

Vznik a evoluce rodu Homo: Mýty a milníky

Vývoj lidského rodu s nastíněním vztahu neandrtálců a anatomicky moderního člověka

doc. RNDr. VÁCLAV VANČATA, CSc.

Katedra biologie a ekologických výzkumů, Pedagogická fakulta Univerzity Karlovy (Ústav antropologie, Přírodovědecká fakulta Masarykovy univerzity)
M. D. Rettigové 4, Praha 1, 116 39; e-mail: vaclav.vancata@pedf.cuni.cz

ABSTRAKT:

Vznik a evoluce rodu *Homo* zahrnuje tři základní fáze: 1. Diferenciace homininů na konci třetihor a vznik raných forem rodu *Homo*, 2. Evoluce archaických druhů rodu *Homo* a vznik *Homo heidelbergensis*/archaický *Homo sapiens*, 3. Diferenciace archaických forem *Homo sapiens* na neandrtálce a anatomicky moderního člověka s následnou kolonizací světa. V první fázi vznikly dvě nezávislé formy rodu *Homo*, *Homo habilis* a *Homo erectus/ergaster*. Obě formy vznikly paralelně, ale pouze *Homo erectus/ergaster* byl přímým předkem moderních forem rodu *Homo*. Neandrtálcí a anatomicky moderní člověk (AMČ) vznikl na konci risského glaciálu diferenciací z archaických forem *Homo sapiens*, a to nezávisle na sobě - neandrtálcí na území Evropy a západní Asie a AMČ v Africe. K pochopení této diferenciace významně přispěly paleogenetické výzkumy, které prokázaly, že neandrtálcí jsou AMČ geneticky velmi blízcí a obě skupiny se mohly vzájemně křížit. Tyto studie také prokázaly, že obě skupiny vznikly z archaických forem *Homo sapiens*, které již například měly genetické předpoklady pro lidskou řeč. Po předposledním zalednění, které souviselo s výbuchem supervulkánu Toba, neandrtálcí postupně vymírají a AMČ v období od 65 tisíc let začíná kolonizovat svět. Do Evropy se dostává již před 45 tisíci lety a žije zde minimálně 10 000 let spolu s neandrtálci.

KLÍČOVÁ SLOVA:

neandrtálcí, anatomicky moderní člověk, paleoantropologie, *Homo sapiens*, paleogenetika

KEYWORDS:

Neanderthals, anatomically modern human, paleoanthropology, *Homo sapiens*, paleogenetics

Koncem třetihor (2,59 milionu let) dochází k významné adaptivní radiaci homininů, která vyústila ve vzniku minimálně čtyř různých skupin homininů – specializovaných robustních australopitéků, dříve nepředpokládané skupiny australopitéků s některými prvky podobnými znakům skupiny *Homo habilis/rudolfensis* s některými znaky australopitéků a skupinu *Homo ergaster/erectus* – jasně lidskou skupinu.

Vývoj bipedie byl daleko složitější a méně přímočarý a „účelový“, než se dříve soudilo. Energetická výhodnost bipedie zřejmě nebyla zásadním faktorem. Bipední způsob života

dlouhodobě ovlivňoval utváření příslušných funkčních struktur mozku, zejména neuromotorických a kognitivních v mnohem větší míře než jsme dříve předpokládali. Podle všeho mohla být rozvinutá bipedie u některých druhů homininů sluchitelná i s dlouhodobým využíváním stromů, mohlo to být výhodné jak potravně, tak i z hlediska ochrany před predátory.

Velikostní evoluce mozku sama o sobě nebyla tak důležitá, jako jeho restrukturalizace. *Australopithecus sediba* měl relativně malý mozek s některými strukturálními rysy podobnými velmi malému *Homo floresiensis* (Carlson et al. 2011). Relativně malý mozek však měl i *Homo ergaster*, takže v raných fázích rodu *Homo* zřejmě nebyl velký mozek evoluční prioritou. V evoluci pokročilých homininů (australopitéků i raných zástupců rodu *Homo*) mohly vedle znaků odvozených,

ABSTRACT:

Origin and evolution of genus *Homo* includes three basic phases: 1. Hominine differentiation at the end of tertiary and the origin of early *Homo*, 2. Evolution of archaic *Homo* species, and the origin of *Homo heidelbergensis*/archaic *Homo sapiens*. 3. Differentiation of archaic *Homo sapiens* to neanderthals and anatomically modern humans (AMH) and human colonisation of the World. Two independant human forms originated in the first phase, *Homo habilis* and *Homo erectus/ergaster*. They had appeared independantly, however. *Homo erectus/ergaster* only was the direct ancestor of *Homo sapiens*. Neanderthals and AMH evolved at the end of Riss glaciation by the differentiation of archaic *Homo sapiens*. Both groups developed independently - Neanderthals in Europe and Western Asia and AMH in Africa. Paleogenetic has contributed substantially to the understanding that AMH and Neanderthals were very close genetically and both groups could potentially interbreed. Paleogenetic studies have proved that both groups had a common ancestor - *Homo heidelbergensis*/archaic *Homo sapiens* who has genetical disposition for human speech. Neanderthals came to the extinction after before-last glacial maximum, connected with supervolcano Toba magaeruption, while AMH had started to colonise World since 65 000 years. Colonisation of Europe had begun approximately at 45 000 b.p. and AMH had co-existed here with Neanderthals for at least 10 000.

nových, přetrvávat i znaky starobylé nebo takové, o jejichž funkci zatím nemáme jasnou představu, které vznikaly na základě adaptací u dnešních primátů neznámých.

Vývoj ruky v eventuální souvislosti se zlepšováním jejich vlastností vhodných pro výrobu kamenných nástrojů nemusel nutně souviset s vymizením starobylých znaků ani s eventuálními aktivitami. Takový vývoj byl typický zřejmě jen pro zástupce rodu *Homo sensu stricto*. Zhodnocení nálezů *Australopithecus sediba* z Malapy prokazuje (Vančata 2012):

- a) část nálezů připisovaných raným formám rodu *Homo* zřejmě představuje formy „gracilních“ australopitéků s přítomností různých prvky podobných znaků,
- b) Pokud existoval druh *Homo habilis*, pak takové nálezy musí splňovat kritéria rodu *Homo*, a to jak na zubech, lebce i na kostře trupu a končetin. Takové

nálezy zatím nemáme a samotná lebka může být pro určení druhu značně problematická.

- c) Pokud opravdu nálezy rodu *Homo sensu stricto* nepřekračují dva miliony let, pak by se *Homo habilis* (sensu stricto) vyvíjel paralelně s *Homo erectus/ergaster*, ergo naši předci vznikli nezávisle na linii *Homo habilis*.

PRVNÍ VÝVOJOVÁ FÁZE ČLOVĚKA

Za první fázi vývoje člověka musíme považovat fázi *Homo erectus/ergaster* a za druhou druhu vedoucí k moderním formám rodu *Homo* (*Homo sapiens* a *H. neanderthalensis*). *Homo habilis* tedy vznikl a vyvíjel se paralelně s *Homo ergaster/erectus* a nemohl být jeho předkem.

Základním problémem řešení otázek vzniku lidského rodu je relevantní definice rodu *Homo* (srovnej Collard & Wood 2007), která by vyhovovala jak tomu, co známe u dnešního člověka, tak i těm nejstarším zástupcům rodu *Homo*. V linii vedoucí k rodu *Homo* se nutně musely objevit nové adaptace odlišné od australopitéků. Významné je zejména zvětšení postavy a prodloužení dolních končetin, zkrácení obličje a přestavba frontální a obličejové části lebky, zvětšení mozku, a také změny na čelistech a premolárech a molárech. Mimo jiné je to i systematická výroba kamenných nástrojů, což je jedna z mála vlastností, která je dobře doložena fosilními doklady. První potenciální zástupci rodu *Homo* se objevují asi před 2,3 miliony let (Uraha v Malawi a Hadar v Etiopii), nálezy však zřejmě nepatří do rodu *Homo*.

Nálezy jednoznačně příslušející rodu *Homo* se objevují až v období okolo 2 milionů let. Od 2 do 1,7 milionu let se pak rané formy rodu *Homo* objevují na řadě lokalit ve východní a jižní Africe. Ve východní Africe jsou to například Koobi Fora v Keni, Olduvai Gorge v Tanzánii, Omo, v Etiopii a v jižní Africe lokalita Swartkrans. Nejmladší nález *Homo habilis*,

1,44 milionu let stará horní čelist z naleziště Ileret v Keni, prokazuje, že *Homo habilis* mohl žít společně s *Homo erectus* (1,55 milionu let stará lebka). Někteří z jedinců, původně řazených do druhu *Homo habilis*, jsou pravděpodobně australopitéci (OH 24 a OH 62).

Někteří jedinci (OH 62) byli navíc podle všeho velmi malí s velmi starobylými znaky na postkranialním skeletu, což je z definice vylučuje jako reprezentanty rodu *Homo*. Zařazení OH 62 do druhu *Homo habilis* na základě „lidských“ zub a morfologie horní čelisti je velmi problematické. Situaci změnil nález lebky OH 65 staré 1,9 milionu let, která prokazuje nejen lidský status druhu *Homo habilis*, ale také to, že regionální variabilita raných forem rodu *Homo* byla značná. Lebka byla nalezena in situ s nástroji oldovánského typu a také s kostmi s jasnými stopami po odřezávání masa pomocí kamenných nástrojů.

Nález lebky KNM ER 1470, holotyp druhu dnes již neplatného druhu *Homo rudolfensis*, představuje kombinaci znaků lidských, jako je relativně značně velký a relativně moderně strukturovaný mozek a tenké klenuté neurokranium a znaků podobných pokročilým australopitékům. Některé nalezené stehenní a holenní kosti jsou vysloveně podobné člověku a ukazují, že tito lidé byli poměrně velcí a měli dlouhé dolní končetiny podobné rodu *Homo*.

I když některé nálezy *H. habilis/rudolfensis* reprezentují ve skutečnosti australopitéky, zbytek nálezů nese znaky typické pro rod *Homo*. Má menší mozek, starobylejší stavěné čelní a týlní partie lebky a liší se také morfologií zubů a velkým pohlavním dimorfismem.

HOMO ERGASTER/ERECTUS

Homo erectus vznikl až z *Homo ergaster*, a nikoliv z raných zástupců rodu *Homo* typu *Homo habilis*. Nejstarší formy této lidské skupiny *Homo ergaster/erectus* zřejmě vznikly současně s *Homo habilis*, tedy vý-

voj obou skupin rodu *Homo* byl paralelní. Člověk vzpřímený se zřejmě začal formovat v období před více jak 2,0 miliony let.

Ve většině znaků byl *Homo ergaster/erectus* blízký druhu *Homo sapiens*, a to ve stavbě těla, délce a proporcích končetin, i ve stavbě pánve a lebky. Mohl být poměrně velký, ale současně štíhlý, ale v některých regiorech mohla být stavba těla a proporce výrazně jiné.

Odlišné archaické znaky, třeba malý mozek s kapacitou v průměru od 500 do 1200 cm³ a mnohé charakteristiky na lebce vyplývají z fylogenetické pozice člověka vzpřímeného. Byl to však nejstarší skutečný člověk. Od počátku vyráběl *Homo ergaster/erectus* kamenné nástroje, které se v mnoha charakteristikách odlišovaly vyspělejší technologií a lepším výběrem materiálu od nástrojů produkovaných *Homo habilis*. Podle všeho měl člověk vzpřímený sběračsko-lovecký způsob života, nejspíše byl příležitostný lovec a mrchožrout.

