosu na druge. Zaključili su da Oase 1 dijeli više alela s današnjim populacijama istočne Azije i američkim domorocima, ali napominju da je moguće da dio genoma Europljana potječe od takozvane bazalne euroazijske populacije koja je naselila

---

potpuno uništavanje i izbjegavanje izobarnih smetnji. Tipična akcelerator masena spektrometrija može mjeriti vrlo male omjere izotopa, obično u rasponu od 10^{-10} do 10^{-15} (atomski omjer). Izotopi od interesa su ^{14}C, ^{10}Be, ^{26}Al, ^{36}Cl, ^{41}Ca i ^{129}I“ (Wacker et al. 2017, 15).

Europu nakon razvoja poljoprivrede, to jest populacija koja se odvojila od populacija predaka današnjih Europljana i Azijata prije nego su se one odvojile jedne od drugih. Kako bi izbjegli moguće krive podatke zbog ovog bazalno euroazijskoga dijela genoma u genomima Europljana, Fu et al. (2015) zamjenjuju genome današnjih Europljana s arhaičnim genomima s područja Europe. D statistika temeljena na ovim individuama pokazuje da je Oase 1 jednako srodan populacijama istočne Azije, američkim domorodcima i genomima arhaičnih individua s prostora Europe. Zaključuju da je Oase 1 pripadao populaciji koja je doprinijela malo ili nimalo svoga genoma današnjim populacijama Europe.

Fu et al. (2015) su željeli ispitati je li se populacija kojoj je pripadao Oase 1 miješala s neandertalcima. D statistikom analiziraju genome Oase 1, altajskog neandertalca iz špilje Denisova, genome šest individua iz subsaharske Afrike i genom čimpanze. Rezultati statistike pokazuju da Oase 1 dijeli više alela s altajskim neandertalcem nego ijedna individua iz današnjih populacija. Na temelju triju statistika Fu et al. (2015) određuju da 6,0 – 9,4 % genoma Oase 1 potječe od neandertalaca. Nadalje, odredili su tri segmenta u genomu Oase 1 koji su duži od 50 centimorgana (cM). Ovako dugi kontinuirani segmenti introgresirane neandertalske DNA ukazuju na nedavno miješanje između neandertalaca i pretka Oase 1, to jest pokazuju da je prošlo malo vremena između Oase 1 i događaja hibridizacije između njegovoga pretka i neandertalca jer se segmenti nisu stigli 'usitniti' procesom rekombinacije.

Oase 1 relativno je velika i robusna mandibula s karakteristikama koje je odvajaju od kasnih arhaičnih hominina i približavaju ranim modernim ljudima u Europi, ali istovremeno posjeduje neke karakteristike koje ju povezuju s neandertalcima (Trinkaus et al. 2006). Karakteristike koje Oase 1 mandibulu povezuju s ranim modernim ljudima u Europi su: istaknuta brada, uzak laterlarni mandibularni korpus, nedostatak retromolarnoga prostora, mezijalno postavljeni mentalni forameni, kratki koronoidni procesi sa simetričnim mandibularnim usjekom te medijalno postavljenim mandibularnim kondilama (Zilhão et al. 2007, Trinkaus et al. 2006). Zilhão et al. (2007) opisuju Oase 1 i Oase 2 kao „… mozaik neandertalskih i/ili arhaičnih karakteristika“ (258). Na lijevoj strani mandibularnoga foramena Oase 1 nalazi se lingvalno premošćivanje (engl. lingual bridging), karakteristika mandibula neandertalaca koja se ne pojavljuje kod modernih ljudi. Iako su anteriorni zubi Oase 1 izgubljeni *post mortem*, sačuvano je pet molara. Svi sačuvani molari su veliki te rastu u veličini distalno što je karakteristika arhaičnih hominina. Zilhão et al. (2007) napominju da, osim lingvalnog premoščivanja i izuzetno velikih molara, Oase 1 i Oase 2 s arhaičnim populacijama povezuju: „… vertikalna mandibularna simfiza, široki ramus mandibule i

anteriorno postavljena zigomatična kost, (…) široke zubne arkade (vjerojatno povezane s velikim anterornim zubima), veoma ravne frontalne skvame, jasna mastoidna eminencija, okluzalno kompleksni maksilarni treći molari“ (258). Zilhão et al. (2007) napominju da je od ovih karakteristika jedino lingvalno premošćivanje izrazito neandertalska karakteristika, dok Trinkaus et al. (2003) napominju da je ova karakteristika prisutna kod manje od pola neandertalskih mandibula i ponekad se pojavljuje kod ranih europskih gornje paleolitičkih primjeraka.

Usporedbom morfologije Zilhão et al. (2007) napominju da se mandibula Oase 1 prema veličini i proporcijama najviše poklapa s ranim gornjo-paleolitičkim mandibulama s prostora Europe. Analizom diskriminantnih funkcija[12] (engl. Discriminant Function Analysis, DFA) koja u 85,2 % slučajeva točno odvaja neandertalce od ranih modernih ljudi Oase 1 pozicionirana je s ranim gornjo-paleolitičkim uzorcima. Zilhão et al. (2007) napominju da su glavne razlike između mandibula neandertalaca i Oase 1 velika širina ramusa i umjerena širina korpusa. U usporedbi s mandibulama s drugih nalazišta Zilhão et al. (2007) napominju da samo manibula Nazlet Khater 2 ima veću širinu ramusa, te da su mandibule s ramusom slične širine poznate jedino kod srednje pleistocenskih Arago 2, KNM-BK 67, Loyangalani 1, Mauer 1 i Tighenif 3. Prema anteriornom kutu simfze Oase 1 smještena je „između srednje (neandertalci i Qafzeh-Skhul) i gornje paleolitičkih uzoraka, ali kut simfize u poprečnom presjeku stavlja ju u zonu preklapanja između neandertalaca i ranih modernih ljudi“ (Zilhão et al. 2007, 11234). Također, Zilhão et al. (2007) napominju da po svim diskretnim karakteristikama mandibule koje odvajaju neandertalce od modernih ljudi, Oase 1 se svrstava među rane moderne ljude.

Morfološke karakteristike molara Oase 1 kao hipokondilus na drugim i trećim molarima, te barem pet kvržica na dva mezijalna molara, nedostatak midtrigonidnog grebena na drugim i trećim molarima te mali etnokondilus i umjerena anteriorna fovea na trećim molarima su uobičajene u „različitim frekvencijama među kasno pleistocenskim homininima, iako nedostatak midtrigonidnog grebena i mala dimenzija anteriorne fovee ukazuju na morfološki afinitet ranim modernim ljudima“ (Trinkaus et al. 2003, 11234). Kod Oase 1 zanimljvu kontradikciju morfologiji mandibule čine dimenzije molara. U bukolingvalnim

[12] Analiza diskriminantnih funkcija (engl. Discriminant Function Analysis, DFA) „statistički je postupak kojim se klasificiraju nepoznate individue i vjerojatnost njihove klasifikacije u određenu skupinu (na prijmjer po spolu ili podrijetlu). Analizom diskriminanih funkcija pretpostavlja se da je uzorak normalno raspoređen za osobinu. A posteriori vjerojatnost i vjerojatnost tipičnosti primjenjuju se za izračunavanje vjerojatnosti klasifikacije“ (Moore2013, 99).

promjerima veličina molara raste distalno što predstavlja uzorak koji je relativno rijedak među primjercima kasno-pleistocenskih ljudi i neandertalaca (Trinkaus et al. 2003). U meziodistalnom promjeru M_2 i M_3 Oase 1 ekstremno su veliki, te Trinkaus et al. (2003) napominju da se veći promjer M_2 nego kod Oase 1 najranije može pronaći u kasnom srednjem pleistocenu kod Krapina 53, a veći promjer M_3 ranom srednjem pleistocenu kod KNM-BK 8518.

Analiza diskriminantne funkcije veličine i oblika molara Oase 1 temeljena na pet dentalnih promjera (bukolingvalni M_1 – M_3 i meziodistalni M_2 i M_3) svrstava ih s neandertalcima. Kombinacija podataka dobivenih komparativnom analizom morfoloških karakteristika mandibule i denticije Oase 1, podsjeća na prethodno obrađeni Kostenki 14 kod kojeg su anatomski moderne kraniofacijalne karakteristike u kombinaciji s arhaičnim odnosom veličina molara.

Satsurblia

Špilju Satsurblia smještenu u zapadnoj Gruziji otkrio je 1975. godine A. N. Kalandadze i od tada je iskopavana u nekoliko kampanja. Tijekom iskopavanja 2012. – 2013. godine koja su vodili Meshveliani i Pinhasi, iskopavani su slojevi gornjega pleistocena s brojnim nalazima ugljena, izgorenih kostiju, kamenih i koštanih alatki, ukrasa od školjki i tako dalje. Tijekom iskopavanja prostor špilje podijeljen je na područje A i B, a stambene su površine u području A datirane od 17 000 do 18 000 kalendarskih godina prije sadašnjosti (Jones et al. 2015).

Za sekvenciranje nuklearnog genoma (pokrivenost 1,4X) iz špilje Satsurblia Jones et al. (2015) koriste uzorak iz desne temporalne kosti pronađene 2013. godine u području B. Kost je datirana na 11 415 ± 50 radiokarbonskih godina prije sadašnjosti ili 13 132 – 13 380 kalendarskih godina prije sadašnjosti.

Margherita et al. (2017) opisuju jedan izolirani zub (SATP5-2), nepotpunu lijevu mandibulu (SATP5) s trajnim i mliječnim zubima (SATP5-3 – SATP5-7) s nalazišta Satsurblia. SATP5 mandibulu opisuju kao nepotpunu lijevu hemimandibulu sa sačuvanim dijelom korpusa i ramusa. Napomiju da na dijelu mandibule nedostaju gonijalni kut i kondila, te dio korpusa ispred zamišljene linije koja spaja mentalni foramen i alevole prvog lijevog incizora (Marghertia et al. 2017). S lingvalne strane mandibule milohioidna linija se proteže od neizbijenog M_2 do anteriornog puknuća, a na bukalnoj strani mentalni foramen je pozicioniran između interalveolarne pregrade mliječnog kanina i prvog mliječnog molara. Na

temelju dentcije Margherita et al. (2017) zaključuju da je indiviuda SATP5 bila između šest i sedam godina stara.

Prema bukolingvalnim promjerima Margherita et al. (2017) zaključuju da SATP5-2 (gornji desni mliječni molar) blizak gornjo-paleolitičkim *Homo sapiens,* a SATP5-5 (donji lijevi drugi mliječni premolar) ranim *Homo sapiens*, te da su trajni zubi pronađeni na nalazištu Satsurblia ispod prosjeka cijelog uzorka *Homo sapiensa*.

Margherita et al. (2017) zaključuju da su ostatci modernih ljudi u špilji Satsurblia i Dzudzuana (dva nalazišta su obrađivana zajedno u jednoj studiji) „velik dodatak gornjepaleolitičkom ljudskom fosilom zapisu Gruzije i ukazuju na nedvojbenu prisutnost modernih ljudi na prostoru Gruzije tijekom gornjeg paleolitika opovrgavajući tvrdnju da Kavkaz prestavlja cul-de-sac za opstanak neandertalaca“ (89).

Bichon

Špilja Bichon smještena je u planinskom lancu Jura u Švicarskoj na 845 metara nadmorske visine. U špilji su pronađene pomiješane kosti mlađega muškarca i ženke smeđega medvjeda s devet kremenih projektila. Smatralo se, zbog pronađenih projektila, da je riječ o nesreći tijekom lova, ali ponovna analiza kostiju medvjeda 1991. godine pokazala je tragove udara i ostatke kremenih krhotina na kralješcima medvjeda. Ovo otkriće potaknulo je novu fazu iskopavanja između 1991. i 1995. godine u kojem je iskopano još kostiju muškarca i medvjeda te litičkih ostataka. Kosti muškarca datirane su 11 885 ± 50 godina prije sadašnosti ili 13 560 – 13 770 kalibriranih godina prije sadašnjosti (Jones et al. 2015). Jones et al. (2015) sekvenciraju DNA iz petroznog dijela temporalne kosti na pokrivenost 9,5X.

Kostur pronađen u špilji Bichon sastoji se od lubanje i mandibule, desne klavikule, nekompletne desne skapule, petnaest kralježaka (dva cervikaln, jedanaest dorzalnih, dva lumbalna, (uključujući jedan sakralizirani)), sakruma, petnaest rebara i fragmenata, desne koksalne kosti, desnog talusa, metatarzalne i druge falange stopala (Sauter 1956, 331). Starost Bichon individue određena je na 20 – 25 godina prema sraštanju šavova lubanje (svi šavovi osim sfeno-bazilarnog su otvoreni), šavovima na zdjelici, trošenju zuba i sternalnom kraju klavikule (Sauter 1956). Za određivanje spola Sauter (1956) referira se na robusnost lubanje, supraorbitalni reljef i debeljinu zigomatičnih lukova te napominje da ukazuju na muški spol unatoč slabije izraženim masteoidnim procesima. Od karakteristika zdjelice koje ukazuju na spol individue koksalna kost pokazuje malo širenje, subpubični ugao je morao biti mali, ali je išijasti usjek prilično otvoren (Sauter 1956). Sauter napominje da je sraštanje posljednjeg

lumbalnog kralješka češće kod žena nego muškaraca, ali na temelju navedenih karakteristika određuje da je Bichon individua muškog spola.

Od karakteristika lubanje Sauter (1956) naglašava laganu deformaciju bazilarne regije i plagiocefaliju izraženu s lijeve strane lica. Sauter (1956) analizira oblik lubanje iz različith orijentacija te opisuje „izdužen oblik lubanje, [. . .] nisko i široko lice, [. . .] orijentaciju jugularnih procesa malo prema naprijed, oticanje stijenke sinusa u supraorbitalnom dijelu maksile što umanjuje fose kanina do te mjere da ih gotovo u potpunosti suzbija, niske i široke očne duplje četvrtastog oblika . . .“ (332 – 333). Zanimljivost na lubanji također predstavlja petnaest Wormianovih kostiju pozicioniranih unutar lambdoidnog šava (devet s lijeve i šest s desne strane) (Sauter 1956).

Satsurblia i Bichon

Jones et al. (2015) sekvenciraju DNA s oba nalazišta kako bi analizirali gensku povezanost populacija Euroazije u kasnom pleistocenu. Za potrebe analize tijekom dužeg vremenskog perioda sekvencirana je i nuklearna DNA ekstrahirana iz molara s nalazišta Kotias Klde na pokrivenost od 15,4X. Za datiranje pokopa s nalazišta Kotias Klade uzeti su uzorci iz tibije i fragmenta mandibule te je pokop datiran 9 529 – 9 895 kalibriranih godina prije sadašnjosti.

Prema podatcima dobivenim analizom genoma Satsurblia, Bichon i Kotias Klade te drugih arhaičnih genoma, koristeći PCA metodu (Slika 9) i D statistiku, Jones et al (2015) zaključuju da Saturblia i Kotias, nazvani kavkaski lovci sakupljači (CHG), tvore kladu odvojenu od svih ostalih arhaičnih genoma (prije brončanoga doba). Isti podatci dobiveni su i za genom muškarca iz špilje Bichon, prema kojima on tvori kladu sa zapadnim lovcima sakupljačima (WHG). Prema Jones et al. (2015), ovi rezultati ukazuju na genski kontinuitet između kasnoga gornjega paleolitika i mezolitika, kako na području Kavkaza tako i u zapadnoj Europi.

Zbog geografske blizine između južnoga Kavkaza, gdje je pozicionirana špilja Satsurblia, i Levanta, gdje se prvo pojavila poljoprivreda, Jones et al. (2015), koristeći „outgroup“ f_3 statistiku, analiziraju odnos između ranih neolitičkih stočara/poljoprivrednika (EF), kavkaskih lovaca sakupljača (CHG) i zapadnih lovaca sakupljača (WHG). Statistika pokazuje da su se predci WHG odvojili od predaka CHG i EF ranije, to jest da CHG i EF tvore kladu odvojenu od WHG. Kako bi odredili vrijeme odvajanja populacija jednih od drugih, Jones et al. (2015) kao predstavnika EF koriste genom iz Stuttgarta te San kao vanjsku

grupu. Rezultati pokazuju da je vrijeme odvajanja predaka WHG od predaka EF i CHG oko 46 000 godina prije sadašnjosti, a vrijeme odvajanja predaka EF i CHG oko 24 000 godina prije sadašnjosti.

