

Pravěk ve střední Evropě – svědectví mitochondriální DNA

Anatomicky moderní lidé se dostali do Evropy zhruba před 40 tisíci lety. Poté se stalo několik událostí, které významně ovlivnily genofond evropské populace. Změny přinesla migrace do jižních oblastí Evropy (tzv. refugií) při posledním maximu doby ledové před 20 tisíci lety a následné opětovné osídlení severnějších oblastí při oteplení před 15 tisíci lety. Předpokládá se, že na evropský genofond dále působilo šíření zemědělství z Předního východu. Střední Evropou prošel podle archeologických nálezů jeden z hlavních neolitizačních (zemědělských) proudů. Ve světle současných poznatků se ale zdá, že příliv předovýchodních zemědělců nebyl zase tak výrazný a zemědělství se ve střední Evropě šířilo spíše akulturací původních lovecko-sběračských skupin, tedy šířením kulturních znalostí. V posledních desetiletích tuto představu podpořil rovněž výzkum mitochondriální DNA současných evropských populací.

Osídlení Evropy

Historie evropské populace člověka začíná v Africe u člověka heidelbergského (*Homo heidelbergensis*) neboli anteneandertálce, který se zde vyskytoval zhruba před 800–600 tisíci lety. Lze ho považovat za posledního společného předka neandertálců (*H. neanderthalensis*) a anatomicky moderních lidí (*H. sapiens*). Část africké populace *H. heidelbergensis* se rozšířila do Evropy, kde dala postupně vzniknout neandertálcům, v subsaharské Africe se pak asi před 190 tisíci lety z *H. heidelbergensis*

vyvinul anatomicky moderní člověk. Většina současných antropologů se přiklání k názoru, že dnešní lidé jsou potomky těchto prvních anatomicky moderních Afričanů, kteří se následně začali šířit mimo svůj „rodný“ kontinent (blíže viz seriál Z. Šmahela v Živě 2003, 1–6).

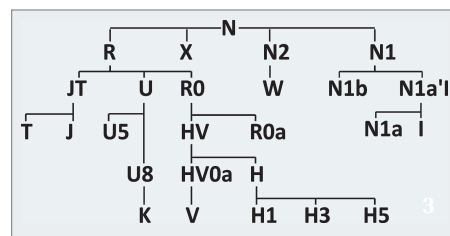
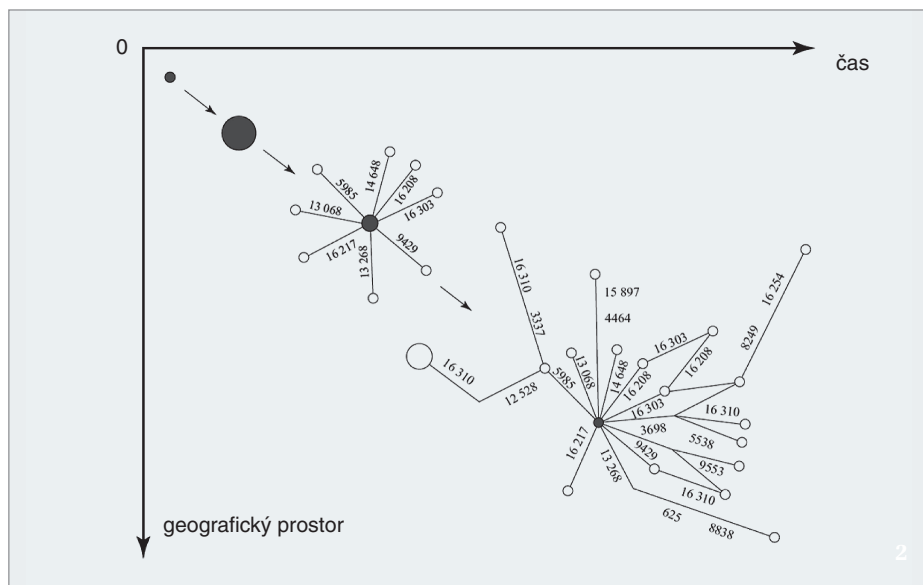
K první migraci anatomicky moderního člověka z Afriky mohlo dojít již před 120 tisíci lety, kolonizace však byla spíše neúspěšná (k první úspěšné migraci z Afriky došlo zřejmě až později, před 80–60 tisíci lety – viz dále). Proběhlo pravděpodobně

několik migrací skrze jižní Arábii a možná i Přední východ do oblasti Perského zálivu, kde se předpokládá pravěké refugium. Odtud se asi před 40 tisíci lety anatomicky moderní člověk dostal do Evropy obývané neandertálci. Lidé přicházející tehdy do Evropy přes území Předního východu byli lovci-sběrači a přinesli s sebou nový kulturní celek zvaný aurignacien, který postupně nahradil kamennou industrii přisuzovanou neandertálcům – mousterien, jež zde existoval předchozích 200 tisíc let. Společně s neandertálci zde lidé sídlili do doby před 28 tisíci lety, kdy ti naši příbuzní poněkud záhadně zmizeli. Zda jsou na vině klimatické změny, smíšení obou populací, nebo jiné okolnosti dosud není jasné.

