

# Vznik a evoluce neantropoidních primátů

## ***Evoluce nejstarších primátů***

### **Vznik primátů jako evoluční linie**

Vznik primátů byl daleko složitější, než se soudilo ještě v devadesátých letech a započal mnohem dříve, než se v minulém století odhadovalo na základě fosilních dokladů. Souvisí to mimo jiné i se vznikem skupiny placentálních savců jako takové, který se předpokládá, na základě paleontologických i molekulárně biologických dokladů nejméně před 125 milióny lety. Molekulárně biologické studie ukazují, že primáti vznikli již před 85 miliony let tedy hluboko v druhohorách, a linie *Strepsirrhina* a *Haplorrhina* se oddělily nejpozději před 75 miliony lety (**Obr. 1**). Není dokokonce vyloučen ani rozdílný biogeografický původ obou skupin, tedy Laurasie pro strepsirrhyní primáty a Gondwana pro haplorrhiní primáty. Problém je však v tom, že tito druhohorní předci primátů, jakož i předci mnoha dalších skupin savců, se dnešním primátům podobali jen velmi málo. Právě schopnost rozeznávání nejstarších primátů, jejich základní morfologických znaků i jejich fylogeneze se ukázala jako vážný problém, zvláště v souvislosti s výsledky molekulárně biologických systematických analýz.

Proto byly evolučními biology zavedeny nové fylogenetické kategorie, kmenová skupina (linie – stem lineage) a vrcholová skupina (linie – crown lineage) vycházející z jedné z modifikací kladistických metod (Sargis 2007). Kmenové skupiny nutně musí být obtížně rozeznatelné, nemusí mít ještě vhodné morfologické znaky, nebo je můžeme považovat za příliš archaické. Mnozí badatelé proto soudí, že nejlepším příkladem o tom jak mohli vypadat je pravděpodobně dení tana rodu *Ptilocercus*. Proto kmenové linie a skupiny můžeme detekovat a definovat pouze velmi důkladnou a konzervativní srovnávací analýzou. Historie ukazuje, že pokud je taková analýza opřena o spekulativní konstrukty typu evoluce velikosti mozku u homininů je naděje na úspěch určení nejstarších forem velmi malá, to ukázala mimo jiné i analýza skeletu archaických homininů ardititka nebo ororina.

Dále se musí zpřesnit mnohé interpretace vyplývající buď z lineárně chápaného hierarchicky uspořádaného evolučního procesu, nebo z nesprávných interpretací tradičních komparativních morfologických studií. Dnes je jasné, že mnohé z vlastností považovaných za typické pro primáty vznikly již u společných předků nejstarších protoprimátů a nebo dokonce již u předků primátů. Překvapivě se nejedná jen o znaky morfologické jako je uchopovací schopnost končetin, ale také i percepční struktury středního mozku a mezimozku, fyziologické vlastnosti nebo adaptivní mechanismy související s ekologií nejstarších primátů. Není pochyb o tom, že rozvoj nejstarších euprimátů, primátů *sensu stricto*, je úzce svázán s evolucí krytosemenných rostlin a ekosystémů, které vytvořili, zejména pak hmyzími druhy vázanými na tento typ ekosystémů. Jejich předchůdci žili v jiných typech ekosystémů, není však pochyb o tom, že byli stromoví, pravděpodobně všežraví, měli relativně rozvinuté uchopovací schopnosti končetin a systém percepce, který v zásadě odpovídal percepci současných poloopic.

K zásadním změnám došlo i v systematickém zařazení primátů. Primáti jsou řazeni do magnořádu *Euarchontoglires* a velkořádu *Euarchonta* spolu s velkořádem *Glires* kam patří zajícovití a hlodavci. Do velkořádu *Euarchonta* pak patří, vedle řádu *Primates*, řády *Dermoptera* (poletuchy) a *Scandentia* (tany). Zásadní obrat do chápání fylogeneze primátů vneslo podrobné zkoumání nejstarší známé skupiny primátů, kteří se dříve označovali jako

archiprimáti, skupiny 11 čeledí paleocénních a eocénních primátů řazených do infrařádu *Plesiadapiformes*.

### **První primáti – infrařád *Plesiadapiformes* – prapředci nebo příbuzní?**

V současné době se velmi výrazně změnil názory na fylogenezi a systematiku primátů. Vládne téměř všeobecná shoda, že archaické, kmenové, skupiny primátů (stem primate groups – lineages) se objevují již před více jak 80 miliony lety tedy zhruba ve střední svrchní křídě (Obr. 1). Primáti v tomto období prodělali jednu nebo více adaptivních radiací, které podle všeho souvisely i rozvoje krytosemenných rostlin a ekosystémů, které vytvářely.

Koncem křídě se primáti rozdělují na dva infrařády – *Plesiadapiformes* a *Euprimataformes*. *Plesiadapiformes* představují velmi různorodou polyfyletickou skupinu archaických čeledí primátů. Některé skupiny jsou velmi starobylé, konzervativní a zřejmě nesespecializované, jiné pak velmi úspěšné a diversifikované. Infrařád *Euprimataformes* pak sdružuje archaické *Plesiadapoidea* a *Euprimates* – vrcholové linie primátů – tedy primáty, kteří splňují systematická kritéria vycházející z charakteristik známých u moderních primátů, fosilních i žijících.

Tato systematika mimo jiné i velmi přijatelným způsobem vysvětluje postupný vznik komplexů znaků typických pro primáty a to tak, že jsou dobře slučitelné se současnými poznatky geologie, paleoekologie a paleobiogeografie, paleontologie, genetiky a vývojové morfologie a také s poznatky neurověd. Nová systematika primátů také poměrně věrohodně vysvětluje postupný vznik komplexů znaků, které byly připisovány primátům jako znaky taxonomické, a které dobře vystihují i možné adaptace vedoucí ke vzniku *Euprimates* a zejména antropoidních strepsirrhinů primátů - vyšších primátů *sensu lato* (**Obr. 2**).

Komplex znaků charakterizujících primáty jako fylogeneticky chápaný taxon můžeme rozdělit na znaky sice pro primáty obecné, jejichž původ je však starší, znaky spojené s vývojem společného předka plesiadapiformních a euprimataformních primátů, znaky společné plesiadapoidům a euprimátům a znaky typické pouze pro euprimáty. Tyto znaky se obvykle definují na základě komplexů znaků, o kterých se předpokládá, že byly typickými adaptačními komplexy starobylých primátů.

1. **Znaky spojené s uchopováním** – tedy adaptace k životu ve stromech a keřích. Podle analýz fosilního materiálu i výzkumu archaických žijících příbuzných primátů je zcela evidentní, že již předci nejstarších primátů – tedy euarchotní savci – byli přizpůsobeni k životu ve stromech. ***Jedná se tedy o symplesiomorfni znak, který je sice typický pro primáty, ale vznikl již dříve.***
2. **Znaky spojené se skákáním** – adaptace na stromové prostředí s případnou predací na malou pohyblivou kořist. ***Tento znak se vyskytuje pouze u některých skupin euprimátů a tudíž to není znak typický pro primáty,*** navíc fosilní doklady prokazují, že nejstarší primáti byli spíše býložraví, eventuálně všežraví, a jejich potrava byla, podle charakteristik zubů, spíše měkka.
3. **Znaky na zubech (a čelistech) spojené s převažující býložravostí** – vše nasvědčuje tomu, že toto je ***znak charakteristický pro všechny primáty.*** Navíc někteří badatelé zpochybňují, že první primáti byli velmi malí, srovnatelní s tanami. To potvrzuje i velikost známých archaických plesiadapoidních primátů.
4. **Znaky související se zlepšováním vizuálního systému a typu percepce s významnou úlohou zraku** – ***tento komplex znaků je nepochybně významný a typický pro primáty, avšak vyvíjel se postupně,*** některé podkorové struktury mozku jsou neobyčejně starobylé, a typicky specializované pouze pro primáty, jiné jsou relativně mladé a typické pouze pro euprimáty, nebo pouze pro antropoidní, vyšší primáty, a jiné se vyvíjely paralelně u haplorrhinů a strepsirrhinů primátů.