Mal'ta

Arheološko nalazište Mal'ta smješteno je u južnom Sibiru u blizini Bajkalskoga jezera. Iskopavanje nalazišta od 1928. do 1958. godine vodio je M. M. Gerasimov, a ponovno iskopavanje tijekom 90ih godina prošloga stoljeća G. N. Medvedev i njegove kolege (Raghavan et al. 2013). Skeletni ostatci korišteni za sekvenciranje nuklearne DNA pronađeni su tijekom M. M. Gerasimovog iskopavanja nalazišta. Prema njegovim podatcima, dva dječja kostura pronađena su u grobu ovalnoga oblika prekriveni kamenom pločom. Starije od te dvoje djece, od 3 do 4 godine starosti, pronađeno je s ogrlicom od perli, nekoliko privjesaka i dijademom od bjelokosti (Raghavan et al. 2013).

AMS (engl. accelerator mass spectrometry) metodom radiokarbonskoga datiranja Raghavan et al. (2013) datiraju Mal'ta 1 (MA-1) na starost od 20 240 ± 60 godina prije sadašnjosti ili 24 423 – 23 891 kalibriranih godina prije sadašnjosti.

Za sekvenciranje genoma Mal'ta 1, Raghavan et al. (2013) uzimaju uzorak od 0,15 grama s humerusa. Dobivena je pokrivenost genoma Mal'ta 1 od 1X, a 17 % ukupnih očitanja moglo se mapirati uz ljudski referentni genom. Pokrivenost mtDNA znatno je veća (76,6X) i određena je pripadnost haplogrupi U, ali se ne može odrediti pripadnost niti jednoj poznatoj sub-haplogrupi. Iako je sub-haplogrupa mtDNA određena kod Mal'ta 1 današnjim populacijama rijetka ili ne postoji, haplogrupa U rasprostranjena je na prostoru sjeverne Afrike, na Bliskom istoku, u južnoj i središnjoj Aziji, zapadnom Sibiru i Europi te kod arhaičnih lovaca sakupljača gornjega paleolitika i mezolitika Europe, ali je rijetka ili odsutna na prostoru Sibira (Raghavan et al. 2013). Zaključuju da ovi rezultati upućuju na povezanosti između pred-poljoprivrednih populacija Europe i gornjo-paleolitičkih populacija Sibira. Mal'ta 1 individua bila je muškoga spola pa je određena i haplogrupa Y kromosoma. Iako je pokrivenost Y kromosoma mala, (1,5X), Raghavan et al. (2013) određuju da je najvjerojatnija filogenetska pripadnost bazalnoj liniji haplogupe R. Sub-haplogrupe haplogrupe R u današnjim populacijama pokazuju obrasce regionalne raširenosti u zapadnoj Euroaziji, južnoj Aziji te se šire na područje Altaja u južnom Sibiru. Napominju da je haplogrupa Q, sestrinska linija današnjim sub-haplogrupama makrohaplogrupe R, najčešća haplogrupa kod američkih domorodaca (Raghavan et al. 2013).

Metodom analize glavnih sastavnica (engl. Principal Component Analysis, PCA) Raghavan et al. (2013) testiraju odnos Malta 1 i današnjih populacija. Prvom PCA analizom određen je odnos između genoma Mal'ta 1, individue sa Sardinije i Han Kineza, a u drugoj su dodani genomi ostalih individua. Ove dvije glavne komponente pokazuju afinitet između američkih domorodaca, današnjih populacija Sibira i Mal'ta 1 (Raghavan et al. 2013). Kako bi dalje istražili odnos genoma Mal'ta 1 i današnjih populacija te kako bi pronašli najsrodniju, Raghavan et al. (2013) koristili su „outgroup“ f_3 statistiku (Patterson et al. 2012). Prema ovoj analizi populacije Amerike, sjeveroistočne Europe i sjeverozapadne Azije pokazuju najveću gensku srodnost s Mal'ta 1. Testovi D statistike kojima su Raghavan et al. (2013) testirali količinu genskoga srodstva koje Mal'ta 1 dijeli s 11 modernih genoma, 4 nova genoma sekvencirana za ovu studiju s prostora Euroazije (Mari, Avarskog, Indijskog i Tadžickog podrijetla) i genomom iz Denisove (Denisova 3) pokazuju da je Mal'ta 1 srodnija genomima zapadne Euroazije nego istočne Azije (Han, Dai), to jest da se protok gena između predaka populacija današnje zapadne Euroazije i populacije kojoj je pripadao Mal'ta 1 dogodio nakon odvajanja predaka današnjih populacija zapadne Euroazije i istočne Azije.

Sve provedene statističke analize pokazuju srodnost između Mal'ta 1 i današnjih populacija američkih domorodaca, ali pitanje je iz kojega smjera potječe ova srodnost to jest je li protok gena išao iz Mal'ta 1 u pretke američkih domorodaca ili obrnuto. Raghavan et al. (2013) navode da je starost Mal'ta 1 (24 000 godina prije sadašnjosti) veća od starosti odvajanja populacije predaka današnjih američkih domorodaca od populacije predaka današnjih stanovnika istočne Azije. Također, D statistika bazirana na frekvenciji alela pokazuje da su svih 48 testiranih današnjih populacija američkih domorodaca jednako srodne Mal'ta 1, što znači da se protok gena između Mal'ta 1 i predaka današnjih populacija američkih domorodaca morao dogoditi prije nego što su se populacije odvojile jedne od drugih.

Nažalost, pregled analize morfoloških ostataka Mal'ta 1 nije moguće obraditi zbog nedostupnosti literature.

Sunghir

Nalazište Sunghir smješteno je oko 190 kilometara od Moskve, pokraj grada Vladimir, na zapadnoj obali rijeke Kljazma. Iskopavanja na nalazištu počinju 1950ih godina, a nalazište je podijeljeno u 3 područja I – III. Sikora et al. (2017) za sekvenciranje nuklearnog genoma uzimaju uzorke šest individua, Sunghir I – VI, ali uzorak uzet iz SV nije imao dovoljno

endogene DNA za sekvenciranje, dok je radiokarbonsko datiranje SVI pokazalo da je ova individua mlađa, to jest da je živjela oko 900 godina prije sadašnjosti. Za individuu Sunghir I određena je starost 33 875 – 31 770 radiokarbonskih godina prije sadašnjosti. Ova muška individua starosti 35 do 45 godina položena je u ležećem položaju na leđima, obojena crvenom oker bojom, s kamenim alatkama, probušenim kaninima arktičke lisice, te oko 3 000 perli od bjelokosti mamuta koje su najvjerojatnije bile prišivene na odjeću (Sikora et al. 2017). Individue Sunghir II, III i IV pronađene su u sklopu drugog pokopa na nalazištu. Za individue SII i SIII Sikora et al. (2017) zaključuju da su pokopane u isto vrijeme, dok je izdubljeni femur individue SIV pronađen kao grobni prilog s SII i SIII. Sunghir II i Sunghir III individue također su bile obojene crvenom oker bojom, dok se uz SII nalazio i privjesak u obliku životinje, velika rezbarija mamuta pored lijevog ramena, oko 5 000 perli od bjelokosti mamuta koje su vjerojatno bile prišivene na odjeću, te oko 250 kanina arktičke lisice oko struka koje su vjerojatno bile prišivene na pojas. Kostur SIII bio je okružen s oko 5 400 perli od bjelokosti, te s trinaest narukvica od bjelokosti na nadlaktici, podlaktici i zapešću (Sikora et al. 2017) (Slika 10). Sikora et al. (2017) zaključuju da su SII i SIII živjeli u isto vrijeme (nema dokaza intruzivnog drugog pokopa), smatraju da je SIV individua koja je živjela ili u isto vrijeme kada i SII i SIII ili kroz nekoliko generacija, a na temelju grobnih priloga i radiokarbonskog datiranja smatraju da je i individua SI živjela u istom arheološkom periodu kao ostale individue.

Sikora et al. (2017) objavljuju rezultate sekvenciranja nuklearnog i mitohondrijskog genoma Sunghir I – IV (Slika 11). Sve individue bile su muškog spola te Sikora et al. (2017) određuju haplogrupe mitohondrijskog genoma i Y kromosoma. Sve individue imaju istu haplogrupu Y kromosoma, C1a2, te napominju da je haplogrupa Y kromosoma C1 iako rijetka kod modernih Euroazijata, pronađena kod drugih ranih europskih individua uključujući Kostenki 14. Individue Sunghir II – IV imaju istu haplogrupu mitohondrijskog genoma, U2, koja je također povezana s individuama Kostenki 12 i Kostenki 14, dok Sunghir I spada u haplogupu U8c.

Outgroup f_3 statistika genskih klastera arhaičnih individua pokazuje da Sunghir individue dijele genskih pomak i tvore čvrst klaster koji isključuje sve ostale individue te pokazuje genski afinitet između Sunghir individua s Kostenki 12 i 14 i s 'Vêstonce klasterom' (Sikora et al. 2017). f_4 statistikom Sikora et al. (2017) nadalje analiziraju genski afinitet Sunghir individua te su pokazali da su Sunghir individue srodnije Kostenki 12 nego starijem Kostenki 14. Primjećuju da Kostenki 14 karakterizira značajan populacijsko-specifičan

pomak nakon odvajanja od zajedničkog pretka sa Sunghir individuama te se odbacuje direktna ancestralna veza s populacijom kojoj su pripadale Sunghir individue i Kostenki 12 (Sikora et. al. 2017).

Sunghir I, II i III odlično su sačuvani ostatci pokopa iz vremena gornjeg paleolitika koji daju uvid u običaje i načine pokopa. Sunghir II i III zanimljivi su zbog brojnih grobnih priloga i načina na koji su položeni, ali i zbog patologije na femuru Sunghir III. Na oba kostura vidljiva je odsutnost sraštanja epifiza te nedostatak fuzije kostiju zdjelice (Formicola i Buzhilova 2004). Na temelju denticije Formicola i Buzhilova (2004) zaključuju da je Sunghir II starosti 12 do 13 godina (ima samo trajne zube), dok starost Sunghir III procjenjuju na 9 do 10 godina. Dok je razvoj kostura Sunghir II primjeren dobi ove individue, femuri Sunghir III ukazuju na postojanje patologije jer su kratki i anteriorno-posteriorno savijeni (Formicola i Buzhilova 2004).

Mednikova (2005) navodi da je popriječni presjek srednjeg dijela lijevog femura Sunghir I i IV tipičan za gornje paleolitičke kromanjonce. Navodi da je među ranim homininima s prostora Bliskog istoka sličan morfološki uzorak tipičan za Qafzeh 9 i 8 te Skhul 5.

Medenikova (2005) primjećuje zanimljivosti u procesu rasta kostiju kod Sunghir II i III. Napominje da je „veličina humerusa Sunghir III, pri 10 godina starosti, dosegla 73 % veličine odraslog Sunghir I, a 13 godišnjeg Sunghir II dosegla 84,7 % veličine humerusa odrasle osobe“ (428). Iako humerusi pokazuju velike postotke u dostizanju veličine kod odraslih osoba, ulne i femuri pokazuju smanjeni tempo rasta (Medenikova (2005) napominje da veličina femura Sunghir III može biti pod utjecajem već spomenute patologije. Distalne kosti donjih ekstremiteta također pokazuju veću razinu razvoja. Mednikova (2005) napominje da se „produljeni linearni rast Sunghir individua može smatrati arhaičnom karakteristikom“ (429) te uspoređuje s neandertalcima Teshik Tash 1 i Le Moustier 1 koji potvrđuju da je „uz napredno sazrijevanje dentalnog sustava, rast postkrnijalnog skeleta spor i postepen u usporedbi s modenom djecom“ (429).

Tianyuan

Kostur pronađen 2003 godine u špilji Tianyouan određen je kao rani moderni čovjek i datiran 34 430 ± 510 radiokarbonskih godina prije sadašnjosti ili oko 40 000 kalibriranih godina prije sadašnjosti (Fu et al. 2013). Mala količina endogene DNA (0,01 – 0,03%) onemogućila je sekvenciranje kompletnog genoma te jedinke. Sekvenciranjem

mitohondrijskog genoma (pokrivenost 35,6X) Fu et al. (2013) utvrđuju da mitohondrijski genom Tianyuan individue ima sve supstitucije koje određuju haplogrupu R te određene delecije i supstitucije koje unutar haplogupe R definiraju haplogrupu B. Unutar mitohondrijskog genoma Tianyuan individue određuju četiri substitucije koje ne definiraju sub-haplogrupe haplogrupe B to jest određuju da je mitohondrijski genom Tianyuan individue srodan ancestralnoj liniji mtDNA haplogrupe B čija se starost procjenjuje na oko 50 000 godina (Fu et al. 2013). Fu et al. (2013) napominju da je haplogrupa mithondrijskog genoma B danas prisutna kod američkih domorodaca, među populacijama ruskog dalekog istoka, središnje Azije, Koreje, Tajvana, Melanezije i Polinezije što bi moglo ukazivati na genski kontinuitet na navedenim prostorima.

Zbog male količine endogenog genoma u uzorku Fu et al. (2013) sekvenciraju kromosom 21 (oko 30 Mpb, pokrivenost 1,75X). Dobivenu sekvencu uspoređuju s sekvencama kromosoma 21 individua iz jedanaest današnjih populacija (San, Mbuti, Yoruba, Madenka i Dinka iz Afrike, Francuz i Sardinijanac iz Europe, te Papuanac, Dai i Han iz Azije) te s denisovcem. Prema broju supstitucija na kromosomu 21 zaključuju da je Tianyuan individua sličnija današnjim ljudima nego denisovcima, te sličniji današnjim ljudima s prostora Euroazije nego Afrike (Fu et al. 2013).

Yang et al. (2017) sekvenciraju dodatne regije genoma Tianyuan individue (pokrivenost 2,98X, na 2 228 374 pozicija) te koriste f_3 statistiku oblika (Tianyuan, X; Mbuti) za određivanje srodnosti između nuklearnog genoma Tianyuan individue te nuklearnog genoma današnjih i arhaičnih populacija (Slika 12). Današnje populacije Europe nose dio bazalnog euroazijskog nasljeđa (BE) (populacija koja se odvojila od svih populacija izvan Afrike prije nego što su se one odvojile jedne od drugih). Prisutnost ove genske komponente u europskim populacijama mogla bi utjecati na rezultate statistike na način da bi se Tianyuan individua pokazala srodnijom današnjim populacijama Azije nego što to uistinu jest. Yang et al. (2017) izbjegavaju ovaj problem koristeći genome arhaičnih individua s prostora Europe koji su slične starosti kao Tianyuan individua i nemaju tragove bazalno eurazijskog podrijetla (Kostenki 14, GoyetQ 116-1, Věstonice 16). Rezultati statistike pokazuju da ova individua dijeli više alela s arhaičnim i današnjim populacijama istočne, jugoistočne Azije i američkih domorodaca nego s arhaičnim i današnjim populacijama Europe (Yang et al. 2017). Zanimljivo je također i da su arhaične i današnje populacije istočne i jugoistočne Azije te američkih domorodaca srodnije jedne drugima nego Tianyuan individui te prema dobivenim podatcima zaključuju da je populacija kojoj je pripadala Tianyuan individua srodna

ancestralnoj skupini koja je doprinijela svim recentnim populacijama azijskog podrijetla (Yang et al. 2017). f_3 statistika (Tianyuan, GoyetQ116-1; Mbuti) pokazuje da je Tianyuan individua srodnija Goyet Q116-1 nego drugim arhaičnim individuama s prostora zapadne Euroazije. S obzirom da mitohondrijski genom Goyet Q116-1 individue spada u haplogrupu M koja je danas raširena među populacijama istočne i jugoistočne Azije, Oceanije i američkih domorodaca, Yang et al. (2017) na temelju f_3 statistike te dijeljenih izvedenih alela i mitohondrijskog genoma zaključuju da „Tianyuan i Goyet 116-1 individue dijele porijeklo od populacije koja nije doprinijela porijeklu drugih gornjo-paleolitičkih euroazijskih populacija koje su do sada analizirane“ (3204).

Shang et al. (2007) objavljuju rezultate morfološke analize trideset i četiri koštanih ostataka iz Tianyuan špilje. Koštani ostatci sastoje se od većine anteriorne i desne strane mandibule s I_2 do M_2, jednog maksilarnog molara, aksisa, dva fragmenta sternuma, obje skapule, oba humerusa, ulne, radiusa, tri karpalne kosti i pet falangi ruke, oba femura i tibije, distalni dio fibule, talus, kalkaneus, četiri metatarzalne i dvije falange nogu (Shang et al. 2007). Starost Tianyuan 1 individue određuju prema denticiji to jest prema istrošenosti zubne cakline s bukalne i lingvalne strane te usporedbom s recentnijim populacijama sakupljača koji žive na većim nadmorskim visinama i kasno pleistocenskim populacijama zapadne Euroazije. Zaključuju da je Tianyuan 1 individua u kasnom četvrtom ili petom desetljeću života.

