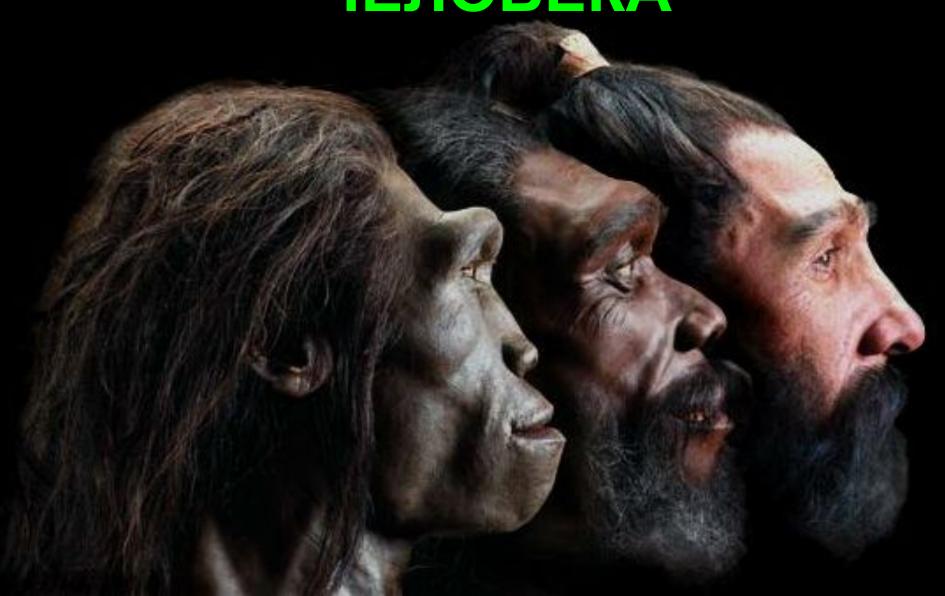
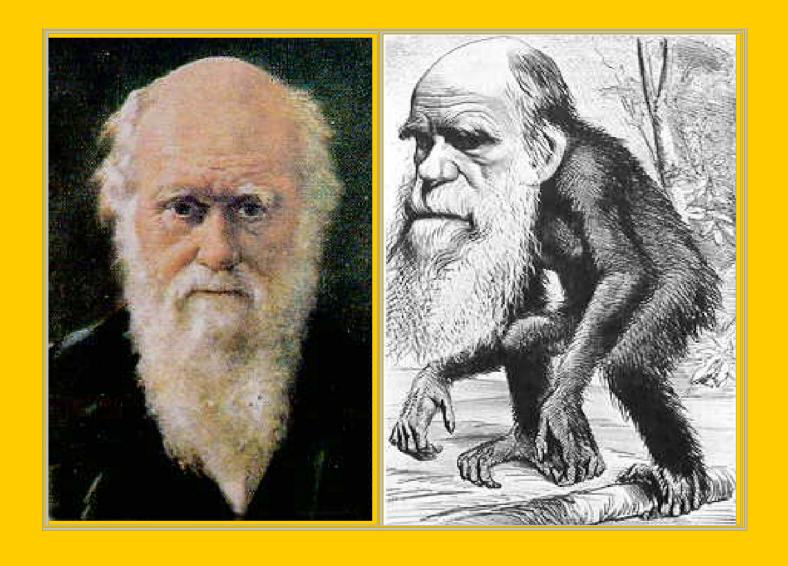
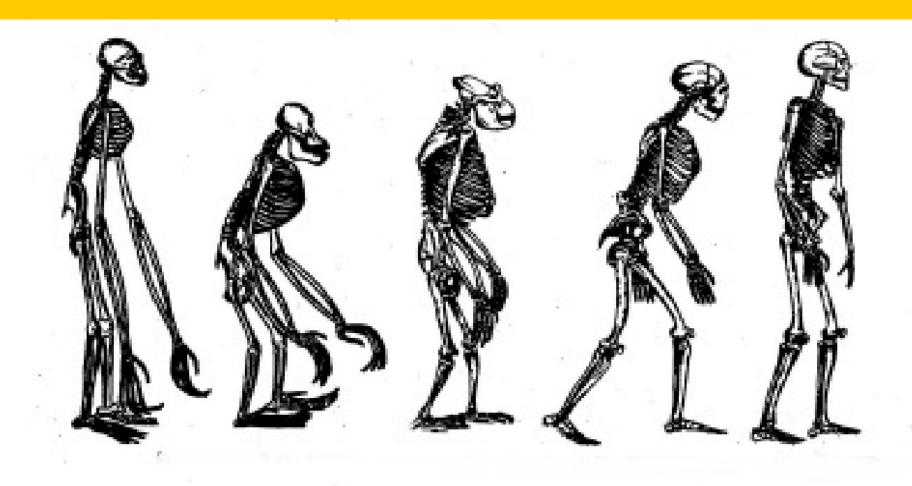
# ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЧЕЛОВЕКА







1871 г. "Происхождение человека и половой отбор"





#### Л.Б.Вишнявицкий



1829-1830 г.; Пещера Анжи, Бельгия (череп ребенка).

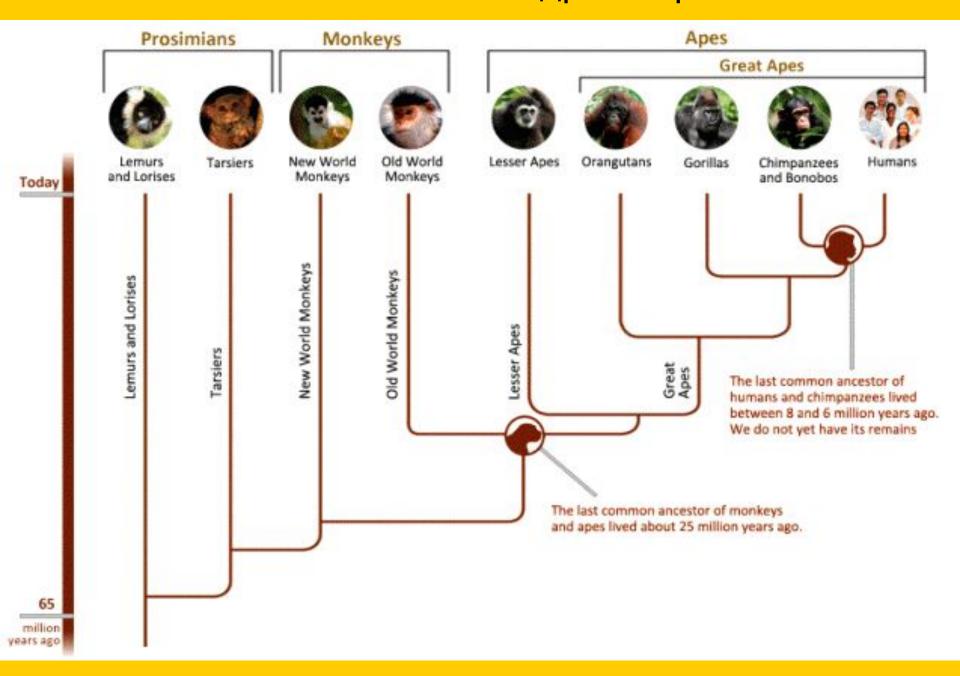
1848 г.; Форбс Куорри (карьер Форбса), Гибралтар

1856 г.; Грот Фельдгофер, Неандерталь, Германия

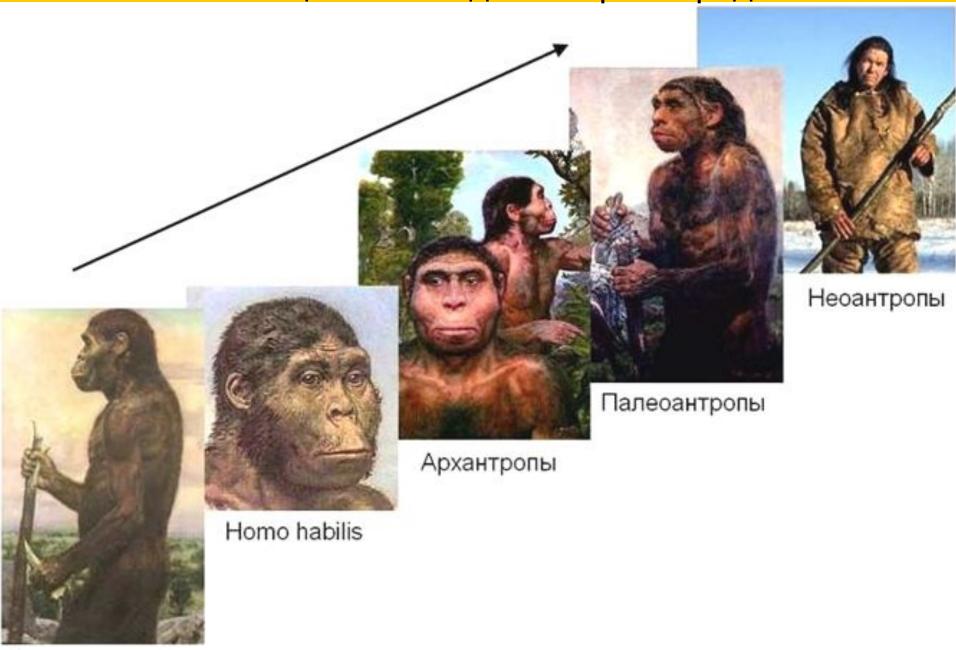
1863 г.; Ньюкасл, Англия У. Кинг (название *H.neanderthalensis*).

1866 г.; Грот Тру де ля Нолетт, Бельгия

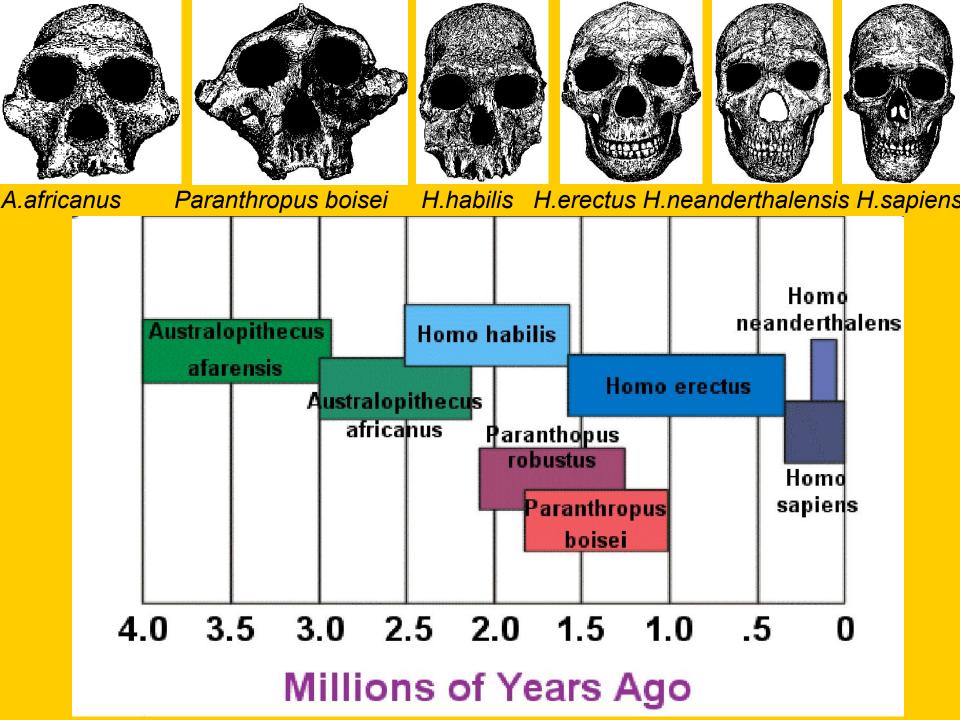
#### Филогенетическое древо приматов



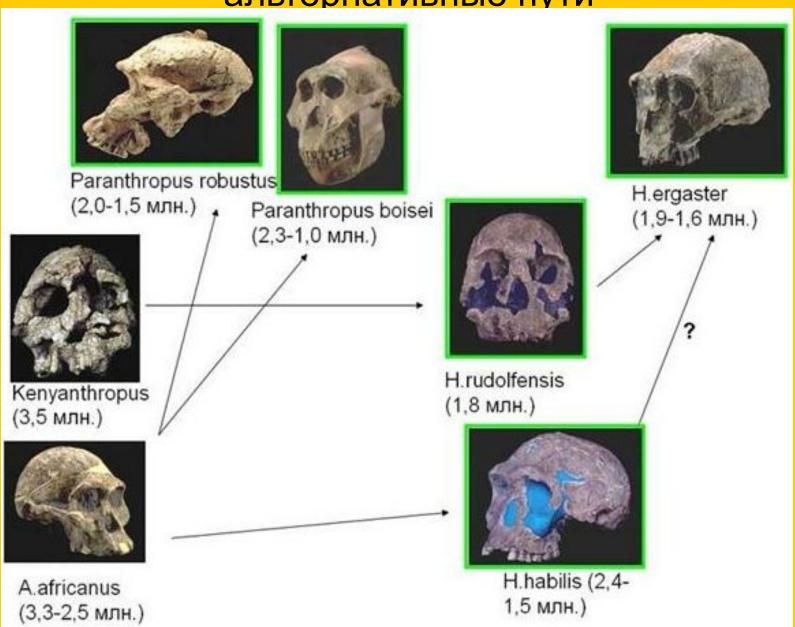
# "Линейная" эволюция гоминид по старым представлениям