Homo ergaster/erectus, člověk vzpřímený sensu lato, patří mezi nejstarší a také nejdéle se vyvíjející lidské formy. Jeho evoluce probíhala téměř dva miliony let, a v průběhu této doby se v hlavních rysech příliš nezměnil ani morfologicky ani kulturně. Zvláštní skupinu tvoří nejstarší afro-mediteránní zástupci tohoto druhu, kteří se v některých znacích liší od ostatních mimoafrických a mladších forem *Homo erectus*. Vyznačovali se archaickými znaky na lebce i postkranialním skeletu a také poměrně malou velikostí mozku, která se příliš nelišila od raných zástupců skupiny *Homo habilis/rudolfensis*. Druh *Homo ergaster* je někdy považován za starší archaickou formu nebo variantu *Homo erectus*.

S TYPICKÝMI ZNAKY

Jedním z typických znaků pro člověka vzpřímeného je ztlustění kompakty i masivnosti kostí jako takových. Ztlustění je zvláště patrné na plochých kostech lebky ►

Homo ergaster/erectus byl, zejména jeho africké formy, relativně vysoký a štíhlý

► a také na některých dlouhých kostech, například na kosti stehenní. Na lebce mohla kost dosahovat i tloušťky okolo jednoho centimetru. Ve srovnání s druhem *Homo sapiens* měli tyto lidské formy odlišnou stavbu lebky, čelistí a do jisté míry i zubů. *Homo erectus* měl výrazné až mohutné nadočnicové valy a charakteristicky zalomený týl s velkou nuchální plochou.

Charakteristické je výrazné postorbitální zúžení a dlouhá, většinou dosti nízká mozkovna. Typický byl také malý bradavkovitý výběžek. Mnohé z uvedených znaků jsou velmi variabilní, zejména tloušťka kostí a výraznost drsnatin a podobných struktur na lebce. Charakteristické byla také široké a ploché nosní kosti a výrazný prognathismus. *Homo ergaster/erectus* neměl bradu, mandibula byla mohutná, robustní a široká. Řezáky byly robustní, stoličky se zvětšovaly od první ke třetí a měly velkou zubní dutinu. Asijské zástupce jsou robustnější, ale africko-mediteránní jsou v tělesných proporcích variabilnější. Nejstarší skutečně lidské druhy měly většinou relativně malý mozek v průměru necelých 900 cm³ (500 až 1200 cm³). Měli mnohem menší mozek než pokročilejší zástupci skupiny ze středního pleistocénu, u kterých v průběhu evoluce mírně zvětšoval.

Dlouhé kosti měly sice v mnoha případech silnou kompaktní kost, ale zároveň byly poměrně štíhlé a dlouhé a měly nepřilíši robustní epifyzy. Jeho pánev byla ale typicky lidská, i když byla zřejmě relativně vyšší a užší než je tomu u *Homo sapiens*.

Homo ergaster/erectus byl, zejména jeho africké formy, relativně vysoký a štíhlý, jeho tělesná výška se nejčastěji pohybovala od 150 do 180 cm a hmotnost od 60 do 80 kg. Štíhlá postava, a také relativně úzká pánev, mohla být takzvanou „tropickou adaptací“, tedy přizpůsobením horkému, suchému klimatu. Mnohé další analýzy i nálezy nejstarších forem člověka vzpřímeného z Dmanisi však tento názor dosti zpochybňují, člověk vzpřímený nemusel být na počátku své evoluce ani vysoký a štíhlý a klima při vzniku těchto lidí

zřejmě nebylo suché a horké. V průběhu evoluce se u *Homo ergaster/erectus* postava spíše zmenšovala a stávala se robustnější. Mezi muži a ženami byly zpočátku poměrně velké velikostní rozdíly, ale postupně se tyto rozdíly zmenšovaly.

DISKUTABILNÍ ZAŘAZENÍ NÁLEZŮ?

Homo ergaster měl ve srovnání s *Homo erectus* menší tloušťka kostí, lebka je kratší, méně robustní s výrazným, ale velmi variabilním nadočnicovým valem. Není pochyb o tom, že *Homo ergaster* se v mnohém výrazně lišil od svých potomků, a ani o tom, že mezi africkými a asijskými zástupci *Homo erectus* existuje mnoho patrných rozdílů. Africký 1,6 milionu let starý skelet chlapce z Nariokotome má řadu velmi archaických znaků. Také 1,55 milionu let stará lebka z Ileret v Keni nese archaické znaky a má relativně malý mozek (kolem 700 cm³). Podobně i staré nálezy z Dmanisi ukazují, že u nejstarších zástupců této lidské skupiny existovala řada velmi archaických znaků, a to nejen na lebce, ale i na skeletu dolní končetiny. Nálezy z Dmanisi mění naše názory na fylogenezi *Homo erectus/ergaster*, protože ukazují, že *Homo ergaster* byl v mnohém odlišný od pozdějšího *Homo erectus*, včetně starobylých znaků na lebce a čelistech a také neočekávaně malé velikosti mozku. Druhový status jednotlivých spodně pleistocenních nálezů z oblasti Afriky a západní Asie není jednoznačný, a proto zařazení do druhu *Homo ergaster* bude vždy diskutabilní.

Homo ergaster měl spíše vysokou štíhlou postavu a byl podstatně větší než *Homo habilis*. Některé nálezy, například z Dmanisi nebo Ileret vysokorostlost archaických populací *Homo erectus/ergaster* zpochybňují, jejich tělesná výška totiž nepřesahovala 170 centimetrů. Archaičtí zástupci *H. erectus/ergaster* měli malý mozek jehož velikost se mohla pohybovat od 500 do 950 cm³. Schází typické zalomení v týlní oblasti a střechovité tvarování temenních kostí a nadočnicový val je méně výrazný.

Nálezy z gruzínské jeskyně Dmanisi (Balter & Gibbons 2002, Gabunia et al. 2000, Vekua et al. 2002, Lordkipanidze et al. 2005, 2007) staré 1,85 milionu let prokazují, že *Homo ergaster* migroval z Afriky těsně po svém vzniku a měl industrii oldovánského typu. Nálezy z Dmanisi také prokazují, že *Homo erectus/ergaster* vznikl nezávisle na druhu *Homo habilis/rudolfensis*, ale nemusel nezbytně mít vysokou štíhlou postavu jak se předpokládalo.

Homo ergaster/erectus byl prvním výrobcem standardizovaných kamenných nástrojů. Nejstarší zástupci tohoto druhu vyráběli takzvané pokročilé oldovánské nástroje, které byly technologicky jednoduché a velmi podobné nástrojům nalézaným v souvislosti s ranými formami rodu *Homo*. Přesto tato perkusní technologie jasně předčila nástroje nalezené v souvislosti s nálezy *Homo habilis*.

Zhruba od 1,4 milionu let začaly některé populace *Homo ergaster/erectus* používat a vyrábět takzvanou acheulskou industrii, která měla již poměrně vyspělou technologii výroby a byla zhotovována z kvalitnějšího kamenného materiálu. Ašélská industrie se vyvíjela spolu s člověkem vzpřímeným i dalšími lidskými druhy téměř jeden milion let. U *Homo erectus* však nacházíme tuto industrii výjimečně. Acheulský typ industrie se, až na výjimky, nevyskytoval ve východní a jihovýchodní Asii. Výjimku tvoří nálezy pěstních klínů z Bose Basin v jižní Číně staré asi 800 000 let. Ani v Africe a mediteránní oblasti se tato industrie nevyskytovala běžně a soustavně byla vyráběna až u *Homo heidelbergensis*/archaický *Homo sapiens*.

DVA MILIONY LET STARÉ DOKLADY

První reprezentanti této skupiny rodu *Homo* se objevují zhruba před dvěma miliony let v Africe (Wolpoff 1999). Mezi nejdůležitější nálezy patří lebky a čelisti z východního břehu jezera Turkana (lebky z Koobi Fora a Ileret, ze západního břehu tohoto jezera z naleziště Nariokotome pak náleží téměř úplného skeletu pubescentního chlapce, a nálezy z Olduvaické rokle v Tanzánii.

Důležité jsou i mladší nálezy z Olduvaické rokle v Tanzánii a z etiopských nalezišť Bouri Daka, Buia a Konzo Gardula. Velmi důležitý je nálezy z vrstev Busidima v lokalitě Gona (stáří 1,4 (- 0,9?) milionu let). Jedná se o pánev velmi malé ženy (140-150 cm), která měla náznaky rozšiřování pánevního kanálu. *Homo erectus/ergaster* začal záhy migrovat z Afriky a okolo 1,85 milionu let se dostává do Gruzie a zřejmě i na Blízký východ, možná i do Indonésie.

Nálezy *Homo ergaster* z Gruzie z lokality Dmanisi zahrnují čtyři lebky, tři mandibuly, postkranialní kosti dvou jedinců a také kamenné nástroje staré 1,85 milionu let. Lebky mají malý obsah mozkovny (500 až 800 cm³) a celou řadu starobylých znaků. Lebky i skelety dvou jedinců prokazují, že *Homo ergaster* migroval do mediteránní oblasti dříve než do ostatních částí světa, protože se jednalo o velmi archaické formy tohoto druhu. Podle zachovalých kostí postkranialního skeletu můžeme soudit, že byli spíše menší, nanejvýš střední postavy (tedy do 170 cm), a nebyli příliš robustní (do 65 kg). Stavba skeletu dolní končetiny vykazuje některé starobylé znaky, které by mohly naznačovat určité rozdíly v lokomoci mezi nejstaršími a mladšími formami *Homo erectus/ergaster* (Lordkipanidze et al 2007). Za daných ekologických podmínek - život v horském lese - mohou představovat adaptaci skeletu nohy na pohyb v členitém horském prostředí. Lebka D3444 (Lordkipanidze et al 2005) kompletně a dlouhodobě bezzubého jedince prokazuje toleranci k postiženým jedincům a také to, že si takový jedinec byl schopen nalézat alternativní potravní zdroje.

NA PRVNÍ CESTĚ DO ASIE

Homo ergaster/erectus poprvé migroval do Asie dříve než před jedním milionem let (Rightmire 2001, Wolpoff 1999, Anton et al 2007), patrně v období mezi 1,8 až 1,4 milionu let, definitivně však kolonizoval Asii asi před jedním milionem let. Nejstarší dobře doložené fosilní důkazy o *Homo erectus* z Číny pocházejí až z období 1,2 - 1,0 milio-

nu let. Pro tyto formy člověka vzpřímeného je typická dlouhá, nízká lebka a velmi tlustá kompaktní kosti.

Mezi nejstarší indonéská naleziště patří Mojokerto a zvláště pak Sangiran (cca 1,7 milionu let). Mladší jsou pak nálezy z Trinilu a také další naleziště. Nálezy z jeskyně Zhoukoudian nepatří mezi nejstarší zástupce *Homo erectus* v této oblasti. Nejstarší nálezy z období okolo jednoho milionu let jsou z nalezišť Gonwangling (Lantian) a Yuanmou. Byla pro ně typická dlouhá, nízká lebka a velmi silné kosti.

Jako poslední byla tímto nejstarším lidským druhem osídlena jižní Evropa, a Blízký východ a to asi před 1 000 000 až 800 000 lety. Důkazy o osídlení Evropy jsou však stále málo úplné. Většina nálezů je mladší a patří k duhu *Homo heidelbergensis*.