Morfološke karakteristike mandibule Tianyuan 1 individue kao što su nedostatak retromolarnog prostora, lingvalno premošćivanje mandibularnog foramena, veliki superiorno medijalni pterigoidni tuberkul i asimetričan mandibularni usjek svrstavaju je s ranim modernim ljudima, a ne s neandertalcima (Shang et al. 2007). Bukolingvalni promjeri Tianyuan 1 od I_2 do M_3 sličan je većini kasno pleistocenskih ljudi. Indeks zbroja širina kruna anteriornih (I_2, C_1) do posteriornih (M_1, M_2) zubi razlikuje neandertalce od većine modernih ljudi te indeks od 73,4 kod Tianyuan 1 individue kod ranih modernih ljudi može se usporediti jedino s gornje paleolitičkim Arene Candide 1, Dolní Věstonice 13 i Mladeč 54, dok je veći kod 81,3 % neandertalaca (Shang et al. 2007). Napominju da je indeks i veći i bliži neandertalcima ako se doda širina premolara te zaključuju da dentalne proporcije Tianyuan 1 individue padaju u zonu preklapanja kasnih arhaičnih i gornjo-paleolitičkih ranih modernih ljudi te je odvajaju od srednje-paleolitičkih modernih ljudi (Shang et al. 2007).

Shang et al. (2007) navode da brahijalni indeksi kasno pleistocenskih uzoraka nisu dovoljno različiti za diferencijaciju između neandertalaca i modernih ljudi, ali kruralni indeksi

odvajaju neandertalce od većine ranih modernih ljudi te Tianyuan 1 spada u sredinu varijacije ranih modernih ljudi. Napominju da visoki kruralni indeks i robusnost femura Tianyuan 1 mogu upućivati na kombinaciju ekvatorskog podrijetla i veću mobilnost.

Indeks glenoidne fose skapule koji je kod Tianyuan 1 relativno visok odvaja ovu individuu od neandertalaca i drugih arhaičnih *Homo* te ju svrstava s ranim modernim ljudima 3. stadija izotopa kisika (Shang et al. 2007).

Shang et al. (2007) zaključuju tvrdeći da „Tianyuan 1 pruža sigurnu osnovu za analiziranje morfologije i paleobiologije ranih modernih ljudi na prostoru istočne Euroazije blizu vremena moguće tranzicije od regionalnih arhaičnih ljudi“ (6577).

Goyet Q116-1, Dolní Věstonice 16, El Mirón i Villabruna

Fu et al. (2016) koriste već postojeće i novo sekvencirane cjelogenomske podatke arhaičnih individua s prostora Euroazije za analizu genskog sastava populacija koje su živjele na tom prostoru između 45 000 i 7 000 godina prije sadašnjosti. Osim već ranije analiziranih individua u ovom radu (Ust'- Ishim, Oase 1, Kostenki 14 (za ovo istraživanje ponovo sekvencirano na pokrivenost 16,1X), Mal'ta, Bichon i Satsurblia) individue obrađene u Fu et al. (2016) koje su bitne za ovu raspravu su: Goyet Q116-1 individua s nalazišta Goyet u Belgiji datirana na 35 160 – 34 430 kalibriranih godina prije sadašnjosti (pokrivenost nuklearnog genoma 1,046X), Věstonice 16 individua s nalazišta Dolní Věstonice u Češkoj republici datirana na 30 710 – 29 310 kalibriranih godina prije sadašnjosti (pokrivenost nuklearnog genoma 1,31X), individua iz špilje El Mirón u Španjolskoj datirana na 18 830 – 18 610 kalibriranih godina prije sadašnjosti (pokrivenost nuklearnog genoma 1,012X) te Villabruna individua iz Italije datirana na 14 180 – 13 780 kalibriranih godina prije sadašnjosti (pokrivenost nuklearnog genoma 3,137X). Analizom multi-dimezionalnog (MD) skaliranja[13] i D statističkom analizom Fu et al. (2016) identificiraju individue u pet klastera individua koje dijele značajnu količinu genskog pomaka. Klasteri u koji su svrstane individue analizirane u ovom istraživanju su: Věstonice (četrnaest individua starosti 34 000 – 26 000 godina), Mal'ta (tri individue starosti 24 000 – 17 000 godina koje su živjele na prostoru Bajkalskog jezera u Sibiru), El Mirón (sedam individua starosti 19 000 – 14 000 godina),

[13] Analiza multi-dimenzionalnog skaliranja (engl. Multidimensional Scaling, MDS) „jedna je od tehnika multivarijantne analize podataka koja pokušava predstaviti podatke velikih dimenzija u prostor manjih dimenzija. Ulazni podatci za MDS mjere se različitošću ili sličnošću objekata koji se promatraju. Kada se MDS tehnika primjeni na izmjerenu različitost ili sličnost, rezultira prostornom mapom na kojoj su različiti objekti udaljeni, dok su slični objekti postavljeni blizu jedan dugog“ (Saeed et al. 2018, 1).

Villabruna (petnaest individua starosti 14 000 – 7 000 godina) i Satsurblia (dvije individue starosti 13 000 – 10 000 godina s prostora južnog Kavkaza).

D statistikom Fu et al. (2016) opovrgavaju prethodnu hipotezu (Jones et al. 2015 i Seguin-Orlando et al. 2014) koja predlaže da populacija kojoj je pripadao Kostenki 14 vuče podrijetlo od triju populacija od kojih potječu i današnje populacije Europe 1) populacija srodna svim kasnijim pred-neolitičkim Europljanima, 2) bazalna euroazijska linija koja se odvojila od predaka Europljana i istočnih Azijata prije nego su se oni odvojili jedni od drugih, i 3) linija srodna oko 24 000 starom Mal'ta 1 s prostora Sibira. D statistika kojom su analizirali dijeli li Ust'-Ishim individua (nema tragove bazalnog euroazijskog podrijetla) više alela s jednom od „test populacija“ (pred-neolitičkih individua s prostora Europe ili današnjih populacija istočne Azije) pokazala je da nema razlike u dijeljenju alela što ne bi bio slučaj kada bi neki pre-neolitički Europljani imali bazalno euroazijsko podrijetlo. Također, D statistikom mjerili su srodnost Mal'ta 1 individue i pred-neolitčkih individua s prostora Europe te pokazali da ove individe ne dijele srodstvo s Mal'ta 1 te zaključuju da je srodnost između Mal'ta 1 i današnjih populacija Europe rezultat migracija s prostora Euroazijskih stepa tijekom neolitika i brončanog doba (Fu et al. 2016).

Fu et al. (2016) zaključuju da Oase 1 i Ust'-Ishim individue pripadaju populacijama koje nisu genski doprinijele populacijama koje danas žive na prostoru zapadne Euroazije, to jest da tek populacije koje su živjele nakon 37 000 godina prije sadašnjosti genski doprinose današnjim populacijama na ovom prostoru. Također navode da „od vremena Kostenki 14 oko 37 000 godina prije sadašnjosti do vremena Villabruna klastera oko 14 000 godina prije sadašnjosti, sve individue vuku porijeklo od jedne ancestralne populacije bez tragova genskog priljeva s drugih prostora“ (Fu et al. 2016, 204). Prema njihovim podatcima na području Europe između 34 000 i 26 000 godina prevladava Věstonice klaster, čak i na nalazištu Goyet, iako napominju da populacija kojoj je pripadala individua Goyet Q116-1 nije nestala već se njeni tragovi nalaze u individuama El Mirón klastera na području Iberije od oko 19 000 godina prije sadašnjosti. Kao zaključak cijelog istraživanja Fu et al. (2016) navode da „jedan scenarij koji bi mogao objasniti ove rezultate je širenje populacija iz refugija na prostoru jugoistočne Europe ili zapadne Azije nakon zadnjeg ledenog doba objedinjujući gensko podrijetlo Europe i Bliskog istoka“ (204).

Dolní Věstonice morfologija

Dolní Věstonice 16 pronađen je u plitkom grobu, položen na desnu stranu s jako savijenim nogama (Svoboda 1988). Svoboda (1988) napominje da je vidljivo nekoliko izlječenih trauma na lubanji te da denticija pokazuje veliku razinu trošenja. Svoboda i Vlček (1991) opisuju da je lubanja Dolní Věstonice 16 većim dijelom dobro sačuvana uz izuzetak nazalne kosti i frontalnih zidova maxilla koje su slomljene. Napominju da zubi, pogotovo zubi mandibule, pokazuju veliku razinu abrazije do te razine da su krune frontalnih zubi kompletno istrošene te da je okluzalna strana incizora otvorena do vrata zuba (Svoboda i Vlček 1991). Dijafize dugih kostiju su dobro očuvane te je bila moguća rekonstukcija lijevog humerusa, radijusa i femura iako su epifize slabo očuvane (Svoboda i Vlček 1991). Prema fragmentiranoj zdjelici i lubanji određeno je da je Dolní Věstonice 16 muškog spola, a starost pri smrti određuju na 40-50 godina.

El Mirón morfologija

Kostur El Mirón 1 nalazio se položen između ugraviranog zida špilje te velikog bloka koji je pao sa stropa prije pokopa te je također ugraviran i obojen crvenom oker bojom (Carretero et al. 2015). Carretero et al. (2015) navode da, iako kosti nisu bile u anatomskom odnosu, zbog ne dupliciranih elemenata zaključuju da pripadaju jednoj indivdui. Od koštanih ostataka pronađeni su mandibula s jedanaest *in situ* zubiju, jedan maksilarni zub i fragmenti 95 prepoznatljivih postkranijalnih kostiju, plus 13 neprepoznatljivih fragmenata. Većina elemenata su dijelovi šake i stopala, ali pronađeni su i fragmenti kralježaka, rebara, skapule (glenoidna fosa), pelvisa (acetabulum) i donjeg dijela noge (tibija, patele i fibule) (Carretero et al. 2015). Smatraju da je mogući uzrok nedostatka dugih kostiju i cijele lubanje (osim mandibule) El Mirón 1 u pogrebnim obredima, to jest prenošenje kosiju na drugo 'sigurno' mjesto ili korištenje u drugim pogrebnim ritualima.

Starost El Mirón 1 određuju prema denticiji i kostima postkranija. Napominju da je M_3 u kompletnoj erupciji te da istrošenost zubiju varira po fazama (P_4 faza F (30 – 35 godina), M_2 faza G (35 – 40 godina) i M_1 faza H (40 – 45 godina)) (Carretero et al. 2015). Na postkranijumu srasli su svi sekudarni osifikacijski centri šake i stopala, skapule, koksalne kosti, rebara i prstenasta epifiza. Također, sternalna epifiza klavikule kompletno je srasla s dijafizom, pa je ova indiviua starija od 30 godina. Zbog nedostatka kostiju zdjelice te lubanje na kojima se uobičajeno određuje spol, Carretero et al. (2015) određuju da je El Mirón

individua ženskog spola na osnovu veličine atlasa, visine i širine glenoidne šupljine skapule, acetabuluma te kostiju šake i stopala.

Mandibula El Mirón 1 puknuta je na dijelu ispod lijevog kanina, ali dva dijela artikuliraju jedan s drugim te je bila moguća rekonstrukcija cijele mandibule. Veći od dva dijela sastoji se od „desnog dijela korpusa, većine ramusa i simfize, iako je vidljivo puknuće u smjeru posteriorno-superiorno do anteriorno-inferiorno koje počinje na alveoli M_2 i završava na bazalnoj margini“ (Carretero et al. 2015, 4). Na desnom ramusu nedostaje kondila i oštećen je vrh koronoidnog procesa. Na manjem od dva dijela mandibule sačuvan je lijevi korpus i ramus na kojem se nalaze „kompletni koronoidni proces (uključujući vrh) i oko pola sigmoidnog ureza posterirorno prema kondili, ali kondila i posteriorni rub ramusa nisu sačuvani“ (Carretero et al. 2015, 5). Mandibula El Mirón nema retromolarog prostora te ima izraženu bradu kao kod modenih ljudi. Na temelju morfololoških karakteristika Carretero et al. (2015) zaključuju da je „El Mirón mandibula slična dokumentiranim mandibulama gornjeg paleolitika i recentog *Homo sapeins*“ (6).

Kod kostiju šake El Mirón 1 zanimljiva je izbočna na stiloidnom procesu treće metakarpalne kosti (MTC3). Carretero et al. (2015) opisuju da je izbočina na stiloidnom procesu, iako je unutar ljudske varijacije, relativno mala te se nalazi pri donjem limitu varijacije modenih ljudi. Iako je ova karakteristika El Mirón 1 MTC3 slična drugim gornjo-paleolitičkim *Homo sapiens,* slična je i neandertalskim uzorcima koji imaju relativno kraći stiloidni proces nego modeni ljudi (Carretero et al. 2015).

Villabruna 1 morfologija

Vercellotti et al. (2008) opisuju kostur pronađen 1988. godine koji se nalazio ukopan u bazalni stratigrafski sloj. Kostur je pronađen u uskoj i plitkoj (30-40cm) jami u jako dobro očuvanom stanju. Pronađeni su kompletna lubanja i mandibula [. . .] kompletni ili malo oštećeni svi elementi kralježnice, sakrum, os coxae, klavikule, humerusi, ulne, desni radijus i femur, lijeva patela, te jako oštećeni i nekompletni lijevi radijus i femur, tibije i fibule, sternum, rebra i skapula. Sačuvane su skoro sve kosti šake, dok su od kostiju stopala sačuvani desni talus, dvije metatarzalne kosti i dvije falange (Vercellotti et al. 2008).

Na temelju metričkih i morfoloških karakteristika pelvisa Vercellotti et al. (2008) zaključuju da je kostur muškog spola, dok na temelju kranijalnih šavova, morfologije

pubičnih simfiza, artikularne površine iliuma, sraštanja epifiza i reapsorbcije spužvaste kosti na glavi femura određuju starost pri smrti na 25 godina.

Multivarijantnom analizom Vercellotti et al. (2008) analiziraju kranio-facijalnu morfologiju Villabruna 1 u geografskom i kronološkom kontekstu gornjeg paleolitika i mezolitika susjednih regija. Napominju da prema veličini i obliku Villabruna 1 individua pokazuje najviše sličnosti s istovremenim kasno gornjo-paleolitičkim Le Bichon što, kako napominju, ukazuje na genski afinitet među kasnim lovcima sakupljačima alpske regije (Vercellotti et al. 2008).

Denticija Villabruna 1 pokazuje jaču istrošenost anteriornih zubi (incizori i kanini), dok su posteriorni zubi tek neznatno istrošeni. Uz jaču istorošenost na anteriornim zubima vidljive su i mikrokrhotine i mikrofrakture što prema Vercellotti et al. (2008) odražava razinu biomehaničkog stresa to jest korištenje denticije u raznim aktivnostima obavljanim uz pomoć desne ruke.