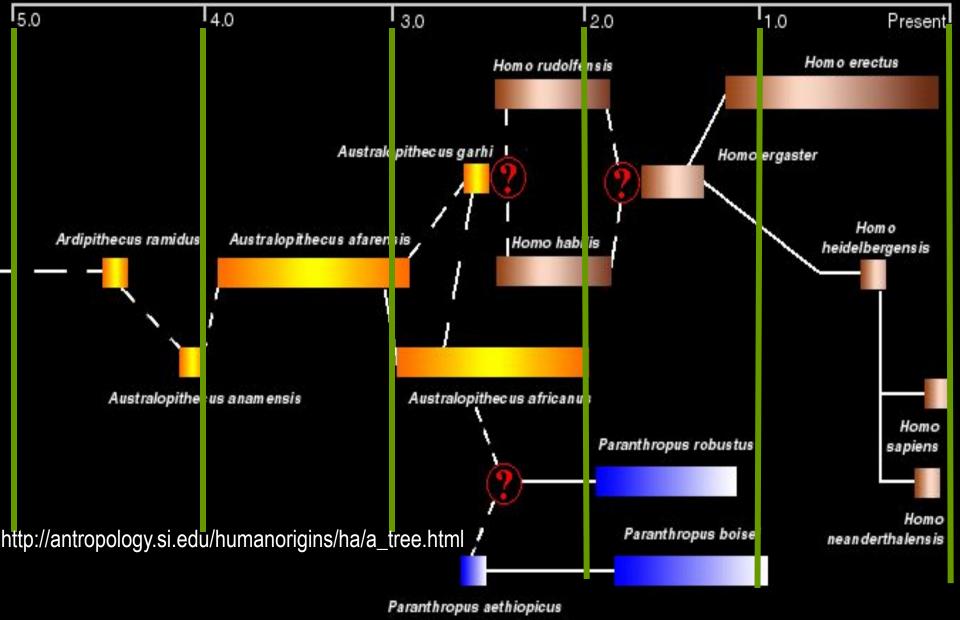
Австралопитеки



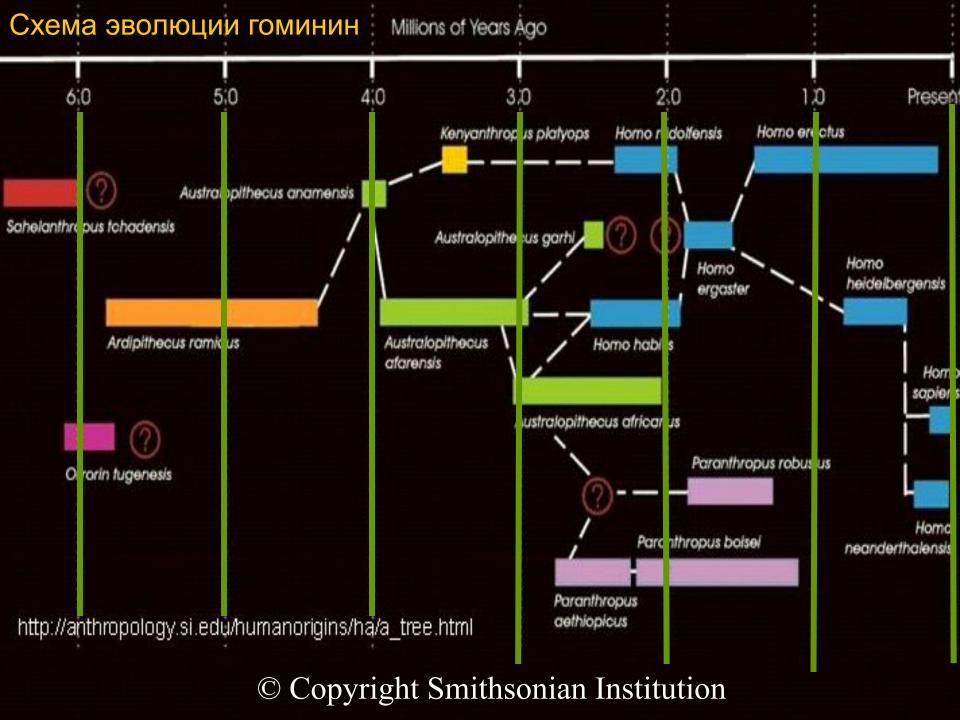
# Фрагмент "древа" гоминин: тупиковые ветви и "альтернативные пути"



#### Схема эволюции гоминин Millions of Years Ago



© Copyright Smithsonian Institution



#### Sahelanthropus tchadensis (2001 год, озеро Чад, 6-7 млн лет назад)





 $\sim 350~{\rm cm.кy}$ б затылочное отверстие уже было сдвинуто вперед

#### Orrorin tugenensis (2000 год, Кения, ок. 6 млн лет)



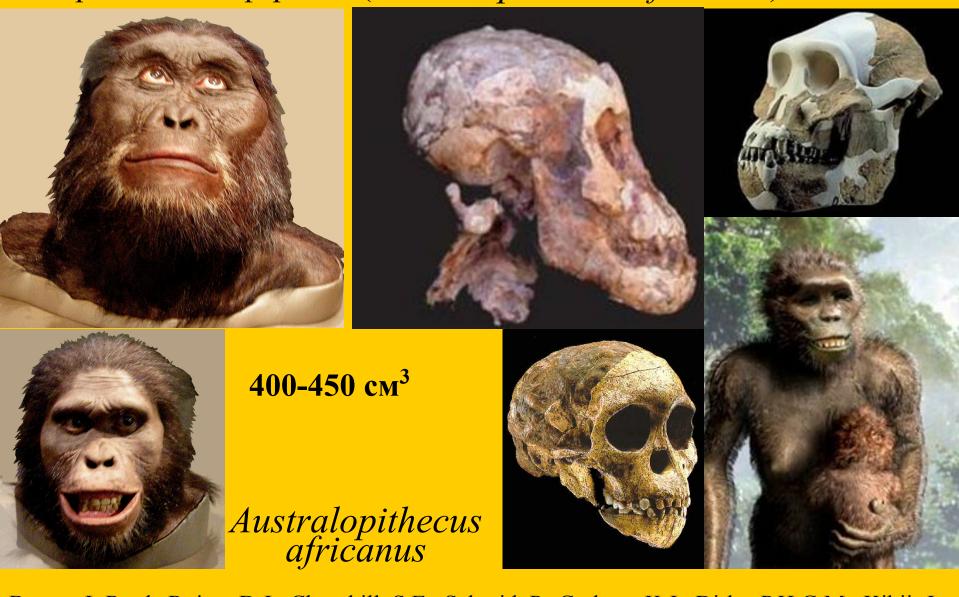
прямохождение

## Ardipithecus ramidus (1992 год, Эфиопия, ок. 4,5-4,3 млн лет)

#### 300-370см<sup>3</sup>



#### Австралопитек афарский (Australopithecus afarensis) 3-4 млн лет

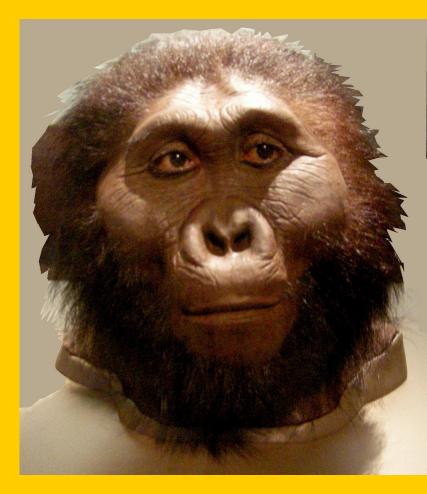


Berger, L.R., de Ruiter, D.J., Churchill, S.E., Schmid, P., Carlson, K.J., Dirks, P.H.G.M., Kibii, J., 2010. *Australopithecus sediba*: a new species of *Homo*-like australopith from South Africa. Science 328, 195-204.

# Paranthropus boisei 2,2-1,2 млн лет

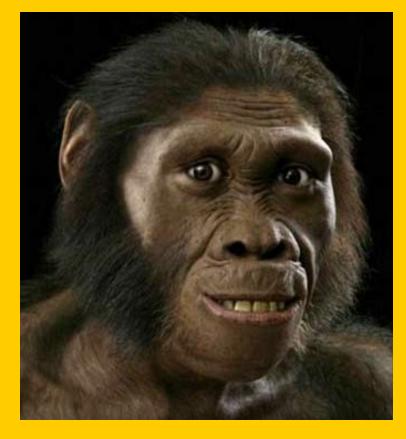
500 - 550 cм<sup>3</sup>





#### Australopithecus sediba 1,97-1,95 млн лет





Berger, L.R., de Ruiter, D.J., Churchill, S.E., Schmid, P., Carlson, K.J., Dirks, P.H.G.M., Kibii, J., 2010. *Australopithecus sediba*: a new species of *Homo*-like australopith from South Africa. Science 328, 195-204.

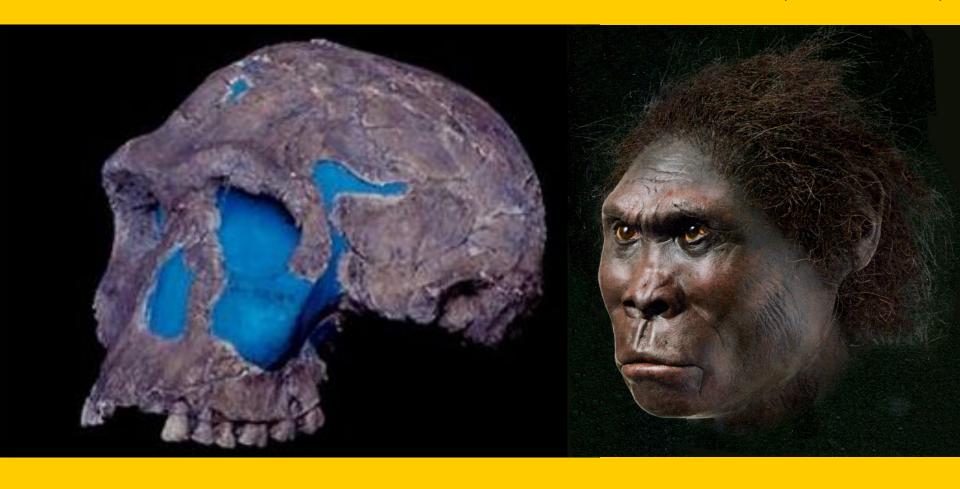
### Homo rudolfensis 2,5 - 1,9 млн лет







Homo habilis 1,9 - 2,4 миллиона лет назад **650см³** (500-870см³)

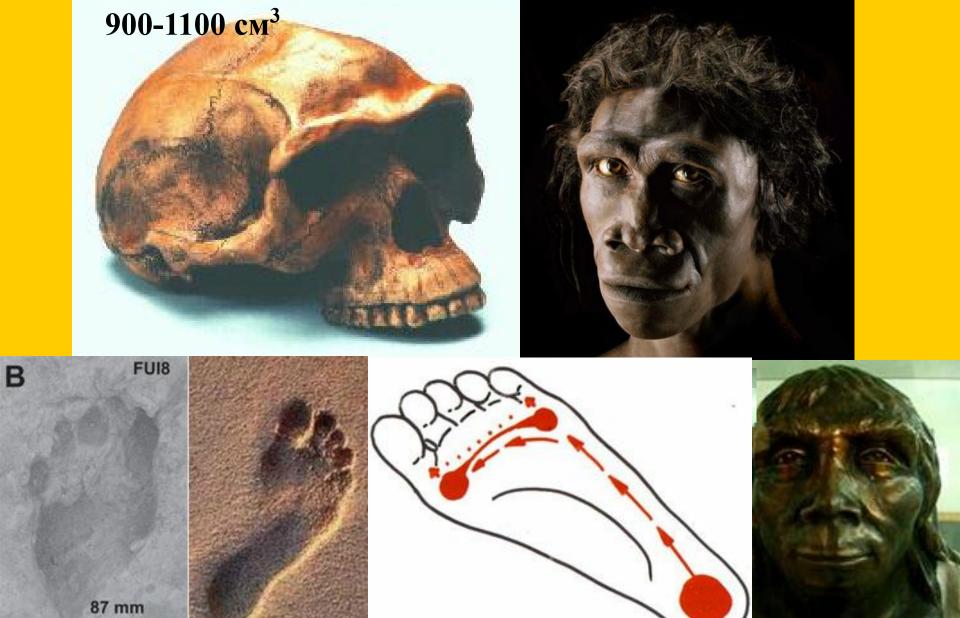




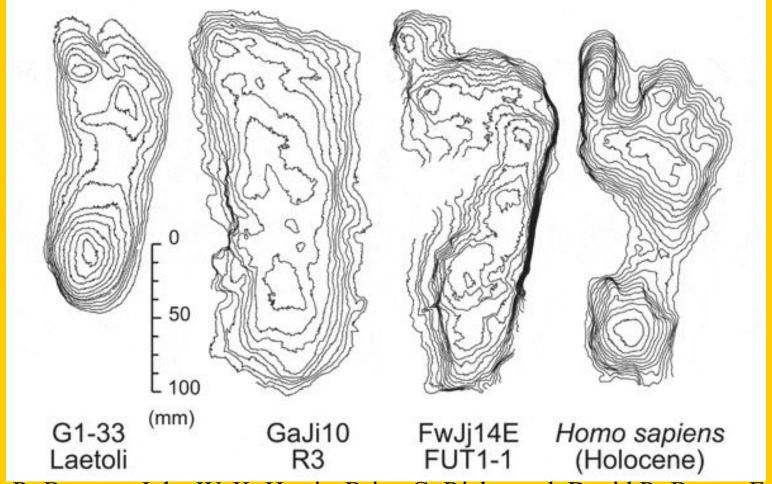
#### Homo georgicus 1,75 млн.лет (Homo habilis), Дманиси (Грузия)



#### Homo erectus 1,75 млн лет назад



Слева направо: следы австралопитека 3,6—3,7 млн лет; следы Homo erectus 1,46 и 1,53 млн лет; следы *H.sapiens* из голоцена.