V období posledního maxima doby ledové (přibližně před 26–19 tisíci lety) došlo k výraznému ochlazení. Prakticky celou severní polovinu Evropy postupně pokryl ledovec, následkem čehož se většina jejích obyvatel přemístila do jižních refugií ležících na Pyrenejském neboli Iberiském poloostrově (tzv. iberské refugium), na Balkánském poloostrově a v okolí Černého moře. Asi před 15 tisíci lety následovalo oteplení, ledovec ustupoval a zhruba o tři tisíce let později se už klima podobalo dnešnímu. Díky tomuto oteplení došlo k opětovnému osídlení severně položených území z jihoevropských refugií.

Před 10 tisíci lety se v oblasti Levanty (části úrodného půlměsíce) ve východním Středomoří objevily první neolitické společnosti. Vznik zemědělství spojený s demografickým růstem zapříčinil další migrace člověka z Předního východu do Evropy. Před zhruba 8,8 tisíci lety se objevili první zemědělci na území dnešního Řecka a postupně pronikali dále do Evropy osídlené lovci-sběrači. Zda to byl opravdu masivní příliv lidí, či se neolit šířil spíše přenosem kulturních znalostí, je stále dis-



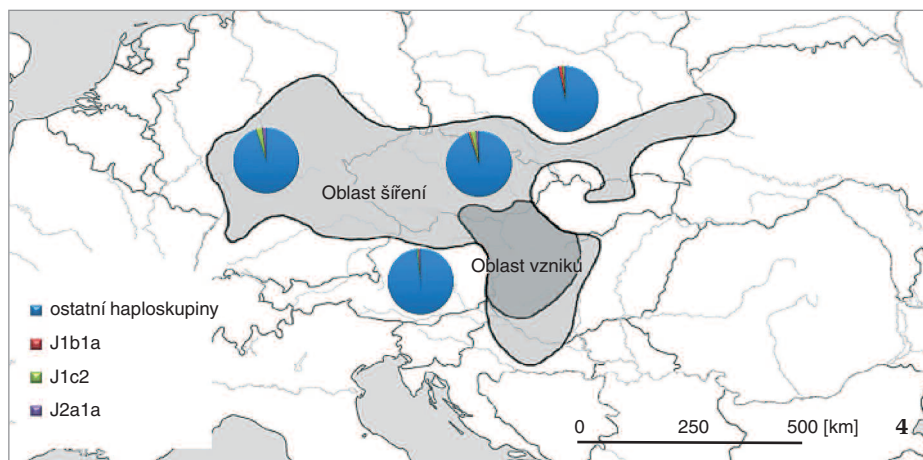


1 V neolitu používali lidé k výrobě seker zelenou břidlici – amfibolit. Ilustrace z knihy Mluvicí prahrnec a jiné prapříběhy (J. Malina 2012) zachycuje kácení stromů pomocí amfibolitového sekeromlatu. Orig. P. Modlitba

2 Příklad vývoje haploskupiny v čase a prostoru. Zakladatelský haplotyp (znázorněn černou barvou) se nejprve hvězdovitě rozvětluje (rozpadá se do blízkce příbuzných haplotypů) a postupem času zaniká.

Podle: P. Forster (2004), upraveno
3 Fylogenetické schéma hlavních evropských haploskupin (definované na základě analýz mtDNA) anatomicky moderního člověka (*Homo sapiens*) – U, H, V, K, T, J odštěpených od haploskupiny R a haploskupiny W a X, větve N. Blíže v textu. Podle: A. Torroni a kol. (2006) a P. Soares a kol. (2010)