Amerika

Postoje brojne hipoteze o prvom naseljavanju Sjeverne i Južne Amerike temeljene na morfološkim i genskim dokazima. Hipoteze uključuju naseljavanje kontinenata u jednom ili dva vala migracija, različita mišljenja o putu i smjeru naseljavanja, periodu izolacije populacije koja je prvotno naselila kontinente, i tako dalje. Jedna od pretpostavki temeljena na morfološkim ostatcima nazvana *Two biological components* (Mazieres 2011) ukazuje kako kranijalni ostatci mogu biti odvojeni u dvije skupine. Prva skupina bile bi lubanje koje nalikuju današnjim australo-melanezijskim lubanjama i datiraju od 13 500 do 7 000 godina prije sadašnjosti. Takve lubanje opisane su kao robusne i izdužene. U drugu skupinu spadaju lubanje koje po morfološkim karakteristikama nalikuju današnjim mongoloidima i datiraju od 7 000 godina prije sadašnjosti do danas. Ove razlike u morfološkim karakteristikama tumačene su kao mogućnost migracija dviju različitih populacija na kontinente. Smatra se da se populacija koja nosi australo-melanezijske karakteristike odvojila od njihova zajedničkoga pretka prije otprilike 60 000 godina u jugoistočnoj Aziji, odakle je jedan dio populacije otišao na jug prema Australiji, a drugi dio sjeverno prema sjeveroistočnoj Aziji, te naposljetku naselio Ameriku oko 14 000 godina prije sadašnjosti. Druga populacija naselila je Sjevernu pa onda i Južnu Ameriku u drugom migracijskom valu, nakon što su se takozvane mongoloidske karakteristike razvile i fiksirale u sjeveroistočnoj Aziji. Novija istraživanja ukazuju kako

različite morfološke karakteristike lubanja nisu rezultat dviju ili više migracija u Sjevernu i Južnu Ameriku, nego su one samo dva ekstrema u spektru karakteristika (Mazieres 2011). Hubbe et al. (2011) dodatno razvijaju hipotezu koju su Neves et al. predložili 2003. godine u radu *Early Holocene human skeletal remains from Santana do Riacho, Brazil: implications for the settlement of the New World*, koja tvrdi kako su lubanje opisane kao australo-melanezijske zapravo zadržani izvorni oblik lubanja kasnoga pleistocena to jest da su se različite morfološke karakteristike današnjih populacija razvile tek u holocenu. Hubbe et al. (2011) paleoameričke ili lubanje nalik australo-melanezijskim opisuju kao lubanje dugoga i uskoga neurokranija, niskih i izbačenih lica s niskim orbitama i nazalnom aperaturom, dok lubanje kasnijih američkih domorodaca opisuju kao kratke, širokoga neurokranija, visokoga i uvučenoga lica s visokim orbitama i nazalnom aperaturom. Mitohondrijska DNA (mtDNA) i nerekombinirajuće regije Y kromosoma ukazuju na drugačije podatke od onih dobivenih morfološkom analizom lubanja (Mazieres 2011). Hipoteza nazvana *The local diversification* bazira se na haplogrupama mtDNA i Y kromosoma prisutnim u današnjim populacijama američkih domorodaca. Haplogrupe mtDNA u današnjim populacijama su A, B, C i D prisutne u Sjevernoj, Južnoj i Srednjoj Americi te haplogrupa X koja je prisutna samo u Sjevernoj Americi. Podatci dobiveni iz mtDNA ukazuju na istovremenu pojavu svih pet haplogrupa između 19 000 i 15 000 godina prije sadašnjosti, što upućuje na jedan val migracije i na period izolacije populacije prije širenja po kontinentima. Haplogrupe NRY su Q (Q1a3a) prisutna samo na području obiju Amerika i haplogrupa C* koja se nalazi kod nekih grupa američkih domorodaca te u Koreji i Japanu (Mazieres 2011).

Anzick

Jedini primjer sekvenciranog arhaičnog nuklearnog genoma starijeg od 11 700 godina prije sadašnjosti dobivenog u objema Amerikama dolazi s nalazišta Anzick u zapadnoj Montani (Rasmussen et al. 2014). Kosti muškoga djeteta (Anzick-1) pronađene su istovremeno s artefaktima Clovis industrije, ali zbog načina na koji su iskopani nije bilo moguće zaključiti jesu li kosti bile u istom sloju s alatkama ili ne (iako su i alatke i koštani ostatci Anzick-1 bili pokriveni crvenom oker bojom). Kosti Anzick-1 individue geološki su starije od Anzick-2 te se datiraju 10 915 ± 50 godina prije sadašnjosti ili 12 905 – 12 840 kalibriranih godina prije sadašnjosti (Becerra-Valdivia et al. 2018). U ovom istraživanju datirani su i ostatci geološki mlađe lubanje Anzick-2 te alatke napravljene od rogova. Prema prijašnjoj analizi smatralo se da je Anzick-1 starosti 10 705 ± 35 radiokarbonskih godina prije sadašnjosti te da nije pripadnik Clovis industrije (datirana 11 050 – 10 800 radiokarbonskih

godina prije sadašnjosti). Ponovnim datiranjem Becerra-Valdivia et al. (2018) došli su do zaključka da je Anzick-1 slične starosti kao rogovi te da ova individua pripada Clovis industriji.

Mitohondrijska DNA Anzick-1 spada u haplogrupu D4h3a, jedne od rijetkih haplogrupa specifičnih za američke domorodce (danas prisutna kod populacija američkih domorodaca koje žive uz obalu Pacifičkog oceana u Sjevernoj i Južnoj Americi te u arhaičnim primjercima) (Rasmussen et al. 2014). Zbog odsutnosti polimorfizama u mtDNA koji se vežu uz današnje sub-haplogrupe ove haplogrupe, Rasmussen et al. (2014) smještaju Anzick-1 blizu korijenu ove haplogrupe te joj određuju korijen pri gornjoj granici prije određenoga datiranja 13 000 ± 2 600 kalendarskih godina prije sadašnjosti ili čak ranije.

Budući da je Anzick-1 individua bila muškoga spola, Rasmussen et al. (2014) odredili su i haplogrupu Y kromosoma Q-L54* te su označili vrijeme divergencije dviju temeljenih haplogrupa u Amerikama: Q-L54* i Q-M3 na otprilike 16 900 godina prije sadašnjosti (95 % točnosti u intervalu od 19 700 do 13 000 godina prije sadašnjosti).

Koristeći outgroup f_3 statistiku, Rasmussen et al. (2014) odredili su gensku povezanost između Anzick-1 i 143 današnje neafričke populacije te došli do rezultata prema kojima Anzick-1 pokazuje statistički značajno veću gensku povezanost sa svakom od 52 skupine američkih domorodaca nego ijednom postojećom euroazijskom populacijom. Nadalje napravljena je D-statistika temeljena na frekvencijama alela kojom se odredila genska povezanost Anzick-1 i 52 skupine američkih domorodaca. Pokazalo se da je Anzick-1 genski bliži 44 populacije domorodaca iz Srednje i Južne Amerike, nego 7 populacija domorodaca Sjeverne Amerike (Kanada i Arktik) te srednjo-američkoj populaciji Yuqui (Rasmussen et al. 2014). Hipoteza populacijskoga stabla (Anzick-1, (NA,SA)[14] koja pretpostavlja da je Anzick-1 ancestralan populacijama domorodaca Sjeverne i Južne Amerike odbijena je, dok hipoteza (NA,(Anzick-1,SA) prema kojoj su se populacije domorodaca Južne i Srednje Amerike odvojile od populacija Sjeverne Amerike, i prema kojoj Anzick-1 pripada populaciji ancestralnoj današnjim američkim domorocima u Južnoj i Srednjoj Americi, nije odbačena (Rasmussen et al. 2014) (Slika 13).

[14] NA: populacije američkih domorodaca Sjeverne Amerike (engl. Northern Native American populations)
SA: populacije američkih domorodaca Srednje i Južne Amerike (engl. Central and Southern American populations)

Posth et al. (2018) analiziraju arhaične genome s prostora Srednje i Južne Amerike u svrhu proučavanja populacijske prošlosti današnjih i arhaičnih populacija na ovom prostoru. Za analizu koriste 49 arhaičnih genoma s prostora Belizea, Brazila, Perua, Čilea i Argentine te f_3 i f_4 statistikom određuju količinu djeljenih alela između analiziranih arhaičnih genoma, Anzick 1 i USR1 („individua s prostora Aljaske čija se linija odvojila od linije koja vodi prema svim današnjim američkim domorodcima prije nego što su se one odvojile jedne od drugih“ (Posth et al. 2018, 5)). Ova statistika potvrđuje prethodne zaključke o većoj srodnosti između Anzick 1 i populacija američkih domorodaca Južne Amerike, ali i pokazuje da nisu sve arhaične populacije Južne Amerike jednako srodne Anzick 1. Rezultati modeliranja odnosa između različitih arhaičnih Amerikanaca impliciraju minimalno četiri genske razmjene između populacija Južne Amerike i populacija izvan Južne Amerike (Posth et al. 2018). Rezultati koje Posth et al. (2018) objavljuju ukazuju da je populacijska povijest Južne Amerike komplicirana te da svakim novim sekvenciranjem arhaičnih genoma dobivamo nove uvide o odnosima i miješanjima arhaičnih populacija kako u Amerikama tako i u ostatku svijeta.

Problematika oko nalazišta Anzick potječe iz načina na koji su ostatci iskopani. Godine 1968. grupa lokalnih ljudi sakupljala je pijesak te naišla na alatke i koštane ostatke koje su odmah pokupili. Zbog načina iskopavanja znanstvenici nisu mogli doći do zaključka o stratigrafskom odnosu ljudskih ostataka i alatki. Anzick-1 individua, starosti od 1 do 2 godine, poznata je iz 28 fragmenata lubanje, četvrtoga lijevoga rebra, trećega i četvrtoga desnoga rebra (iskopani 1968. godine) te ključne kosti koju su naknadnim istraživanjem 1971. godine *in situ* pronašli L. Lahren i R. Bonnichsen (Owsley i Hunt 2001). Kao što je već spomenuto, lubanja Anzick-1 pronađena je u fragmentima koji, kada su rekonstruirani, čine frontalnu, okcipitalnu i obje parijetalne kosti. Oblik lubanje opisan je kao dolihokranij približne dužine svoda od 167 mm i širine 124 do 126 mm (Owsley i Hunt 2001) . Napominju da je prisutan metopni šav koji se pruža 14 mm superiorno od točke nasion.

Diskusija

Interpretacije populacijske prošlosti današnjih populacija modernih ljudi najčešće se baziraju na dvjema hipotezama. Hipoteza demografskog zastoja zasniva se na pretpostavci da su današnje populacije na nekom prostoru direktni potomci prvih anatomski modernih ljudi koji su došli na to područje. Hipoteza brze demografske promjene pretpostavlja zamjenu jedne populacije drugom tijekom tehnoloških i kulturnih promjena na nekom području (na primjer zbog poljoprivrede). U fizičkoj antropologiji ove hipoteze odnose se na promjene u morfološkim karakteristikama tijekom vremena te na to kako ih objasniti: *in situ* evolucijom ili dolaskom novih populacija. Hipoteza demografskog zastoja u genetici bazira se na „serial founder effect“ modelima, a hipoteza brze demografske promjene na „wave of advance“ i „demic diffusion“ modelima (Pickrell i Reich 2014). „Serial founder effect“ model bazira se na opadanju genske raznolikosti od Afrike prema ostatku svijeta, to jest objašnjava širenje anatomski modernih ljudi kao proces u kojem jedna mala populacija naseljava novo područje, doživljava širenje populacije od koje se nakon nekog vremena manji dio odvaja i naseljava drugo područje. „Wave of advance“ i „demic fusion“ modeli prvotno su se koristili za opisivanje širenja poljoprivrede s područja Bliskog istoka u Europu, to jest kao odgovor na pitanje je li širenje „neolitičkog paketa“ bilo dio potpune zamjene populacija koje su živjele u Europi ili njihove asimilacije u novu populaciju koja je došla. Pickrell i Reich (2014) napominju da moderne populacije koje danas žive na nekom prostoru ne moraju biti genski potomci populacija koje su nastanjivale to područje nakon izlaska iz Afrike to jest da genska slika svijeta danas nije ista kao što je bila prije 50 000 godina te zagovaraju nove modele koji će se fokusirati na gensko miješanje populacija. Prema njihovom mišljenju recentne dalekometne migracije popraćene zamjenom ili miješanjem populacija toliko su česte u ljudskoj prošlosti da objašnjavaju smanjenje heterozigotnosti od Afrike prema ostatku svijeta što je jedan od glavnih dokaza „serial-founder effect“ modela. Kao primjere navode današnje populacije Amerika i Australije gensko naslijeđe većinom potječe od populacija koje su naselile ta područja u zadnjih 500 godina te srodnost između individua Mal'ta 1 (starosti oko 24 000 godina) i Afontova Gora (starosti oko 17 000 godina) s područja Bajkalskog jezera koje su srodnije današnjim američkim domorocima i populacijama s prostora Europe nego današnjim populacijama Sibira (Pickrell i Reich 2014).

Modeli populacijske prošlosti današnjih populacija definitivno su kompliciraniji nego što predlažu ove dvije hipoteze. Dokazi za obje hipoteze mogu se pronaći kako u morfološkim karakteristikama, tako i u nuklearnoj DNA. Smith (1994) morfološke karakteristike

neandertalaca iz Vindije objašnjava kao prijelazni oblik iz neandertalaca u moderne ljude, to jest kao evoluciju neandertalaca u anatomski moderne ljude na području Europe ili kao asimilaciju između neandertalaca i ranih modernih ljudi. Potporu ovoj hipotezi daje i usporedba morfoloških karakteristika neandertalaca iz Krapine, neandertalaca iz Vindije i ranih modernih ljudi jer se na uzorku neandertalca iz Vindije doista vidi smanjenje u robusnosti neandertalskih karakteristika, ali prema Wolpoff et al. (1981) ovo nije rezultat neposrednog protoka gena iz populacije s 'modernim europskim' osobinama već smatraju da „gornjo-pleistocenski hominini s prostora južne centralne Europe predstavljaju *in situ* evoluciju neprekinutu influksom potpuno razvijenih modernih uzoraka“ (543). Dokaze o protoku gena između populacija neandertalaca i drugih kasnopleistocenskih populacija pružaju nam genomi Oase 1 individue koja je imala neandertalskog pretka unutar četiri do šest generacija, nuklearni genom Ust'-Ishim individue te nuklearni genom Denisova 11 koji ima neandertalsku majku i denisovskog oca. Potporu hipotezi da arhaične populacije s prostora Euroazije nisu jednostavno zamijenjene već asimilirane pružaju i morfološke karakteristike kao na primjer mandibula Oase 1 koja, kako je navedeno, pokazuje karakteristike ranih gornjo-paleolitičkih mandibula s drugih nalazišta, dok je velike dimenzije molara povezuju sa srednje pleistocenskim Krapina 53 i KNM-BK 8518, te arhaični odnos dimenzija molara kod Kostenki 14.

Razvoj paleogenomike otvorio je nova vrata u razumijevanju kasnopleistocenskih populacija. Analize genoma neandertalaca iz Vindije, Denisove, Chagyrskayae i drugih nalazišta s vremenom su dala bolji uvid u rasprostranjenost nendertalaca na prostoru Euroazije, pokazala su da su se različite populacije neandertalaca geografski razdvojile na temelju čega danas znamo koja je od tih popuacija srodnija populaciji koja je genski doprinijela današnjim modernim ljudima izvan Afrike. Paleogenomika je omogućila i identifikaciju novog člana roda *Homo*, te ukazala na mogućnost protoka gena između Denisovaca i za sada nepoznate populacije arhaičnih hominina. Komplicirana slika odnosa kasnopleistocenskih populacija najbolje je razjašnjena na prostoru Sibira i zapadne Euroazije. Iako je s ovih prostora sekvencirano najviše arhaičnih genoma vidljivo je da su daljne analize i sekvenciranja potrebna kako bi bolje razumjeli cjelokupnu sliku. Ovo je vidljivo na primjeru Ust'-Ishim individue kod koje se prvim sekvenciranjem nuklearnog genoma (Fu et al. 2014) došlo do zaključka da ova individua nije doprinijela genomima današnjih modernih ljudi, dok su ponovnim sekvenciranjem Wong et al. (2017) zaključili da populacije Sibira i istoče Azije dijele 38 % podrijetla s ovom individuom. Komplicirano podrijetlo današnjih europljana Fu

et al. (2016) pokušavali su razjasniti sekvenciranjem genoma pedeset i jedne individue s ovog prostora starosti između 45 000 i 7 000 godina. Njihovi rezultati pokazuju da populacije koje su naseljavale prostor Europe prije više od 37 000 godina nisu doprinijele genomima današnjih europljana, a populacije koje su živjele između 37 000 i 14 000 godina potječu od jedne populacije koja čini jedan dio podrijetla današnjih europljana, te pretpostavljaju postojanje refugija u južnim dijelovima Europe. Da priča o kasnopleistocenskim odnosima na prostoru Euroazije nije jednostavna ukazuju i srodnost između Tianyuan individue s prostora Kine i Goyet Q116 – 1. Srodnost ove dvije individue i njihova srodnost današnjim populacijama Azije i Europe, ukazuju da geografsko razdvajanje populacija istočne i zapadne Euroazije nije bilo jednostavno i trajno.