Matthew R. Bennett, John W. K. Harris, Brian G. Richmond, David R. Braun, Emma Mbua, Purity Kiura, Daniel Olago, Mzalendo Kibunjia, Christine Omuombo, Anna K. Behrensmeyer, David Huddart, Silvia Gonzalez. Early Hominin Foot Morphology Based on 1.5-Million-Year-Old Footprints from Ileret, Kenya // *Science*. 2009. V. 323. P. 1197–2001. DOI: 10.1126/science.1168132.

### Синантроп (Homo erectus) 1,3 млн лет назад (до 40 тыс лет)



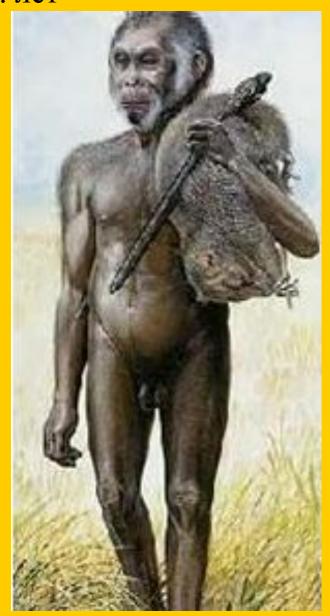


#### Первый выход Homo erectus из Африки



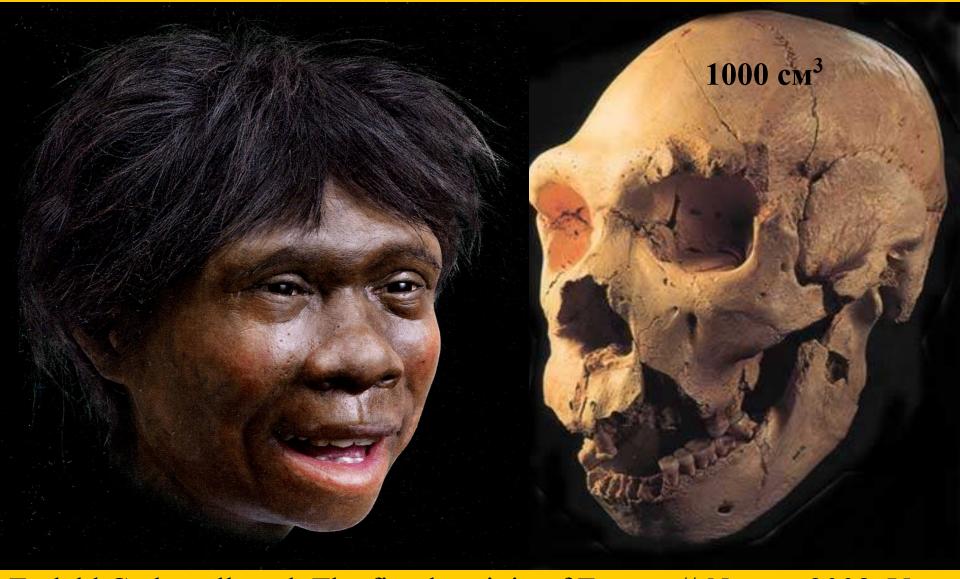
*H. floresiensis*, о. Флорес, Индонезия, 95-12 тыс. лет







 $Homo\ antecessor\ (поздний\ H.erectus\ ?)\ 880\ тыс\ лет\ (Испания)$ 

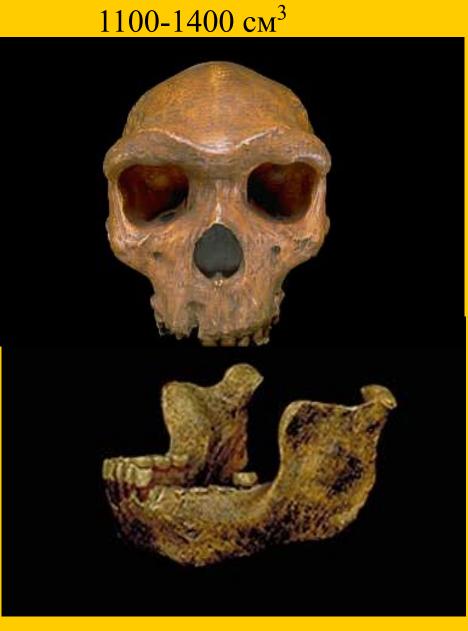


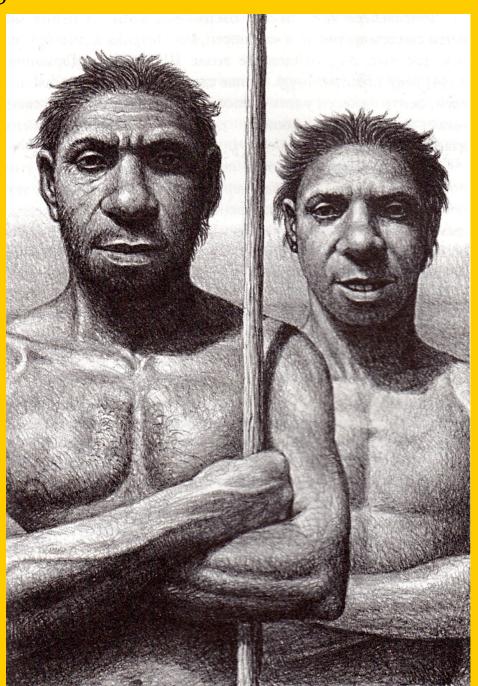
Eudald Carbonell et al. The first hominin of Europe // *Nature*. 2008. V. 452. P. 465–470.

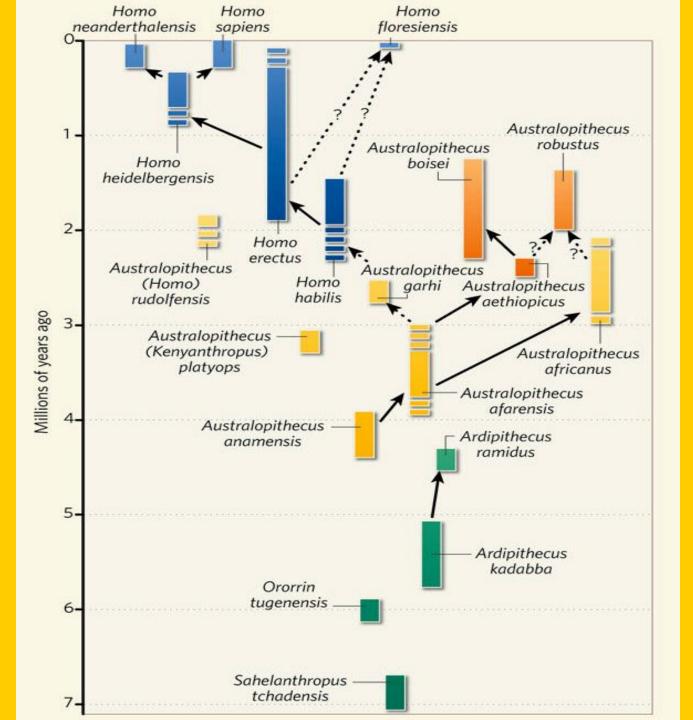
Homo heidelbergensis ~ 800 тыс.лет



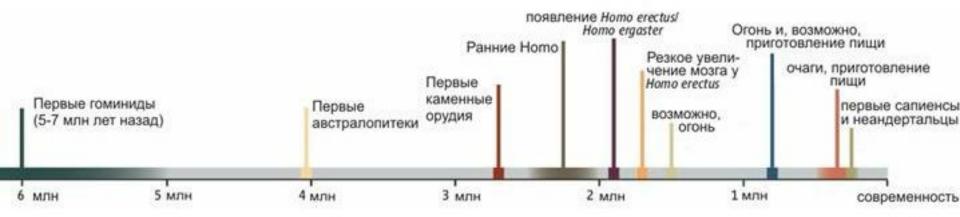
### *Homo heidelbergensis* ~ 800-200 тыс.лет







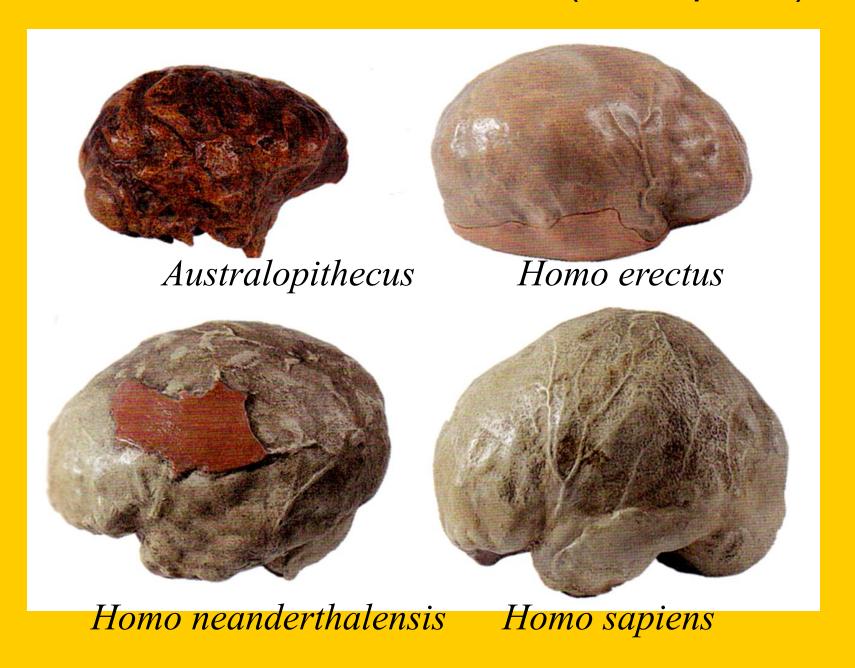
#### Мозг и огонь

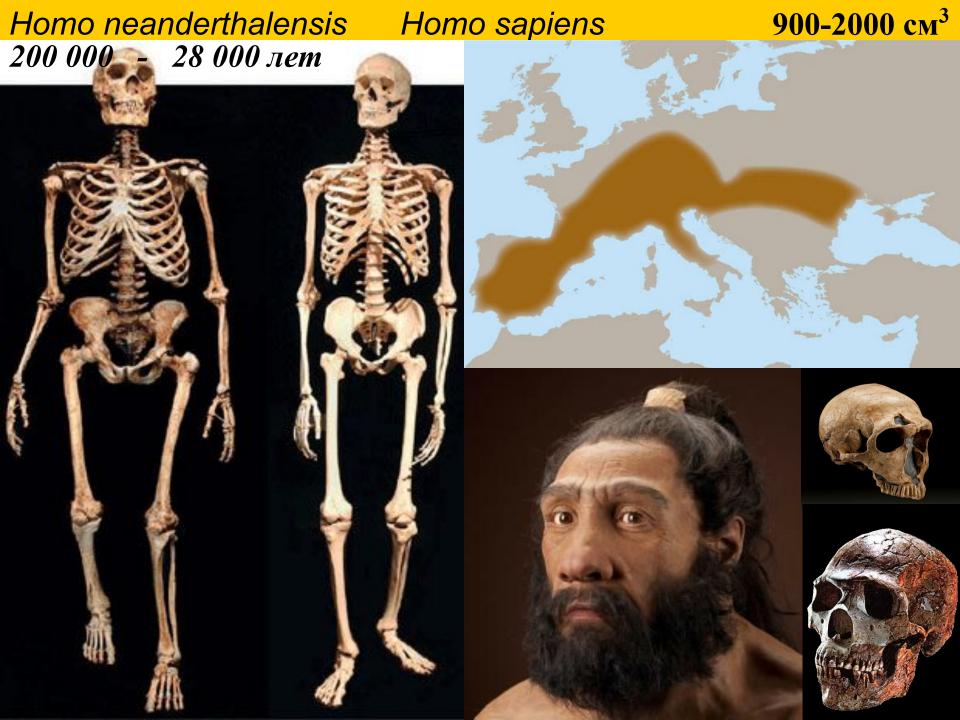


- Резкое увеличение мозга → рост энергозатрат. Чем компенсировать?
- Ранние эректусы: рост доли мяса в рационе.
- Приготовление пищи на огне один из способов повышения калорийности питания?
- Шимпанзе тратят на жевание в среднем 5 часов в сутки, а современные охотники-собиратели, готовящие пищу на огне, — только один час.
- Древнейшее *бесспорное* кострище обнаружено в Палестине и имеет возраст 790 тыс. лет.

Ann Gibbons. Food for thought //Science. 2007. V. 316. P. 1558-1560.

# Слепки мозговой полости (эндокраны)





### Homo neanderthalensis Homo sapiens

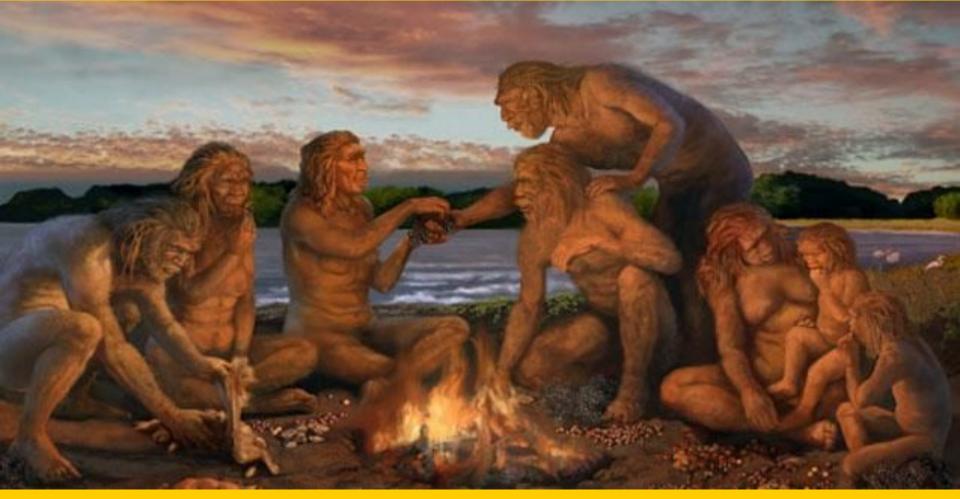


#### Некоторые гены, отличающие современного человека от неандертальца

Ген	Функция
RPTN	Кодирует белок репетин, экспрессирующийся в коже, потовых железах, сосочках языка, волосяных сумках
TRPMI	Кодирует меластатин, белок, участвующий в формировании пигментации кожи
THADA	Связан с диабетом второго типа; вероятно, важен в энергетическом обмене.
DYRK1A	Связан с участками, ответственными за возникновение синдрома Дауна.
NRG3	Мутации в этом гене сопутствуют шизофрении
CADPS2 AUTS2	Мутации в этом гене ассоциированы с аутизмом
RUNX2 (CBRA1	Мутации вызывают задержку формирования костей черепа, деформацию ключиц и грудной клетки, неправильное развитие зубов.
SPAG17	Определяет параметры биения жгутика сперматозоида.