- a) Zvětšování očí a očnic, které se uzavírají – tento znak všeobecně uznávaný jako typický a systematicky významný komplex znaků *se objevuje až u euprimátů a podle všeho se vyvíjel paralelně u haplorrhiních a strepsirrhiních primátů*. Větší počet světločivných buněk a sbíhající se, nebo paralelní, oční osy totiž umožňují kvalitnější a ostřejší vidění u poloopic, což může být důležité při nočním, nebo alespoň částečně nočním způsobu života polopic. To je také ve shodě s výskytem *tapetum lucidum* v zadní části oční bulvy a vlhkým „savčím“ rhinariem - nozdrami). U vyšších primátů je tento komplex výhodný pro vývoj stereoskopického trichromatického vidění.
- b) Zvětšování a přestavba mozku, zejména v korových oblastech souvisejících se zrakem – *tento znak je typický zase pouze pro euprimáty* – studie lebek plesiadapiformních i plesiadapoidních primátů to jednoznačně prokazují.
- c) Zmenšování čichového aparátu a s tím související zkracování čelistí – *i tento znak je typický pouze pro euprimáty* – u jiné skupiny primátů se taková adaptace nevyskytuje.

5. *Bulla petrosa* je typický primátí znak, ale jeho existence byla **prokázána pouze u euprimátimorfních primátů** – její adaptivní význam, pokud vůbec nějaký má, není prokázáný.

Jaké jsou tedy znaky typické pro primáty? Lze vůbec primáty jako řád jednoznačně charakterizovat? Současné výzkumy prokázaly, že taková charakteristika možná je (Obr. 2).

1. **Znaky charakterizující řád *Primates***: 1. Prodloužený třetí molár se současným zvětšením hypoconulidu; 2. Přítomnost postprotocingula na horních molárech, 3. Prodloužení článků prstů ruky.
2. **Znaky charakterizující infrařád *Euprimataformes (Plesiadapini, Euprimates)***: 1. Relativně krátké metatarsy, 2. nehet na palci ruky, 3. Přítomnost *bulla petrosa*
3. **Znaky charakterizující polořád *Plesiadapoida* - nadčeleď *Plesiadapoidea*** – tři archaické moláry, variabilní chrup, chybění uzavřené orbity, velmi úzké dlouhé splanchocranium s velkou čichovou oblastí, jasné důkazy nehtu pouze na palci ruky možné drápky na dlouhých prstech ruky a prstech nohy.
4. **Znaky typické pro *Euprimates***: 1. Prodloužení tarzů, 2. Zvětšení processus peronaeus na prvním metatarsu (halluxu), 3. Dopředu směřující alespoň částečně uzavřené orbity a relativně krátké splanchocranium (snout).

Je zjevné, že systematická charakteristika primátů stále není uspokojivá, samozřejmě s výjimkou skupiny *Euprimates*. Ta je ovšem taxonomicky dosti nestandardní, jedná se o *ad hoc* systematickou kategorii odpovídající kmenové kategorii PhyloCodu. V podstatě se jedná o sdružení polořádů *Strepsirrhina* a *Haplorrhina*, které se podle molekulární taxonomie oddělily již ve střední křídě a jako vrcholové linie se vyvíjely zcela nezávisle.

První euprimáti se objevují před 60 až 70 miliony lety (odhad je 62 milionů let) v nejstarších třetihorách, spodním paleocénu. Vznik řádu primátů se předpokládá (např. Tavaré et al. 2002) velmi pravděpodobně v průběhu křídě mezi 80 a 90 miliony lety. Tento názor je dnes všeobecně přijímán a mnozí badatelé, kteří srovnávají současné savce a nejstarší primáty, jsou přesvědčeni, že primáti jsou neobyčejně starobylou skupinou savců, nicméně se také shodují, že euprimáti, jako z dnešního hlediska systematiky konzistentní skupina, vznikají až koncem křídě.

Problémem ovšem je, že jeden ze žhavých kandidátů na nejstaršího známého primáta (tedy správně representanta nejstarší „vrcholové“ linie primátů), *Purgatorius*, rod z přelomu druhohor a třetihor, má velmi archaické znaky a podle všeho reprezentuje spíše jednu z „kmenových“ linií primátů. Jak ukázaly výzkumy z devadesátých let je rodem parafyletickým a má také mnoho dalších velmi archaických znaků. *Purgatorius* bývá proto

řazen některými paleontology do samostatného podřádu *Primatiformes* nebo dnes nově stanového infrařádu (??) *Plesiadapiformes*, který reprezentuje nejstarobylější známé formy primátů.

Za nejstarší primáty jsou mnohými paleoantropology a paleontology považováni zástupci infrařádu, dříve podřádu, *Plesiadapiformes* (Tabulka 1). Tato skupina je z hlediska fylogenetické definice velmi komplikovaná a podle dnešních názorů minimálně bifyletická. Reprezentuje jednak velmi starobylé čeledi a jednak euprimátům příbuzné čeledi řazené do nadčeledi *Plesiadapoidea*.

Přísně vzato je situace ještě složitější. Skupina plesiadapiformních primátů (sensu Fleagle 1998) zahrnuje v současné době 11 čeledí: *Carpolestidae*, *Plesiadapidae*, *Saxonellidae*, *Microsyopidae*, *Paromomyidae*, *Picromomyidae*, *Purgatoriidae*, *Micromomyidae*, *Toliapinidae*, *Palaechthonidae*, and *Picrodontidae*.

Čeledi *Carpolestidae*, *Plesiadapidae*, *Saxonellidae* jsou příbuzní euprimátů a dnes je řadíme spolu s euprimáty do skupiny *Euprimatiformes*. Čeledi *Microsyopidae* a *Micromomyidae* mají naopak celou řadu velmi archaických znaků a jsou zřejmě fylogeneticky příbuzné čeledi *Purgatoriidae*. Tato skupina podle všeho představuje „kmenové primáty“ a zdá se, že některé čeledi nejsou ani monofyletické, takže jejich význam pro fylogenezi primátů se stále diskutuje. Další spornou skupinou je zatím nepříliš dobře dokumentovaná čeleď *Toliapinidae*, která je některými autory považována za příbuznou euprimátů, ale vzhledem k možné bifyletičnosti skupiny je její zařazení v systému primátů zatím nejisté.

Čeledi *Paromomyidae*, *Picromomyidae*, *Palaechthonidae* a *Picrodontidae* pak představují skupiny s vlastnostmi typickými pro skupinu *Plesiadapiformes*.

## **Infrařád *Plesiadapiformes***

Všechny analýzy prokazují, že infrařád *Plesiadapiformes* v původním pojetí, tedy včetně plesiadapoidů a bez purgatoriidů je skupina jednoznačně polyfyletická (**Obr. 3**). Většina čeledí, více či méně specializovaných, vytvářela velmi úspěšnou skupinu starotřetihorních savců. O zařazení plesiadapiformních čeledí do řádu *Primates* se diskutuje již dlouhou dobu, protože vedle mnoha často neobvyklých specializací mají *plesiadapimorfni primáti* (ve smyslu původní polyfyletické skupiny) množství velmi archaických, skutečně starobylých znaků, které spojují jak velmi archaické skupiny, s výjimkou purgatoriů, tak i skupiny příbuzné euprimátům. Jsou to například otevřená orbita a malý mozek s velkým čichovým lalokem. Tomu odpovídá i dlouhý vpřed vyčnívající skelet splanchnokrania tvořící čumák podobně jako u hmyzožravců nebo hlodavců, archaická stavba basicrania a kostěného ucha a také drápky, nikoliv nehty, na prstech rukou i nohou. I u nadčeledi *Plesiadapoidea* je totiž prokazatelný nehet, podle dosud dostupných fosilních dokladů, jen na palci ruky.