Iako je postojalo više hipoteza o podrijetlu *Homo sapiens sapiens*, danas više-manje svi dijele mišljenje današnji ljudi vuku većinu svog podrijetla iz Afrike. Hawks et al. (2000) analizirali su rekombinirajuće i ne rekombinirajuće dijelove genoma današnjih ljudi u potrazi za dokazima „uskog grla“ (engl. bottleneck) i demografskih promjena u populacijama arhaičnih hominina. Prema njihovom istraživanju jedini dokaz jakog uskog grla pokazuje se za period prije oko 2 milijuna godina kada je mala skupina australopitecina prošla usko grlo te započela specijaciju roda *Homo* (ovi podatci ne pokazuju da populacije hominina nisu prolazile kroz uska grla i druge demografske promjene već samo da ni jedno nakon 2 milijuna godina nije ostavilo velikog traga u genomima današnjih ljudi). Skeletni ostatci s nalazišta Jebel Irhoud (starosti 315 000 ± 34 000 godina prije sadašnjosti (Hublin et al. 2017), Omo-Kibish (Omo 1 starosti oko 195 000 godina prije sadašnjosti (Aubert et al. 2012)), Herto (starosti 160 – 154 000 godina prije sadašnjosti (White et al. 2003)) nedvojbeno ukazuju na razvoj morfoloških karakteristika *Homo sapiens* u Africi, ali i da razvoj morfoloških karakteristika koje danas smatramo „modernim“ nije bio jednostavan. Wolpoff i Caspari (2012) objašnjavaju modernost kao „procese bioloških, socijalnih i genekih promjena“ (4) te pokazuju da modernost nema jednog izvora već ima „anatomske, bihevioralne i genske aspekte koji su posljedica bioloških, socijalnih i genskih promjena povezanih brzim demografskim promjenama koje su oblikovale današnje i recentne ljude“ (5). Analizom materijalne kulture Zilhão (2006) pokazuje da bihevioralna modernost nije karakteristična samo za *Homo sapiens* koji su napustili Afriku već pokazuje da su neandertalci na prostoru Europe razvili tehnološke sustave te da se ne može definirati „moderno ljudsko ponašanje“ u suprotnosti s „neandertalskim ponašanjem.“

Dokaze da „Out of Africa“ hipoteza nije jednostavna kao što se prvotno činilo pružaju skeletni ostatci s nalaziša kao što su Apidima u Grčkoj (Apidima 1 najstariji je dokaz prisustva *Homo sapiens* na prostoru Europe, starosti više od 210 000 godina prije sadašnjosti (Harvati et al. 2019)), Mislyia šplilja u Izraelu (pronađeni su ostatci mandibule i zubi čija se starost određuje na između 194 i 177 000 godina prije sadašnjosti (Hershkovitz et al. 2018)), Skhul (starost između 120 i 80 000 godina prije sadašnjosti (Grün et al. 2005)), Qafzeh (starost 115 ± 15 000 godina prije sadašnjosti (Schwartz et al. 1988) i tako dalje. Za sada nema dokaza da su populacije kojima su pripadali anatomski moderni ljudi na ovim nalazištima doprinijele genomima današnjih ljudi, ali ova nalazišta dokaz su da populacije *Homo sapiensa* nisu napustile Afriku samo jedan put kako predlaže jedna verzija „Out of Africa“ hipoteze, već da se kretanje između Afrike i Euroazije odvijalo kontinuirano. Područje Levanta posebno je zanimljivo prvo zbog svoje pozicije između Afrike, Europe i ostatka Azije, a zatim i zbog suživota populacija anatomski modernih ljudi i neandertalaca. Cameron i Groves (2004) objašnjavaju da se na nalazištima s prostora Levanata vidi kontinuirana izmjena i miješanje populacija anatomski modernih ljudi i neandertalaca (Kuhlwilm et al. 2016) od prije otprilike 40 000 godina kada su se populacije anatomski modernih ljudi počele širiti i na prostor Europe (naravno Apidima 1 dokaz je da su se populacije *Homo sapiensa* širile na prostor Europe i ranije, ali od otprilike 40 000 godina prije sadašnjosti Europu naseljavaju populacije koje su doprinijele genomima današnjih ljudi). Također, opisuju da su prve populacije anatomski modernih ljudi koje su naselile Europu imale duge udove, okruglu lubanju, smanjene supraorbitalne toruse, plosnato lice, relativno smanjen dentalni kompleks i tako dalje, to jest da nisu bile anatomski prilagođene životu u hladnim predjelima (Cameron i Grooves 2004). Kao što je vidljivo iz nalazišta obrađivanim u ovom radu, prostor Euroazije tijekom kasnog pleistocena naseljavale su populacije triju podvrsta hominina koje su dolazile u kontakt, razmjenjivale gene, ali i materijalnu kulturu.

Kasni pleistocen okarakteriziran je populacijama koje su većem ili manjem obujmu doprinijele genskom sastavu današnjih populacija širom svijeta. Genska raznolikost ovih populacija, posebno na prostoru Europe, moguć je rezultat života u izoliranim refugijima na prostoru južne Europe, Bliskog istoka te južne i jugoistočne Azije tijekom hladnih perioda. Nedostatak ove revizije leži, naravno, u relativno malom broju nalazišta s kojih je sekvencirana arhaična DNA te su rezultati pristrani i ne pokazuju sliku cijelokupnih populacija.

Zaključak

Razvoj paleogenomike u posljednjih desetak godina otvorio je nova vrata u proučavanju razvoja vrsta roda *Homo*, njihovom širenju po svijetu i miješanju između vrsta. Morfološke analize pojedinih nalaza pružaju nam uvid u živote arhaičnih populacija, njihove prilagodbe životu u različitim okolišima, njihovim navikama. Kombinacijom podataka dobivenih sekvenciranjem nuklearne i mitohondrijske DNA s podatcima dobivenim morfološkom analizom kostiju dolazimo do novih spoznaja o izumrlim arhaičnim populacijama i o predcima današnjih modernih ljudi.

Prema nalazištima obrađivanim u ovom radu vidljivo je da paleogenomika i morfologija zasebno otkrivaju puno podataka kojima dobivamo uvid u odnose populacija tijekom kasnog pleistocena. Morfološkom analizom koštanih ostataka pokazano je da je populacije koje su nastanjivale prostor Euroazije tijekom pleistocena nisu bile geografski odvojene već su se međusobno susretale, nastanjivale ista nalazišta (na primjer špilja Denisova), te pokazuju da su anatomski moderne karakteristike često popraćene arhaičnim karakteristikama kao kod Oase 1, Kostenki 14 te neandertalaca iz Vindije. S druge strane sekvenciranje nuklearnih i mitohondrijskih genoma pokazalo je da današnje populacije Europe potječu od nekoliko populacija osnivača (engl. founder populations) da neke populacije anatomski modernih ljudi nisu doprinijele genskoj zalihi današnjih populacija Euroazije (na primjer Oase 1), usporedbom genoma uzoraka s različitih dijelova Euroazije dobio se uvid u vrijeme odvajanja populacija istočne i zapadne Euroazije (na primjer srodnost između Tianyuan i Goyet Q116-1, te srodnost između Mal'ta 1 i Anzick). Kombinacijom podataka dobivenih paleogenomikom i morfologijom znanstvenici donose nove zaključke, utvrđivaju zaključke donešene na temelju morfoloških karakteristika ili potiču na ponovnu analizu.

Vidljivo je da je uz razvoj paleogenetike i paleoantropologije i razvoj statističkih metoda i analiza doprinio našem razumijevanju odnosa između populacija ranih modernih ljudi, ali i između populacija ranih modernih ljudi i drugih arhaičnih populacija koja su živjele na prostoru Euroazije. Populacijska prošlost današnjih populacija koje žive na prostoru Euroazije i Sjeverne i Južne Amerike kompliciranija je nego što su predlagale prve hipoteze. Ovaj rad pokušaj je sistematiziranja do sada poznatih podataka dobivenih paleogenetikom i morfološkom analizom ostataka. Iako danas imamo bolji uvid u odnose između različitih arhaičnih populacija tijekom pleistocena daljnja istraživanja, analize i razvoj novih tehnologija potrebni su da bismo bolje razumjeli odnose tijekom pleistocena.

Prilozi

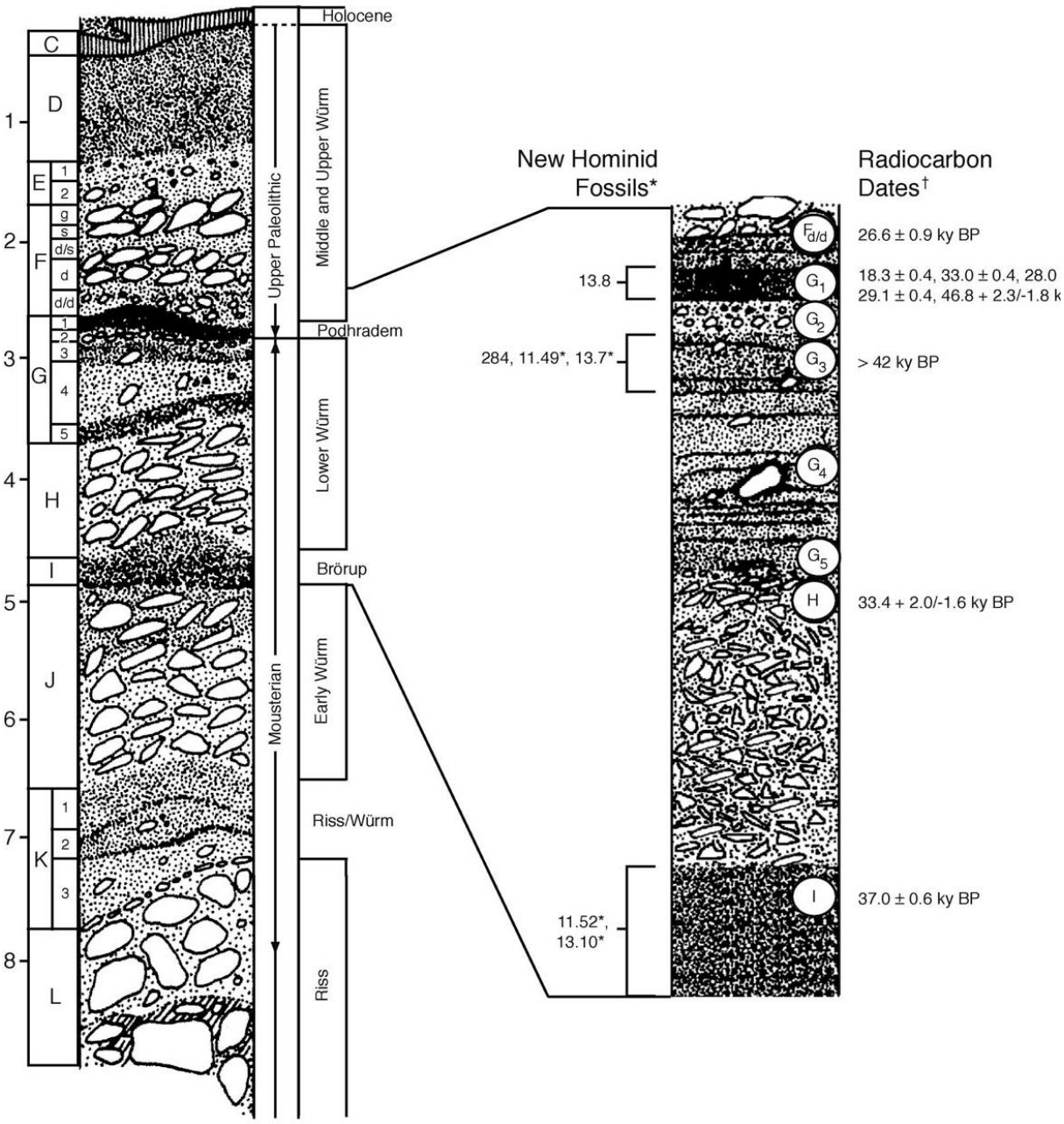
Slika 1: Karta s nalazištima ljudskih ostataka razmatranih u ovom radu

1 Anzick	2 Grotte du Bichon
3 Vindija	4 Peştera cu Oase
5 Kostenki	6 Satsurblia
7 Ust'-Ishim	8 Denisova
9 Mal'ta	10 Sunghir
11 Tianyuan	12 Goyet
13 Dolní Věstonice	14 El Mirón
15 Villabruna	16 Chagyrskaya

Autor: Zdravko Cvjetković, mag. grafičkog dizajna

Slika 2: Špilja Vindija pogled iznutra

Vlasništvo autorice

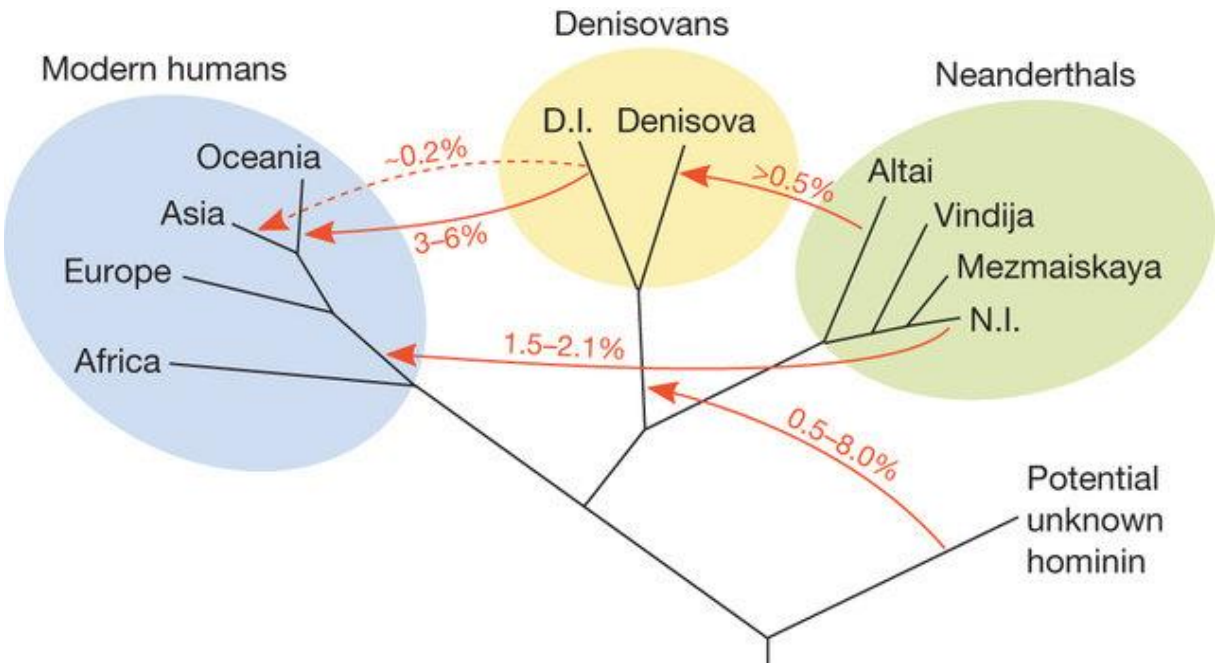


Slika 3:Stratigrafija špilje Vindija

Preuzeto iz AHERN, James C. M. et al. 2004. New discoveries and interpretations of hominid fossils and artifacts from Vindija Cave, Croatia

Slika 4: Kosti neandertalaca Vi 33.16, Vi 33.25 i Vi 33.26 s nalazišta Vindija u Hrvatskoj.

Preuzeto iz Green et al. 2010. A Draft Sequence of the Neanderthal Genome

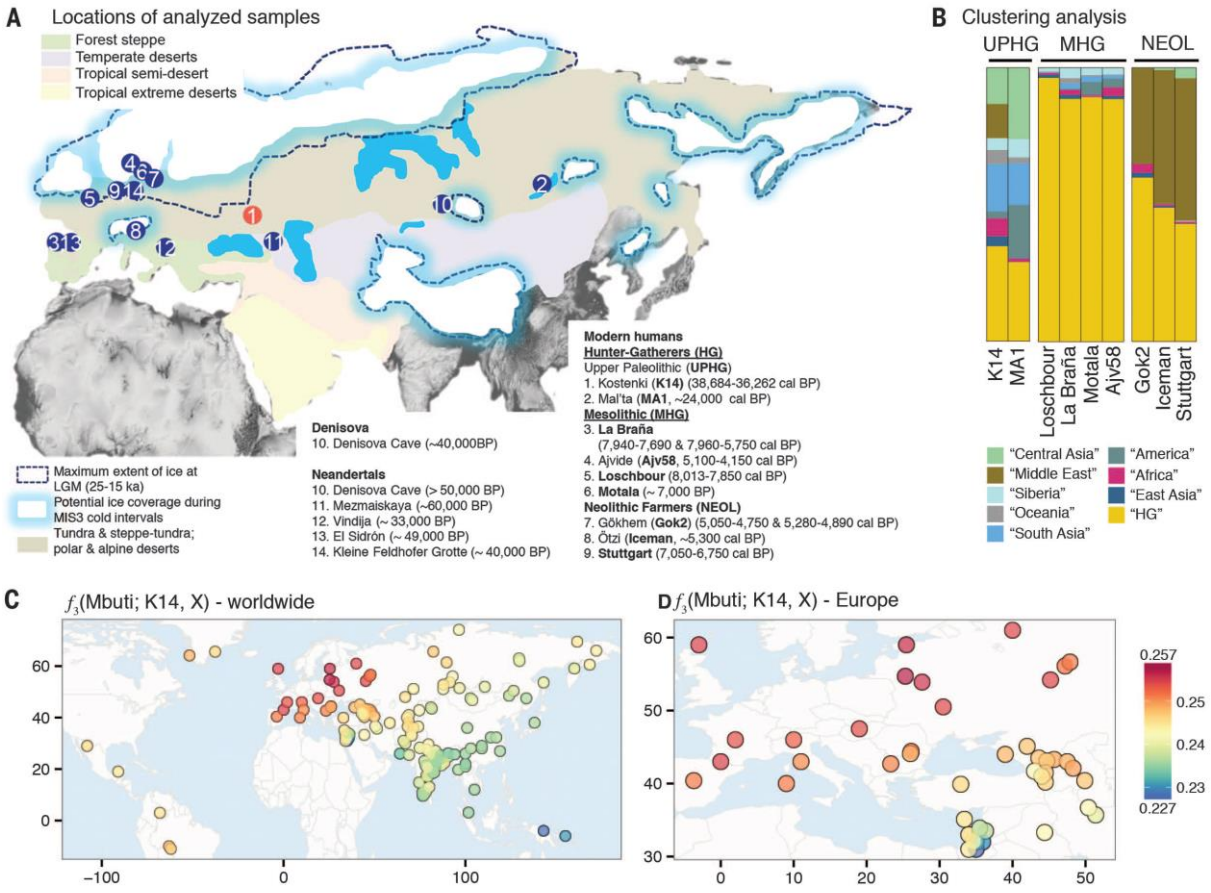


Slika 5: Mogući model protoka gena u kasnom pleistocenu

Prikazani su smjer i procjena opsega protoka gena. Dužine grana i vremenska razdoblja nisu prikazana u skali. Isprekidane linije ukazuju na nesigurnost oko smjera

protoka gena denisovaca u moderne ljude na prostor kopnene Azije (direktan protok gena ili preko Oceanije). D.I. označava denisovca, a N.I. označava neandertalca čiji je genski materijal introgresiran u genome modernih ljudi. Napominju da starost arhaičnih genoma sprječava otkrivanje protoka gena iz modernih ljudi u arhaične hominine.