Nálezy z jeskyně Gran Dolina ze Španělska staré asi 800 000 let byly zařazeny do druhu *Homo antecessor*. Fosilní doklady z lokality Gran Dolina dnes zahrnují jeden skelet dospělého jedince a části skeletu dítěte. Podle všeho nejde o nový evropský lidský druh, ale o mladší formu člověka vzpřímeného. Nálezy *Homo erectus* sensu lato z období staršího středního pleistocénu známe také z Afriky, z Indie, Číny a Indonésie (Anton et al. 2007, Bae 2010). Zda se jednalo *Homo erectus* nebo jiný druh rodu *Homo* nebo o více druhů není zatím jasné. Kolonizace Evropy byla mimo adaptační možnosti člověka vzpřímeného a Evropa byla osídlena až pokročilejšími formami rodu *Homo*.

ZMĚNA KLIMATICKÝCH PODMÍNEK

V období mezi 700 - 620 tisíci lety (Oxygen Isotop Stage [OIS] 18 - 16) došlo k ochlazení klimatu s následným oteplením mezi 620 - 565 tisíci lety (OIS 15). V chladném období definitivně mizí *Homo erectus* z Afriky, Evropy i západní Asie a v Africe i v Evropě se objevují zcela nové formy člověka, které zpravidla řadíme do druhu *Homo heidelbergensis* nebo, zejména formy mladší 300 tisíc let, do archaických forem *Homo sapiens*. Jednalo se o vysokorostlé atleticky sta-

věné populace, které se živily lovem středních a velkých zvířat, což prokazuje stavba těla, charakter zranění, používaných nástrojů i archeologického a paleontologického kontextu nálezů. Vyráběly technologicky pokročilejší kamenné nástroje ašélského typu, kompozitní nástroje a je prokázána i výroba loveckých zbraní, dřevěných oštěpů s hrotem tvrzeným v ohni. Zatímco v Evropě a západní Asii je technologický vývoj pozvolný a vrcholil vznikem mousterského kulturního komplexu, v Africe dochází v některých regionech k technologické revoluci, která je zvláště výrazná v období od 300 - 80 tisíc let.

Že se jednalo o přímé předky moderních lidských druhů, prokázaly paleogenetické analýzy neandrtalců a anatomicky moderního člověka (dále AMČ), protože řada typicky lidských genů je pro oba druhy společná, a tudíž vznikla už v průběhu evoluce *Homo heidelbergensis*. Tento lidský druh byl přímým předkem neandrtalců v Evropě a AMČ v Africe. V Asii na východ od západní Sibíře a střední Asie přežívaly populace *Homo erectus*, které zde od počátku svrchního pleistocénu žily spolu s nově přichozími populacemi AMČ a dalšími lidskými druhy jako je *Homo floresiensis*.

Homo heidelbergensis se před zhruba 650 tisíci lety objevuje v Africe a záhy asi před 650 - 610 tisíci lety kolonizovat kontinentální Evropu a západní Asii. Vymírá mezi 200 - 170 000 lety, kdy se v Africe, Blízkém východě, západní Asii a Evropě neandrtalci a AMČ.

K MODERNÍMU ČLOVĚKU

U asijských populací *Homo erectus* se v průběhu jejich další evoluce dále zvětšoval mozek a snižovala se tělesná výška. Nejdůležitější informace o tom, jaký byl *Homo erectus* v Asii, pocházejí z čínské lokality Zhoukoudian. Středně pleistocenní formy *Homo erectus* měly podstatně vyšší kapacitu mozku, nižší a robustnější postavu. Charakter lebky byl stále velmi archaický. Většinou byla používána technologie pokročilého oldovánu, ašélská technologie se objevuje ►

► zcela výjimečně. Oheň byl používán pouze příležitostně a v některých obdobích.

Homo erectus prodělal v Asii řadu změn, z nichž nejdůležitější je zvětšování mozku. To je patrné i u dalších nálezů středně pleistocenního člověka. Člověk vzpřímený z Indonézie si zachovává řadu velmi starobyklých znaků, a tento trend přetrvává až do svrchního pleistocénu, což pak prokazují enigmatické nálezy lebek z Ngandongu, které jsou datovány až na 25 000 let. Pravděpodobně se jednalo o přežívající populace *Homo erectus* (Bae 2010).

Prokazatelně moderní formy člověka se objevují v Africe a Evropě mezi 610 - 600 tisíci lety. Nejstarší je mandibula z německé lokality Mauer stará 609 tisíc let. Není jasné, zda se jedná o samostatný lidský druh, *Homo heidelbergensis* nebo o archaické formy *Homo sapiens*. V současné době se preferuje řazení těchto lidských forem do druhu *Homo sapiens*.

Tato skupina zřejmě zahrnuje jak zástupce původního druhu *Homo heidelbergensis*, tak archaické zástupce AMČ, kteří se mohli zformovat ke konci risského zalednění a migrovat mimo Afriku přes pobřeží Arabského poloostrova (Armitage et al. 2011).

Pro archaického *Homo sapiens*, je typické výrazné zvětšení mozku oproti člověku vzpřímenému. Jeho mozek se svojí velikostí významně překrývá s dolní hranicí běžné variability mozku moderního člověka, která je cca 1200 cm³. Relativně velký mozek přirozeně ovlivnil i tvar lebky a profilování skeletu obličej. Nadočnicové oblouky jsou některých jedinců ještě mohutné, výrazně prominující, avšak v mnoha případech jsou málo výrazné, podobně neandrtálcům, nebo dokonce starším formám AMČ. Nadočnicové partie jsou jasně rozdělené na dvě části. Velkou variabilitu tohoto znaku demonstrují nálezy z jeskyně Sima de los Huesos. Kostí lebky jsou stále poměrně tlusté. Mozek je relativně velký, ale je ještě statisticky významně menší než u současného člověka - v průměru 1260 cm³. Existují prokazatelně rozdíly mezi zástupci před risským zaledněním (1208 cm³), a skupinami mladšími z průběhu risského zalednění (mladší 300 tisíc let - 1311 cm³).

S ROBUSTNÍ STAVBOU TĚLA

Kostra končetin i pánev jsou tvarem i porpcemi velmi podobné starším formám AMČ. Na rozdíl od neandrtálců mají mnohé znaky společné s anatomicky moderním člověkem. Diafýzy dlouhých kostí jsou poměrně štíhlé a dlouhé, ale epifýzy jsou, na rozdíl od člověka vzpřímeného, dosti robustní. Kompaktní kost je obvykle poměrně silná, zejména v diafyzální části dlouhých kostí. Tito lidé byli vysocí s poměrně robustní stavbou těla, měli dlouhé, dobře osvalené končetiny a stavbou těla připomínali urostlé desetibojaře, což bylo výhodné

z hlediska loveckého způsobu života i termoregulačně.

Jedná se o novou lidskou formu, která vznikla v souvislosti s ekologickými změnami, kterým se musel člověk přizpůsobit, a podle všeho i se změnami v technologii kamenných nástrojů a v potravní strategii. Tito lidé ve většině znaků byli současnému AMČ blízcí, a to i geneticky, možná i více než specializovaní neandrtálci. Názor, že se jedná o první, archaické formy druhu *Homo sapiens*, se zdá být podložen přesvědčivými argumenty založenými na fosilních dokladech. Záleží na tom, zda jsou rozdíly mezi nejstaršími formami archaického *Homo sapiens* sensu stricto a znaky typickými pro „*Homo heidelbergensis*“ natolik významné, že opravňují vyčlenění samostatného druhu člověka.

NALEZIŠTĚ V AFRICE I EVROPĚ

Nálezy této lidské formy jsou poměrně hojné, mnohé z nich dobře zachovalé a známe je z řady nalezišť z Afriky a Evropy, např. lebky z Kabwe ze Zambie a lebky z Bodo z Etiopie. Mezi nejstarší evropské nálezy patří slavná 609 tisíc let stará čelist z Maueru u Heidelbergu v Německu, půl milionu let stará holenní kost z anglické lokality Boxgrove a jeden z nejpočetnějších a nejpůlnějších nálezů člověka v dějinách paleoantropologie, fosilní skelety z jeskyně Sima de los Huesos ze Španělska, které jsou datovány okolo 550 tisíc let. Dalším důležitým nálezem je skelet z jeskyně Arago ve Francii. Nálezy ze střední Evropy jsou sice velmi fragmentární, ale jsou doprovázeny početnou kamennou industrií. Do skupiny *Homo heidelbergensis* zařazena i lebka z Ceprana, dříve řazenou do druhu *Homo cepranensis*.

Analýzy skeletů ze španělského naleziště Sima de los Huesos však ukazují, že variabilita těchto lidských populací je zjevně větší, než jsme kdy byli schopni předpokládat, a proto ztrácí vyčleňování starobyklých a pokročilých forem *H. heidelbergensis* opodstatnění.

Naleziště Sima de los Huesos (Atapuerca) poskytlo fosilizované zbytky skeletů minimálně 32 jedinců (včetně jednoho úplného skeletu) datovaných okolo 550 000 let. Populace ze Sima de los Huesos představuje naprosto neočekávanou směs jedinců od typických zástupců archaického *Homo sapiens*, přes jedince nápadně podobné neandrtálcům až po jedince s poměrně moderní morfologií. Studie této lokality poskytla řadu velmi důležitých výsledků, které ukazují *H. heidelbergensis* v novém světle. Tito lidé byli poměrně vysocí a měli spíše robustní atletickou stavbu těla, což velmi dobře odpovídalo způsobu života tohoto druhu v Evropě, tedy životu založeném na kontaktním lovu středních a velkých zvířat. Tento způsob lovu prokazují i zranění nalezená na skeletech z této lokality, tedy zranění hlavy a horní části trupu. Lidé z Jeskyně kostí byli

výrazně vyšší než neandrtálci. Někteří muži mohli být výrazně větší než 180 cm a mohli vážit až 90 kg. Stavba pánve je sice podobná jako u moderního člověka, ale porodní kanál je užší a zřejmě odpovídá menší mozkovně, která je u této lidské formy ještě asi o 20 procent menší než u moderních lidských forem - neandrtálců a anatomicky moderního člověka.

SE ZVĚTŠUJÍCÍ SE MOZKOVNOU

Fosilní doklady o existenci mladších forem archaického *Homo sapiens*, máme z řady afrických i evropských nalezišť ze Španělska, Francie, Německa a Velké Británie. První zástupci této skupiny se objevují v Evropě i Africe v období od 300 000 let do 150 tisíc let. Mozek se zvětšuje a na lebce mizí velká část archaických znaků. Nadočnicové oblouky pokročilých forem archaického *Homo sapiens* jsou mnohem menší a méně nápadné, lebka je celkově gracilnější, vždy chybí příčný týlní val. Mozkovna je poměrně klenutá v čelních partiích a ploché kosti lebky jsou tloušťkou podobné kostem běžným u anatomicky moderního člověka.

Tito lidé měli poměrně vysokou postavu, ale byli menší než lidé před risským zaledněním. Relativní velikost mozku byla výrazně větší ve srovnání s „*Homo heidelbergensis*“. Snížení výšky postavy a další rozvoj mozku byly adaptací na risskou dobu ledovou, která se projevovala velmi chladnými obdobími a zaledněním v Evropě a obdobími extrémního sucha v Africe. Dalším důvodem ke změnám ve stavbě těla u pozdějších lidských forem byla i adaptace k lovu středních i velkých zvířat za pomoci sofistikovaných nástrojů a prvních specializovaných loveckých zbraní. V tomto období se objevuje zcela nová technologie výroby kamenných nástrojů, takzvaná levalloiská technologie, která znamenala významný technologický posun jak v samotné technologii opracování kamene, tak i v efektivitě zpracování materiálu. V Africe se pak objevují ještě pokročilejší technologie, jako je výroba kamenných čepelí, kostěných harpun a háčků na ryby (McBrearty, Brooks 2000).