Nejasné jsou i některé znaky chrupu těchto primátů. Tato archaická skupina je skutečně rozmanitě specializovaná (**Obr. 4**), což je zvláště patrné na jejich chrupu. Původní zubní vzorec 2.1.3.3 je jednou z překážek jednoznačné fylogenetické interpretace, protože u pokročilejších skupin polořádů *Strepsirrhina* i *Haplorrhina* je původní zubní vzorec 2.1.4.3. Avšak u mnoha čeledí je počet zubů redukován, a ve většině případů jsou zjevné specializace zubů. Nejnápadnější jsou bodcovité řezáky, které se vyskytují u řady druhů této starobylé skupiny savců. Vzhledem k těmto neobyčejně starobylým, avšak apomorfním (odvozeným) znakům, a také proto, že i euprimátům příbuzní *Plesiadapoidea* mají pouze tři premoláry, je třeba systematiku plesiadapiformních primátů stále nutno považovat za otevřenou.

Faktem ale je, že pokud budeme považovat výsledky molekulárně genetických analýz za relevantní, tedy že ke vzniku moderních linií primátů, haplorrhiních a strepsirrhiních primátů došlo zhruba před 80 – 75 miliony lety ve velmi komplikované a relativně velmi

rychlé adaptivní radiaci (trvala cca 3 - 5 milionů let) je otázka příbuznosti euprimátů a plesiadapiodů spíše formální. Proto je pro nás daleko důležitější jejich význam pro vysvětlení vzniku adaptací a znaků euprimátů, než samotná míra příbuznosti s liniemi poloopic, nártounů a vyšších primátů. Ostatně další problém je, že mnohé ze znaků v evoluci savců vznikaly paralelně na základě podobného, nebo i shodného, vývojového vzorce daného velmi podobnou strukturou determinujících genetických komplexů, například HOX genů. Toto je důležité předpokládat také pro evoluci jednotlivých linií primátů, kdy mnohé znaky vznikaly zjevně nezávisle.

Nejstarším a nejstarobylejším doloženým zástupcem této skupiny je rod *Pandemonium*, který má některé znaky podobné rodu *Purgatorius*. Je to rod příbuzný čeledi *Picrodontidae*. I když zatím nemáme dostatečné množství nálezů, je možné, že právě *Pandemonium* představuje prototyp prvních zástupců plesiadapiformních primátů *sensu stricto* tedy bez euprimatomorfních čeledí.

Čeď *Paromomyidae* představovala také vůbec nejdéle existující a geograficky nejrozšířenější skupinu plesiadapiformních primátů. Známý a poměrně dobře prozkoumaný je rod *Ignaciaus*, jeho blízký příbuzný žil dokonce daleko za polárním kruhem.

Nejmladší skupinou je čeď *Microsyopidae*, která vznikla až na konci paleocénu a přežívala ještě v průběhu celého eocénu. Jedná se však o skupinu velmi archaickou, která žila již spolu s nejstaršími skupinami euprimátů.

## **Infrařád Euprimataformes**

### **Polořád Plesiadapoida**

Pro plesiadapoidy jsou typické tři premoláry, tři archaické moláry, variabilní chrup, otevřená orbita, velmi úzké dlouhé splanchnocranium s velkou čichovou oblastí. Dnes máme jasné důkazy o existenci nehtu pouze na palci ruky možné drápky na dlouhých prstech ruky a prstech nohy (Obr. 2). Otázkou je, zda je možné, aby se jednalo o klasické drápky vznikající jako derivát kůže, anebo na ostatních prstech byly archické pseudodrápky vznikající jako derivát pouze z pokožky, podobně jak tomu je u všech euprimátů.

Nejznámější a zřejmě i nejlépe prostudovanou čeledí plesiadapiodů je čeď *Plesiadapidae*. Nejlépe prozkoumaným a také potravně i velikostně nejvíce diversifikovaným rodem je rod *Plesiadapis*. Byla to skupina evolučně i ekologicky velmi úspěšná. Existovalo mnoho různých forem plesiadapidů lišících se velikostí i stupněm specializace. Některé jeho druhy byly velikostí dosti malé, jiné patřily mezi největší známé zástupce této skupiny.

Důležitá je čeď *Carpolestidae*, jejíž zástupci sice představují zajímavě specializovanou skupinu, například měli nápadně velký poslední premolár na dolní čelisti a poslední dva premoláry na čelisti horní, avšak také skupinu s relativně pokročilými znaky, zejména na postkranialním skeletu. Tyto znaky je původně řadily do velmi specializovaných skupin plesiadapiformních primátů, ale výzkumy z poslední doby ukazují, že se jedná o skupinu příbuznou euprimátům a důležitou pro pochopení jejich vzniku.

V poslední době byly nalezeny čelisti, lebka a skelet končetin rodu *Carpolestes*, které prokazují určité vazby s euprimáty, zejména v podobnosti stavby skeletu končetin a rozvinutou uchopovací schopností autopodia včetně prokazatelné existence palce na nehtu ruky. Současní badatelé se proto domnívají, že čeledi *Plesiadapidae* a *Carpolestidae* by mohli být, navzdory velkým specializacím chrupu, příbuzné euprimátům, podobně jako čeď *Saxonellidae*.

Všeobecně se můžeme říci, že morfologie premolárů a molárů plesiadapoidů, byť vykazuje řadu archaických znaků, je velmi podobná euprimátům, což je důležité pro jejich

zařazení do skupiny euprimataformních primátů. Dalším důležitým znakem je euprimátům podobná bulla petrosa a existence nehtu na palci ruky. Vzhledem k redukci zubů není vyloučené, že v původním zubním vzorci plesiadapoidů byly 4 a nikoliv 3 premoláry.