#### Неандертальцы были рыжими и светлокожими



У неандертальцев обнаружена мутация в гене меланокортинового рецептора (MC1R), частично выводящая рецептор из строя. У современных европейцев рыжеволосость и светлокожесть связаны с другими, хотя и аналогичными по результату, мутациями данного гена

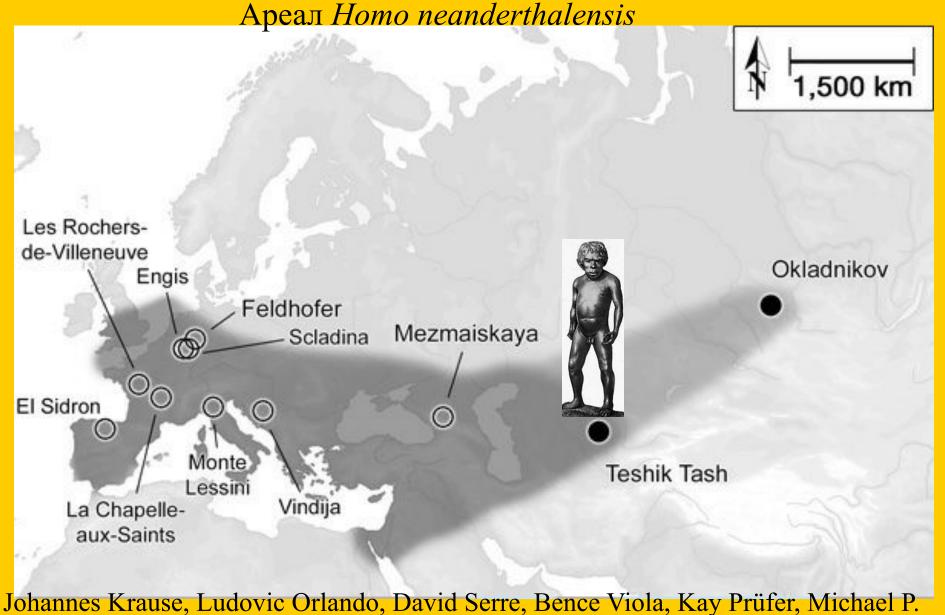


Lalueza-Fox et al. A melanocortin 1 receptor allele suggests varying pigmentation among Neanderthals // *Science*. 2007. V. 318. P. 1453–1455.



«... коренное неандертальское население Европы пало под натиском ближневосточных пришельцев значительно быстрее, чем считалось. Превосходство сапиенсов технологическое или социальное — было слишком велико, и ни физическая сила неандертальцев, ни их выносливость, ни приспособленность к холодному климату не могли спасти обреченную расу».

Paul Mellars. A new radiocarbon revolution and the dispersal of modern humans in Eurasia // *Nature*. 2006. V. 439. P. 931-935.

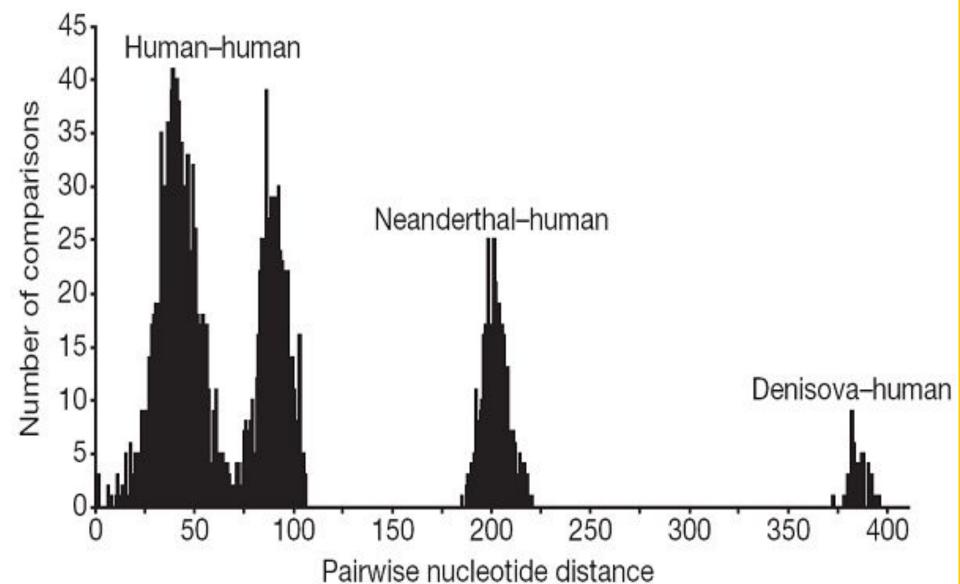


Richards, Jean-Jacques Hublin, Catherine Hänni, Anatoly P. Derevianko, Svante Pääbo. Neanderthals in central Asia and Siberia // *Nature*. Advance online publication 30.09.2007; doi:10.1038/nature06185



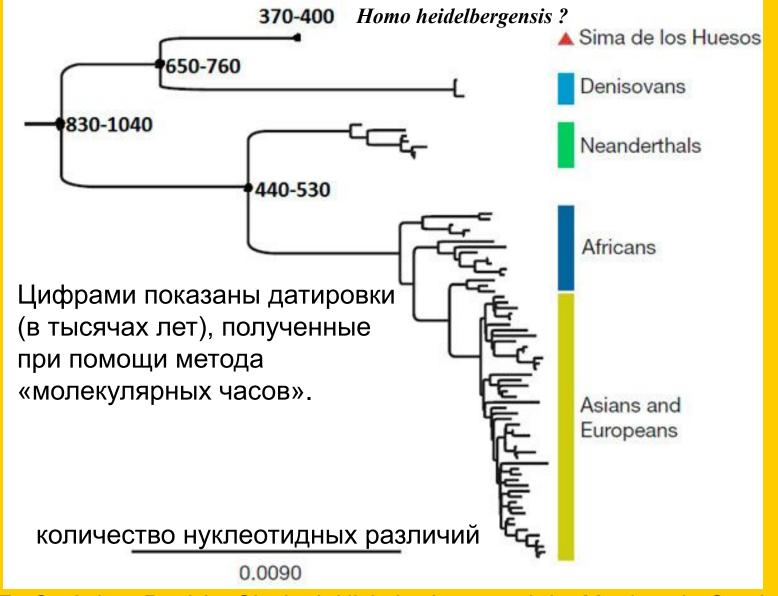
В Денисовой пещере (Алтай) в 2005 г. была найдена кость индивидуума, жившего 30000-48000 лет назад, где в то время обитали и кроманьонцы и неандертальцы.

## Распределение числа нуклеотидных отличий при попарном сравнении последовательностей мтДНК



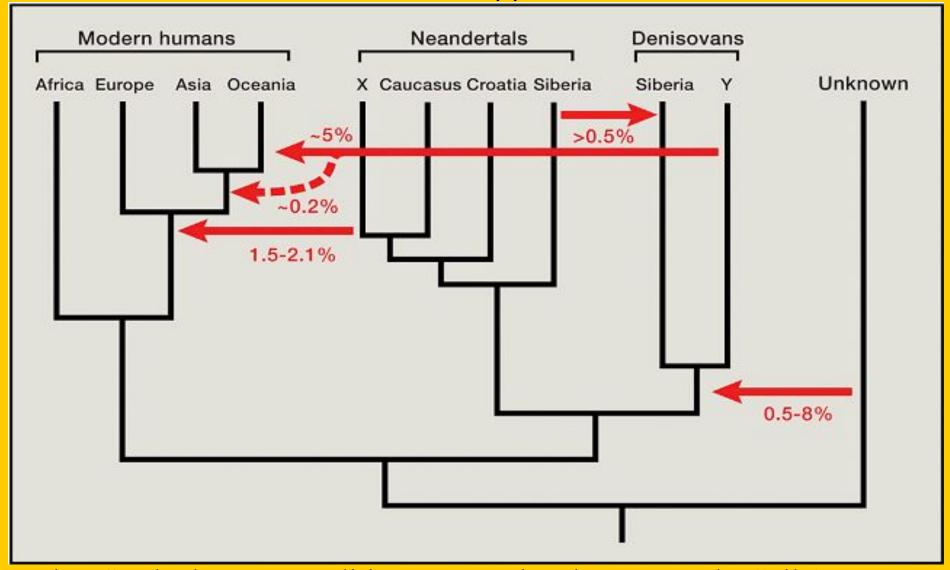
Krause J., Fu Q., Good J. M., Viola B., Shunkov M.V., Derevianko A.P., Paablo S. The complete mitochondrial DNA genome of an unknown hominin from southern Siberia // Nature letters. 2010 doi:10.1038/nature08976

#### Эволюционное дерево мтДНК гоминид

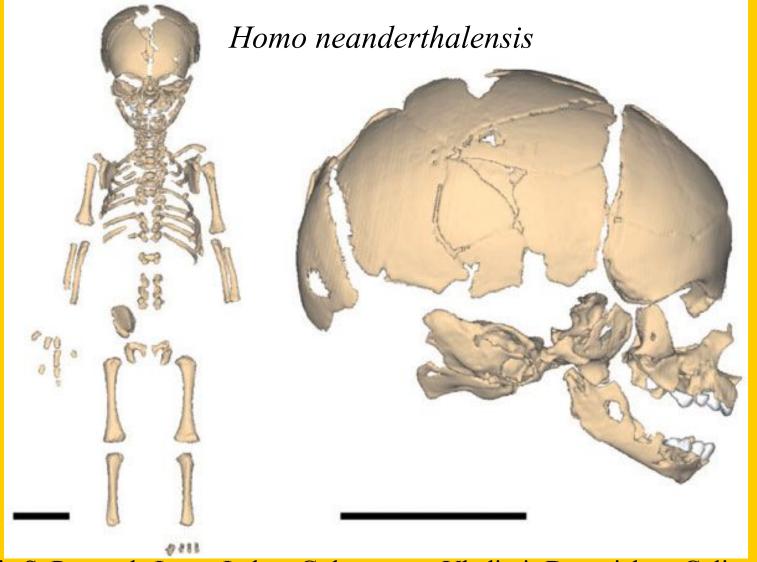


Meyer M., Fu O., Aximu-Petri A., Glocke I, Nickel ., Arsuaga J.-L., Martinez I., Gracia A., de Castro J.M.B., Carbonell E., Paabo S. A mitochondrial genome sequence of a hominin from Sima de los Huesos // Nature. Published online 04 December 2013.

# Генетический обмен между древними и современными гоминидами

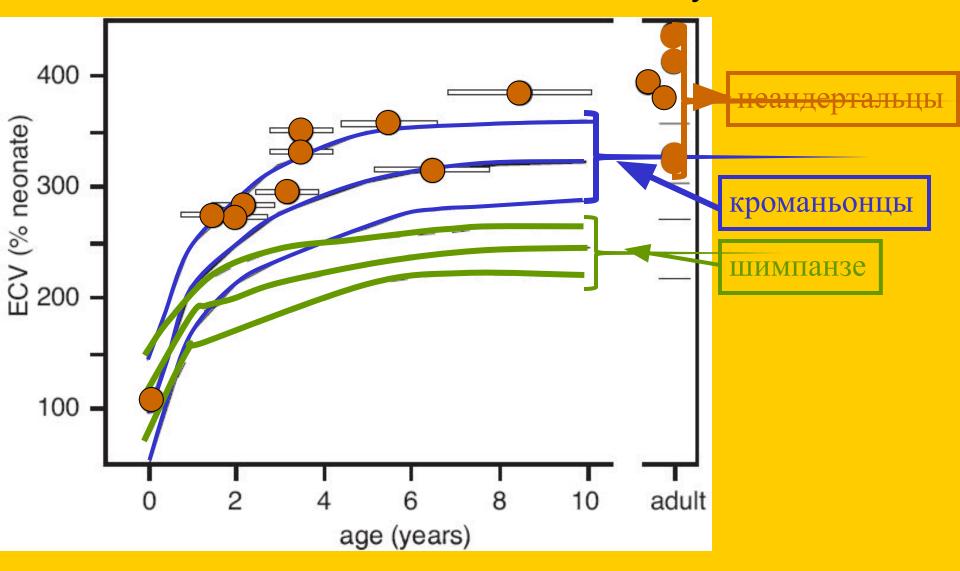


Paabo, S. The human condition — a molecular approach. Cell 157, 216–226 (2014).