Preuzeto iz PRÜFER, Kay. et al. 2014. The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains

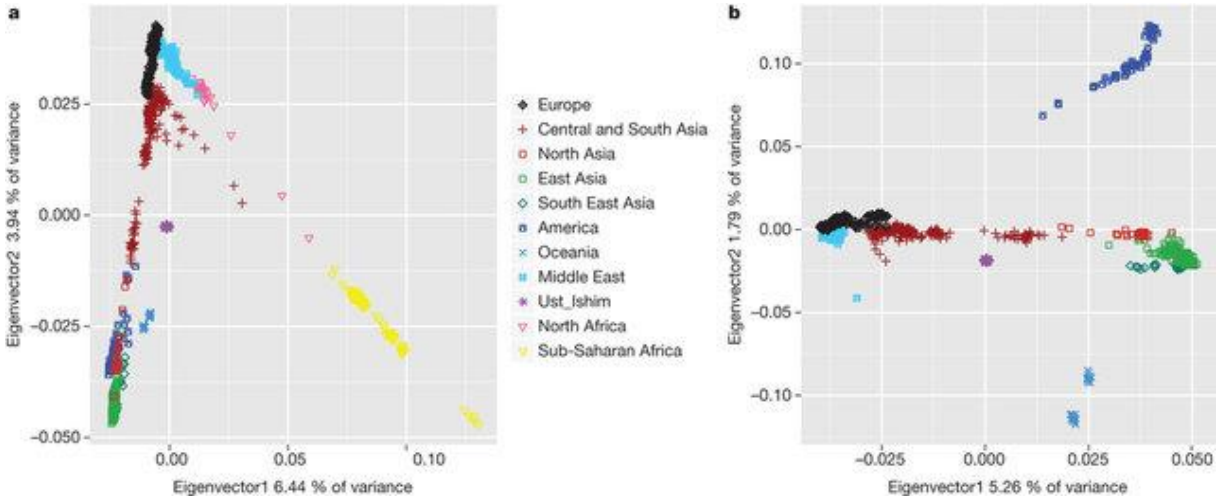


Slika 6: Nalazišta s kojih su uzeti uzorci i genski afinitet K14 i drugih arhaičnih genoma

A) Geografski položaj nalazišta Kostenki i drugih uzoraka analiziranih u ovom članku. Kostenki (K14) označen je crveno dok su arhaični uzorci korišteni za usporedbu označeni plavo. B) Omjer genskog miješanja arhaičnih genoma pretpostavljajući devet ancestralnih komponenti u analizi klastera na skupu modernih populacija diljem svijeta. Komponente su, osim u jednom slučaju, označene na osnovu modernih populacija u kojima su maksimizirane. Žuta komponenta, označena HG, maksimizirana je u istočnim Europljanima. NEOL označava neolitičke

poljoprivrednike. C) Dijeljeni genski pomak između K14 i skupa svjetskih populacija. Za svaku modernu populaciju X na karti određen je f_3(Mbuti Pygmy; K14, X). Toplije boje označavaju veću količinu zajedničkog podrijetla. D) Dijeljeni genski pomak između K14 i skupa europskih populacija. Slika je krupni plan slike C.

Preuzeto iz SEGUIN-ORLANDO, Andaine. KORNELIUSSEN, Thorfinn S. SIKORA, Martin. MALASPINAS, Anna-Sapfo. MANICA, Andrea. MOLTKE, Ida. et al. 2014. Genomic structure in Europeans dating back at least 36,200 years

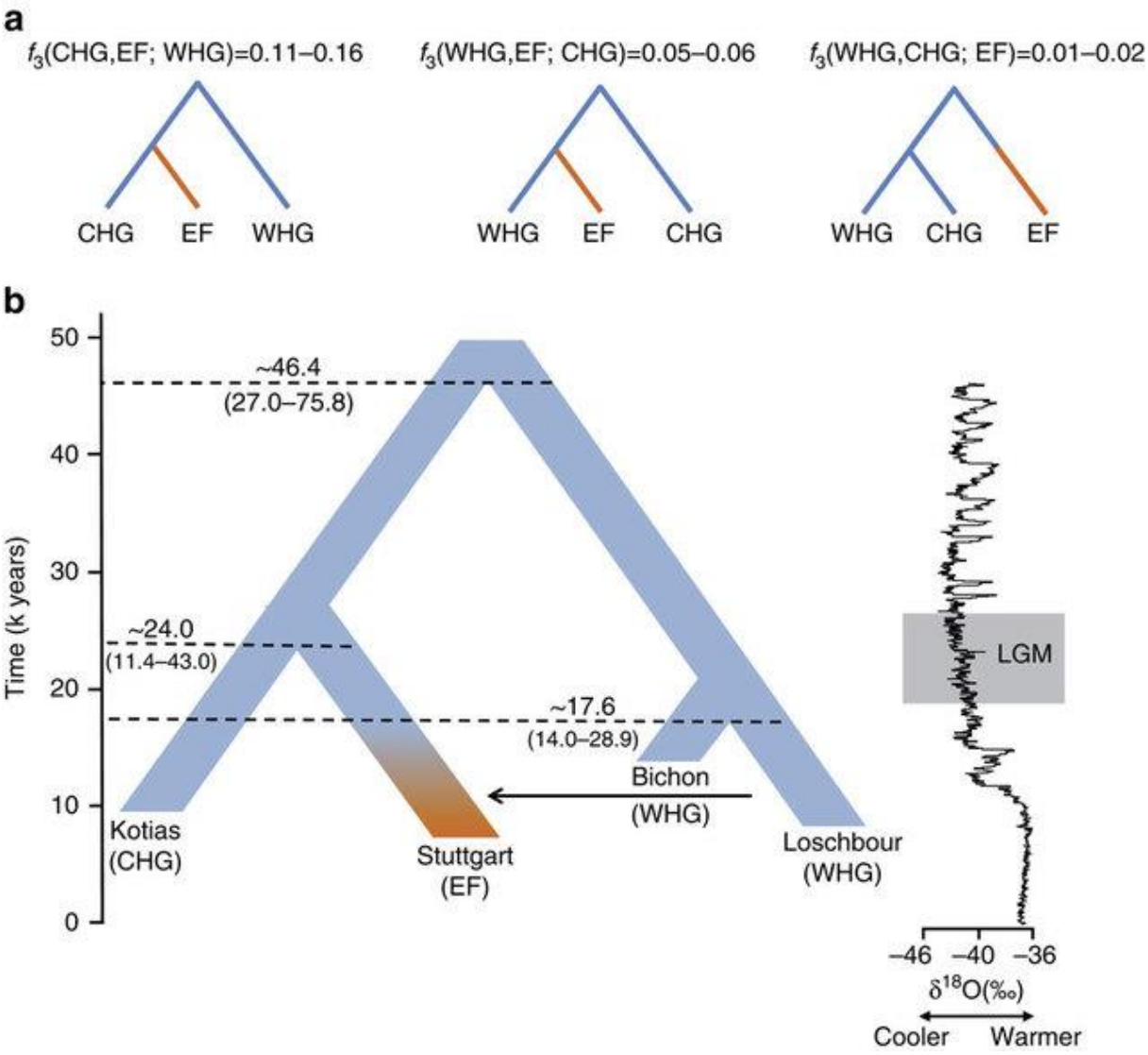


Slika 7: Analiza glavnih sastavnica odnosa Ust'-Ishim i današnjih populacija a) PCA individue s nalazišta Ust'-Ishimi 922 individue iz 53 današnje populacije b) PCA individua s prostora Euroazije i individue s nalazišta Ust'-Ishim

Preuzeto iz FU, Qiaomei. MOORJANI, Priya. et al. 2014. Genome sequence of a 45,000-year-old modern human from western Siberia

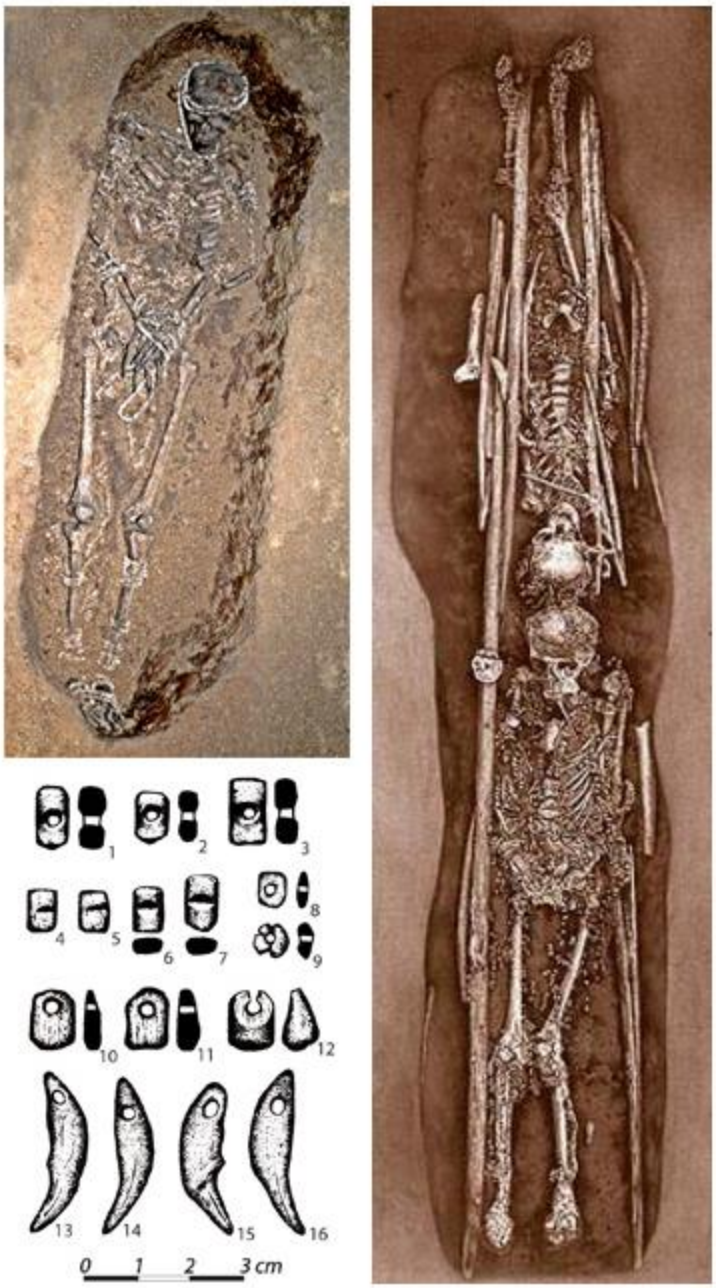
Slika 8: mandibula nazvana Oase 1 s nalazišta Oase u Rumunjskoj.

Preuzeto iz FU, Qiaomei. HAJDINJAK, Mateja. MOLDOVAN, Oana T. et al. 2015. An early modern human from Romania with a recent Neanderthal ancestor



Slika 9: Odnos kavkaskih lovaca sakupljača (engl. Caucasus hunther-gatherers, CHG), zapadnih lovaca sakupljača (engl. Western hunter-gatherers, WHG) i ranih poljoprivrednika (engl. Early farmers, EF) a) alternativni filogenetski odnosi između CHG, WHG i EF temeljena na f_3 statistici b) Odnos s najvećom vjerojatnosti prema f_3 statistici (CHG genom s nalazišta Kotias Klade, WHG genomi s nalazišta Bichon i Loschbour, EF genom iz Stuttgarta) s vremenom odvajanja procjenjenim koristeći G-Phocs. Vrijednosti ^{18}O (po milji) iz centra ledene kape sjevernog Grenlanda pružaju klimatski kontekst; sivi kvadrat označava vrijeme posljednjeg glacijalnog maksimuma (engl. Last Glacial Maximum, LGM).

Preuzeto iz JONES, Eppie R. GONZALEZ-FORTES, Gloria. CONNELL, Sarah. et al. 2015. Upper Palaeolithic genomes reveal deep roots of modern Eurasians



Slika 10: Dva glavna pokopa iz Sunghira: A) SI jedan ukop, B) SII – SIII dvostruki juvenilni ukop, koji uključuje SIV femur odrasle individue; C) Osobni ukrasi (perle od bjelokosti i perforirani zubi mesoždera) iz Sunghira. 1 – 3) perle tipa 1a, 4 – 7) perle tipa 1b, 9 – 10) perle tipa 2, 11 – 12) perle tipa 3, 14 – 16) privjesci izrađeni od perforiranih zubi mesoždera.

Preuzeto iz SIKORA, Martin. et al. 2017. Ancient genomes show social and reproductive behavior of early Upper Paleolithic foragers

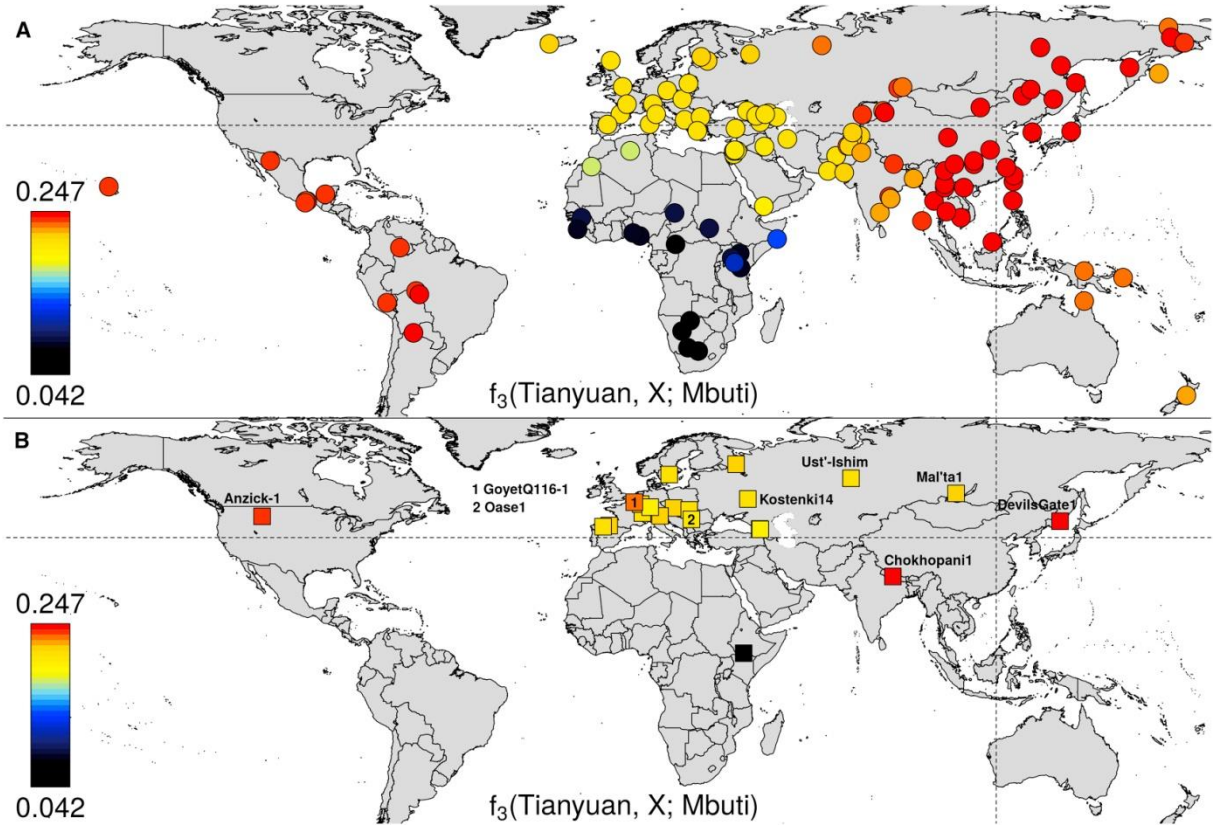
Table S5.
Summary of individuals newly reported in this study.