Tab. 1 - Systematika plesiadapoidních primátů

Šystem. skup.	Rod	Perioda	Výskyt	Hmotnost	Zubní vzorec	
<i>Plesiadapiformes</i>						
<i>Purgatoriina</i> incertae sedis						
<b>Purgatoriidae</b>	<b>Purgatorius</b>	raný paleocén	N.Am.	80	3.1.4.3	
<b>Micromomyidae</b>	<b>Micromomys</b>	pozdní paleocén - raný eocén	N.Am.	10		
	<b>Tinimomys</b>	raný eocén	N.Am.	17	?/1.0.3.3	
	<b>Chalicomomys</b>	raný eocén	N.Am.	12		
<b>Microsyopidae</b> <b>Toliapinidae??</b>	<b>Navajovius</b>	pozdní paleocén - raný eocén	N.Am.	32	?1.3.3/1.1.3.3 or 2.1.2.3	
	<b>Berruvius</b>	pozdní paleocén - raný eocén	Eur.	25		
	<b>Niptomomys</b>	raný eocén	N.Am.	35	?/1.1.3.3	
	<b>Uintasorex</b>	střední - pozdní eocén	N.Am.	45	?/1.0.3.3	
	<b>Toliapinidae??</b>	<b>Avenius</b>	raný eocén	Eur.	8	
		<b>Microsyops</b>	eocén	N.Am.	433-1817g	2.1.3.3/1.0.3.3
		<b>Arctodontomys</b>	raný eocén	N.Am.	350	
		<b>Craseops</b>	pozdní eocén	N.Am.	2015	
		<b>Megadelphus</b>	raný eocén	N.Am.	2721	
		<b>Myrmekomomys</b>	raný eocén	N.Am.	17	
		<b>Polořád Plesiadapina</b>				
<b>Paromomyidae</b>	<b>Paromomys</b>	střední paleocén	N.Am.	210	2.1.3.3/2.1.3.3	
	<b>Ingnacius</b>	střední paleocén - pozdní eocén	N.Am.	105	2.1.2.3/1.0.1-2.3	
	<b>Phenacolemur</b>	pozdní paleocén - střední eocén	N.Am., Eur.	48-414g	?2.1.3.3/1.0.1.3	
	<b>Elwynella</b>	střední eocén	N.Am.	184		
	<b>Simpsonlemur</b>	raný eocén	N.Am.	171		
	<b>Dillerlemur</b>	raný eocén	N.Am.	419		
	<b>Pulverflumen</b>	raný eocén	N.Am.	619		
	<b>Arcius</b>	raný eocén	Eur.	76		
<b>Palaechthonidae</b>	<b>Palaechton</b>	střední - pozdní paleocén	N.Am.	160	2.1.3.3/2.1.3.3	
	<b>Plesiolestes</b>	střední - pozdní paleocén	N.Am.	147-563g	probably 2.1.3.3/2.1.3.3	
	<b>Talpoenach</b>	střední paleocén	N.Am.	300	probably 2.1.3.3/2.1.3.3	
	<b>Torejonia</b>	střední paleocén	N.Am.	575		
	<b>Palenochtha</b>	střední - pozdní paleocén	N.Am.	22	2.1.?.3.3/2.1.3.3	
	<b>Premnoides</b>	střední paleocén	N.Am.	201		
<b>Picrodontidae</b>	<b>Picrodus</b>	střední - pozdní paleocén	N.Am.	40	?/2.1.2.3	
	<b>Zanycteris</b>	pozdní paleocén	N.Am.		?/1.3.3/?	
	<b>Draconodus</b>	střední paleocén	N.Am.	200		
<b>Picromomyidae</b>	<b>Picromomys</b>	raný eocén	N.Am.	10		
	<b>Alveojuntus</b>	střední eocén	N.Am.			
<b>Infrařád Primatoformes</b>						
<b>Polořád Plesiadapoida incertae sedis</b>						
<b>Plesiadapidae</b>	<b>Pandemonium</b>	raný paleocén	N.Am.	220	very archaic (? 2.1.3.3)	
	<b>Pronothodectes</b>	střední-pozdní paleocén	N.Am.	170	2.1.3.3/2.1.3.3	
	<b>Nannodectes</b>	pozdní paleocén	N.Am.	190-400g	2.1.3.3/1.0-1.3.3	
	<b>Plesiadapis</b>	pozdní paleocén - raný eocén	N.Am., Eur.	300-3000g	2.0 or 1.3.3/1.0.2/3.3	
	<b>Chiromyoides</b>	pozdní paleocén - raný eocén	N.Am., Eur.	170	1.?.?.3.3/1.0.2.3.	
	<b>Platychoerops</b>	raný eocén	Eur.	1887	?/1.0.2.3.	
<b>Carpolestidae</b>	<b>Chronolestes</b>	raný eocén	Asia	32		
	<b>Elphidotarsius</b>	střední-pozdní paleocén	N.Am.	75	?/2.1.3.3.	
	<b>Carpodaptes</b>	pozdní paleocén	N.Am.	65	?/2.1.2.3.	
	<b>Carpolestes</b>	pozdní paleocén - raný eocén	N.Am.	120	2.1.3.3/2.1.2.3	
	<b>Carpocristes</b>	pozdní paleocén - raný eocén	Asia, N.Am.	33		
<b>Saxonellidae</b>	<b>Saxonella</b>	pozdní paleocén	N.Am., Eur.	75	?/1.0.2.3.	

## **Polořád Strepsirrhina - podřád Adapiformes – první nepochybní strepsirrhiní primáti**

### **Nejstarší zástupci euprimátů**

První primáti, kteří mají všechny znaky důležité pro zařazení skupiny do řádu *Primates*, se objevují ve svrchním paleocénu. Mezi nejstarší representanty patří paleocénní rod *Altiatlasius* a některé další nálezy primátů z paleocénu Asie, například rod *Altanius* pocházející z nejstaršího eocénu Mongolska. Nálezy těchto fosilních primátů jsou zatím velmi fragmentární, zdá se však, že rod *Altanius* je nejstarším známým reprezentantem haplorrhyních primátů. Podle všeho však oba nálezy reprezentují vrcholové skupiny dvou evolučních linií primátů, *Strepsirrhina* – tzv. poloopic a *Haplorrhina* – vyšších primátů – nártounovitých a antropoidů.

Oba nálezy reprezentují vrcholové skupiny tzv. neviditelných linií (ghost lineages), tedy linií, které buď nejsou podpořené fosilními nálezy, nebo je zatím neumíme v současném fosilním záznamu detekovat. Tedy nejsme schopni popsat holotyp takových druhů. Původ obou skupin se navíc komplikuje paleobiogeograficky. *Strepsirrhina* velmi pravděpodobně vznikli v Laurásii, *Haplorrhina* pak pravděpodobně pocházejí z některé z částí Gondwany – v Africe nebo Indo (pakistánsko)-madagaskarské části Gondwany (srov. Miller et al 2005). Interpretace takového biogeografického původu hlavních skupin moderních primátů však není vůbec jednoznačná. Pokud bychom totiž takovou teorii přijali, velmi by se tím zkomplikovalo vysvětlení kolonizace Madagaskaru strepsirrhiními primáty a také možný laurasijský původ nártounovitých.

### **Vznik a obecná charakteristika podřádu Adapiformes**

#### **Postavení adapiformních primátů ve fylogenezi a jejich srovnání s nejstaršími haplorrhiními skupinami**

Nejstarší známou skupinou strepsirrhiních euprimátů jsou adapiformní primáti. Podle starších názorů se zástupci podřádu *Adapiformes* se na počátku eocénu začali diferencovat na dvě ekologicky i biogeograficky rozdílné skupiny, nadčeledi *Adapoidea* a *Omomyoidea*.

Už v tehdejší době však bylo jasné, že obě skupiny se významně lišily stavbou lebky, velikostí i celkovou stavbou těla, způsobem života a v neposlední řadě také počtem premolárů (Fleagle 1998).

*Omomyoidea* mají, kromě nejstarších druhů rodu *Teilhardina*, o jeden premolár méně, tedy pouze tři třenové zuby. Mají také některé zvláštní znaky, například kombinaci poměrně moderní morfologie kostěného ucha a nesrůstající metopický šev na lebce a mandibulární symfýzu spolu se zvětšenou velikostí očníce. Na rozdíl od archaických primátů nemá ani jedna z nadčeledí, a ani žádný z jejich zástupců, redukovaný počet zubů s výjimkou už zmíněného prvního premoláru u většiny omomyidů. Celkově mají obě skupiny ještě řadu starobylých znaků, které se u moderních primátů nevyskytují.

Někteří badatelé považovali nadčeled' *Adapoidea* za předky moderních poloopic a nadčeled' *Omomyoidea* za předchůdce vyšších primátů. Jiní se domnívali, že pro vznik vyšších primátů, podřádu *Anthropoidea* mohli být vhodnější právě adapoidi.

Podrobné srovnávací analýzy ale také prokázaly, že ani jedna ze skupin nemá potřebný komplex znaků, který by prokazoval jejich jednoznačnou fylogenetickou vazbu na moderní poloopice nebo vyšší primáty (Fleagle 1998). Naopak u nejstarších zástupců obou skupin stále převažují velmi starobylé znaky, které naznačují, že vznik moderních forem primátů musíme předpokládat až později ve středním, nebo dokonce svrchním, eocénu.