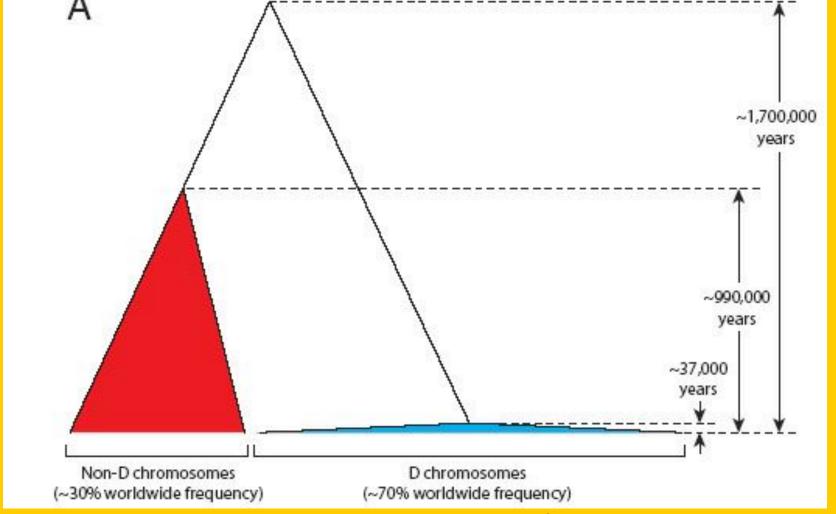
Marcia S. Ponce de Leyn, Lubov Golovanova, Vladimir Doronichev, Galina Romanova, Takeru Akazawa, Osamu Kondo, Hajime Ishida, Christoph P. E. Zollikofer. Neanderthal brain size at birth provides insights into the evolution of human life history // PNAS, published ahead of print September 8, 2008, doi:10.1073/pnas.0803917105

#### Рост мозга в % к его объему



... ген FOXP2, связанный с речью как недавно выяснилось, был точно такой же, как у современного человека...

Реконструированная генеалогия аллелей гена *microcephalin* 



Красным показаны не-D-аллели, голубым — D-аллели

Patrick D. Evans, Nitzan Mekel-Bobrov, Eric J. Vallender, Richard R. Hudson, Bruce T. Lahn. Evidence that the adaptive allele of the brain size gene microcephalin introgressed into *Homo sapiens* from an archaic Homo lineage // PNAS, 2006.



## Черепа кроманьонцев







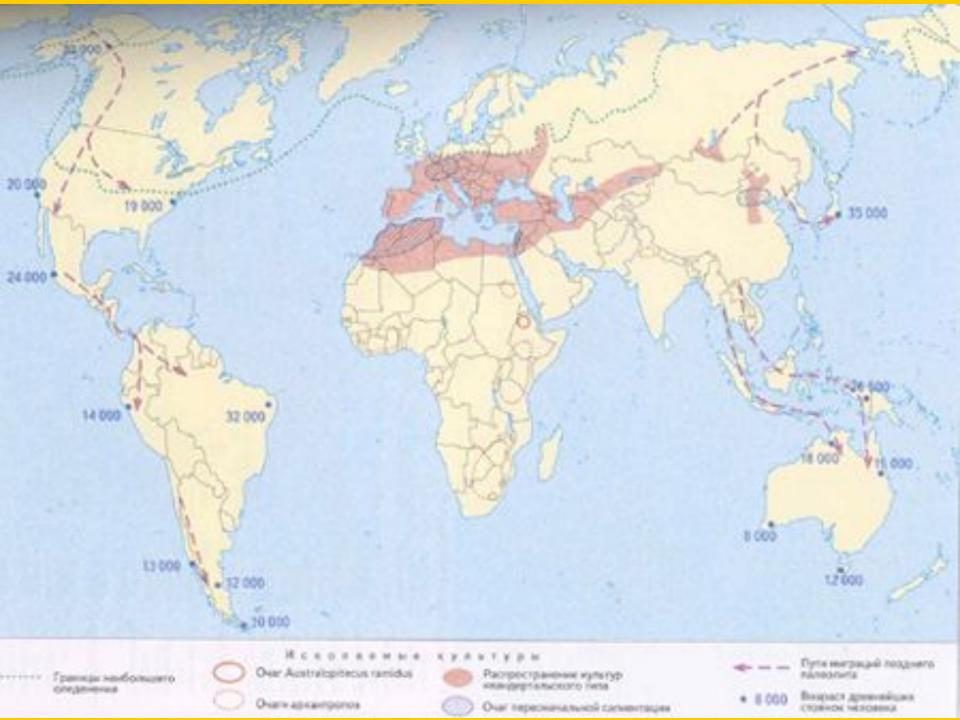




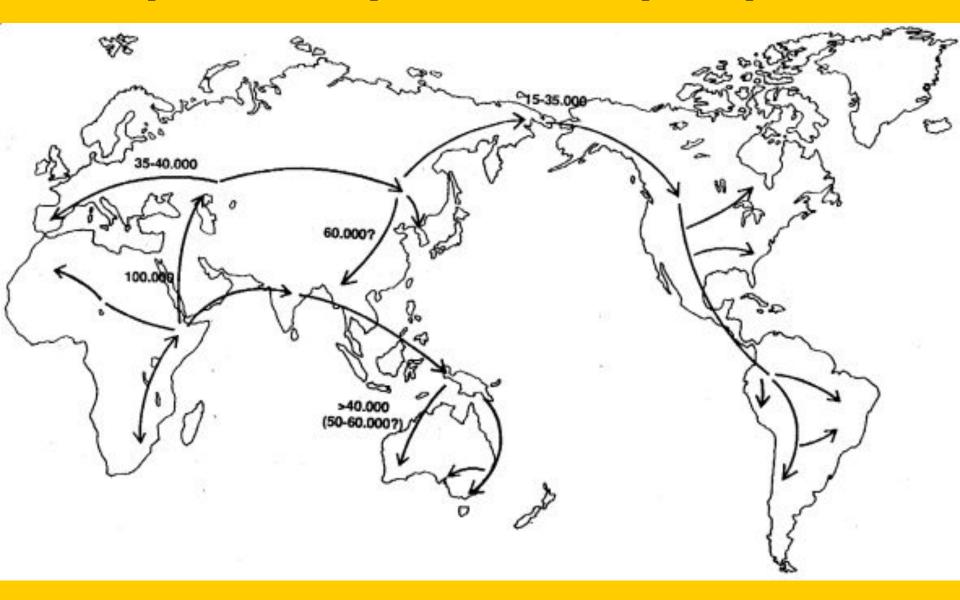




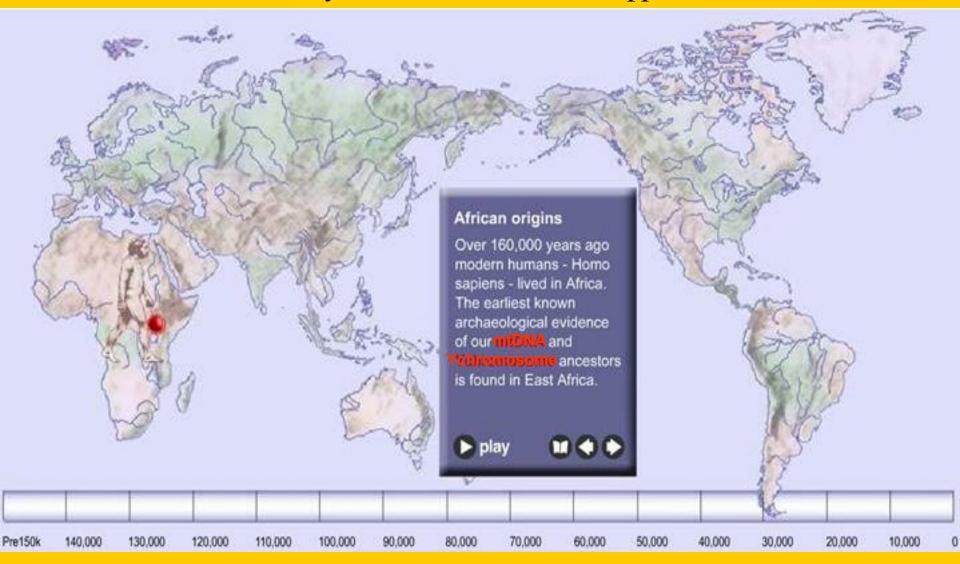




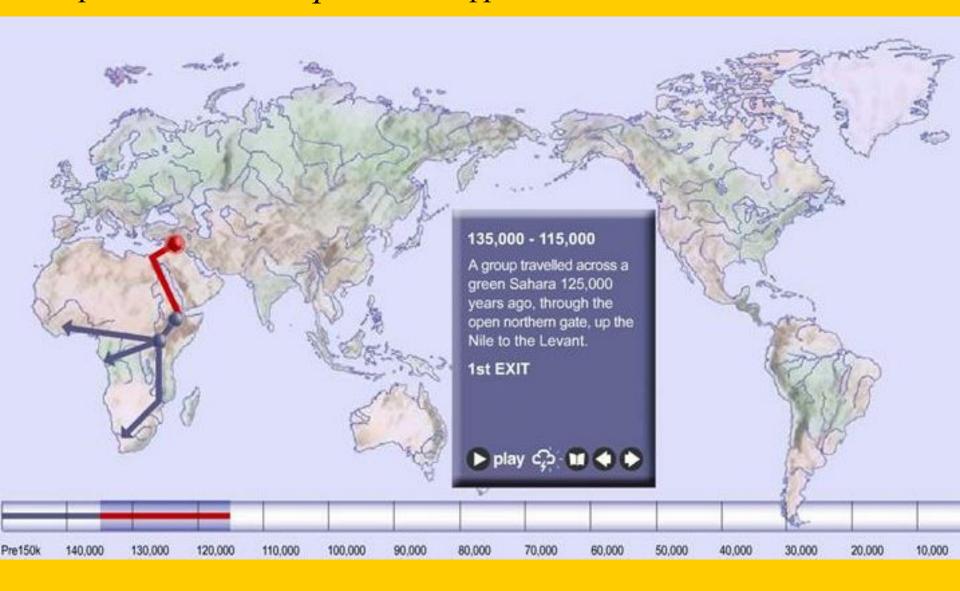
#### Карта возможного расселения *Homo sapiens sapiens*



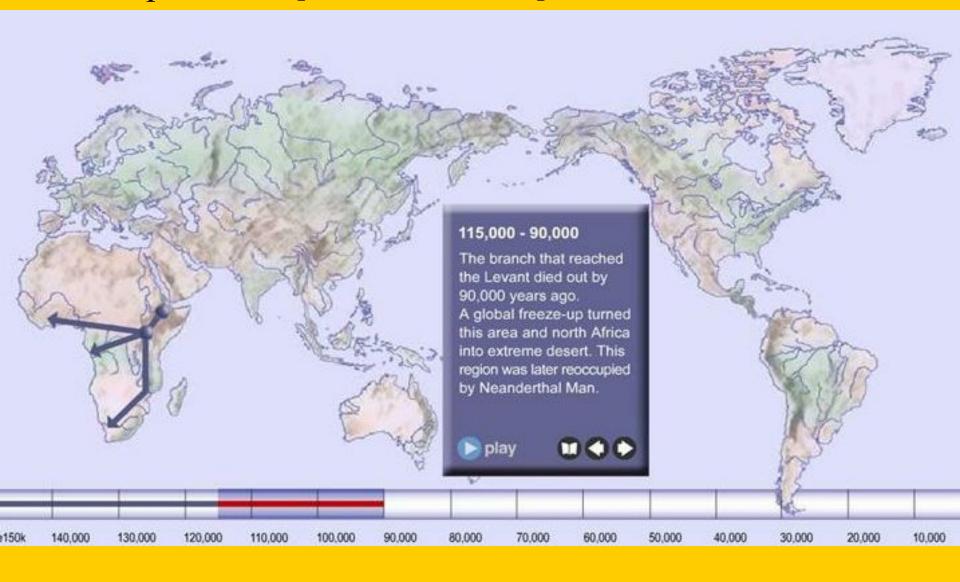
#### Небольшая популяция в восточной Африке 160-200 тыс лет



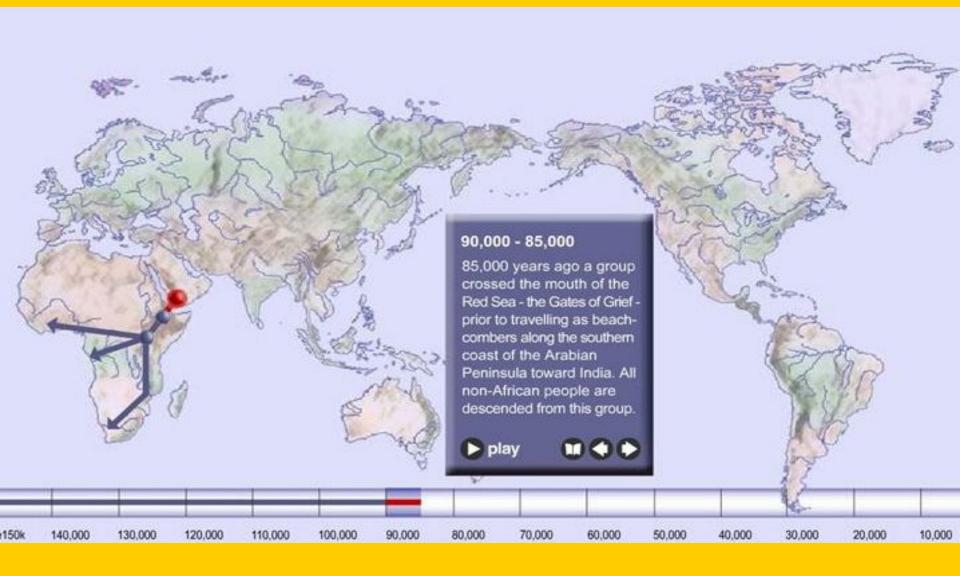
#### Первый выход H.sapiens из Африки $\sim 135$ -115 тыс лет назад.