Musíme si ale uvědomit, že výroba dřevěných loveckých oštěpů jen lehce poodhaluje technologické možnosti a typ materiálů, které mohly hrát vedle levalloiské technologie, důležitou inovativní roli i v Evropě. Mezi nejdůležitější africké nálezy patří Salé, Sidi Abderaman, Florisbad a Cave of Hearts. Některé nálezy jsou i starší než 300 000 let.

DIFERENCIACE NOVÝCH LIDSKÝCH FOREM

Nálezy z Evropy a Blízkého východu nám pomáhají pochopit evoluci člověka před vznikem moderních lidských forem. Jedny z nejstarších nálezů jsou lebka z izraelské lokality Zuttiyeh stará okolo 300 000 let a anglický nález lebky ze Swanscombe. Evropské nálezy, například lebky z německých

Nálezy z Evropy a Blízkého východu nám pomáhají pochopit evoluci člověka před vznikem moderních lidských forem

lokalit Steinheim a Erigsdorfu jsou z období risského zalednění (cca 250 až 200 tisíc let) a mají pokročilé znaky.

Ke konci středního pleistocénu, v období mezi 200 000 - 150 000 lety se objevují v nejrve v Africe, a posléze také na Blízkém východě a Evropě nové moderní lidské formy, které obvykle označujeme jako neandrtálce a anatomicky moderní lidi. Nové formy člověka se definitivně diferencují v období mezi 170 000 až 130 000 lety na dva jasně odlišné lidské typy lišící se nejen morfologickými a genetickými znaky, stavbou těla, charakterem ontogeneze a hormonálního systému, ale také ekologicky, a také z toho vyplývajícího způsobu života. Lebka neandrtálců měla přibližně stejný obsah mozkovny jako moderní lidé, byla však relativně dlouhá a nízká s velkou týlní částí. Neandrtálci měli větší zuby s velkými dutinami, velké prostorné čelisti s malým nebo chybějícím bradovým výběžkem, a skelet obličej byl velký s velkými dutinami, zejména dutinou nosní. Neandrtálci měli dlouhý a široký hrudník, větší ramenní kloub, velký loketní kloub; ohnuté a krátké předloktí, široké kyčelní kosti, kyčelní kloub stočený vpřed. Ruka se schopností silného úchopu se širokými posledními články prstů. Typické bylo okrouhlé, prohnuté tělo stehenní kosti s poměrně silnou kompaktní kostí a krátká, oploštělá holenní kost se silnou kompaktní kostí a velký hlezenní kloub i široké a mohutné kosti palce nohy. AMČ měl vždy středně vysokou až vysokou, relativně štíhlou postavu, kratší trup a dlouhé dolní končetiny, zatímco neandrtálci byli malí, velmi robustní, měli dlouhý trup a poměrně krátké dolní končetiny.

DŮVODY FORMOVÁNÍ DVOJÍ POPULACE

Ve formování obou populací hrály zásadní fylogenetickou roli dva faktory (Vančata 2012):

1. Klimatické a ekologické podmínky ke konci risského zalednění (300 - 140 000 let) vyústily v genetickém efektu hrdla

láhve v afrických a také evropských populacích archaických forem člověka.

V Africe to byla období obrovského sucha a izolace jednotlivých lidských populací archaického *Homo sapiens*, v Evropě pak periodická extrémní období zalednění a nízkých teplot. Nutnost přizpůsobení se k takto extrémním podmínkám nakonec vedla ke genetickým změnám u evropských forem archaického *Homo sapiens* a následně ke vzniku jediného specializovaného lidského druhu - *Homo neanderthalensis*. Díky zcela rozdílné ekologii se výrazně lišily i industrie afrických a evropských populací moderních lidí. V Evropě převládaly nástroje vyrobené levalloiskou technologií (mousterien), v Africe koexistovaly ve středním paleolitu různé technologie, velmi často se objevují čepelové industrie, kostěné nástroje apod.

2. Výbuch supervulkánu Toba před 73 tisíci lety, který, po první vlně extinkce některých skupin savců, byl zřejmě jedním z důležitých faktorů výrazného globálního ochlazení známého jako předpokladní glaciální maximum. Tato supererupce ovlivnila životní cykly středních a velkých savců, a bylo dosaženo mezní hranice pro reprodukci, tedy minimálního počtu jedinců nutných pro reprodukci, u řady savců. To se projevilo jako genetický efekt hrdla láhve u neandrtálců i u AMČ. Vedlo to ke snížení diferencní plodnosti u neandrtálců s jejich následným vymřením a vývoj biosociálních adaptačních mechanismů u AMČ. AMČ vzniká v Africe a zhruba před 200 tisíci lety a po skončení risského zalednění začíná postupně kolonizovat jižní a východní Asii a Papuu Novou Guineu a Austrálii, kde se objevuje zhruba před 65 tisíci lety.

POMOC A PŘÍNOS PALEOGENETIKY

Na to, jak k diferenciaci obou lidských skupin došlo, může odpovědět paleogenetika, vědní obor, který se zabývá extrakcí a analýzou nukleových kyselin z fosilních tkání,

ale nejen z tkání fosilizovaných. Tato vědní disciplína hrála v posledních deseti letech zásadní roli ve výzkumu evoluce člověka. Zpočátku se soustředila na analýzu mitochondriální DNA, která je díky relativně krátkému řetězci daleko resistantnější vůči poškození ve srovnání s jadernou DNA, a její analýza je tudíž i méně komplikovaná.

Bohužel mt-DNA nám nemůže odhalit žádné podrobnosti o vlastnostech těla jejich nositelů, soustředí se na úseky nejaderné DNA, které mají stabilní tempo mutačních změn, a které je možné použít ke „genetickému datování“ evoluce člověka. Podle analýz mt-DNA se neandrtálci mohli oddělit od AMČ před 650 000 až 170 000 lety, tedy možná už na úrovni *Homo heidelbergensis*, možná až jako pokročilejší formy archaického *Homo sapiens* (Green et al. 2008). Avšak mt-DNA pouze prokazuje izolaci populací, tedy nikoliv vznik nového druhu, ale efektivní izolaci dané populace nebo skupiny populací. Některé genetické studie mt-DNA neandrtálců naznačují, že po erupci supervulkánu Toba mohlo dojít nejen k rozsáhlé genetické restrikci - efektu hrdla láhve, ale i ke genetické izolaci populací neandrtálců a eventuální hybridizaci s AMČ. Předpokládají se až tři skupiny neandrtálců, které se mohly lišit v efektivitě adaptací a schopnosti reprodukce při změnách klimatu nebo změnách ekologických.

REVOLUČNÍ GENETICKÉ STUDIE A ANALÝZY

Průlomovou studií byla první publikovaná analýza jaderné DNA neandrtálců z roku 2007, která prokázala, že neandrtálci a AMČ mají společný gen pro řec FOXP2 (Krause et al. 2007). Zcela zásadní význam však měla komplexní studie genomu neandrtálců, jež měla mimo jiné ukázat, zda jsme se mohli s neandrtálci křížit. Předběžná analýza části jaderného genomu neandrtálců způsobila mezi odborníky doslova šok (Green et al. 2010, Burbano et al. 2010). Za použití genických mikročipů se podařilo genetikům extrahovat 13 841 neandrtálských „genů“. Analýza genů přesvědčivě ukázala, že zhruba před 100 ►

Zvláště metoda mikročipů, tedy jakési „genetické brokovnice“, umožnila ze získaného genetického materiálu neandrtálců vysát informace v maximální míře

► tisíce lety zřejmě došlo ke genetickému kontaktu mezi liniemi AMČ a neandrtálců, jinými slovy došlo k občasnému křížení mezi AMČ a neandrtálci. Moderní člověk získal od neandrtálců přibližně 1 - 4% společných genů.

Analýza byla prováděna z materiálu získaného ze tří různých jedinců z chorvatského naleziště Vindija a jako srovnávací materiál byly použity analýzy kostí neandrtálců ze Španělska (El Sidron), Německa (Feldhoferova jeskyně - Neanderthal) a z Ruska (Mezimajskaja/ Mezimajskaja). Z charakteristik genomu obou skupin vyplývá, že anatomicky moderní člověk a neandrtálci jsou geneticky neuvěřitelně příbuzní a mnohé z „typicky lidských znaků“ vznikly již u předka obou skupin, tedy člověka heidelbergského.

Za zmínku stojí zejména gen pro řeč FOXP2. Nových substitucí, typických pro moderní formy člověka, je, ke všeobecnému překvapení, pouze 78. Srovnávací analýzou DNA fragmentů neandrtálců s genomem šimpanzů a genomy pěti zástupců geneticky různých populací moderního člověka se zkoumal, vedle analýzy charakteristiky genomu neandrtálců, také stupeň kontaminace neandrtálské DNA. Kupodivu stupeň znečištění lidskou DNA byl velmi malý, méně jak jedno procento.

Výsledky této srovnávací analýzy ukazují, že ze zhruba 60% zmapovaného genomu neandrtálců a porovnatelných částí genomu anatomicky moderního člověka bylo necelých 80 inovací. Také se ukázalo, že téměř 90% genomu obou porovnávaných skupin je starobylých, a tudíž tato genetická informace je společná s neandrtálci. Podle všeho se musí jednat o geny zděděné po „*Homo heidelbergensis*“, který byl společným předkem obou skupin. Vedle toho však prokazatelně existuje u moderního člověka 1 až 4% „přímější“ neandrtálských, tedy v neandrtálské linii nově vzniklých genů. Příměs je prokazatelná jen u lidí z Evropy a Asie, nikoliv u původních Afričanů a objevila se zhruba před 100 tisíci lety.

85% SDÍLENÉHO GENOMU S NEANDRTÁLCI

Výsledky vzniklé porovnáním genomu neandrtálců a anatomicky moderního člověka ukazují, které geny se liší a jaký mají charakter u anatomicky moderního člověka. S neandrtálci sdílíme 85% genomu typického pro AMČ. Sdílíme FOXP2 (vývoj jazyka a řeči) a to v moderní „lidské“ formě - tento gen ale vznikl téměř jistě již u archaických forem *Homo sapiens* - cca před 300 000 lety. Neandrtálci mají sice pokročilou mutaci genu, ale méně „výkonnou“ než archaická forma genu, která se vyskytuje a AMČ a u *Homo heidelbergensis* (Maricic et al. 2013). Význam některých genů objevených u neandrtálců zatím neumíme vysvětlit. Dnes již víme, které z genů byly pozitivně selektovány u AMČ a neandrtálců zůstávaly ve starobylé formě.

Rozdíl v genech mezi neandrtálci a AMČ můžeme rozdělit do čtyř důležitých skupin:

1. První je tvořena geny souvisejícími se zbarvením a funkcí kůže a s termoregulačními schopnostmi včetně pocení a vlastnostmi kůže.
2. Druhá je tvořena geny, které mají souvislost se schopnostmi poznávání a učení se, které se mohou v lidských populacích projevit jako závažné duševní poruchy nebo vývojové patologie, patří sem také komplex tří genů (Green et al. 2010) související s případným vznikem autismu, schizofrenie nebo Downova syndromu.
3. Třetí skupina genů souvisí s lidskou reprodukcí, a patří sem například gen ovlivňující pohyblivost spermií. Ta pak může mimo jiné souviset i se zvýšenou sexuální selekcí u AMČ.
4. Čtvrtá skupina genů pak souvisí s metabolismem a ontogenetickým vývojem. Gen RUNX2 pak se mimo jiné podílel i na soudkovitém tvaru hrudníku neandrtálců. Některé souvisí s buněčným metabolismem, další s činnostmi štítné žlázy.