Přesto je dnes nepochybné, že *Adapoidea* jsou součástí skupiny strepsirrhiních primátů, zatímco *Omomyoidea* reprezentují haplorrhiní primáty. Jsou však obecně příbuzní nártounům a jejich přímá příbuznost k antropoidním primátům není zcela jednoznačná. V případě fylogeneze antropoidních primátů však stále zůstává mnoho nejasností a některé nové nálezy



archaických antropoidů z jihovýchodní Asie mají znaky prokazující možnou příbuznost k adapidům. V případě, že antropoidní primáti vznikli dříve než ve středním eocénu, a vše ukazuje na to, že se strepsihrinní a haplorrhiní primáti vyvíjeli paralelně přinejmenším od pozdní křídy, je pro některé nálezy obtížné stanovit fylogenetické vztahy, protože obě skupiny ještě nebyly výrazně diferencované. Proto čas od času jsou některé nálezy klasifikovány jako poloopice a později jsou považovány za příbuzné vyšších primátů.

Nejstarší známí zástupci obou skupin, *de facto* fylogeneticky nezávislých, například rody *Donruselia* a *Cantius* z nadčeledi *Adapoidea* a rody *Teilhardina* a *Steinius* z nadčeledi *Omomyoidea*, jsou toho dobrým příkladem.

Mají totiž některé podobné znaky a rod *Teilhardina* dokonce měl, jako jediný ze zástupců nadčeledi *Omomyoidea*, také čtyři premoláry, tak jako je mají adapoidi. Uvedené podobnosti jsou podle většinou homoplasie, znaky vzniklé v obou skupinách paralelně.

Nové nálezy poměrně úplného skeletu druhu *Teilhardina asiatica* (55 milionů let stará) však prokazují blízkou příbuznost s nejstaršími euprimáty, a také to, že vrcholové euprimáti skutečně vznikli nejpozději mezi 65 a 60 miliony lety, tedy na samém počátku paleocénu. Problémem ovšem je, že američtí zástupci tohoto rodu, kteří mají pouze 3 premoláry. V současné době byl vytvořen paleobiogeografický model možné migrace rodu *Teilhardina* z Asie přes Evropu do severní Ameriky.

Závěrem je třeba zdůraznit, že mezi oběma skupinami existuje tolik podstatných rozdílů a paralelně vzniklých znaků, například ve velikosti i morfologii jednotlivých typů zubů i ve stavbě postkraniálního skeletu, že je třeba obě skupiny řadit do různých polořádů primátů, *Strepsihhrina* (*Adapoidea*) a *Haplorrhina* (podřád *Tarsiiformes*, nadčeleď *Omomyoidea*) a považovat je za málo příbuzné, prakticky nezávisle vzniklé skupiny.

## Podřád Adapiformes

### Nadčeleď *Adapoidea*

Adapoidní primáti (Tab. 2), kteří byli svojí stavbou těla do jisté míry podobní lemurům (srov. Vančata 2003 a), kteří obývali především území dnešní severní Ameriky a Evropy, avšak byli nalezeni také v Africe a Asii, v období od raného do pozdního eocénu. Jedna skupina adapoidních primátů přežívala na Indickém subkontinentu až do svrchního miocénu. Všichni adapoidní primáti měli ještě čtyři premoláry. Adapoidi měli dlouhý "čumák", přesněji dlouhé čelisti, relativně malé očníce, nesrostlý *anulus tympanicus*, malé řezáky a relativně velké špičáky. Stoličky měly často střížné lišty, což naznačuje specializaci na méně kvalitní rostlinnou potravu, možná listy. Malé orbity zase naznačují, že tato skupina žila primárně denním způsobem života.

Zadní končetiny byly delší než přední, v lokomočním repertoáru zřejmě převažovala stromová kvadrupedie (**Obr. 5**). Na nohou i rukou byly nehty, palec byl schopný opozice a měl dobré uchopovací schopnosti. Adapoidi byli poměrně velcí, mohli dosahovat až hmotnosti 7 kg, a byli v průměru větší než *Omomyoidea*.

Do nadčeledi *Adapoidea* řadíme dvě čeledi (*Notharctidae*, *Adapidae*), které žily v eocénu a na počátku oligocénu a jednu čeleď (*Sivaladapidae*) objevující se až v miocénu indického subkontinentu (viz Tab. 2). Zástupci starší eocéní čeledi, čeledi *Notharctidae*, žili převážně na území dnešní severní Ameriky a Evropy. Mladší zástupci této skupiny, řazení obvykle do čeledi *Adapidae*, pocházejí převážně z Evropy, výjimečně však byli nalezeni také v Africe a Asii.

Čeleď *Notharcidae* se dělí na dvě biogeograficky poměrně odlišné nadčeledi, *Notharcinae* a *Cercamoninae* (*Protoadapidae*).

*Notharcinae* byli čistě americkou skupinou a jejím nejstarším zástupcem, který měl ještě 4 premoláry, byl rod *Cantius*. Jednalo se o poměrně velkého primáta (viz tabulka 2),

kteřý žil v raném eocénu. Poněkud mladší rod, *Smilodectes* (Obr. 5), žil ve spodním i středním eocénu severní Ameriky, a známe velmi dobře nejen stavbu jeho lebky, ale i postraniálního skeletu. Stejně jako v případech ostatních adapoidů se jednalo o středně velkého primáta s lemurům podobnou stavbou těla. Dalším typickým zástupcem byl středně eocénní rod *Notharctus*, podobný rodu *Smilodectes*, ale mnohem větší; některé jeho druhy mohly dosahovat hmotnosti přes 6 kilogramů.

Zástupci podčeledi *Cercamoninae* (*Protoadapinae*) byli menší než *Notharcinae*, ale obývali mnohem větší území. Kromě velkého množství druhů známých z evropského regionu známe nálezy z Afriky, Asie a i ze severní Ameriky. Nejstarším zástupcem skupiny je rod *Donrussellia* z evropského spodního eocénu. Má stejně jako rod *Cantius* čtyři premoláry, ale je ve srovnání s rodem *Cantius* mnohem menší (viz Tab. 2). Mezi nejdůležitější rody této podčeledi patří rod *Protoadapis* ze spodního a středního eocénu Evropy a americký svrchně eocénní rod *Mahgarita*. Mezi nejvýznamnější nálezy eocénních primátů patří nálezy z německé lokality Messel, která poskytla například i fosilní důkazy o obsahu střev eocénních primátů. Nejvýznamnější nález z této lokality je nález téměř kompletního zástupce podčeledi *Cercamininae*, druhu *Darwinius masillae*, který poskytl nové dosud neznámé informace o stavbě lebky i postkraniálního skeletu eocénech strepsirrhiních primátů (Franzen et al 2009).

Zcela evropskou a také nejznámější skupinou nadčeledi *Adapoidea* je čeleď *Adapidae*. Jednalo se o lemurům podobné svrchně eocénní primáty. Nejznámějším je rod *Adapis* jehož druh *Adapis parisiensis* patří mezi nejznámější a nejlépe prozkoumané eocénní primáty. Charakteristická je nízká a velmi široká lebka, zuby s typickými velmi dobře patrnými střižnými lištami a velmi zřetelné otisky žvýkacích svalů na čelistech. Zástupci rodu *Adapis* byli velmi pravděpodobně listožraví primáti. Některé znaky na postkraniálním skeletu jsou podobné outloňům a potům (viz Vančata 2003 a).

Další, ale zcela odlišnou, skupinou jsou miocénní *Sivaladapidae*, jediní zástupci podřádu, kteří přežili ekologické a klimatické změny v oligocénu. Tuto skupinu však známe pouze z miocénu indického subkontinentu.