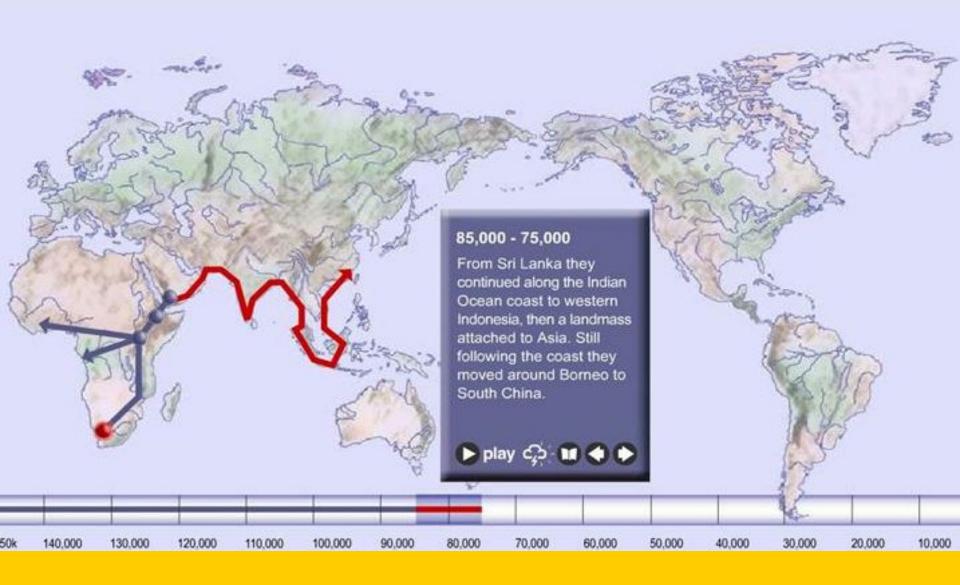
#### H.sapiens в Передней Азии вскоре исчезают 115-90 тыс лет



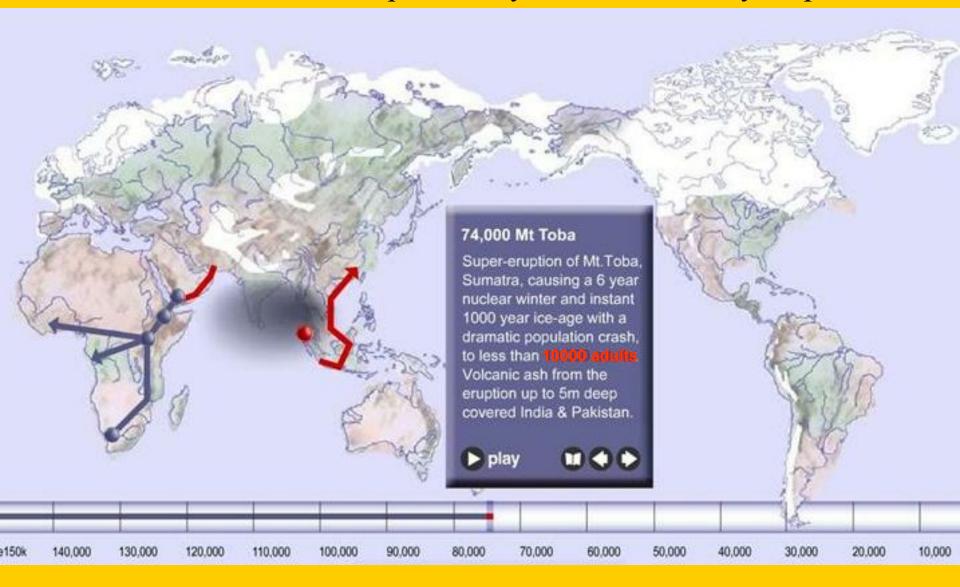
#### Второй выход *H.sapiens* из Африки 90-85 тыс лет



#### Расселение *H.sapiens* вдоль южного побережья Азии 85-75 тыс лет



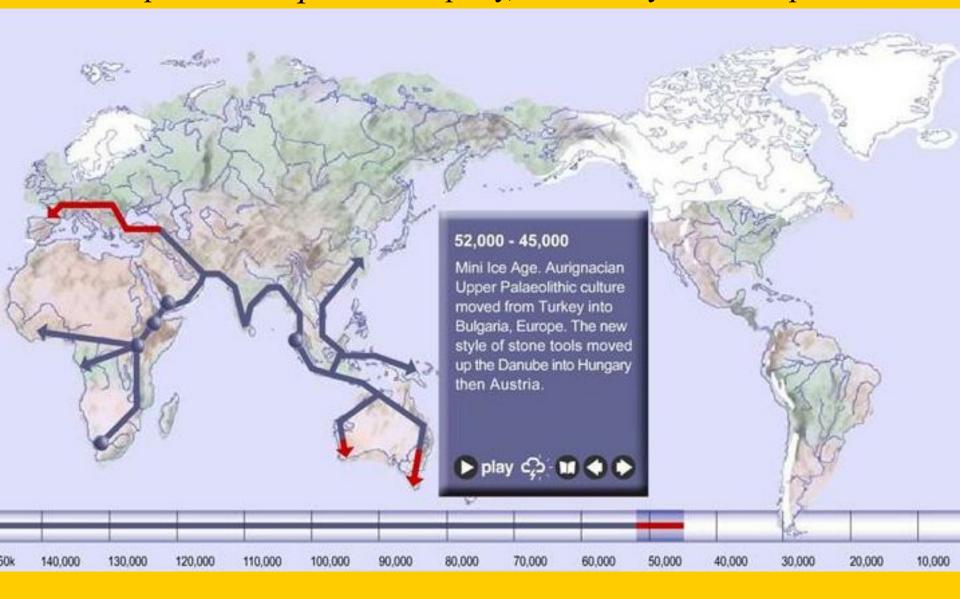
#### ~ 74 000 лет - извержение вулкана Тоба на Суматре



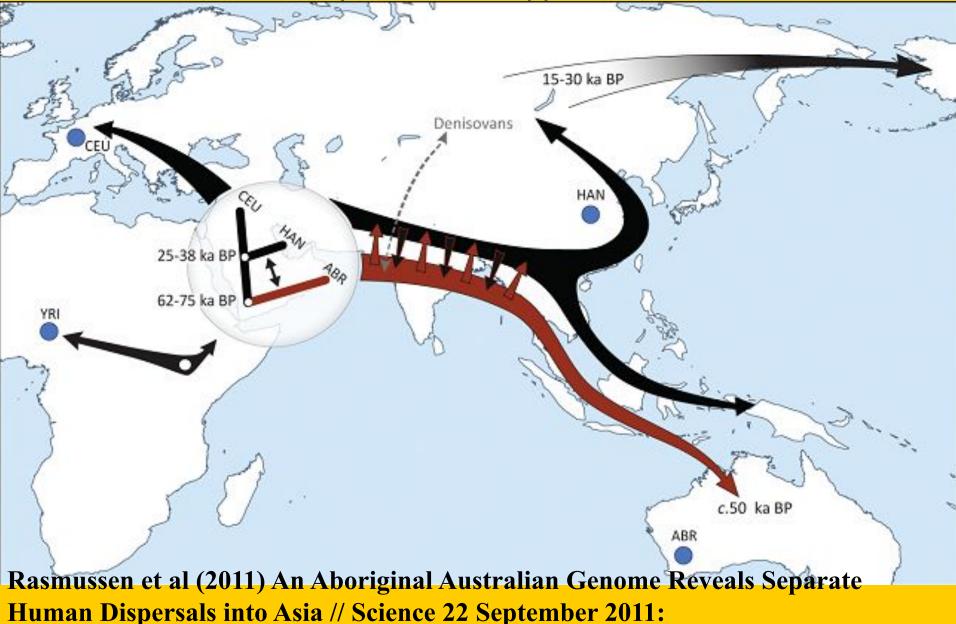
#### Продолжение расселения *H.sapiens*, проникновение в Австралию



#### Приход *H.sapiens* в Европу, населенную неандертальцами



Реконструкция двух волн расселения современных людей за пределами Африки



## Заселение сапиенсами Европы

- Колонизация Центральной и Западной Европы: 46-41 тыс. лет назад.
- Скорость продвижения: 400 м в год.
- Двумя путями: вдоль Средиземноморского побережья и по долине Дуная.
- Совместное проживание с неандертальцами в большинстве районов: не более 6000 лет, на западе Франции 1000-2000 лет.
- Начало эпохи Ориньяк: 41000 лет назад.



Возраст угля рисунков-36000 лет, а не 31000, как считалось ранее. (Пещера Шове, Франция)

#### Разные участки ДНК сохранили следы разных событий в

<mark>истории человече</mark>ства

Alan R. Templeton.
Haplotype Trees
and Modern Human
Origins // Yearbook
of physical
anthropology.
48:33–59 (2005).

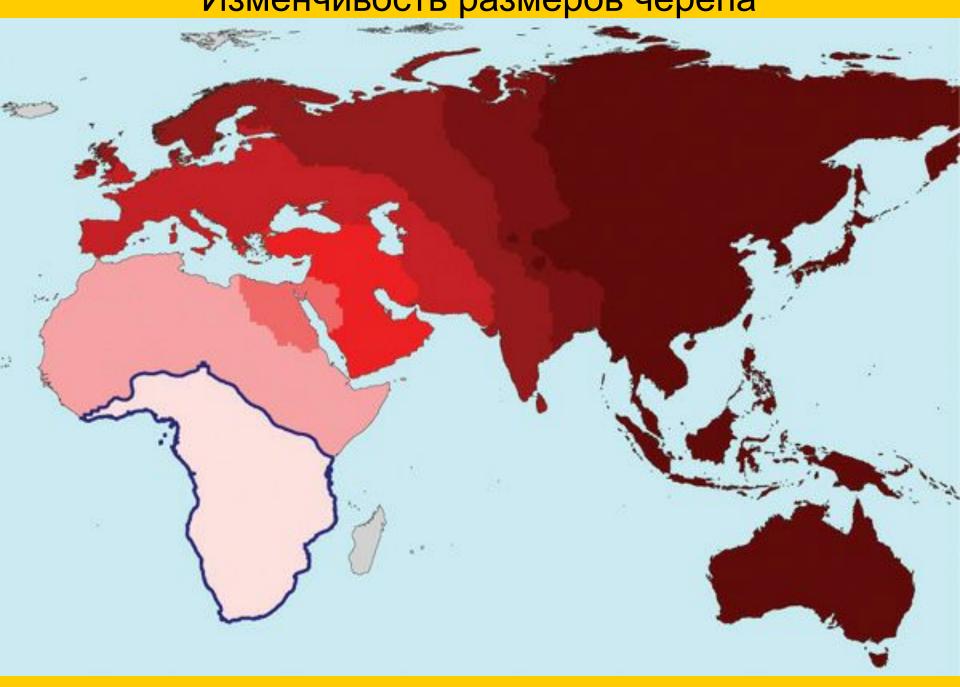
Ю.Европа С.Европа Африка С.Азия Океания Америка Ю.Азия Расширения ареала, показанные участками mtDNA, MS205, MC1R, MX1, N TNFS5F Экспансия из Азии, показанная Hemoglobin B M Y-DNA Экспансия из Африки Homo sapiens . показанная HFE, HS571B2, RRM2P4, mtDNA, и Y-DNA 0.13 (0.096 -- 0.169) Обмен генов, затрудненный расстояниями, млн. лет показанный участками ДНК: CYP1A2, ECP, G6PD, HFE, Hemoglobin B, MSN/ALAS2, RRM2P4 u Xq13.3 Ашельский исход из Африки, показанный FUT6, G6PD, Hemoglobin B, HFE, Lactase, MS205, N MC1R 0.65 (0.39 - 0.97) млн. лет Обмен генами, затрудненный большими расстояниями; по участкам ДНК: CCR5, EDN, FUT2, FUT6 u PDHA1 Экспансия из Африки Homo erectus, показанная CYP1A2, FUT2, и Lactase 1.90 (0.99 - 3.10) млн. лет

## Расселяясь из Африки, наши предки теряли гены и становились более похожими

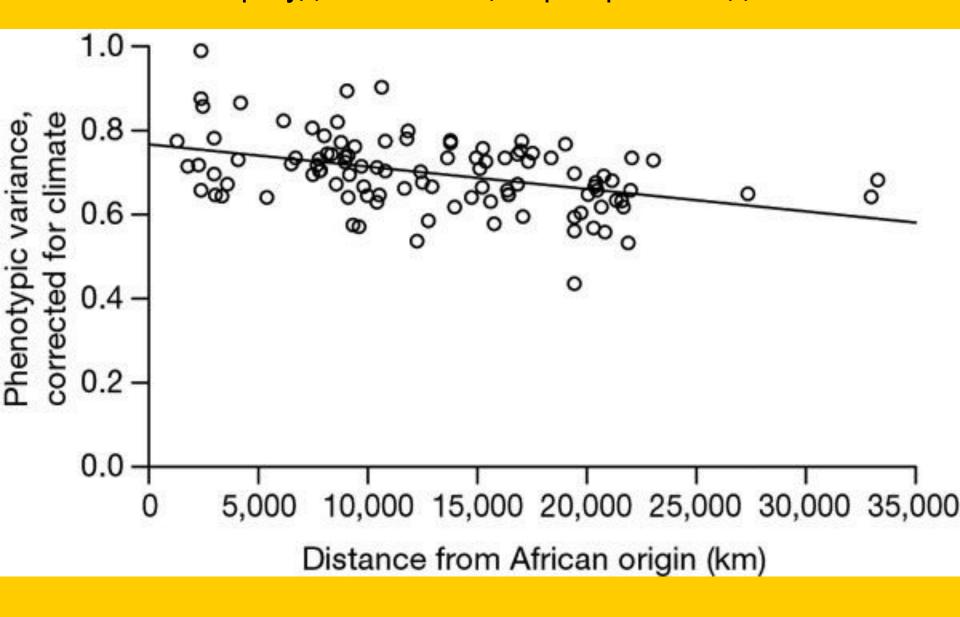


Andrea Manica, William Amos, François Balloux, Tsunehiko Hanihara. The effect of ancient population bottlenecks on human phenotypic variation // *Nature*. 2007. V. 448. P. 346–348.