4 Předpokládaná oblast původu (tmavě šedá) a šíření neolitické kultury s lineární keramikou (světle šedá) střední Evropou v době 5 600 – 5 400 let př. n. l. Koláčové grafy znázorňují současný výskyt haploskupin podílejících se na neolitické komponentě (J1b1a, J1c2 a J2a1a) ve srovnání s ostatními haploskupinami. Podle: P. Galeta a J. Brůžek (2009), upraveno



kutovanou otázkou, avšak druhá varianta se zdá pravděpodobnější. Asi před 7 tisíci lety se šíření zemědělství rozdělilo do dvou proudů. První pronikal podél Středozemního moře do dnešní Itálie a jižní Francie a dál na Iberský poloostrov a je spojován s kulturou tzv. kardiové keramiky (Cardial culture, Impressed Ware). V druhém, spojovaném s kulturou lineární keramiky (Linearbandkeramik, LBK), pak postupovala zemědělská technologie z Karpaté kotliny severozápadním směrem přes dnešní Slovensko, Českou republiku a dále podél Labe, Warty a Odry.

Mitochondriální DNA

Dnešní archeogenetické metody využívají pro zkoumání naší populační historie hlavně úseky DNA, jež nerekombinují a do dalších generací se přenášejí téměř nezměněné. Jde o větší část chromozomu Y (viz Živa 2011, 6: 262–263) a mitochondriální DNA (mtDNA; viz např. Živa 2010, 1: 4–6). Mitochondriální DNA je kruhová molekula obsažená v buněčných organelách – mitochondriích, a ve většině buněk lidského těla se vyskytuje ve velkém počtu kopií (naproti tomu jaderná DNA je v typické somatické buňce obsažena pouze ve dvou kopiích). Další vlastností mtDNA je přenos po mateřské linii, zatímco Y chromozom se dědí po otcovské.

Díky tomu, že v DNA vznikají časem přirozené mutace (v mtDNA většinou neutrální, tedy neposkytují žádnou selekční výhodu ani nevýhodu), můžeme sledovat

fylogenezi jednotlivých linií, které se objevují v různém čase na různých místech tak, jak dochází k migraci jejich nositelů. Tento proces se znázorňuje stromovým nebo síťovým zobrazením. Individuální kombinace mutací se označuje jako haplotyp, haplotypy se sdružují do haploskupin. Vznik haploskupiny začíná zvýšením frekvence zakladatelského (ancestrálního) haplotypu, poté následuje odštěpení dceřiných linií, které se od ancestrální linie odlišují novými mutacemi. Lze to znázornit jako fylogenezi hvězdovitěho tvaru s ancestrálním haplotypem uprostřed, od něhož se vedoucí větve postupně prodlužují díky novým mutacím a původní haplotyp časem úplně zaniká (obr. 2).

Mutace v mtDNA vznikají v poměrně pravidelných časových intervalech, takže je možné stanovit mutační rychlost a odhadnout stáří haploskupin. Podrobný obrázek o pohybu našich předků přináší fylogeografické studie zeměpisného rozšíření jednotlivých haplotypů a haploskupin. Někdy se používá i tzv. zakladatelská analýza (founder analysis), která odhaduje nejen stáří, ale i zdroj pravěkých migrací. S její pomocí můžeme v některých případech identifikovat zdrojovou populaci a populaci potomků, jež kolonizovali nová území. Pro označení haploskupin se vžil klasifikace střídající písmena a čísla.

Již v 80. letech minulého stol. byl sestaven fylogenetický strom lidské mtDNA, který ukazuje, že nejstarší genetické linie se dnes vyskytují na území subsaharské

Afriky. Zařazujeme je do haploskupiny L, jejíž stáří se odhaduje na 200 tisíc let. Asi před 70 tisíci lety expandovala v Africe i mimo ni haploskupina L3, která dala v jihozápadní Asii vzniknout haploskupinám M a N, předkům všech současných mimoafrických linií.

V současné evropské populaci se nacházejí především haploskupiny označené jako U, H, V, K, T a J odštěpené od haploskupiny R, která je větší výše zmíněné N, a haploskupiny W a X, rovněž větve N (obr. 3). První anatomicky moderní lidé přicházející do Evropy z Předního východu sem zřejmě přinesli haploskupiny U8 a U5, jejichž stáří se odhaduje na více než 50 tisíc let. Pokud si necháte určit vaši haploskupinu, pravděpodobně budete spadat do linie (kladu) H, která se v Evropě vyskytuje nejčastěji. H se spolu s několika dalšími liniemi haploskupiny U dostala na území Evropy zhruba před 20 tisíci lety, opět z Předního východu. K jejímu zvýšenému výskytu v populaci došlo při oteplení před 15–13 tisíci lety, kdy se šířila hlavně z iberského refugia v podobě linií H1 a H3 do severnější situovaných poloh. V této době, označované jako pozdní období mladého paleolitu (po něm následuje mezolit a neolit), vznikla v Evropě rovněž haploskupina V a z Předního východu sem byly zaneseny haploskupiny K, T, W a X. Teprve během šíření zemědělství se v Evropě objevily některé linie haploskupiny J a T1 (samotné haploskupiny J a T1 však byly v Evropě už předtím).