**Tab. 2 - Systematika podřádu Adapiformes – nadčeleď Adapoidea**

System. skup.	Rod	Perioda	Výskyt	Hmotnost	Zubní vzorec
<b>Notharcidae</b>					
<i>Notharcinae</i>	<b>Cantius</b>	raný eocén	N.Am.	1100-3000g	2.1.4.3/2.1.4.3
	<b>Copelemur</b>	raný eocén	N.Am.	1300-3600g	2.1.4.3/2.1.4.3
	<b>Notharcus</b>	střední eocén	N.Am.	4200-6900g	2.1.4.3/2.1.4.3
	<b>Smilodectes</b>	raný – střední eocén	N.Am.	2600	2.1.4.3/2.1.4.3
	<b>Pelycodus</b>	raný eocén	N.Am.	4500-6300g	2.1.4.3/2.1.4.3
	<b>Hesperolemur</b>	střední eocén	N.Am.	4000	
<i>Cercamoniinae</i>	<b>Donrussellia</b>	raný eocén	Eur.	210-730g	
	<b>Protoadapis</b>	raný - střední eocén	Eur.	870-3000g	2.1.4.3/2.1.4.3
	<b>Europolemur</b>	střední - pozdní eocén	Eur.	1500	2.1.4.3/2.1.4.3
	<b>Periconodon</b>	střední eocén	Eur.	250-920g	
	<b>Caenopithecus</b>	pozdní eocén	Eur.	3500	2.1.4.3/2.1.4.3
	<b>Pronycticebus</b>	střední - pozdní eocén	Eur.	1000	2.1.4.3/2.1.4.3
	<b>Cercamoni</b>	pozdní eocén	Eur.	4000	2.1.4.3/2.1.4.3
	<b>Anchomomys</b>	střední - pozdní eocén	Eur.	160	2.1.4.3/2.1.4.3
	<b>Huerzeleria</b>	pozdní eocén	Eur.	190	
	<b>Buxella</b>	střední eocén	Eur.	580	
	<b>Agerinia</b>	střední eocén	Asia		
	<b>Panobius</b>	?raný - střední eocén	Asia	130	
	<b>Mahgarita</b>	pozdní eocén	N.Am.	700	2.1.4.3/2.1.4.3
	<b>Djebelemur</b>	raný eocén	Africa	100	
	<b>Aframoni</b>	pozdní eocén	Africa	1600	
	<b>Omanodon</b>	raný oligocén	Arabia	100	
	<b>Shizarodon</b>	raný oligocén	Arabia	200	
	<b>Wadilemur</b>	pozdní eocén	Africa		
<b>incertae sedis</b>					
	<b>Azibius</b>	eocén	Africa	120	
	<b>Hoanghoni</b>	eocén	Asia	700	
	<b>Lushius</b>	pozdní eocén	Asia	2900	???
	<b>Rencunius</b>	střední eocén	Asia	700	
	<b>Wailekia</b>	eocén	Asia	2000	
<b>Adapidae</b>					
<i>Adapinae</i>	<b>Adapis</b>	pozdní eocén - raný oligocén	Eur.	1500	2.1.4.3/2.1.4.3
	<b>Cryptadapis</b>	pozdní eocén	Eur.	2500	
	<b>Microadapis</b>	pozdní eocén	Eur.	600	2.1.4.3/2.1.4.3
	<b>Leptadapis</b>	pozdní eocén - raný oligocén	Eur.	1300-4000g	2.1.4.3/2.1.4.3
	<b>Adapoides</b>	eocén	Asia	500	
<b>Sivaladapidae</b>					
<i>Sivaladapinae</i>	<b>Indraloris</b>	pozdní miocén	Asia	2500	
	<b>Sivaladapis</b>	pozdní miocén	Asia	2700	
	<b>Sinoadapis</b>	pozdní miocén	Asia	4450	
<b>Galagidae</b>					
	<b>Progalago</b>	raný miocén	Africa	1000	
	<b>Komba</b>	raný - střední miocén	Africa	125-1000g	
	<b>Galago</b>	pliocén - současnost	Africa	200-700g	
<b>Lorisidae</b>					
	<b>Mioeuoticus</b>	raný miocén	Africa	300	
	<b>Nycticeboides</b>	pozdní miocén	Asia	500	
<b>Plesiopithecidae</b>					
	<b>Plesiopithecus</b>	pozdní eocén	Africa		

## Polořád Haplorrhina

### Nadčeleď Omomyoidea

Omomyoidní primáti (Tab. 3) se stavbou těla i velikostí nejvíce podobali kombám nebo nártounům a byli mnohem menší než jejich adapoidní současníci. Až na jedinou čistě evropskou skupinu, čeleď *Microchoeridae*, obývali zástupci této nadčeledi především území dnešní severní Ameriky. Pro jejich lebku byl typický krátký "čumák", tedy zkrácená maxilla, premaxilla a mandibula, velké očné a kostěný zvukovod. Podle mnoha autorů jsou omomyoidní primáti řazeni, spolu s nártouny, do samostatného podřádu *Tarsiiformes*. Tyto názory zásadně podporují i výzkumy původu uzavřené očné a postorbitálního zúžení (Rasmussen 2007), které naznačují, že obě struktury vznikly u nártounů a antropoidů paralelně, a to z jiných lebečních struktur. U nártounů z maxilly a kosti skalní, u antropoidů primárně z kosti jařmové.

**To by ovšem znamenalo, že se obě skupiny eocenních primátů vyvíjeli paralelně téměř od samého počátku vzniku vyšších primátů, a také to, že vyšší primáti nejsou blízce příbuzní poloopicím, nevznikli z nich a mají s nimi pouze společného předka, který se objevil v průběhu střední svrchní křídy. Je však také otázkou nakolik jsou blízce příbuzní nártouni a antropoidi, a také jaké je vlastně systematické postavení omomyoidů.**

Někteří autoři považují za charakteristický znak omomyoidů také nesrostlé šupiny kosti čelní a dokonce i nedokončenou fúzi mandibuly, tedy znaky, které nacházíme u velké části doposud známých druhů této nadčeledi. Oba tyto znaky jsou však poměrně variabilní a jejich fylogenetická i systematická interpretace je problematická. Omomyoidi měli velké řezáky a malé špičáky, moláry měly buď ostré vysoké hrbolky anebo byly relativně ploché. To by ukazovalo adaptaci na kvalitní, vysoce kalorickou ale strukturálně rozdílnou potravu, především různé formy hmyzu nebo ovoce.

Poměrně velké očné pak podle některých badatelů naznačují, že omomyoidi mohli být původně přizpůsobeni k převážně nočnímu způsobu života. Analogie se současnými poloopicemi však nabádá k opatrnosti, vždyť většina lemurů jsou převážně denní primáti a přesto u nich nacházíme stále *tapetum lucidum* (to ostatně existuje i u převážně denních šelem) a další znaky související s původně nočním způsobem života jejich předků. Navíc většina autorů se dnes domnívá, že vyšší primáti byli původně denní a zvětšení očnic, navíc dost neprůkazné, samo o sobě není důkazem pro noční způsob života. Další otázkou je, zda se některé ze skupin nesespecializovaly podobně jako mirikiny, tedy nestaly se oportunistickými nočními primáty.

Charakteristiky postkraniálního skeletu, například dlouhé zadní končetiny, a zejména dlouhý nárt, prokazují, že se zřejmě jednalo o dobré skokany. Nakolik však tuto schopnost využívali všichni omomyoidé je těžko soudit, protože zatím nemáme dostatek fosilních nálezů pro funkční analýzy celé skupiny jako takové. Pokud můžeme usuzovat na základě znalostí současných primátů, biomechanické předpoklady ještě neznamenají, že schopnost bude plně využívána všemi druhy takto adaptované skupiny.

Nadčeleď *Omomyoidea* je tvořena především dvěma čeleděmi, severoamericko-africko-asijskou čeledí *Omomyidae* s velkým počtem rodů a s velmi rozmanitými adaptacemi, a evropskou poměrně specializovanou čeledí *Microchoeridae*, tvořenou několika málo rody. Obě čeledi se objevují už v nejstarším eocénu, velmi úspěšně se rozvíjely v průběhu celého eocénu a přežívaly až do spodního oligocénu.