JESTĚ NEROZPOZNANÉ FUNKCE GENŮ

Funkci některých genů neandrtálců zatím neumíme přesně určit a předpokládáme,

že by nám mohla významně pomoci analýza DNA archaických forem člověka - „děnisovanů“. Právě komplexní genetická změna vedla k prodloužení období dětství u AMČ, které se projevilo i v posunu prořezávání prvních zubů stálého chrupu z původních 4 let (i u neandrtálců a všech starších forem Homo) na 6 let u AMČ. Genetické změny vedly také ke vzniku specifických somatických i fyziologických vlastností neandrtálců a vzniku jejich vysoké schopnosti adaptací na extrémní podmínky prostředí.

Analýza genomu neandrtálců by nebyla možná bez využití nových technologií a nových velmi pokročilých metodických postupů. Zvláště metoda mikročipů, tedy jakési „genetické brokovnice“, umožnila ze získaného genetického materiálu neandrtálců vysát informace v maximální míře. Avšak ani tento dokonalý systém neumožňuje rekonstrukci genomu neandrtálců. Jsme schopni detekovat oddělené geny, ne však celé řetězce DNA. To platí i pro určování pohlaví, které sice můžeme na základě existence nebo neexistence určitého množství genů z mužského Y-chromozomu předpokládat, protože ještě dlouho nebudeme schopni detekovat z fosilního materiálu okolo jedné třetiny genů jaderné DNA.

Ne všechny výsledky jsou dostatečně reprezentativní a jednoznačné. Zkoumaný kosterní materiál patří tzv. moderním neandrtálcům z období po předposledním glaciálním maximu, které bylo způsobeno, přinejmenším zčásti, výbuchem indonéského supervulkánu Toba před 73 tisíci lety. Tito neandrtálci vznikli z téměř vyhynulých neandrtálských skupin, které prošly jistou morfologickou proměnou a jejichž genom byl touto událostí nepochybně poznamenán.

MÍSTO PRADÁVNÉHO SETKÁVÁNÍ?

Nejpravděpodobnější oblastí kontaktu mezi oběma skupinami byl Blízký východ, ale není zcela jasné, kdy ke kontaktu došlo. Zda před mutacemi, které zapříčinily vznik neandrtálců specializovaných jako predá-

toři a výhradní masožravci, nebo u jejich bezprostředních předků. Kontakt se pravděpodobně uskutečnil v období mezi 150 až 100 tisíci lety, ale mohlo k němu dojít i dříve, ale možná i později a to několikrát (Condemi et al. 2013). U nejstarších forem neandrtálců ale nebyla analýza genomu prováděná, a není jasné, zda analýza DNA ze 130 tisíc let starých kostí je možná.

Ani důvod, proč pouze Evropané a Asiaté mají lehkou příměs neandrtálských genů, není příliš jasný. Možné ale je, že risské zalednění, které se v Africe projevilo extrémním suchem, natolik rozdělilo lidské osídlení Afriky, že pouze severní populace mohly přejít do poměrně pohostinné oblasti Blízkého východu a kontaktovat se s jižními populacemi z neandrtálců.

Tato možnost, byť logická a geneticky i ekologicky poměrně pravděpodobná, si ale vyžádá mnoho dalších genetických i evolučně antropologických a ekologických studií. Mnozí genetici si myslí, že srovnávací populace je do budoucna nutné podstatně rozšířit. Velmi důležité bude dobře prozkoumat variabilitu lidského genomu. Tedy nakolik, pokud vůbec, se mohou rozdílné vlastnosti u AMČ a neandrtálců překrývat. Tak to je například u bradového výběžku na dolní čelisti, který je sice u současného člověka běžný, ale vyskytuje se i u některých neandrtálců. Právě tak i zbarvení pokožky zřejmě nebylo u neandrtálců zásadně odlišné od některých populací současného člověka.

STÁLE NEZODPOVĚZENÉ OTÁZKY...

Otázkou je, jaké genetické a regulační mechanismy byly důležité pro evoluci pokročilých druhů rodu Homo, neandrtálců a AMČ. Dnes víme, že pro evoluční změny ve stavbě kostry i některých částech regulačního systému má zásadní význam systém HOX genů, který řídí růst osového skeletu i skeletu končetin a produkci některých steroidních hormonů. Mutace či změna exprese těchto genů hrály zcela jistě roli ve změnách proporcí v průběhu evoluce člověka a jeho předků. Tyto geny jsou přímo nebo nepří-

mo důležité i pro řadu dalších funkcí lidského těla. Tak jako u některých arktických lidských populací měl zřejmě ACPI*A gen ovlivňující nárůst svalové hmoty a odolnost ke chladu velký význam i u neandrtálců, stejně jako RUNX2 gen ovlivňující specifické morfologické změny, například tvar hrudníku (Vančata 2012). Velký význam pro evoluci moderních lidských forem měly geny ovlivňující růst mozkové kůry a činnost mozku, ASPM a MCPH1 microcephalin genů a FOXP2 genu. První dva geny mají vliv na růst mozkové kůry a poslední pak na vývoj řeči a jazyka a zdá se, že jsou oběma skupinám společné - FOXP2 gen už byl prokázán. Podrobná analýza funkce tohoto genu u neandrtálců a AMČ však ukazuje, že pokročilá mutace nemusí být lepší z hlediska funkčního, archaická forma u AMČ a archaického *Homo sapiens* je efektivnější (Maricic et al. 2013).

Při vzniku prvních pokročilých lidských forem, *Homo heidelbergensis*, se uplatňovaly jak geny ovlivňující růst skeletu (HOX) tak růstu mozku (microcephaliny) a příslušné faktory regulační. To se projevilo jak při přestavbě kostry, růstu mozku, tak při rozvoji výroby nástrojů a komunikace. Vliv mikrocephalinů se nejvíce uplatnil v období mladším 300 000 let, u společného předka neandrtálců a AMČ. Daleko větší význam měly tyto geny a regulační mechanismy v průběhu risského zalednění, zhruba před 150 tisíci lety, kdy podle všeho došlo k efektu hrdla láhve a lidské populace se početně snížily na hranici přípustnou pro nutnou reprodukci. V těchto malých populacích se začaly výrazně uplatňovat genetický drift a efekt zakladatele. Výsledkem byl vznik dvou regionálně oddělených lidských skupin, neandrtálců a AMČ, ve kterých se začaly působit jiné genetické a regulační mechanismy.

Genetické změny měly pochopitelně význam také pro změny mnoha regulačních mechanismů v evoluci moderních lidských druhů. Výzkumy metabolických drah a humorálních a protistresových mechanismů mimo jiné prokázaly, že

neandrtálci měli jiný metabolismus vápníku. Výzkumy protistresových mechanismů zase ukázaly, že hladiny steroidních hormonů ovlivňují určité mechanismy chování. Snížená odolnost ke stresu může při dlouhodobém zatížení významně zhoršit zdravotní stav populace i její reprodukční schopnost. Zdá se, že u neandrtálců byla odolnost ke stresu mimořádná, a to i díky evidentně vysoké hladině steroidních hormonů, které ovlivňovaly vznik a obnovování velkého množství svalové tkáně, znaku typického pouze pro neandrtálce. Výzkumy prořezávání zubů a ontogenetických změn skloviny hominidů prokazují, že pouze anatomicky moderní člověk má relativně dlouhé dětství, zatímco všechny ostatní lidské formy, včetně neandrtálců, pohlavně dozrávaly minimálně dva roky dříve.

ZÁHADA JEDNOHO PRSTNÍHO ČLÁNKU

Nález článku prstu člověka z jeskyně Děnisova starého 30 až 48 tisíc let a jeho současné genetické analýzy jsou velmi důležité pro pochopení evoluce člověka a hlavně možných příčin oddělení neandrtálců a AMČ. Tým Svante Pääba provedl nejprve analýzu mt-DNA (Krause et al. 2010), výsledky byly překvapivé. Článek prstu zřejmě patřil lidské bytosti, jejíž předci opustili Afriku možná už před jedním milionem let. Tedy podle našich současných znalostí se by se nemělo jednat ani o neandrtálce, ani o AMČ. Ukazuje se ale, že spekulace založené pouze na výsledcích genetické analýzy mt-DNA jsou velmi ošemetné. Zařazení tohoto hominida do okruhu druhu *Homo erectus*, jak původně navrhovali autoři studie, jsou čistě spekulativní. Totiž stáří je zřejmě menší než nejmladší nálezy *Homo erectus* z kontinentální Asie a pocházejí z biogeografické oblasti odlišné od východní, jižní a jihovýchodní Asie. Článek prstu jako takový je naprosto nedostatečný pro jakoukoliv taxonomickou analýzu a samotná analýza mt-DNA je pro určování systematického postavení daného nálezu na úrovni druhu velmi problematická. Na- ►

► víc nevíme nic o DNA *Homo erectus*. Je tedy pravděpodobnější, že prst náležel jedinci přežívající populace archaického *Homo sapiens* nebo nějaké mladší formě, například archaickému AMČ.

Navíc samotná mt - DNA „nedatuje“ vznik nového druhu, ale objevení se reprodukčně izolované populace, ze které pak daný druh případně vznikl. Podle paleogenetiků může být takové období dlouhé, například podle různých genetických laboratoří se oddělení neandrtálců a našich předků odehrálo zhruba v období mezi 750 až 250 tisíci lety, podle toho, jaké metody a jaký algoritmus analýzy daná laboratoř využívá. Potom by byla úvaha o tom, že náležel patříl do okruhu archaických forem *Homo sapiens* rozumná.

DÁVNÍ OBYVATELÉ DRSNÝCH KRAJIN

Výsledky genetických analýz především prokazují, že poměrně archaické lidské formy dlouho přežívaly i v drsném prostředí střední Asie. Některé nálezy z Číny zase ukazují, že archaické formy *Homo sapiens*, eventuálně dosud neznámé varianty *Homo heidelbergensis* mohly existovat ve východní Asii už před 500 tisíci lety (Bae 2010). Avšak taková situace je teoreticky přepokládána již delší dobu. Vždyť anatomicky moderní člověk opouští Afriku již před více než 100 tisíci lety, kolonizoval před 70 tisíci lety Papuu Novou Guineu a o deset tisíc let později Austrálii, koexistoval s neandrtálci v Evropě, s *Homo erectus* v Asii a na ostrově Flores s trpasličími archaickými lidmi *Homo floresiensis*.