Vzhledem k tomu, že jejich podíl v současné evropské populaci je poměrně nízký (asi 10–20 %), má se za to, že migrace z Předního východu nebyla příliš významná. Tomu, že se na šíření zemědělství museli výrazněji podílet i lovci-sběrači, odpovídají také demografické simulace (viz demografické modely, v nichž byla odhadována míra plodnosti a rychlost růstu kultury LBK; Galeta a Brůžek 2009).

Pravěká DNA

Dalším zdrojem informací o naší minulosti je výzkum DNA z pravěkých kostí. Získání a analýza pravěké DNA (ancient DNA, aDNA) jsou poměrně komplikované a zatížené značným rizikem kontaminace, nicméně díky nedávným pokrokům v metodice lze současnou lidskou mtDNA konfrontovat s mtDNA izolovanou z kostí našich pravěkých předků (viz Živa 2010, 1: 4–6 a 2011, 1: 3–6). Velkému zájmu se těší analýza DNA neandertálců. Protože mtDNA je obsažena v buňkách ve větším počtu kopií, je snadnější ji získat, a tak byla v r. 1997 publikována část neandertálské sekvence mtDNA a o 11 let později celý neandertálský mtDNA genom.

V odpovědi na otázku, zda se populace anatomicky moderního člověka a neandertálců křížily, výsledek porovnání mtDNA genomů hovořil jasně proti, ale pozdější analýzy jaderného genomu neandertálců možnost menšího genového toku nevyloučily. Zajímavá jsou rovněž zjištění nedávné archeogenetické studie ostatků nalezených v Denisově jeskyni (Altaj, Rusko). Podle analýzy mtDNA a části jaderné DNA by mohli tito lidé – tzv. denisované – být sesterskou větví neandertálců, jež se odštěpila asi před 680 tisíci lety a koexistovala s neandertálci a anatomicky moderním člověkem na jižní Sibiři ještě

v období před 50–30 tisíci lety (Krause a kol. 2010).

Co se týče aDNA anatomicky moderního člověka, je tu asi 30 tisíc let stará kostera z naleziště Kostěnky (Rusko), u níž byla určena pomocí mtDNA haploskupina U2, a o něco mladší kostry ze střední a východní Evropy, které rovněž náležejí do haploskupiny U (U4 a U5). Výsledky odpovídají předpokladu založenému na rekonstrukci současných vzorků, a sice, že haploskupina U je nejstarší evropskou linií.

Na základě mtDNA získané z neolitických nalezišť ve střední a západní Evropě byly určeny běžné evropské haploskupiny (H, V, T, J, U, K, X), překvapením je však významný výskyt haploskupiny N1a. Tu nacházíme u současných Evropanů vzácně a dnes se objevuje spíše na Předním východě. Zdá se tedy, že nově příchozí zemědělci neměli velký demografický potenciál, takže N1a se v evropské populaci výrazně nerozšířila. O tom, že ne všichni pravěcí obyvatelé Evropy musí být nutně našimi předky, svědčí mimo jiné také Ötzi, mumie muže nalezeného v ledovci v Tyrolských Alpách. Tento muž žil před 5 300 lety (v období eneolitu) a byl nositelem haploskupiny K1d, která se v dnešní evropské populaci vyskytuje minimálně.

Význam neolitické expanze ve střední Evropě

Tzv. neolitická komponenta je předpokládaný příspěvek předovýchodních populací do evropského genofondu v období šíření zemědělství. Na základě demografických modelů by tento příspěvek měl být spíše menšinový – analýzy chromozomu Y uvádějí, že by mohlo jít pouze o 15 %. Principem zjištění neolitické komponenty pomocí mtDNA je předpoklad, že díky demografickému růstu zemědělských po-

pulací by mělo docházet k fixaci nových mutací, které by vytvořily nové „evropské neolitické“ haploskupiny s ancestrálními vazbami na Přední východ.