Paleoekologické analýzy naznačují, že omomyoidé měli jako skupina v průměru menší hmotnost ve srovnání s adapidy, což by ukazovalo na odlišné ekologické adaptace obou eocenních nadčeledí primátů. Podle některých badatelů jsou i tyto rozdíly ve velikosti těla důkazem o primárně nočním způsobu života omomyoidů. To by ovšem předpokládalo, že se obě nadčeledi vyvíjely převážně sympatricky, ve společenstvech, o čemž zatím neexistují

žádné přesvědčivé fosilní doklady. Navíc mohl být rozdíl i charakteru potravních zdrojů, například pohyblivý hmyz a malé ovoce na tenkých větvích u omomyidů, což by odpovídalo i předpokládanému rozvoji barevného vidění u vyšších primátů z bichromatického na trichromatické (Lucas at al. 2007).

Čeď *Omomyidae* sestává ze dvou poměrně odlišných skupin, archaické podčeledi *Anaptomorphinae* a pokročilejší podčeledi *Omomyinae*. *Anaptomorphinae* představují vůbec nejstarobylejší skupinu omomyoidních primátů. Rod *Teilhardina* má ještě 4 premoláry, přinejmenším některé z jeho druhů (např. *T. belgica*, *T. asiatica*). Podle současných poznatků byl značně rozšířený a žil před 55 až 50 miliony lety v asijském, evropském a nepochybně i v severoamerickém regionu.

Mezi nelépe prostudované rody patří rody *Tetonius* (Obr. 6) a *Shoshonius*. Mimo lebek obou druhů známe i celou řadu nálezů postkranialního skeletu rodu *Shoshonius*, které jsou v mnohém velmi podobné současným nártounům. Zástupci podčeledi *Omomyinae*, kde mezi nejdůležitější zástupce patří rody *Omomys*, *Rooneyia* a *Macrotarsius*, jsou pokročilejší. Někteří autoři soudí, že v průběhu středního eocénu nahradili starobylejší anaptomorfiny. Výjimku tvoří spodně eocénní rod *Steinius*, který má velmi archaické anaptomorfinům podobné znaky. *Omomyinae* byly velikostně i ekologicky výrazně diferencovanou skupinou.

V poslední době byli objeveni zástupci nadčeledi Omomyoidea v Asii a Africe. Mezi nejlépe popsané patří rod *Kohatius*, který žil ve středním a svrchním eocénu východní Asie (Čína), dále pak středně eocénní rody *Asiomomys* a *Macrotarsius*.

Evropská čeď *Microchoeiridae* se objevila až na přelomu středního a svrchního eocénu a její zástupci byli většinou velmi malí primáti. Nejstarobylejším rodem této skupiny je rod *Nannopitex*. Mezi nejznámější rody dále patří *Necrolemur* (Obr. 6) a *Microchoerus*, který žil ještě ve spodním oligocénu.

## **Dvě nadčeledi nebo dva polořády?**

Mezi zástupci adapoidních a omomyoidních primátů existuje řada důležitých morfologických i fylogenetických rozdílů. Z těchto důvodů jsou řazeni většinou paleontologů a paleoprimatologů do rozdílných polodřádů primátů, *Strepsirrhina* (*Adapoidea*) a *Haplorrhina* - *Tarsiiformes* (*Omomyoidea*). Zdá se, že podrobná morfologická analýza obou skupin vylučuje jejich fylogenetickou příbuznost. Jedním z argumentů je i jistá příbuznost omomyidních primátů a současných nártounů, což je také příhodným argumentem pro vyčlenění nártounů do samostatného podřádu primátů (Fleagle 1998, Vančata 2003a), avšak podrobné analýzy opět prokazují, že blízká příbuznost nártounů a omomyidů zdaleka není jednoznačná.

Problémem je však i to, že blízká fylogenetická příbuznost adapoidních primátů a současných poloopic není jednoznačně prokazatelná. Dokonce některé ze znaků obou skupin se poměrně liší. Navíc se tím otevírá otázka, zda jsou vyšší primáti vůbec blízce příbuzní nártounů a poloopic. Proto většina badatelů dnes předpokládá paralelní vývoj prosimií, omomyidů - nártounů a antropoidních primátů a to minimálně od svrchního paleocénu, lze si však představit oddělení obou linií už na konci křídly (Obr. 1). Pro to by svědčil i možný paralelní vývoj znaků u nártounů a antropoidů.

Tab. 3 - Systematika podřádu Adapiformes – nadčeleď Omomyoidea (alternativně podřád Tarsiiformes)

Omomyidae	Rod	Perioda	Výskyt	Hmotnost	Zubní vzorec
<i>Anaptomorphinae</i>					
<i>Anaptomorphini</i>	<b>Teilhardina</b>	raný eocén	Asia, N.Am., Eur.	110	?/2.1.3-4.3
	<b>Anaptomorphus</b>	střední eocén	N.Am.	160-465g	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Gazinius</b>	střední eocén	N.Am.	740	2.1.3.3/2.1.2.3
	<b>Tetonius</b>	raný eocén	N.Am.	100-290g	2.1.3.3/2.1.3.3
	<b>Pseudotetonius</b>	raný eocén	N.Am.	170	?/1.1.2.3
	<b>Absarokius</b>	raný - střední eocén	N.Am.	200-500g	2.1.3.3/2.1.2-3.3
	<b>Tatmanius</b>	raný eocén	N.Am.	160	
	<b>Strygohysis</b>	střední eocén	N.Am.	450	2.1.3.3/2.1.2.3
	<b>Aycrossia</b>	střední eocén	N.Am.	275	2.1.3.3/2.1.3.3
<i>Trogolemurini</i>	<b>Trogolemur</b>	střední - pozdní eocén	N.Am.	75	?/2.1.2.3
	<b>Sphacorhysis</b>	střední eocén	N.Am.	140	
	<b>Anemorhysis</b>	raný eocén	N.Am.	110	
	<b>Tetonoides</b>	raný eocén	N.Am.	80	2.1.3.3/2.1.3.3
	<b>Arapahovius</b>	raný miocén	N.Am.	130-290g	2.1.3.3/2.1.3.3
	<b>Chlororhysis</b>	raný miocén	N.Am.	165	
<i>Washakiini</i>	<b>Washakius</b>	střední - pozdní eocén	N.Am.	155	2.1.3.3/2.1.3.3
	<b>Shosonius</b>	raný - střední eocén	N.Am.	160	
	<b>Dyseolemur</b>	pozdní eocén	N.Am.	165	?/2.1.3.3
	<b>Loveina</b>	raný eocén	N.Am.	130	?/2.1.3.3
<b>Omomyidae</b>					
<i>Omomyinae</i>					
<i>Omomyini</i>	<b>Omomys</b>	střední eocén	N.Am.	245	2.1.3.3/2.1.3.3
	<b>Chumashius</b>	pozdní eocén	N.Am.	295	?/2.1.3.3
	<b>Steinius</b>	raný eocén	N.Am.	360	
<i>Uintaniini</i>	<b>Uintonius</b>	?raný eocén	N.Am.	160	?/2.1.3.3
	<b>Jemezium</b>	raný eocén	N.Am.	155	
<i>Macrotarsiini</i>	<b>Macrotarsius</b>	pozdní eocén - raný oligocén	N.Am., China	1620-2520g	?/2.1.3.3
	<b>Hemiacodon</b>	střední eocén	N.Am.	1005	?/2.1.3.3
	<b>Yaquius</b>	střední eocén	N.Am.	2160	
<i>Ourayini</i>	<b>Ourayia</b>	pozdní eocén	N.Am.	1150-2170g	2.1.3.3/2.1.3.3
	<b>Wyomomys</b>	střední eocén	N.Am.	520	
	<b>Ageitodendron</b>	střední eocén	N.Am.	840	
	<b>Utahia</b>	pozdní eocén	N.Am.	95	
	<b>Stockia</b>	pozdní eocén	N.Am.	475	
	<b>Chipetaia</b>	střední eocén	N.Am.	1015	
	<b>Asiomomys</b>	?raný eocén	China	475	
<i>incertae sedis</i>	<b>Ekgmowechshala</b>	pozdní oligocén	N.Am.	1870	?/2.1.3.3
<b>Microchoeridae</b>					
	<b>Nannopithecus</b>	raný - střední eocén	Eur.	160	2.1.3.3/2.1.2.3
	<b>Pseudoloris</b>	střední - pozdní eocén	Eur.	70	
	<b>Necrolemur</b>	pozdní eocén	Eur.	305	2.1.3.3/2.1.2.3
	<b>Microchoerus</b>	pozdní eocén - raný oligocén	Eur.	560-1775g	2.1.3.3/2.1.2.3
<i>incertae sedis</i>	<b>Rooneya</b>	pozdní eocén	N.Am.	1495	2.1.2.3/?
	<b>Kohatius</b>	raný - střední eocén	Asia	170	
<b>Tarsiidae</b>					
	<b>Afrotarsius</b>	raný oligocén	Africa	150	
	<b>Tarsius</b>	eocén - současnost	Asia	50	
	<b>Xanthorhysis</b>	eocén	Asia	75	