Individual	Coverage		Sex	Contamination	Haplogroup		Age
	Genome	mtDNA		(%)	mtDNA	Y	(cal BP (95%))
Sunghir 1	1.11	690	M	0.90 ± 0.21	U8c	C1a2	33,875-31,770
Sunghir 2	4.08	2,506	M	0.33 ± 0.07	U2	C1a2	35,283-33,185
Sunghir 3	10.75	7,467	M	0.54 ± 0.07	U2	C1a2	35,154-33,031
Sunghir 4	3.87	674	M	0.54 ± 0.08	U2	C1a2	34,485-33,499
Sunghir 5	0.001	0.07	-	-	-	-	30,780-29,746*
Sunghir 6	4.19	2,408	M	13.1 ± 0.31	W3a1	I2a1b2	730-850*

* New radiocarbon dates from this study

Slika 11: Pregled individua objavljenih u istraživanju Sikora et al. (2017)

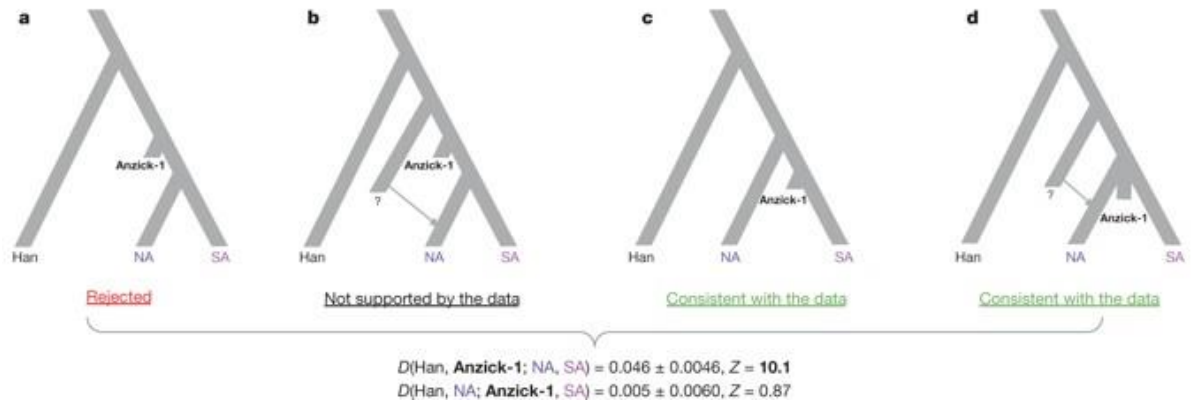
Preuzeto iz SIKORA, Martin. et al. 2017. Ancient genomes show social and reproductive behavior of early Upper Paleolithic foragers



Slika 12: f_3(Tianyuan, X; Mbuti) gdje X predstavlja današnju populaciju (A) ili arhaičnu individuu (B). f_3 statistika je raspona od 0,04 do 0,25. Veća vrijednost (označena crveno) označava veći dijeljeni genski pomak između Tianyuan individue i A)

današnjih populacija ili B) arhaičnih individua. Presjek isprekidanih linija ozanačava lokaciju Tianyuan špilje.

Preuzeto iz YANG, Melinda A. et al. 2017. 40,000-Year-Old Individual from Asia Provides Insight into Early Population Structure in Eurasia



Slika 13: D statistika odnosa Anzick 1, populacija Američkih domorodaca Srednje i Južne Amerike (SA) i Sjeverne Amerike (NA)

Preuzeto iz RASMUSSEN, Morten. et al. 2014. The genome of a Late Pleistocene human from a Clovis burial site in western Montana

Literatura

ANIKOVICH, M. V. SINITSYN, A. A. HOFFECKER, John F. HOLLIDAY, Vance T. POPOV, V. V. LISITSYN, S. N. FORMAN, S. L. et al. 2007. "Early Upper Paleolithic in Eastern Europe and Implications for the Dispersal of Modern Humans". *Science* https://doi.org/10.1126/science.1133376 315/5809:223-226 (pristup 09. 01. 2020).

AHERN, James C. M. KARAVANIĆ, Ivor. PAUNOVIĆ, Maja. JANKOVIĆ, Ivor. SMITH, Fred H. 2004. „New discoveries and interpretations of hominid fossils and artifacts from Vindija Cave, Croatia". *Journal of Human Evolution* 46/25-65 https://arheo.ffzg.unizg.hr/prap/Ahern%20et%20al[1]..pdf (pristup 04. 05. 2020.).

AUBERT, Maxime. PIKE, Alistair W. G. STRINGER, Chris. BARTSIOKAS, Antonis. KINSLEY, Les. EGGINS, Stephen. DAY, Michael. GRÜN, Rainer. 2012. „Confirmation of the late middle Pleistocene age for the Omo Kibish 1 cranium by direct uranium-series dating." *Journal of Human Evolution* 63/5:704-10 10.1016/j.jhevol.2012.07.006 (pristup 08. 01. 2021.).

BECERRA-VALDIVIA, Lorena. WATERS, Michael R. STAFFORD, Thomas W. ANZICK, Sarah L. COMESKEY, Daniel. DEVIÈSE, Thibaut. HIGHAM, Thomas. 2018. "Reassesing the Chronology of the archaeological site of Anzick". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 115/27:7000-7003 https://www.pnas.org/content/115/27/7000 (pristup 31. 01. 2020.).

BENNET, E. Andrew. CREVECOEUR, Isabelle. VIOLA, Bence. DEREVIANKO, Anatoly P. SHUNKOV, Michael V. GRANGE, Thierry. MAUREILLE, Bruno. GEIGL, Eva-Maria. et al. 2019. „Morphology of the Denisovan phalanx closer to modern humans than to Neanderthals". *Science Advances* 5/9 https://doi.org/10.1126/sciadv.aaw3950 (pristup 02. 05. 2020.).

BRIGGS, Adrian W. GOOD, Jeffrey M. GREEN, RICHARD E. KRAUSE, Johannes. MARICIC, Tomislav. STENZEL, Udo. LALUEZA-FOX, Carles. et al. 2009. „Targeted Retrieval and Analysis of Five Neanderthal mtDNA Genomes". *Science* 325/5938:318-321 10.1126/science.1174462 (pristup 25. 08. 2020).

BROWN, Samantha. HIGHAM, Thomas. SLON, Viviane. PÄÄBO, Svante. MEYER, Matthias. DOUKA, Katerina. BROCK, Fiona. et al. 2016. „Identification of a new hominin bone from Denisova Cave, Siberia using collagene fingerprinting and mitochondrial DNA analysis“. *Scientific Reports* 6/23559 https://doi.org/10.1038/srep23559 (pristup 17. 09. 2020.).

CAMERON, David W. Groves, Colin P. *Bones, Stones and Molecules „Out of Africa“ and Human Origins.* Burlington, MA: Elsevier Academic Press, 2004.

CARRETERO, José Miguel. QUAM, Rolf M. GOMEZ-OLIVENCIA, Asier. CASTILLA, María. RODRÍGUEZ, Laura. GARCÍA-GONZÁLEZ, Rebeca. 2015. „The Magdalenian Human Remains from El Mirón Cave, Cantabria (Spain).“ *Journal of Archeological Science* 60/1-18 https://www.researchgate.net/publication/274572746_The_Magdalenian_human_remains_from_El_Miron_Cave_Cantabria_Spain (pristup 22. 09. 2020.).

DOUKA, Katerina. SLON, Viviane. JACOBS, Zenobia. RAMSEY, Christopher Bronk. SHUNKOV, Michael V. DEREVIANKO, Anatoly P. MAFESSONI, Fabrizio. et al. 2019. „Age estimates for hominin fossils and the onset of the Upper Palaeolithic at Denisova Cave.“ *Nature* 565/640-644 https://doi.org/10.1038/s41586-018-0870-z (pristup 17. 09. 2020.).

FORMICOLA, Vincenzo. BUZHILOVA, Alexandra P. 2004. „Double Child Burial From Sunghir (Russia): Pathology and Inferences for Upper Paleolithic Funerary Practices.“ *American Journal of Physical Anthropology* 124:189-198 10.1002/ajpa.10273 (pristup 07. 08. 2020.).

FU, Qiaomei. MEYER, Matthias. GAO, Xing. STENZEL, Udo. BURBANO, Hernán A. KELSO, Janet. PÄÄBO, Svante. 2013. „DNA analysis of an early modern human from Tianyuan Cave, China.“ *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110/6:2223-2227 https://doi.org/10.1073/pnas.1221359110 (pristup 12. 12. 2020.).

FU, Qiaomei. LI, Heng. MOORJANI, Priya. JAY, Flora. SLEPCHENKO, Sergey M. BONDAREV, Aleksei A. JOHNSON, Philip L. F. et al. 2014. „Genome sequence of a 45,000-year-old modern human from western Siberia.“ *Nature* 514/445-449 https://doi.org/10.1038/nature13810 (pristup 03. 04. 2019).

FU, Qiaomei. HAJDINJAK, Mateja. MOLDOVAN, Oana T. CONSTANTIN, Silviu. MALLICK, Swapan. SKOGLUND, Pontus. PATTERSON, Nick. et al. 2015. „An early modern human from Romania with a recent Neanderthal ancestor.“ *Nature* 524/216-219 https://doi.org/10.1038/nature14558 (pristup 03. 04. 2019).

FU Qiaomei. POSTH, Cosimo. HAJDINJAK, Mateja. PETR, Martin. MALLICK, Swapan. FERNANDES, Daniel. FURTWÄNGLER, Anja. et al. 2016. „The genetic history of Ice Age Europe.“ *Nature* 534/200-205 https://doi.org/10.1038/nature17993 (pristup 25. 07. 2020.).

GREEN, Richard E. KRAUSE, Johannes. BRIGGS, Adrian W. MARICIC, Tomislav. STENZEL, Udo. KIRCHER, Martin. PATTERSON, Nick. et al. 2010. “A Draft Sequence of the Neanderthal Genome.” *Science* 328/5979:710-722. https://science.sciencemag.org/content/328/5979/710 (pristup 29. 08. 2019.).

HARVATI, Katerina. RÖDING, Carolin. BOSMAN, Abel M. KARAKOSTIS, Fotios A. GRÜN, Rainer. STRINGER, Chris. KARKANAS, Panagiotis. et al. 2019. „Apidima Cave fossils provide earliest evidence of *Homo sapiens* in Eurasia.“ *Nature* 571/7766:500-504 https://doi.org/10.1038/s41586-019-1376-z (pristup 08. 01. 2021.).

HAWKS, John. HUNLEY, Keith. LEE, Sang-Hee. WOLPOFF, Milford. 2000. „Population Bottlenecks and Pleistocene Human Evolution.“ *Molecular Biology and Evolution* 17/1:2-22 https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026233 (pristup 08. 02. 2021.).

HERSHKOVITZ, Israel. WEBER, Gerhard W. QUAM, Rolf. DUVAL, Mathieu. GRÜN, Rainer. KINSLEY, Leslie. AYALON, Avner. et al. 2018. „The earliest modern humans outside Africa.“ Science 359/6374:456-59 https://doi.org/10.1126/science.aap8369 (pristup 08. 01. 2021.).

HOFREITER, Michael. SERRE, David. POINAR, Hendrik N. KUCH, Melanie. PÄÄBO, Svante. 2001. „Ancient DNA.“ *Nature Reviews Genetics* 2/353-359 https://doi.org/10.1038/35072071 (pristup 27. 08. 2020.).

HUBBE, Mark. HARVATI, Katerina. NEVES, Walter. 2010. “Paleoamerican Morphology in the Context of European and East Asian Late Pleistocene Variation: Implications for

Human Dispersal Into the New World.“ *American Journal of Physical Anthropology* 144/3:442-453 10.1002/ajpa.21425 (pristup 09. 01. 2020.).

HUBLIN, Jean-Jacques. BEN-NCER, Abdelouahed. BAILEY, Shara E. FREIDLINE, Sarah E. NEUBAUER, Simon. SKINNER, Matthew M. BERGMANN, Inga. et al. 2017. „New fossils from Jebel Irhoud, Morocco and the pan-African origin of *Homo sapiens*.“ *Nature* 546/7657:289-92 https://doi.org/10.1038/nature22336 (pristup 08. 01. 2021.).

HUMMEL, Susanne. 2015. „Ancient DNA.“ U *Handbook of Paleoanthropology*, ur. Winfried Henke i Ian Tattersall. New York Dordrecht London: Springer Heidelberg, 763 – 790.

JANKOVIĆ, Ivor. KARAVANIĆ, Ivor. AHERN, James C. M. BRAJKOVIĆ, Dejana. MAUCH LENARDIĆ, Jadranka. SMITH Fred H. 2006. „Vindija Cave and The Modern Human Peopling of Europe.“ *Collegium Antropologicum* 30/3:457-466 https://www.researchgate.net/publication/6736558_Vindija_Cave_and_the_modern_human_peopling_of_Europe (pristup 05. 05. 2020).

JONES, Eppie R. GONZALEZ-FORTES, Gloria. CONNELL, Sarah. SISKA, Veronika. ERIKSSON, Anders. MARTINIANO, Rui. MCLAUGHLIN, Russell L. et al. 2015. „Upper Palaeolithic genomes reveal deep roots of modern Eurasians.“ *Nature Communications* 6/8912 https://doi.org/10.1038/ncomms9912 (pristup 29. 08. 2019).

KUHLWILM, Martin. GRONAU, Ilan. HUBISZ, Melissa J. FILIPPO, Cezare de. PRADO-MARTINEZ, Javier. KIRCHER, Martin. FU, Qiaomei. et al. 2016. „Ancient Gene Flow from Early Modern Humans into Eastern Neanderthals.“ *Nature* 530/7591:429-33 https://doi.org/10.1038/nature16544 (pristup 10. 02. 2021.).

KRAUSE, Johannes. BRIGGS, Adrian W. KIRCHER, Martin. MARICIC, Tomislav. ZWYNS, Nicolas. DEREVIANKO, Anatoly. PÄÄBO, Svante. 2010a. „A Complete mtDNA Genome of an Early Modern Human from Kostenki, Russia.“ *Current Biology* 20/231-236 10.1016/j.cub.2009.11.068 (pristup 12. 12. 2019.).

KRAUSE, Johannes. FU, Qiaomei. GOOD, Jeffrey M. VIOLA, Bence. SHUNKOV, Michael V. DEREVIANKO, Anatoli P. PÄÄBO, Svante. 2010b. „The complete mitochondrial DNA genome of an unknown hominin from southern Siberia.“ *Nature* 464/894-897 https://doi.org/10.1038/nature08976 (pristup 25. 04. 2020.).

LEGENDRE, Pierre. LEGENDRE, Louis. *Numerical Ecology*. Amsterdam: Elsevier, 2012.

MAFESSONI, Fabrizio. GROTTE, Steffi. FILIPPO, Cesare de. SLON, Viviane. KOLOBOVA, Kseniya A. VIOLA, Bence. MARKIN, Sergey V. et al. 2020. „A high-coverage Neanderthal genome from Chagyrskaya Cave“. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 117/26:15132-15136 https://doi.org/10.1073/pnas.2004944117 (pristup 20. 06. 2020.).

MALEZ, Mirko. RUKAVINA, Darko. 1979. „Položaj naslaga spilje Vindije u sustavu članjenja Kvartara šireg područja Alpa“. *Rad Jugoslavenske akademije znanosti i umjetnosti* 383/187-218 https://dizbi.hazu.hr/a/?pr=i&id=171448 (pristup 07. 12. 2020.).