Analýza jaderné DNA tyto úvahy jednoznačně potvrzují (Reich et al. 2011). Jedná o archaickou formu *Homo sapiens* geneticky blízkou původním obyvatelům Papui-Nové Guineje, Austrálie, Filipín a do jisté míry některým obyvatelům Oceánie. To, co je důležitým závěrem tohoto výzkumu, je skutečnost, že dlouhou dobu mohly přežívat a po jistou dobu koexistovat s moderním člověkem i archaické formy *Homo sapiens* a to i v oblastech s drsným klimatem a velkými sezónními výkyvy v teplotách, i v oblastech jako je Altaj ve střední Asii. I když tyto nové analýzy jsou založeny na revolučních a daleko efektivnějších metodách (Meyer et al. 2012) a na zcela nových výsledcích, interpretace výsledků není bez problémů. Dénisované evidentně představují geneticky specifickou, ale lidskou populaci. „DNA datování“ nálezu prstu je mnohem starší, než datování geologické a archeologické. Avšak prosté porovnávání tohoto datování, tak jak uvádí Harmon (2012) - „*With the new resolution, the researchers estimate the age of the bone to 74,000 to 82,000 years ago. But that is a wide window, and previous archaeological estimates for the bone are a bit younger, ranging from 30,000 to 50,000 years old*“ -, má velká úskalí.

V časovém období mezi oběma daty vybuchl supervulkán Toba a následovalo drsné zalednění. Podle paleontologů není

možné obě fáze zaměnit a vůdčí fosilie jsou v obou obdobích jiné. Potom by tedy mělo být „špatně“ datování „genetické“, ale ani takto zjednodušené tvrzení není správné. Jako nejpravděpodobnější se zdá interpretace, že „dénisované“ jsou potomci archaických populací *Homo sapiens*, kteří přišli do střední Asie před více jak 80 tisíci lety. Dénisované pak představovali zbytek této populace zdecimované výbuchem supervulkánu a následnou dobou ledovou.

Nabízejí se dvě zajímavé interpretace. Jednak ta, že hybridizace populací dénisovaných s obyvateli Papui-Nové Guineje a Austrálie, i dalších částí jihovýchodní Asie a Oceánie, proběhla těsně po skončení doby ledové, kdy začaly skupiny moderního AMČ migrovat do Papui-Nové Guineje a Austrálie, a potom dénisované vyhynuli. „Příměs“ dénisovanských genů je jen o málo vyšší než neandrtálská u Evropanů a kontinentálních Asiátů. Další možnou interpretací výsledků těchto analýz je, že výrobci „neandrtálských“ nástrojů z území severního a západoasijského Ruska mohli být dénisované, kteří vytvořili „bariéru“ za kterou se dále neandrtálci nešířili.

ZMĚNÁM PŘÍZPŮSOBENÍ NEANDRTÁLCI

Jak jsme již zmínili, neandrtálci byli nízkorostlí s extrémně robustní postavou, dlouhým trupem a velmi robustními, nepříliš dlouhými kostmi končetin, velkým obličejovým skeletem, nízkou dlouhou mozkovnou, a dalšími znaky na lebce i postkraniálním skeletu specifickými pouze pro tuto a žádnou jinou lidskou skupinu. Obývali výhradně Evropu a západní Asii a podle většiny paleontologických i paleoantropologických dokladů se jednalo o vyslovené predátory, kteří lovili velkou a střední zvěř. Neandrtálci měli vynikající termoregulační mechanismy, které jim umožňovaly přežívat velké rychle se střídající teplotní změny tedy, extrémně chladné i teplé období, a to bez zvláštních kulturních adaptací.

Obě lidské formy žily pravděpodobně většinou alopatricky, v místech kontaktu pak bychom měli předpokládat jejich koexistenci populací, zejména pak v Evropě v období mezi 45 - 25 tisíci lety (podle některých badatelů vymřeli neandrtálci v Evropě již před 35 tisíci lety). Podrobné analýzy jednotlivých nalezišť i obou skupin jako celku prokazují, že tyto lidské formy byly zcela odlišné ekologicky, behaviorálně i kulturně, avšak jejich kamenná industrie se nemusela podstatně lišit, což platí zejména pro populace starší 40 tisíc let žijící mimo Afriku.

Některé z lebek prvních zástupců AMČ z Palestiny mají znaky, které připomínají neandrtálce, například v oblasti čelní a týlní. U některých neandrtálců se vyskytuje bradový výběžek, ale menší než u AMČ. Co se týká postkraniálního skeletu, nacházíme v této fázi evoluce společných či překryvných znaků jen velmi málo. Neandrtálci mají jasně kratší kosti končetin,

mohutný soudkovitý hrudník a výrazně robustnější kostry, měli i specificky delší kost stýdkou.

Bohužel zatím máme dostatečné fosilní doklady pouze o evoluci jedné ze skupin, neandrtálců z Evropy a Blízkého východu. O evoluci AMČ v období 100 000 až 45 000 let toho víme mnohem méně. Použitelné doklady navíc pocházejí z regionů mimo Evropu a mediteránní oblast, pocházejí především z Afriky, jihovýchodní Asie a Austrálie.

PŘÍMÍ PŘEDCHŮDCI MODERNÍHO ČLOVĚKA?

Důležitá je fylogeneze lidí, kteří oběma formám moderních lidí předcházeli. V období zhruba před 300 000 - 200 000 lety se v Africe začínají objevovat formy člověka, které mnozí považují za přímé předchůdce anatomicky moderního člověka. Hlavní argumenty však nejsou paleoantropologické, ale archeologické. V souvislosti s těmito nálezy byla totiž nalezena modernější kamenná industrie. Vývoj kamenné industrie v Africe je ovšem velmi složitý a velmi progresivní. Například čepelové industrie nacházíme už téměř před 300 000 lety, avšak nevíme přesně, jaký lidský typ je vytvořil. Je však velmi pravděpodobné, že tvůrcem těchto nástrojů byl archaický *Homo sapiens* a nikoliv AMČ.

Nálezy AMČ z Etiopie z lokality Herto jsou staré 160 000 let a představují je dvě dospělé lebky a jedna dětská lebka řazené do poddruhu *Homo sapiens indaltu*. Lebky mají některé archaické znaky, nemají však žádné znaky typické pro neandrtálce. Nejstarší nález možného AMČ Omo 1 je starý 195 tisíc let není taxonomicky jednoznačný.

Z hlediska paleoantropologického jsou nálezy Omo 1 i Herto považovány za velmi archaické formy AMČ. První jednoznační reprezentanti AMČ se objevují v Africe zhruba před 120-150 tisíci lety a posléze v Palestině před 100 - 80 tisíci lety.

V této době se zřejmě dostávají lidské populace i do jižní a jihovýchodní Asie, ale doklady o existenci populací anatomicky moderního člověka z období před 70 tisíci lety jsou nejasné. Nicméně některé nálezy z východní Asie nevylučují, že Asie mohla být kolonizována již před 100 tisíci lety a většina tehdejších populací byla zdecimována již zmíněným výbuchem supervulkánu Toba a následujícím drastickým ochlazením klimatu a extinkcí některých skupin zvířat, která běžně lovili.

OBROVSKÁ EXPLOZE SUPERSOPKY

Výbuch supervulkánu Toba před 73 000 lety byl pravděpodobně největší sopečnou erupcí od konce prvohor. Tento výbuch byl zhruba padesátkrát mocnější než výbuch sopky Krakatau před sto lety a měl katastrofický dopad zejména na savčí faunu středního svrchního pleistocénu. Vypočtený genetický efekt hrdla láhve po výbuchu zahrnoval u tehdy žijících lidí i dalších

Zatím nevíme, zda neandrtálci jedli pouze červené maso nebo byly součástí jejich potravy také některé rostliny...

středních a velkých savců minimálně 20 generací, ale možná i přes 500 generací. Dá se s velkou pravděpodobností předpokládat, že kromě globálních následků, která se objevila i na lidských populacích obecně, tato ohromná erupce nutně ovlivnila zásadním způsobem lidské populace ve střední, východní a jižní Asii.

Neandrtálci se objevují v jižní Evropě, například v oblasti dnešního Chorvatska a Itálie, na přelomu středního a svrchního pleistocénu, později poměrně rychle osídluji Blízký východ, Evropu a západní Asii. Jejich areál byl vždy omezen výhradně na tuto oblast, kdy východní hranice tvořil Ural, a jižní hranice výskytu procházela v oblasti Perského zálivu.

Porovnáváme-li rozdíly mezi AMČ a neandrtálci, je jasné, že diference obou skupin probíhala v různých geografických regionech a musela započít asi před 200 tisíci lety, protože *Homo sapiens indaltu* starý 160 tisíc let nemá žádné znaky podobné neandrtálcům.

Řada pro neandrtálce typických znaků se totiž vyskytuje výhradně u této skupiny a neznáme je ani u jejich potenciálních předků, a ani u žádné z moderních lidských populací. Některé fosilní doklady z konce minulého století, například nálezy *Homo sapiens* z Jeskyně Kostí ve Španělsku, ukazují, že tato lidská forma mohla vzniknout z některých evropských pozdně středně pleistocenních populací archaického *Homo sapiens*.

JAK VYPADALA JEJICH TVÁŘ?

Obličejový skelet byl velký, silně pneumatizovaný. Neandrtálci měli velké očníce, výrazné, avšak nesegmentované nadočnicové oblouky a velmi širokou a velkou aperturu piriformis. Rozsáhlý skelet obličje, jeho silná pneumatizace a zvláště morfolgie v okolí apertura piriformis je pro neandrtálce specifická a nevyskytuje se v této podobě u žádné jiné lidské formy.

Mozkova neandrtálců byla nízká a dlouhá se specifickým vyboulením v týlní části. Absolutní velikost mozku

byla podobná jako u anatomicky moderního člověka, ale lišil se tvar čelního a týlního laloku a také relativní velikost mozku neandrtálců byla, vzhledem k předpokládané vysoké hmotnosti neandrtálců, poněkud menší než u anatomicky moderního člověka. Kostí končetin neandrtálců byly velmi robustní a krátké. Zvláště robustní pak byly epifyzy dlouhých kostí dolní končetiny. Jeden z typických znaků na kostře trupu a končetin neandrtálců je vysoký počet zhojených poměrně těžkých zranění. Podle Erika Trinkause (Trinkaus & Shipman 1993), který analyzoval kloubní plochy a zpusob jejich zatěžování, byli neandrtálci adaptováni na pohyb ve složitém kopcovitém terénu.

Na počátku evoluce neandrtálců došlo typickým mutacím, které ovlivnily vývoj svalů a tělesných proporcí a odolnosti proti chladu. Působení genů ovlivňujících růst mozkové kůry se zřejmě v počátečních fázích významně nelišilo od AMČ. Vše ukazuje na to, že neandrtálci měli velkou odolnost ke stresu, jak ukazují, mimo jiné, úspěšná zhojení velkých zranění i četná vykloubení článků prstů. Neandrtálci měli zřejmě díky svým genetickým i regulačním zvlátnostem určité specifické, a u jiných lidských populací neobvyklé, fyziologické adaptace. Soudkovitý hrudník spolu s neobvyklými proporcemi těla a končetin (dlouhý mohutný trup a krátké končetiny s krátkým předloktím a bércecm) naznačuje, že fyziologie dýchání mohla být do jisté míry odlišná od anatomicky moderního člověka, a jejich metabolismus byl náročnější na energii. Neandrtálci nebyli zřejmě fyziologicky dostatečně přizpůsobeni k dlouhým usilovným pochodům tak jako AMČ.