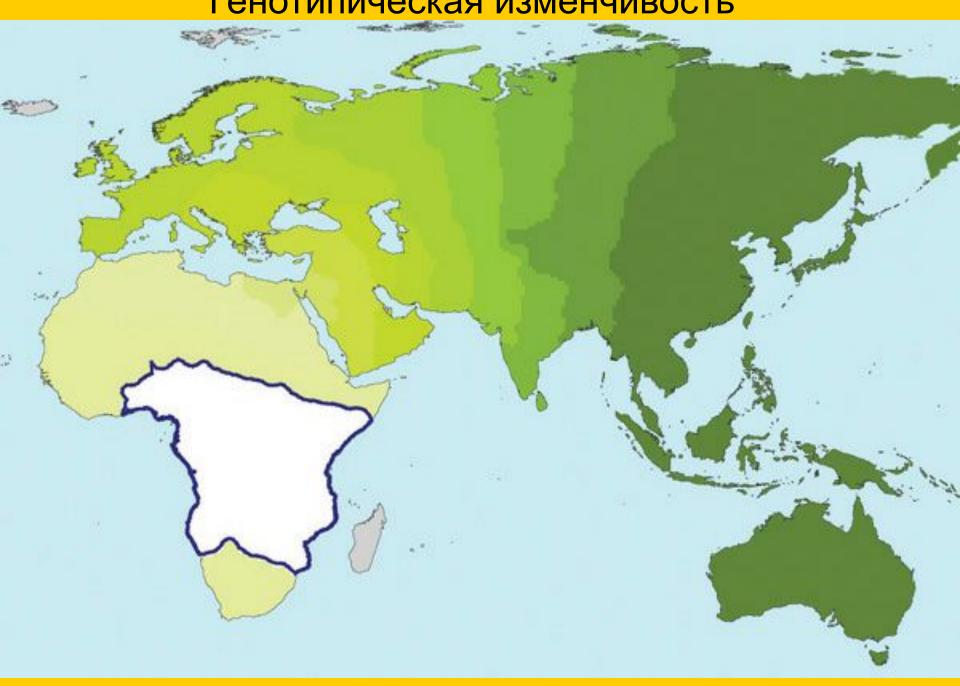
### Изменчивость размеров черепа



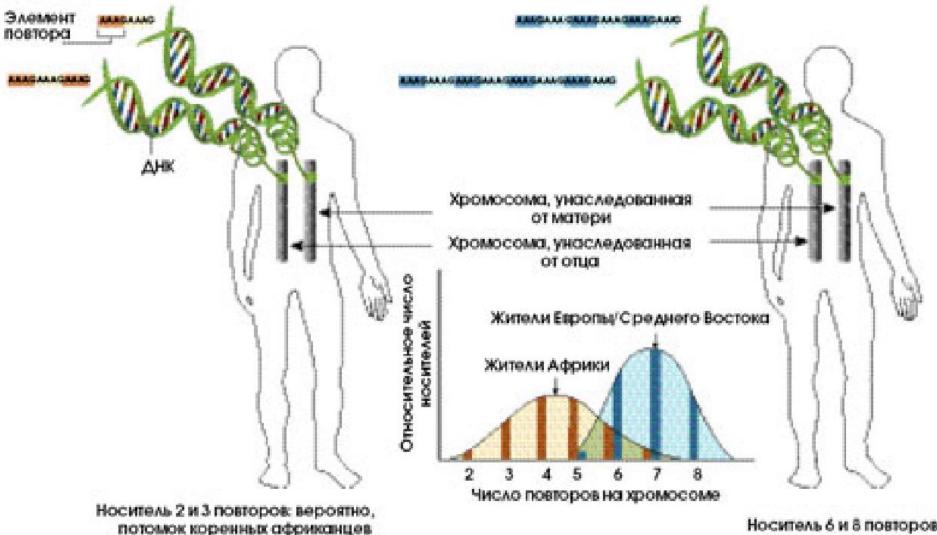
## Снижение коэффициента изменчивости размеров черепа по мере удаления от центра происхождения



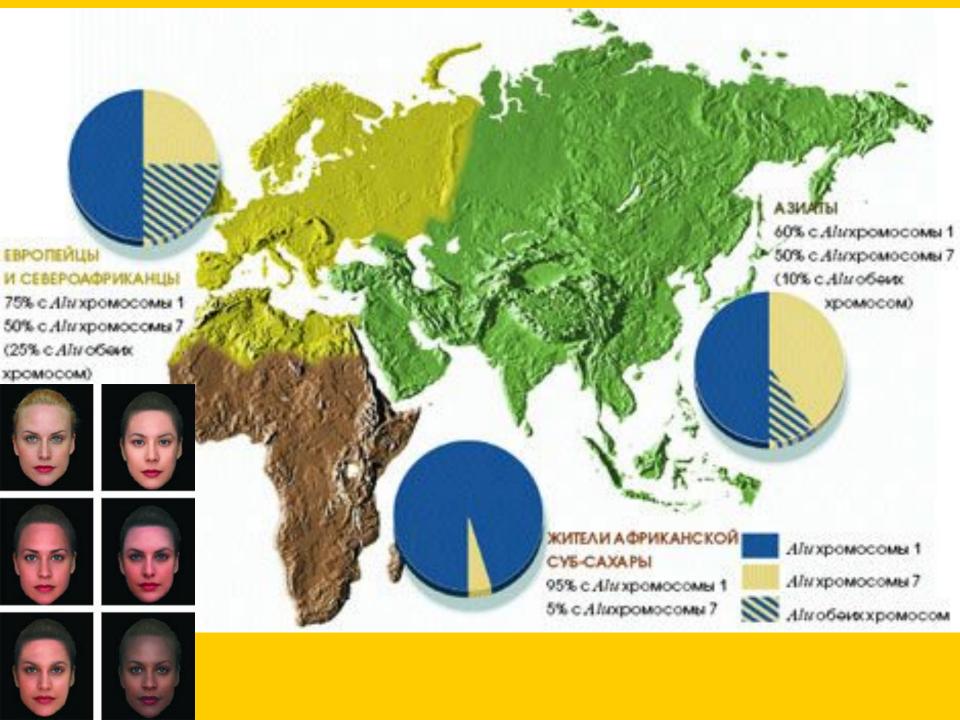
#### Генотипическая изменчивость

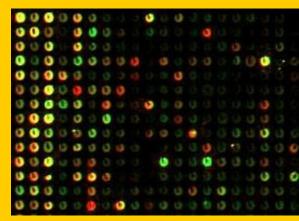


#### полиморфизмы Alu (повторы в 1 и 7 хромосомах)



Носитель 6 и 8 повторов: вероятно, потомок коренных жителей Европы или Среднего Востока.





#### Эволюция человека сопровождалась изменением активности генов-регуляторов

микрочип — стандартное приспособление для измерения уровня активности генов

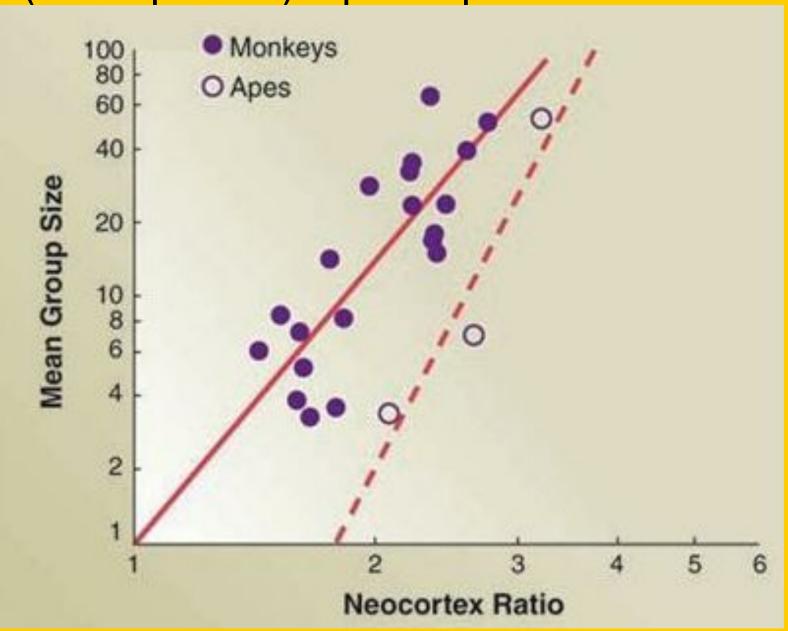
- Сравнение уровня активности 907 генов у людей, шимпанзе, орангутанов и макаков-резусов выявило 30 генов, активность которых у человека резко повышена.
- Среди этих генов 30% транскрипционные факторы, т.е. гены, функция которых состоит в регуляции активности других генов. Среди генов, активность которых повышена у шимпанзе, транскрипционных факторов 5%.
- Особенно сильные изменения уровня экспрессии генов в клетках мозга.
- Исключение белок-кодирующий ген FOXP2 (2 аминокислоты отличны от шимпанзе).

Yoav Gilad, Alicia Oshlack, Gordon K. Smyth, Terence P. Speed, Kevin P. White. Expression profiling in primates reveals a rapid evolution of human transcription factors // *Nature*. 2006. V. 440. P. 242-245.

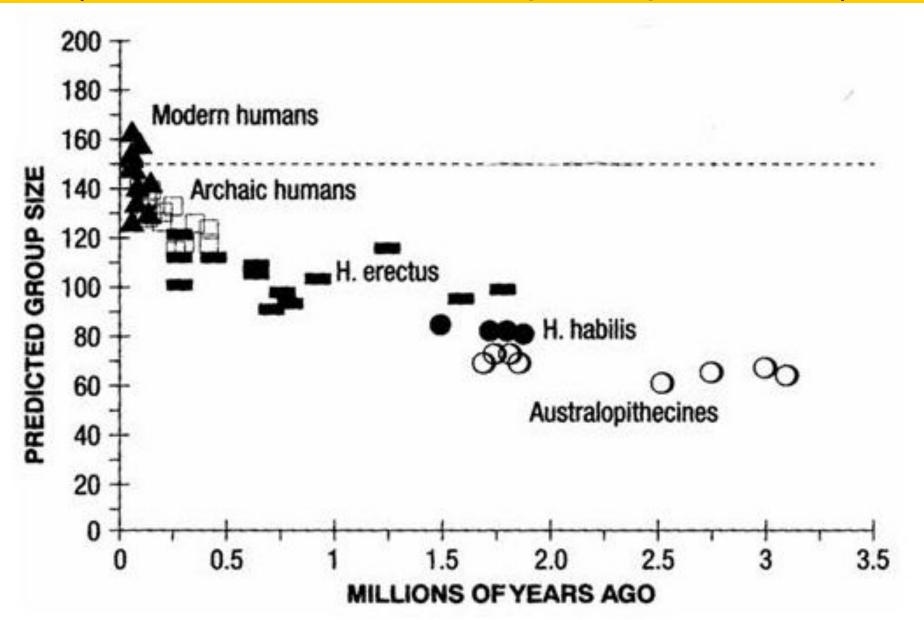
## Эволюционная психология

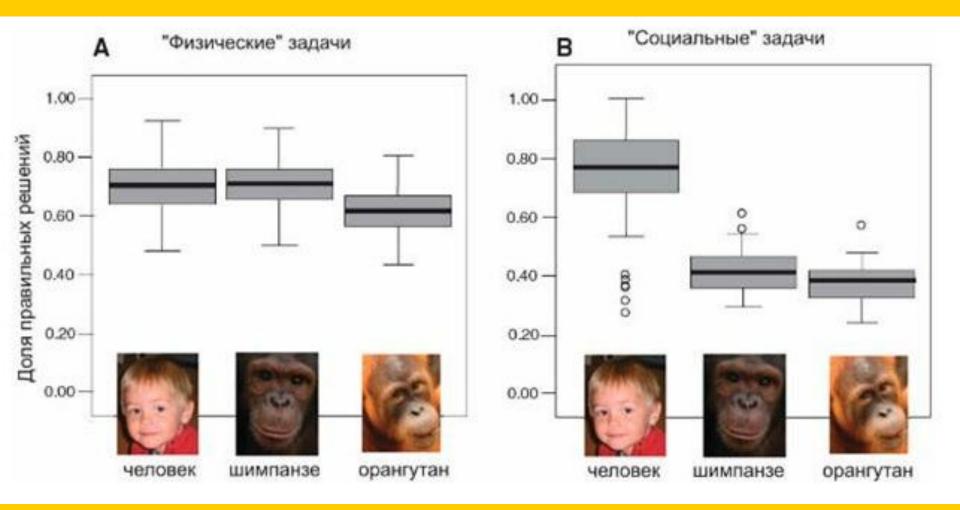


Корреляция между развитием мозга (неокортекса) и размером коллектива



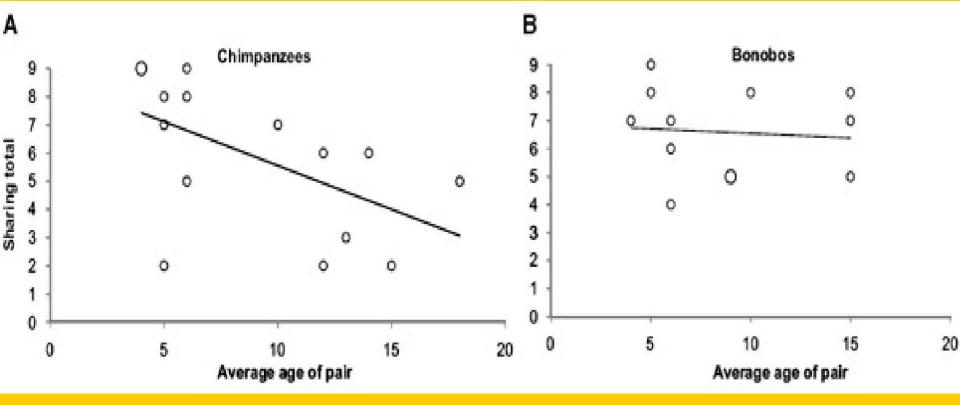
# Размер коллективов у гоминин (оцененный на основе размеров мозга)





Esther Herrmann, Josep Call, Maria Victoria Hernandez-Lloreda, Brian Hare, Michael Tomasello. Humans Have Evolved Specialized Skills of Social Cognition: The Cultural Intelligence Hypothesis//Science. 2007. V. 317. P. 360-366.