Fylogeografické práce zabývající se evropskými a předovýchodními mtDNA sekvencemi určily, že se na evropské neolitické komponentě podílely převážně mladší linie haploskupin J a T1 a příspěvek nově příchozích zemědělců do celoevropského genofondu činí zhruba 10–20 % v závislosti na oblasti. Ve střední Evropě by se mohlo konkrétně uvažovat o J1b1a, J1c2 a J2a1a. Tyto linie se pravděpodobně odštěpily v období vzniku zemědělství a poté expandovaly s migrační vlnou související s kulturou lineární keramiky.

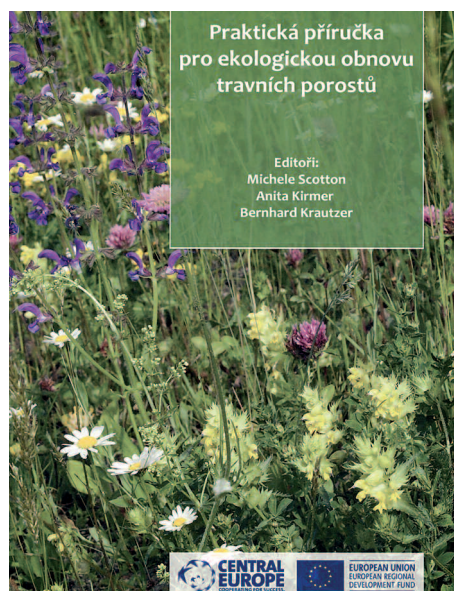
Přestože přes naše území a okolní státy prošel tento hlavní neolitický proud, činí zde současné zastoupení J1b1a, J1c2 a J2a1 dohromady pouze necelá 4 % (obr. 4). Je možné, že do neolitické komponenty patří i další linie, které naší pozornosti zatím unikají nebo díky různým evolučně genetickým procesům téměř vymizely, jako v případě zmiňované N1a zjištěné pomocí analýz aDNA. Význam předovýchodní komponenty se sice stále zpřesňuje, ale můžeme celkem s vysokou pravděpodobností prohlásit, že zemědělská technologie k nám pronikala spíše předáváním nových znalostí původnímu obyvatelstvu než masivním přílivem lidí z Předního východu.

Data o mtDNA haploskupinách střední Evropy byla převzata z diplomové práce autorky, výzkum chromozomu Y a mtDNA českého a slovenského obyvatelstva je podporován Grantovou agenturou Univerzity Karlovy, projektem č. 43-251391.

Doplňující odkazy na literaturu najdete na webové stránce Živy.

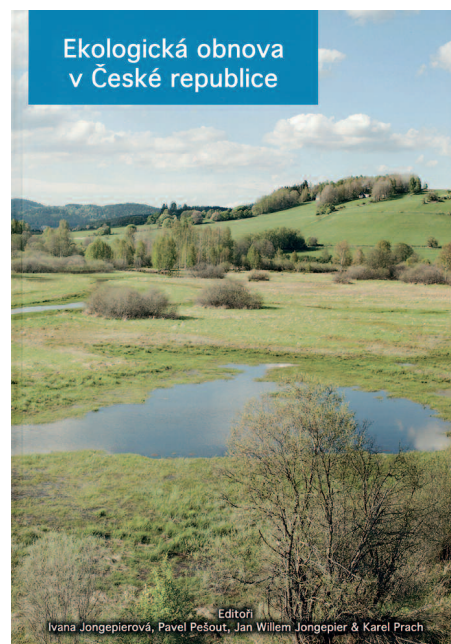
Upozornění na publikace

Ekologická obnova v České republice



Praktickou příručku pro ekologickou obnovu travních porostů (Veselí nad Moravou 2012, 128 str.) vydala Základní organizace Českého svazu ochránců přírody Bílé Karpaty ve spolupráci s Výzkumnou stanicí travinářskou Rožnov – Zubří. Jde o českou verzi anglického originálu připraveného mezinárodním týmem odborníků v rámci projektu Polopřirozené travní porosty jako zdroj pro zlepšení biodiverzity (z let 2009–11), do něhož bylo zapojeno 6 středoevropských států. Je koncipována jako pomůcka pro plánování a realizaci projektů úpravy krajiny. Lze objednat na: www.bilekarpaty.cz/csop.

Ekologická obnova v České republice (Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha 2012, 147 str.) vyšla u příležitosti 8. evropské konference o ekologické obnově (blíže viz str. XIII této Živy). Publikace představuje možnosti ekologické obnovy, s důrazem na přírodě blízké metody,



na příkladech případových studií obnovy širokého spektra narušených, poškozených nebo zničených biotopů. Více informací na: www.ochranaprirody.cz.