MARGHERITA, Cristiana. OXILIA, Gregorio. BARBI, Veronica. PANETTA, Daniele. HUBLIN, Jean-Jacques. LORDKIPANIDZE, David. MESHVELIANI, Tengiz. et al. 2017. „Morphological Description and Morphometric Analyses of the Upper Palaeolithic human remains from Dzudzuana and Satsurblia caves, western Georgia“. *Journal of Human Evolution* 113:83-90 10.1016/j.jhevol.2017.07.011 (pristup 17. 09. 2020.).

MAROM, Anat. MCCULLAGH, James S. O. HIGHAM, Thomas F. G. SINITSYN, Andrey A. HEDGES, Robert E. M. et al. 2012. “Single amino acid radiocarbon dating of Upper Paleolithic modern humans”. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109/18:6878-6881 https://www.pnas.org/content/109/18/6878 (pristup 08. 04. 2020).

MAZIÈRES, Stéphane. 2011. “Towards a reconciling model about initial peopling of Americas“. *Comptes Rendus Biologies* 334/497-504.

MEDNIKOVA, Maria B. 2005. „Adaptive Biological Trends in the European Upper Palaeolithic: The Case of the Sunghir Remains.“ *Journal of Physiological Anthropology and Applied Human Science* 24:425-431 https://doi.org/10.2114/jpa.24.425 (pristup 25. 09. 2020.).

MEDNIKOVA, Maria B. 2011. “A proximal pedal phalanx of a Paleolithic hominin from Denisova cave, Altai”. *Archaeology, Ethnology and Anthropology of Eurasia* 39/1:129-138.

MOISEEV, V. G. KHARTANOVICH, V. I. ZUBOVA, A. V. 2017. "The Upper Paleolithic man from Markina Gora: Morphology vs. genetics?." *Herald of the Russian Academy of Sciences* 87/2:165-171 https://www.researchgate.net/publication/316523654_The_Upper_Paleolithic_man_from_Markina_Gora_Morphology_vs_genetics (pristup 24. 03. 2020).

MOORE, Megan K. „Sex Estimation and Assessement." U *Research methods in human skeletal biology*, ur. Elizabeth A. DiGangi, Megan K. Moore, 91-116. Academic Press: San Diego, 2013.

OLKIN, Ingram. SAMPSON, Allan R. 2001. „Multivariate Analysis: Overview." *International Encyclopedia of the Social & Behavioral Sciences*, 10240-47. https://doi.org/10.1016/B0-08-043076-7/00472-1 (pristup 05. 01. 2021).

OWSLEY, Douglas W. HUNT, David R. 2001. "Clovis and Early Archaic Crania from the Anzick Site (24PA506), Park County, Montana." *Journal of the Plains Anthropological Society* 46/176:115-124.

PATTERSON, Nick. MOORJANI, Priya. LUO, Yontao. MALLICK, Swapan. ROHLAND, Nadin. ZHAN, Yiping. GENSCHORECK, Teri. WEBSTER, Teresa. REICH, David. 2012. „Ancient Admixture in Human History", *Genetics* 192/3:1065-1093 https://doi.org/10.1534/genetics.112.145037 (pristup 22. 06. 2020).

PETER, Benjamin M. 2016. „Admixture, Population Structure, and F-Statistics." *Genetics* 202/4:1485-1501 https://doi.org/10.1534/genetics.115.183913 (pristup 07. 01. 2021.).

PICKRELL, Joseph K. REICH, David. 2014. „Toward a new history and geography of human genes informed by ancient DNA." *Trends in Genetics* 30/9:377-389 https://doi.org/10.1016/j.tig.2014.07.007 (pristup 12. 12. 2019.).

„Polymerase Chain Reaction Definition & Steps, Britannica." 2021. U *Encyclopædia Britannica*. https://www.britannica.com/science/polymerase-chain-reaction (pristup 05. 01. 2021.).

POSTH, Cosimo. NAKATSUKA, Nathan. LAZARDIS, Iosif. SKOGLUND, Pontus. ROHLAND, Nadin. et al. 2018. „Reconstructing the Deep Population History of Central and South America." *Cell* 175/5:1-13 https://doi.org/10.1016/j.cell.2018.10.027 (pristup 19. 06. 2020.).

PRÜFER, Kay. RACIMO, Fernando. PATTERSON, Nick. JAY, Flora. SANKARARAMAN, Sriram. SAWYER, Susanna. HEINZE, Anja. et al. 2014. "The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains." *Nature*

https://www.nature.com/articles/nature12886 315/5809:223-226 (pristup 29. 08. 2019).

PRÜFER, Kay. FILIPPO, Cesare de. GROTE, Steffi. MAFESSONI, Fabrizio. KORLEVIĆ, Petra. HAJDINJAK, Mateja. VERNOT, Benjamin. et al. 2017. "A high-coverage Neandertal genome from Vindija Cave in Croatia." *Science* 358/6363:655-658. https://science.sciencemag.org/content/358/6363/655 (pristup 08. 02. 2020.).

RAGHAVAN, Maanasa. SKOGLUND, Pontus. GRAF, Kelly E. METSPALU, Mait. ALBRECHTSEN, Anders. MOLTKE, Ida. RASMUSSEN, Simon. et al. 2013. „Upper Palaeolithic Siberian genome reveals dual ancestry of Native Americans." *Nature* 505/87-91 https://doi.org/10.1038/nature12736 (pristup 29. 08. 2019).

RASMUSSEN, Morten. ANZICK, Sarah L. WATERS, Michael R. SKOGLUND, Pontus. DEGIORGIO, Michael. STAFFORD, Thomas W. RASSMUSSEN, Simon. et al. 2014. "The genome of a Late Pleistocene human from a Clovis burial site in western Montana." *Nature* 506/225-229 https://www.nature.com/articles/nature13025 (pristup 12. 12. 2019.).

REICH, David. GREEN, Richard E. KIRCHER, Martin. KRAUSE, Johannes. PATTERSON, Nick. DURAND, Eric Y. VIOLA, Bence. et al. 2010. „Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia". *Nature* 468/1053-1060 https://doi.org/10.1038/nature09710 (pristup 12. 12. 2019.).

RINGNÉR, Markus. 2008. „What Is Principal Component Analysis?" *Nature Biotechnology* 26/3:303-4 https://doi.org/10.1038/nbt0308-303 (pristup 06. 01. 2021.).

SAEED, Nasir. NAM, Haewoon. HAQ, Mian Imtiaz Ul. SAQUIB, Dost Mohammad Bhatti. 2018. „A Survey on Multidimensional Scaling." *AMC Computing Surveys* 51/47 https://doi.org/10.1145/3178155 (pristup 07. 01. 2021.).

SAUTER, Marc-R. 1956. „Le squelette préhistorique de la grotte du Bichon (Côtes-du-Doubs, La Chaux-de-Fonds, Neuchâtel) caractères cranio-faciaux." *Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève* 3/330-335 http://doi.org/10.5169/seals-738980 (pristup 17. 09. 2020.).

SCHWARTZ, H.P. GRÜN, R. VANDERMEERSCH, B. BAR-YOSEF, O. VALLADAS, H. TCHERNOV, E. 1988. „ESR dates for the hominid burial site of Qafzeh in Israel."

Journal of Human Evolution 17/8:733-37 https://doi.org/10.1016/0047-2484(88)90063-2 (pristup 08. 01. 2021.).

SEGUIN-ORLANDO, Andaine. KORNELIUSSEN, Thorfinn S. SIKORA, Martin. MALASPINAS, Anna-Sapfo. MANICA, Andrea. MOLTKE, Ida. ALBRECHTSEN, Anders. et al. 2014. "Genomic structure in Europeans dating back at least 36,200 years". *Science* 346/6213:1113-1118 https://doi.org/10.1126/science.aaa0114 (pristup 12. 12. 2020).

SHANG, Hong. TONG, Haowen. ZHANG, Shuangquan. CHEN, Fuyou. TRINKAUS, Erik. 2007. „An early modern human from Tianyuan Cave, Zhoukoudian, China." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104/16:6573-6578 https://doi.org/10.1073/pnas.0702169104 (pristup 25. 07. 2020).

SIKORA, Martin. SEGUIN-ORLANDO, Andaine. SOUSA, Vitor C. ALBRECHTSEN, Anders. KORNELIUSSEN, Thorfinn. KO, Amy. RASMUSSEN, Simon. et al. 2017. „Ancient genomes show social and reproductive behavior of early Upper Paleolithic foragers." *Science* 358/6363:659-662 https://doi.org/10.1126/science.aao1807 (pristup 25. 07. 2020.).

SLATKIN, Montgomery. RACIMO, Fernando. 2016. "Ancient DNA and human history." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 113/23: 6380-6387 https://www.pnas.org/content/113/23/6380 (pristup 08. 05. 2017.).

SLON, Viviane. MAFESSONI, Fabrizio. VERNOT, Benjamin. FILIPPO, Cesare de. GROTE, Steffi. VIOLA, Bence. HAJDINJAK, Mateja. et al. 2018. „The genome of the offspring of a Neanderthal mother and a Denisovan father." *Nature* 561/7721:113-116 https://doi.org/10.1038/s41586-018-0455-x (pristup 17. 09. 2020.).

SMITH, Fred H, 1994. „Samples, Species, and Speculations in the Study of Modern Human Origins". U *Origins of Anatomically Modern Humans*, ur. Matthew H. Nitecki. Doris V. Nitecki. New York: Springer Science+Business Media, 227 – 250.

SPIEGELHALTER, David. RICE, Kenneth. 2009. „Bayesian Statistics." *Scholarpedia* 4/8:5230 doi:10.4249/scholarpedia.5230 (pristup 05. 01. 2021.).

SVOBODA, Jiří. 1988. „A new male burial from Dolní Věstonice." *Journal of Human Evolution* 16/827-830

https://www.researchgate.net/publication/327509866_A_new_male_burial_from_Dolni_Vestonice (pristup 21. 09. 2020.).

SVOBODA, Jiří. VLAČEK, Emanuel. 1991. „La nouvelle sépulture de Dolni Vestonice (DV XVI) Tchécoslovaquie.“ *L'Antropologie* 95/1:323-328 https://www.researchgate.net/publication/331408539_La_nouvelle_sepulture_de_Dolni_Vestonice_DV_XVI_Tchecoslovaquie (pristup 21. 09. 2020.).

TRINKAUS, Erik. MOLDOVAN, Oana. MILOTA, Ştefan. BÎLGĂR, Adrian. SARCINA, Laurenţiu. ATHREYA, Sheela. BAILEY, Shara E. et al. 2003. „An early modern human from Peştera cu Oase, Romania.“ *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100/20:11231-11236 https://www.pnas.org/content/100/20/11231 (pristup 08. 05. 2020.).

TRINKAUS, Erik. ZILHÃO, João. ROUGIER, Hélène. RODRIGO, Ricardo. MILOTA, Ştefan. GHERASE, Mircea. SARCINĂ, Laurenţiu. et al. 2006. „The Peştera cu Oase and early modern Humans in Southeastern Europe.“ U *When Neanderthals and Modern Humans Met*, ur. Nicolas J. Conrad. Tübingen: Kerns Verlag, 145 – 165.

VAN DOORN, Nienke L. 2014. „Zooarchaeology by Mass Spectrometry.“ (ZooMS). U *Encyclopedia of Global Archaeology* ur.Claire Smith. Springer, New York https://doi.org/10.1007/978-1-4419-0465-2 (pristup 06. 01. 2021.).

VERCELLOTTI, G. ALCIATI, G. RICHARDS, MP. FORMICOLA, V. 2008. „The Late Upper Paleolithic Skeleton Villabruna 1 (Italy): A Source of Data on Biology and Behavior of a 14,000 Year-Old Hunter“. *Journal of Anthropological Sciences* 86:143-163 https://www.researchgate.net/publication/40027808_The_Late_Upper_Paleolithic_skeleton_Villabruna_1_Italy_a_source_of_data_on_biology_and_behavior_of_a_14000_year-old_hunter (pristup 16. 09. 2020.).

VILLANEA, Fernando A. SCHRAIBER Joshua G. 2019. „Multiple episodes of interbreeding between Neanderthal and modern humans“, *Nature Ecology and Evolution* 3/39-44 https://doi.org/10.1038/s41559-018-0735-8 (pristup 22. 06. 2020.).

WACKER, John F. EIDEN, Gregory C. LEHN, Scott A. KOPPENAAL, David W. „Accelerator Mass Spectrometry (AMS).“ U *Encyclopedia of spectroscopy and*

spectrometry, ur. John C. Lindon, George E. Tranter, David W. Koppenaal, 15-17. Academic Press: Amsterdam, 2017.

WHITE, Tim D. ASFAW, Berhane. DEGUSTA, David. GILBERT, Henry. RICHARDS, Gary D. SUWA, Gen. HOWELL, F. Clark. 2003. „Pleistocene *Homo sapiens* from Middle Awash, Ethiopia.“ *Nature* 423/6941:742-47 https://doi.org/10.1038/nature01669 (pristup 08. 01. 2021.).

WOLPOFF, Milford H. SMITH, Fred H. MALEZ, Mirko. RADOVČIĆ, Jakov. RUKAVINA, Darko. 1981. „Upper Pleistocene Human Remains From Vindija Cave, Croatia, Yugoslavia.“ *American Journal of Physical Anthropology* 54:499-545 (pristup 17. 09. 2020.).

WOLPOFF, Milford. CASPARI, Rachel. 2012. „How Did Modern Humans Originate.“ *General Anthropology* 19/2:1-6 https://doi.org/10.1111/j.1939-3466.2012.00008.x (pristup 08. 02. 2021.).

WONG, Emily H. M. KHRUNIN, Andrey. NICHOLS, Larssa. PUSHKAREV, Dmitry. KHOKHRIN, Denis. VERBENKO Dmitry. et al. 2017. “Reconstructing genetic history of Siberian and Northeastern European populations“, *Genome Research* 27/1:1-14 10.1101/gr.202945.115 (pristup 21. 06. 2020.).

YANG, Melinda A. GAO, Xing. THEUNERT, Christoph. TONG, Haowen. AXIMU-PETRI, Ayinuer. NICKEL, Brigit. SLATKIN, Montgomery. et al. 2017. „40,000-Year-Old Individual from Asia Provides Insight into Early Population Structure in Eurasia.“ *Current Biology* 27/20:3202-3208 https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.09.030 (pristup 25. 07. 2020).

YANG, Melinda A. FU, Qiaomei. et al. 2018. „Insights into Modern Human Prehistory Using Ancient Genomes.“ *Trends in Genetics* 34/3:184-196 https://doi.org/10.1016/j.tig.2017.11.008 (pristup 19. 06. 2020.).

ZILHÃO, João. 2006. „Neanderthals and Moderns Mixed, and It Matters.“ *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 15/5:183-95 https://doi.org/10.1002/evan.20110 (pristup 08. 02. 2021.).

ZILHÃO, João. TRINKAUS, Erik. CONSTANTIN, Silviu. MILOTA, Ştefan. GHERASE, Mircea. et al. 2007. „The Peştera cu Oase People, Europe's Earliest Modern Humans.“

U *Rethinking the Human Revolution*, ur. Paul Mellars, Katie Boyle. Ofer Bar-Yosef, Chris Stringer. Cambridge: McDonald Institute for Archaeological Research, 249 – 262.

Sažetak

Ovaj diplomski rad pregled je do sada poznatih nalazišta na kojima je iz koštanih ostataka ekstrahirana i analizirana nuklearna DNA. Podatci dobiveni morfološkom analizom kostiju, nadopunjeni podatcima dobivenim sekvenciranjem mitohondrijske i nuklearne DNA omogućuju znanstvenicima bolji uvid u živote arhaičnih populacija tijekom pleistocena. Uz pomoć različitih softvera, statističkih i analitičkih metoda kojima se analiziraju podatci, dolazimo do novih zaključaka o odnosima različitih arhaičnih populacija, ali i o odnosima različitih populacija ranih modernih ljudi. Ovaj rad zasniva se na pregledu podataka iz paleogenetike i paleoantropologije te na pokušaju usporedbe dobivenih podataka sa svrhom boljega razumijevanja života različitih arahičnih populacija tijekom pleistocena.

Ključne riječi: paleoantropologija, paleogenetika, hominini, migracije, protok gena

Summary

This thesis is a review of the sites with currently available sequences of aDNA extracted from hominin fossils. The information obtained by morphological analysis of the bones from these sites is complemented by the information obtained by sequencing mitochondrial and nuclear genomes of these individuals. In some cases, the information obtained by sequencing the genomes from the skeletal remains changed the way in which scientists saw the population history of hominin groups, in some cases they confirmed previous conclusions, and in some cases revealed new information that was not available to scientist just from skeletal remains such as admixture events, relatedness of the populations seen from haplogups of mitochondrial DNA and Y chromosome et cetera.

Key words: paleoanthropology, paleogenetics, hominis, migrations, gene flow