#### Ювенилизация и альтруизм



По горизонтальной оси — средний возраст обезьян в паре, по вертикальной — количество тестов

Victoria Wobbersend, Richard Wrangham, Brian Hare. Bonobos Exhibit Delayed Development of Social Behavior and Cognition Relative to Chimpanzees // *Current Biology*. Advance online publication 28 January 2010

#### "Культурное наследование" у животных



Умение колоть орехи в некоторых популяциях шимпанзе тысячелетиями передается из поколения в поколение

**Roffman I. et al.,** Stone tool production and utilization by bonobo-chimpanzees (Pan paniscus). PNAS. September 4, 2012. V. 109, № 36

Окситоцин, нейропептин, вазопрессин регуляторы семейных и общественных отношений



Vasopressin (mammals) Cys-Tyr-Phe-Gin-Asn-Cys-Pro-Arg-Gly-NH, Lysipressin (pigs, marsupials) Cys-Tyr-Phe-Gln-Asn-Cys-Pro-Lys-Gly-NH2 Cys-Tyr-lle-Gln-Asn-Cys-Pro-Leu-Gly-NH2 Phenypressin (marsupials) Cys-Phe-Phe-Gin-Asn-Cys-Pro-Arg-Gly-NH, Vasotocin Cys-Tyr-lle-Gin-Asn-Cys-Pro-Arg-Gly-NH, Annepressin (annelid worms) Cys-Phe/Ile-Ile-Arg-Asn-Cys-Pro-Lys/Arg-Gly-NH,

Oxytocin

Mesotocin Cys-Tyr-lle-Gln-Asn-Cys-Pro-lle-Gly-NH.

Isotocin Cys-Tyr-Ile-Ser-Asn-Cys-Pro-Leu-Gly-NH,

Cys-Phe-Val-Arg-Asn-Cys-Pro-Thr-Gly-NH,

Conopressin (snails, cones, sea hare, leeches)

Inotocin (some insects)

Cys-Leu-lle-Thr-Asn-Cys-Pro-Arg-Gly-NH,

Zoe R. Donaldson, Larry J. Young. Oxytocin, Vasopressin, and the Neurogenetics of Sociality // Science. 2008. V. 322. P. 900–904.

#### Доброта, альтруизм и другие "общественнополезные" качества людей имеют отчасти наследственную (генетическую) природу



- Близнецовый анализ показал, что склонность к добрым поступкам, доверчивость и благодарность имеют в значительной мере генетическую природу и подвержены наследственной изменчивости у современных людей.
- Генетический анализ показал, что вариации генов *ОХТР* и *AVPR1a*, кодирующих рецепторы окситоцина и вазопрессина, напрямую связаны со склонностью людей совершать добрые поступки в ущерб личной выгоде

Cesarlnl D., Dawes CT., Fowler J.H., Johannesson M., Lichtenstein P., Wallace B.. Heritability of cooperative behavior in the trust game // PNAS, 2008. V. 105. № 10. P. 3721-3726.

Israel S. et al. The Oxytocin Receptor (OXTR) Contributes to Prosocial Fund Allocations in the Dictator Game and the Social Value Orientations Task//PLoS ONE. 2009. V. 4(5): e5535.

# Реципрокный (взаимный) альтруизм

## Стратегия:



Груминг (взаимное выбирание паразитов из шерсти) превратился у обезьян в средство поддержания товарищеских отношений.

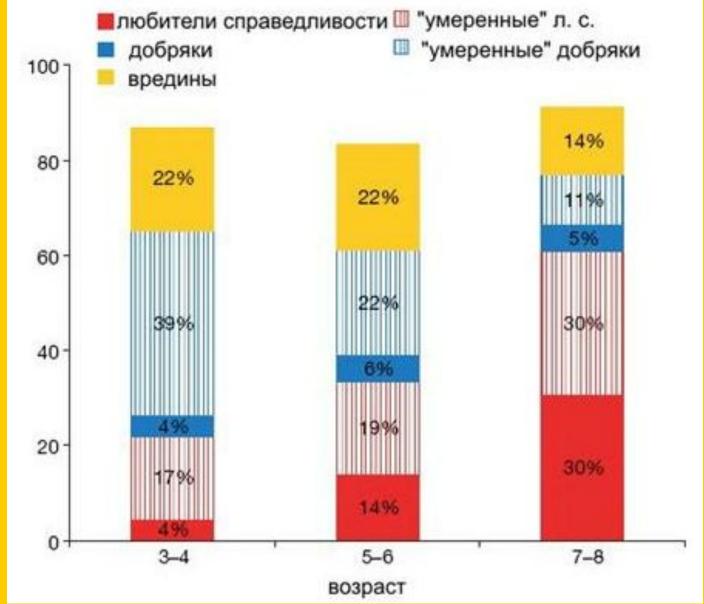
• Помоги другому, и он в будущем поможет тебе. А если не поможет, то больше ему не помогай (или накажи).

"Золотое правило" этики:

Поступай с другими также, как хочешь, чтобы поступали с тобой

Trivers. R. L. (1971) The evolution of reciprocal altruism. Quarterly Review of Biology, 46,35-57

#### Распределение детей по "нравственным категориям"



Fehr E., Bernhard H., Rockenbach B. Egalitarianism in young children // Nature. 2008. V. 454. P. 1079-1083.

# Альтруизм среди "своих" и враждебность к чужакам: две стороны одной медали



Умение делиться пищей и другими ресурсами с неродственниками — одна из важных особенностей человека.

- Дети до 3-4 лет ведут себя как абсолютные эгоисты. К 7-8 годам они начинают думать и о других.
- Забота о ближнем у детей связана с эгалитаризмом стремлением к равенству.
- Одновременно с эгалитаризмом у детей развивается парохиализм преимущественная забота о "своих", причем у мальчиков эта черта выражена сильнее.
- Возможно, у первобытных людей альтруизм, эгалитаризм и парохиализм развивались параллельно под действием одного и того же фактора частых межгрупповых конфликтов.

Fehr E., Bernhard H., Rockenbach B. Egalitarianism in young children // Nature. 2008. V. 454. P. 1079-1083

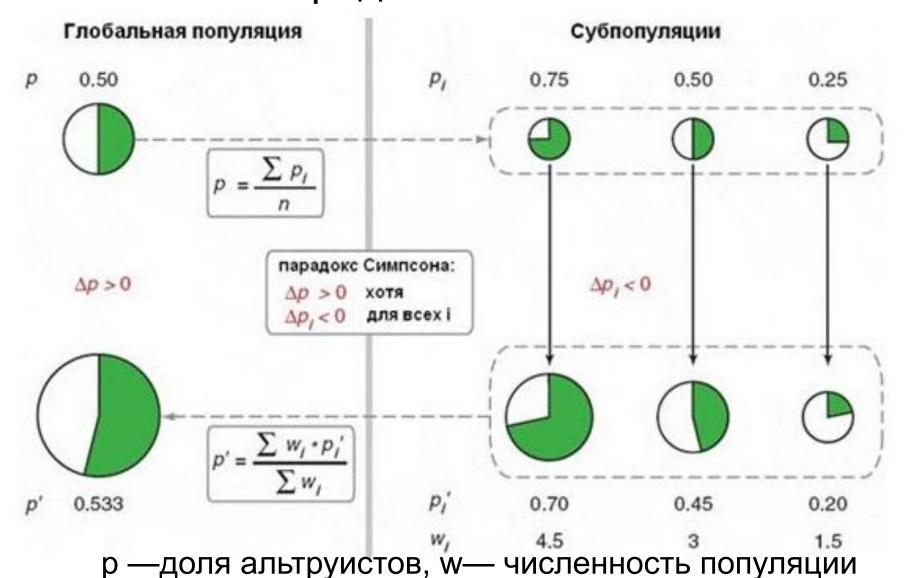
# Межгрупповые войны - причина альтруизма?



Samuel Bowles. Did Warfare Among Ancestral Hunter-Gatherers Affect the Evolution of Human Social Behaviors? // Science. 2009. V. 324. P. 1293-1298.

- Уровень межгрупповой агрессии у палеолитических охотниковсобирателей был достаточно высок, чтобы обеспечить распространение в человеческой популяции генов, ответственных за внутригрупповой альтруизм.
- Хотя носители "генов альтруизма" чаще погибали и оставляли меньше потомства по сравнению со своими соплеменниками-эгоистами, "гены альтруизма" всё равно должны были распространяться (если присутствие в племени героевальтруистов хоть немного повышало шансы на победу в войне с соседями).

Парадокс Симпсона



S. Chuang, Olivier Rivoire, Stanislas Leibler. Simpson's Paradox in a Synthetic Microbial System // Science 2009. V. 323. P. 272-275.

# Правило Гамильтона:

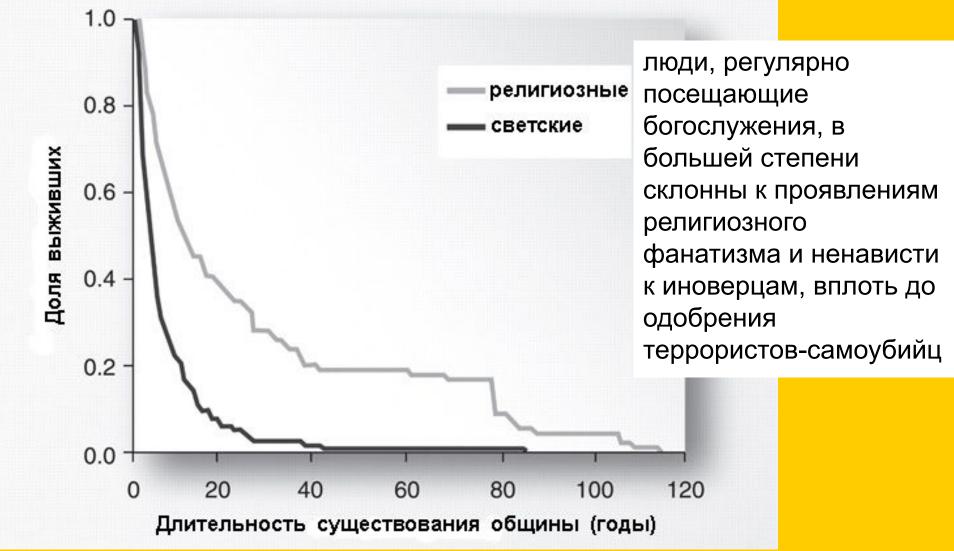
«ген альтруизма» будет поддержан отбором и распространится в популяции, если:

# rB >C

- r степень генетического родства «жертвователя» и «принимающего жертву»,
- В репродуктивное преимущество, полученное адресатом,
- C репродуктивный ущерб, нанесенный «жертвователем» самому себе

#### Религия как адаптация и парохиальныи альтруизм

Выживаемость 200 замкнутых общин, возникших в Америке в XIX в



Ara Norenzayan, Azim F. Shariff. The Origin and Evolution of Religious Prosociality // *Science*. 2008. V. 322. P. 58–62.

#### «...Учиться у взрослых быстрее и безопаснее...»



Резникова Ж.И. Социальное обучение у животных // Природа. 2009. №5.



Есть мнение, что главным стимулом для развития речи у наших предков была необходимость посплетничать. Сплетни древнейшее средство распространения компрометирующих сведений о "неблагонадежных" членах социума, что способствует сплочению коллектива и наказанию "обманщиков".

(R. Dunbar)

- У людей, по-видимому, есть врожденные психологические свойства ("предрасположенности"), направленные на эффективное выявление обманщиков;
- "Costly punishment" люди готовы идти на жертвы ради эффективного наказания обманщиков;
- В ходе эволюции сложилась система эмоциональной регуляции процесса формирования моральных суждений; чувство отвращения было "рекрутировано" для усиления парохиального альтруизма.
- Одна из функций религии, возможно, состояла в усилении парохиального альтруизма
- Одна из функций "дорогостоящих" ритуалов и религиозных обрядов состоит в предотвращении появления обманщиков.

## "Комплекс гоминизации" (А.А. Зубов)

- высокоразвитый мозг (энцефализация);
- анатомические особенности руки и возможность её освобождения для использования, изготовления орудий;
- стереоскопическое зрение;
- сложное групповое поведение, развитые средства коммуникации;
- взаимодействие между индивидуумами (кооперация);
- склонность к манипулированию предметами;
- высокий удельный вес поведенческих адаптаций в общей системе приспособительных реакций;
- повышенная роль прижизненного опыта;
- возрастающая роль индивидуума в группе.

- <u>Эволюция человека:</u> сложная сеть, 2) кладогенез,
- 3) филетическая.
- Молодой аллель гена microcephalin:
  - 1) MC1R,
  - 2) D,
  - 3) не D.
- Число Alu полиморфизмов у африканцев:
  - 1) 5 и 5,
    - 2) 2 и 3,
    - 6 и 8.