TERMOREGULAČNÍ VÝHODA A STRAVA

Velmi důležitý byl rozvoj specifické termoregulace u neandrtálců. Obrovské množství svalové hmoty a relativně velký povrch těla jim umožňoval velmi efektivní termoregulaci. Díky velké svalové hmotě byli schopni vytvářet velké množství tepla a efektivně odolávat bez zvláštního oblečení teplotám

až -20° Celsia. Zároveň však velký povrch těla s množstvím kapilár na povrchu umožňoval také efektivní termoregulaci bez nutnosti pocení a ztrát vody a solí. Tento specifický termoregulační mechanismus byl, spolu s velkou dynamikou sekrece steroidních hormonů, velmi výhodný pro efektivní adaptaci k relativně rychlým tepelným výkyvům v řádu desítek let (Vančata 2012). Takový mechanismus zabezpečoval, spolu se specifickými strukturami lebky, že se neandrtálci v chladu nepotili, protože pocení ve velkých mrazech by bylo pro neandrtálce nebezpečné. Z tohoto důvodu museli mít neandrtálci jen málo podkožního tuku, protože podkožního tuk by produkci tepla zeslabovalo a způsobovalo spouštění produkce potu, což by bylo pro neandrtálce fyziologicky kontraproduktivní a při velmi nízkých teplotách i fatální.

Pro tento způsob adaptací byla nesmírně důležitá potrava neandrtálců. Poměr stabilních izotopů uhlíku a dusíku v kolagenech jasně ukazuje, že neandrtálci jedli „červené“ netučné maso, zatímco AMČ měl pestrou potravu, ve které byly běžné také ryby a různé typy rostlin (Richards & Trinkaus 2009). Tento typ potravy zabezpečoval u neandrtálců, ve spolupráci s příslušnými hormonálními mechanismy, vysoký nárůst svalové hmoty, který zabezpečoval, kromě velkých silných svalů nutných k polokontaktnímu lovu a pohybu v členitém terénu, také specifickou termoregulaci neandrtálců. To by znamenalo, že pro neandrtálce byl pravidelný přísun netučného červeného masa životně důležitý, a proto způsob jejich života odpovídal životu predátorů.

Zatím nevíme, zda neandrtálci jedli pouze červené maso nebo byly součástí jejich potravy také některé rostliny. Neandrtálci sice používali oheň, ale méně pravidelně než AMČ (Roebroeks & Villa 2011), a hlavním účelem bylo zřejmě teplo, občasná tepelná úprava masa a odhánění predátorů. Nemáme žádné doklady o možných sofistikovanějších tepelných úpravách potravy. ►

► Strava neandrtalců musela být jiná v období krutého zalednění a jiná v teplejších obdobích. Z toho plyne, že i potravní strategie a způsob lovu se mohly u skupin žijících v různých klimatických podmínkách dosti významně lišit. Neandrtálci žili převážně stacionárně na jednom místě, nejčastěji v jeskyních nebo pod skalními převisy, a že se z těchto stacionárních táborů vydávali na hvězdicové výpravy. Živili se většinou lovem velké a střední zvěře a doplňkovým sběrem, v teplejších periodách byly potravní zdroje rozmanitější.

PREDÁTOŘI ZÁVISLÍ NA ČERVENÉM MASE

Z ekologického hlediska byli neandrtálci predátoři, kteří lovíli, a to poměrně riskantním způsobem, středně velkou a velkou kořist. Někteří badatelé soudí, že tomu odpovídala i specifická adaptace řezáků, které podle nich sloužily k přidržování předmětů, například kůže nebo masa při jejich zpracovávání kamennými nástroji, případně jiných manipulacích (Vančata 2012). Neandrtálci byli závislí na vysokém denním příjmu kvalitního netučného červeného masa, a proto se museli živit jako jiní predátoři lovcí středně velkou a velkou zvěř.

Vzhledem k předpokládaným vysokým hladinám steroidních hormonů, které lze očekávat u predátorů s polokontaktním způsobem lovu a vysokou odolností ke stresu, mohl být riskantní způsob lovu výhodný z hlediska snižování agresivity ve skupině (Vančata 2012).

Všechny vlastnosti neandrtalců, jejich extrémně vysoký poměr svalové hmoty vůči ostatním tkáním těla v kombinaci s nízkorostlou a robustní postavou i genetické a fyziologické charakteristiky ukazují na to, že neandrtálci byli jediným skutečně biologicky specializovaným lidským druhem. Takový ekologický profil byl typický pro neandrtálské populace v průběhu glaciálů a v nepříznivých podmínkách obecně. Adaptivní strategie mohla být variabilnější podle konkrétních klimatických a ekologických podmínek. V interglaciálech mohli neandrtálci lovit častěji, a to i menší kořist, a živit se masem z čerstvých mřsín větších savců, doplňovat ji i vhodnou rostlinnou stravou, ať už měla charakter digestivní nebo obsahovala vhodné minerály a vitamíny (ibidem).

TĚLESNÉ PROPORCE NEANDRTÁLCŮ

Ve shodě s těmito názory jsou i předpokládané charakteristiky stavby jejich těla a proporce. Neandrtálci byli malí a velmi robustní, výška zřídka přesahovala 170 cm, hmotnost pak mohla být i výrazně přes 80 kg (Vančata 2012), a možná i mnohem více, protože nevíme, zda neandrtálci nemohli mít na některých místech těla, kde není pravděpodobně větší pocení, významnější vrstvu podkožního tuku. Soudě podle svalových úponů i stavby kostry disponovali neandrtálci mimořádnou fyzickou silou

a pravděpodobně byli mnohem silnější, než současní lidé.

Neandrtálci a AMČ žili vedle sebe spíše výjimečně, obývali jiné ekologické niky. AMČ osídlil Evropu a západní Asii asi až před 45 tisíci lety, neandrtálci v období mezi 30 000 a 25 000 lety definitivně vymírají (Finlayson 2004, Harvati 2007, Shipman 2007, Trinkaus 2005). Podrobné studie nalezišť ale naznačují, že koexistence obou lidských forem mohla být častější a v některých regionech také dlouhodobější (Finlayson 2004, Harvati 2007, Shipman, 2007, Wolpoff 2009).

Mezi nejstarší naleziště, kde byly nalezeny kostry neandrtalců, patří Krapina v Chorvatsku a Saccopastore v Itálii (stáří asi 130 000 let), a také nejstarší vrstvy z lokality Tabun (100 000 až 130 000 let). Ze starších nálezů neandrtalců před předposledním velkým zaledněním, jejichž stáří se pohybuje od 80 do 60 tisíc let, je třeba ještě zmínit Tabun B z Palestiny, Shanidar (Šanidar) z Iránu, Regardou a La Ferrasie ve Francii a Monte Circeo z Itálie.

VYMŘENÍ NEANDRTÁLSKÝCH POPULACÍ

Předposlední glaciál s velmi nepříznivými klimatickými podmínkami způsobil, že většina prvních neandrtálských populací nepřežila a genetické vlastnosti a posléze i fenotyp neandrtalců ovlivnil takzvaný efekt hrdla láhve. Podobný efekt lze předpokládat i v průběhu předposledního glaciálního maxima, tedy před cca 68 tisíci lety.

Z populačně genetického hlediska se tedy minimálně dvakrát výrazně změnila frekvence alel neandrtalců, a to způsobem, odpovídá změnám v malých reprodukčně izolovaných populacích. Existují i rozdíly mezi populacemi neandrtalců před předposledním glaciálním maximem (před erupcí supervulkánu Toba) a po něm, a to rozdíly nejen biologické, ale také kulturní (Vančata 2012).

Důležité doklady ze staršího období evoluce neandrtalců jsou skelety neandrtalců z Izraele (Kebara a Amud), evropské nálezy (např. La Chapelle a Le Moustier z Francie, Feldhofer Cave, Neanderthal z Německa, jeskyně Šipka a Kůlna z ČR, a zřejmě i naleziště Gánovce a Šála ze Slovenska a Spy v Belgii). Významné jsou i nálezy západoasijské, například tibie z Teshik Tash (Tešik-Taš) dětský hrob z Kiik-Koba v Uzbekistánu.

V souvislosti s pohřby v jeskyni Šanidar v Iránu se diskutuje, zda neandrtálci pohřbívali své mrtvé, a zda vůbec měli nějakou kulturu sensu stricto. Řada vlastností a nálezových okolností neandrtalců však svědčí proti tzv. akulturaci neandrtalců (Vančata 2012). Nálezy z francouzského St. Césaire prokazují, že neandrtálci vyráběli i čepelovou industrii. Části skeletů z chorvatské Vindija a bulharské Bacho Kiro/Bačo Kiro jsou mladší než 30 000 let, podobně jako nálezy z Iberského poloostrova Zafarraya

a Gibraltaru, který reprezentuje jednu z posledních přežívajících populací. AMČ se objevuje v Evropě už před 45 tisíci lety, což prokazuje, že obě skupiny žily v Evropě současně téměř 20 tisíc let.

TŘI HYPOTÉZY, PROČ A JAK VYHYNULI

Důvody, proč neandrtálci vymřeli, se snaží objasnit tři hypotézy (dle Vančata 2012):

1. Teorie pomalejší reprodukční rychlosti - předpokládá, že neandrtálci měli menší diferenční plodnost, například způsobenou ekologickými faktory po výbuchu supervulkánu Toba;
2. Teorie ekologického vytěsnění - přímé ekologické vytěsnění je nepravděpodobné, protože neandrtálci si s AMČ přímo ekologicky nekonkurovali, pravděpodobnější bylo nepřímé vytěsnění spojené s nižší efektivitou lovu neandrtalců a následným poklesem reprodukční rychlosti;
3. Teorie vícefaktorové - jsou nejpravděpodobnější, protože neandrtálci se postupně dostávali do marginálních ekosystémů. S nedostatkem lovné zvěře v méně příznivém prostředí se mohly projevit i fyziologické následky, jako je horší tepelná adaptace a snížená odolnost ke stresu a následující zpomalující se reprodukce.

Tomu by napovídala i zjevná expanze populací svrchně paleolitických populací AMČ s velmi efektivními prostředky lovu výrazně snižujícími možnost eventuálního zranění a predačního riziku.

ZÁVĚR A TŘI ETAPY VÝVOJE AMČ

AMČ se vyvíjel ve svrchním paleolitu v Evropě a v mediteránní oblasti ve třech základních etapách (aurignacien, gravettién a magdalenien), které lze rozeznat jak v biologických, tak i v ekologických a kulturních charakteristikách této lidské formy. Z hlediska evoluce člověka je nejzajímavější první fáze, aurignacien, která byla donedávna dosti nejasná a plná protikladných hypotéz. Tato etapa zahrnuje evoluci mladopaleolitického člověka v období minimálně od 44 do 31 tisíc let (Benazzi et al. 2011, Higham et al. 2011 a, b, Trinkaus 2005, Zilhão et al. 2007).

Nálezy lidských fosilií z tohoto období je poměrně málo a často jsou fragmentární. Na lebce i postkraniálním skeletu jsou podle některých badatelů patrné některé archaické znaky, které nevylučují hybridizaci neandrtalců a anatomicky moderního člověka (Condemi et al. 2013). Většina těchto znaků je dosti sporná, některé zase ukazují podobnost určitých partií na lebce, ale nijak neprokazují příbuznost či hybridizaci neandrtalců a anatomicky moderního člověka.

Podle nálezů postkraniálního skeletu byli lidé z aurignackého období podobní pozdějším svrchně paleolitickým populacím. Nálezy jsou obvykle v kontextu se starobyloou čepelovou industrií, aurignacienem. Analýza starších čepelových

V souvislosti s pohřby v jeskyni Šanidar v Iránu se diskutuje, zda neandrtálci pohřbívali své mrtvé, a zda vůbec měli nějakou kulturu sensu stricto

industrií, bohunicienu a szeletienu, nebo nečepelové industrie ulluzienu, potvrzují, že AMČ mohl proniknout do Evropy již více než před 45 000 lety (Benazzi et al. 2011, Higham et al 2011 a, b, Trinkaus 2005, Zilhão et al. 2007). Nejdůležitější nálezy z tohoto období pocházejí z Moravy z lokality Mladeč, jejíž stáří by mohlo dosahovat až ke 40 tisícům let. Důležité jsou i nálezy z Francie z lokality Aurignac a z lokality Abri Pataud (40 tisíc let, Higham et al. 2011a), z anglické lokality Kent Cavern (43,5 tisíc let, Higham et al. 2011 b), italské Grotta di Cavallo (43 - 45 tisíc let, Benazzi et al. 2011) a také z krymské

lokality Buran-Kaya/Buran-Kaja (37 tisíc let, Prat et al. 2011). Velmi významné jsou velmi dobře zachovalé nálezy AMČ z rumunské jeskyně Pesteru cu Oase (v současné době redatované na 42 - 38 tisíc let, Zilhão et al. 2007).

Osídlení Evropy bylo nepochybně starší, než se předpokládalo, a to možná započalo před více než 45 tisíc lety a to na velmi rozsáhlém území od Krymu až po Britské ostrovy.

Otázkou je, zda se první kolonizační vlna započala po pobřeží v mediteránní oblasti, a pak se AMČ dále šířil na západní

a východní pobřežní části Evropy a potom kolonizoval kontinentální Evropu, nebo se jednalo o jednu mohutnou kolonizační vlnu. Výskyt nečepelových industrií u nejstarších kolonistů vyvolává otázku, jaký byl význam čepelových industrií u AMČ. Jisté je, že podobné kolonizační vlny proběhly i v jihozápadní Asii a - podle genetických údajů - možná i v Severní Americe. ●

LITERATURA:

- ANTÓN S. C., SPOOR, F., FELLMANN, C. D., & SWISHER III, C. C. (2007). Defining Homo erectus: Size Considered. In HENKE, W., TATTERSALL, I., & HARDT, T. (Eds.), Handbook of Paleoanthropology, Vol III: Phylogeny of Hominids (1655-1694). Berlin Heidelberg New York: Springer Verlag.
- ARMITAGE, S. J., JASIM, S. A., MARKS, A. E., PARKER, A. G., USIK, V. I., & UERPMANN, H.-P. (2011). The Southern Route "Out of Africa": Evidence for an Early Expansion of Modern Humans into Arabia. *Science*, 331, 453-456.
- BAE, C. J., (2010). The Late Middle Pleistocene Hominin Fossil Record of Eastern Asia: Synthesis and Review. *Yearbook of Physical Anthropology*, 53, 75-93.
- BALTER, M., & GIBBONS, A. (2002). Were 'Little People' the First to Venture Out of Africa? *Science*, 297, 26-27.
- BENAZZI, S., DOUKA, K., FORNAI, C., BAUER, C., KULLMER, O., SVOBODA, J., PAP, I., MALLEGINI, F., BAYLE, P., COQUERELLE, M., CONDEMI, S., RONCHITELLI, A., HARVATI, K., WEBER, & G. W. (2011). Early dispersal of modern humans in Europe and implications for Neanderthal behaviour. *Nature*, 479, 525-528.
- BURBANO, H. A., HODGES, E., GREEN, R. et al., (2010): Targeted investigation of the Neandertal genome by array-based sequence capture. *Science*, 328, 723-725.
- CARLSON, K. J., STOUT, D., JASHASHVILI, T., DE RUITER, D. J., TAFFOREAU, P., CARLSON, K., & BERGER, L. R. (2011). The Endocast of MH1, Australopithecus sediba. *Science*, 333, 1402-1407.
- COLLARD, M., & WOOD, B. A. (2007). Defining the Genus Homo. In HENKE, W., TATTERSALL, I., & HARDT, T. (Eds.), Handbook of Paleoanthropology, Vol III: Phylogeny of Hominids (1575-1610). Berlin Heidelberg New York: Springer Verlag.
- CONDEMI, S., MOUNIER, A., GIUNTI, P., MARTINA LARI, M., CARAMELLI, D., & LONGO, L. (2013). Possible Interbreeding in Late Italian Neanderthals? New Data from the Mezzena Jaw (Monti Lessini, Verona, Italy). *PlosOne*, 8, e59781.
- FINLAYSON, C. (2004). Neanderthals and Modern Humans: An Ecological and Evolutionary Perspective. New York: Cambridge University Press.
- GABUNIA, L., VEKUA, A., LORDKIPANIDZE, D., & SWISHER III, C. et al. (2000). Earliest Pleistocene Hominid Cranial Remains from Dmanisi, Republic of Georgia: Taxonomy, Geological Setting, and Age. *Science*, 288, 1019-1025.
- GREEN, R. E., KRAUSE, J., & BRIGGS, A. W. et al. (2010). A draft sequence of the Neandertal genome. *Science*, 328, 710-722.
- GREEN, R. E., MALASPINAS, A.-S., & KRAUSE, J. et al. (2008). A

- complete Neandertal mitochondrial genome sequence determined by high-throughput sequencing. *Cell*, 134, 416-426.
- HARMON, K (2012). New DNA Analysis Shows Ancient Humans Interbred with Denisovans. *Scientific American* [online]. [cit. 2012-08-30]. Dostupné z WWW: <http://www.scientificamerican.com/article.cfm?id=denisovan-genome>
- HARVATI, K. (2007). Neanderthals and their Contemporaries. In HENKE, W., TATTERSALL, I., & HARDT, T., (Eds.), Handbook of Paleoanthropology, Vol III: Phylogeny of Hominids (1717-1748). Berlin Heidelberg New York: Springer Verlag.
- HIGHAM, T., JACOBI, R., BASELL, L., BRONK, R. C., CHIOTTI, L., & NESPOULET, R. (2011a). Precision dating of the Palaeolithic: A new radiocarbon chronology for the AbriPataud (France), a key Aurignacian sequence. *Journal of Human Evolution*, 61, 549-563.
- HIGHAM, T., COMPTON, T., STRINGER, C., JACOBI, R., ŠAPIRO, B., TRINKAUS, E., CHANDLER, B., GRÖNING, F., COLLINS, C., HILLSON, S., O'HIGGINS, P., FITZGERALD, C., & FAGAN, M. (2011b).The earliest evidence for anatomically modern humans in northwestern Europe. *Nature*, 479 (7374), 521-524.
- KRAUSE, J., FU, Q., GOOD, J. M., VIOLA, B., SHUNKOV, M. V., DEREVIANKO, A. P., & PÁÁBO, S., (2010). The complete mitochondrial DNA genome of an unknown hominin from southern Siberia. *Nature*, 464, 894-897.
- KRAUSE, J., LALUEZA-FOX, C., ORLANDO, L., ENARD, W., GREEN, R. E., BURBANO, H. A., HUBLIN, J.-J., HANNI, C., FORTEA, J., DE LA RASILLA, M., BERTRANPETIT, J., ROSAS, A., & PÁÁBO, S., (2007). The Derived FOXP2 Variant of Modern Humans Was Shared with Neandertals. *Current Biology*, 17, 1-5.
- LORDKIPANIDZE, D., VEKUA, A., FERRING, R., RIGHTMIRE, G. P., AGUSTI, J., & KILADZE, G. et al. (2005). The earliest toothless hominin skull. *Nature*, 434, 717-718.
- LORDKIPANIDZE, D., JASHASHVILI, T., VEKUA, A., PONCE DE LEON, M. S., ZOLLIKOFER, C. P., & RIGHTMIRE, G. P. et al. (2007). Postcranial evidence from early Homo from Dmanisi, Georgia. *Nature*, 449, 305-310.
- MARICIC, T., GÜNTHER, V., GEORGIEV, O., GEHRE, S., CURLIN, M., SCHREIWEIS, C., NAUMANN, R., BURBANO, H. A., MEYER, M., LALUEZA-FOX, C., DE LA RASILLA, M., ROSAS, A., GAJOVIC, S., KELSÓ, J., ENARD, W., SCHAFFNER, W., & PÁÁBO, S. (2013). A recent evolutionary change affects a regulatory element in the human FOXP2 gene. *Mol Biol Evol*. 30(4), 844-852.
- MCBREARTY, S., & BROOKS, A. S. (2000). The Revolution that Wasn't: A New Interpretation of the Origin of Modern Human Behavior. *Journal of Human Evolution*, 39, 453-563.
- MEYER, M., KIRCHER, M., GANSAUGE, M.-T., LI, H., RACIMO, F.,

- MALLICK, S., SCHRAIBER, J. G., JAY, F., PRÜFER, K., & DE FILIPPO, C. et al. (2012). A High-Coverage Genome Sequence from an Archaic Denisovan Individual. *Science*, 338(6104), 222-226.
- PRAT, S., PEAN, S. C., CRÉPIN, L., DRUCKER, D. G., SIMON, J., PUAUD, S. J, VALLADAS, H., LÁZNIČKOVÁ-GALETOVÁ, M., VAN DER PLICHT, J., & YANEVICH, A. (2011). The Oldest Anatomically Modern Humans from Far Southeast Europe: Direct Dating, Culture and Behavior. *PlosOne*, 6, e20843.
- REICH, D., GREEN, R. E., & KIRCHER, M. et al., (2010). Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia. *Nature*, 468, 1053-1060.
- RIGHTMIRE, G. P. (2007). Later Middle Pleistocen Homo. In HENKE, W., TATTERSALL, I., & HARDT, T., (Eds.), Handbook of Paleoanthropology, Vol III: Phylogeny of Hominids (1695-1716). Berlin Heidelberg New York: Springer Verlag.
- RICHARDS, M. P., & TRINKAUS, E. (2009). Isotopic evidence for the diets of European Neanderthals and early modern humus. *PNAS*, 106, 16034-16039.
- ROEBROEKS, W., & VILLA, P. (2011). On the earliest evidence for habitual use of fire in Europe. *PNAS*, 108 (13), 5209-5214.
- SHIPMAN, P. (2008). Separating "us" from "them": Neanderthal and modern human behavior. *PNAS*, 105 (14), 14241-14242.
- TRINKAUS, E. (2005). Early Modern Humans. *Annual Revue of Anthropology*, 34, 207-30.
- TRINKAUS, E., & SHIPMAN, P. (1993). The Neandertals: Changing the Image of Mankind. New York: Alfred A. Knopf Publishers.
- VANČATA, V. (2012). Paleoantropologie a evoluční antropologie. Praha: Nakladatelství PedF UK v Praze.
- VEKUA, A., LORDKIPANIDZE, D., RIGHTMIRE, G. P. et al. (2002). A New Skull of Early Homo from Dmanisi, Georgia. *Science*, 297, 85-89.
- WOLPOFF, M. H. (1999). *Paleoanthropology*. Second edition. Boston: McGraw-Hill.
- WOLPOFF, M. H. (2009). How Neandertals Inform Human Variation. *American Journal of Physical Anthropology*, 139, 91-102.
- ZILHÃO, J., TRINKAUS, E., CONSTANTIN, S., MILOTA, Š., GHERASE, M., SARCIANA, L., DANCUI, A., ROUGIER, H., QUILÉS, J. & RODRIGO, R. (2007). The Pesteru cu Oase people, Europe's earliest modern humans. In MELLARS, P., BOYLE, K., BAR-YOSEF, O., & STRINGER, C. (Eds.), Rethinking the human revolution: New behavioural and biological perspectives on the origin and dispersal of modern humans (249-262). Cambridge: McDonald Institute for Archaeological Research.