# Vznik a ranná evoluce vyšších primátů - podřád *Anthropoidea*

## Vznik antropoidních primátů a jejich evoluce v eocénu a oligocénu

### Antropoidní primáti v eocénu

Současné nálezy z jihovýchodní Asie prokazují (Fleagle 1998, Miller et al 2005, Rasmussen 2007), že vyšší primáti *sensu stricto*, tedy zástupci podřádu *Anthropoidea* s jednoznačně antropoidními znaky (tedy „*crown groups*“), vznikli mnohem dříve, než jsme předpokládali. Tedy ne ve středním oligocénu, jak se původně soudilo, ale nejméně o deset milionů let dříve ve středním eocénu. Větší část nejstarších nálezů antropoidních primátů však nepochází z nalezišť v mediteránní oblasti, jak dříve naznačovaly nálezy z Egypta a Arábie, ale z řady lokalit v jihovýchodní Asii (**Obr. 7**). Problémem také je, že asijské nálezy jsou relativně početné a poměrně reprezentativní, zatímco nálezy africké jsou nečetné a mnohdy i málo průkazné.

Existují tedy dvě alternativní hypotézy o vzniku vyšších primátů, buď antropoidní primáti vznikli původně v Asii, správně v oblasti eurasijské desky, a zatím obtížně vysvětlitelným způsobem migrovali do Afriky, nebo vznikli v Africe v oblasti Indo-Madagaskarské desky a asijské antropoidy byli odštěpenou nebo dokonce paralelně se vyvíjející skupinou primátů (Ciochon 2002, Miller et al. 2005). Současné fylogenetické analýzy savců a jejich společenstev favorizují africký nebo indo-madagaskarský původ (Miller et al. 2005). V případě asijského původu je problém v tom, kromě toho, že je velmi obtížné jak vysvětlit migraci do oblasti Afriky, že ani fosilní ani srovnávací morfologické doklady tuto hypotézu nepodporují (Miller et al. 2005). V každém případě je dnes jasné, že antropoidní primáti v žádném případě nemohli vzniknout z omomyidů *sensu stricto* (Miller et al. 2005).

Přestože za poslední roky přibylo nezanedbatelné množství fosilizovaných zbytků skeletu zástupců skupiny starobylých antropoidních primátů, a některé z nich reprezentují i jiné části skeletu než čelisti a zuby, stále nelze pokládat fosilní doklady o nejstarších antropoidních primátech za dostatečné pro rozsáhlejší rekonstrukce morfologických komplexů a ekologických vlastností této skupiny. Navíc vládnou mezi badateli velké rozpory jak tyto morfologické komplexy interpretovat, protože některé podobnosti s adapoidními primáty dokonce vzbuzují pochybnosti, zda všechny z nalezených druhů skutečně náleží do skupiny antropoidních primátů. To ukazují nedávné diskuze o statutu rodu *Pondaugia* z Myanmaru (Ross 2000, Ciochon 2002, atd.). Lze předpokládat, že někteří eocénní primáti z tohoto regionu, původně řazení do antropoidních primátů, mohou být vrcholovou větví eocenních strepsihrinních primátů, tedy zástupci adapoidů.

Reprezentanti nejstarších známých antropoidních primátů jsou v současné době obvykle široce řazení do čeledi *Eosimidae sensu lato*. Je pro ně charakteristická mosaika moderních antropoidních znaků a některých znaků podobných různým zástupcům nadčeledi *Adapoidea* nebo i nártounům a omomyoidům. Ze znaků charakteristických pro antropoidy je to například poměrně robustní hluboká mandibula s typicky antropoidní symfýzou, malé lžičkovité řezáky, zvětšené špičáky, široké premoláry s šikmými kořeny, a stoličkami, které mají například široký trigonid. Zubní vzorec byl 2.1.3.3, stejně jako u omomyoidních primátů nebo u širokonosých opic.

Jejich postkranální skelet má vedle znaků starobylých také řadu moderních antropoidních znaků. Je ale nutno podtrhnout fakt, že nálezy skeletu končetin a trupu jsou zatím velmi vzácné a jejich přílišné zobecňování není zatím namístě.

Nález eosimiidů pocházejí ze středního až svrchního eocénu Číny, Barmy a Thajska a v současné době probíhá rozsáhlá diskuse o jejich taxonomickém zařazení. V zásadě je možno archaické antropoidy rozdělit do dvou skupin (viz Tab. 4). První skupinu tvoří nepochybní zástupci čeledi *Eosimiidae*, a patří do ní rody *Eosimias* a *Bahinia*, jejichž jednotlivé druhy představovaly velmi malé primáty dosahující zhruba velikosti madagaskarských makiů (srovnej Vančata 2003a). Příbuzným této skupiny je zřejmě i svrchně oligocéní *Phileosimias* z Pakistánu.

Druhou skupinu tvoří poměrně velcí primáti, rody *Pondaugia*, *Amphipithecus* a *Siamopithecus*, kteří dosahovali velikosti středně velkých makaků. Do stejné skupiny patří i nálezy rodu *Bugtipithecus* ze spodně oligocénních vrstev Bugti Hills v Pakistánu. Tato skupina je mnohými autory považována za samostatnou čeleď s velmi nejistým taxonomickým statutem, Vše nasvědčuje tomu, že se nejedná o antropoidní primáty. O tom, že Asie byla spíše doménou neantropoidních primátů, svědčí i fakt, že zde byli popsáni i adapoidní primáti z podčeledi *Hoanghoniinae*, a to konkrétně rody *Hoanghonius* a *Wailekia*, která je však někdy považována za antropoidního primáta. Otázkou je, zda se v případě sporných taxonů nejedná spíše o zástupce tarsiiformní, než antropoidní linie primátů.

Jaké fylogenetické vztahy má tato skupina jako taková k pozdějším antropoidům lze zatím jen spekulovat. Stojí za zmínku, že někteří badatelé spojují vznik vyšších primátů a nártounů, což by mohlo vysvětlovat existenci některých podobných znaků u obou skupin a zároveň i přetrvávání velmi starobylých znaků u nártounů. Proto nártouni a omomyoidea bývají někdy řazeni do společného podřádu *Tarsiiformes* (Vančata 2003a), který je považován za sesterský taxon podřádu *Anthropoidea*.

V Africe se objevují antropoidní primáti již ve středním eocénu (*Algeripithecus* – 45 milionu let), většinou však ve svrchním eocénu. Patří sem zejména druhy *Biretia fayumensis* a *B. megalopsis* (oba druhy jsou nejstaršími representy skupiny z tohoto období), *Arsinoea kallimos*, *Catopithecus browni* (**Obr. 8**), *Qatrania wingi*, *Serapia eocaena*, *Proteopithecus sylvie*, které bývají řazeny do tří nepřibuzných čeledí *Parapithecidae*, *Oligopithecidae* a *Proteopithecidae*. Rod *Arsinoea* je považován často za archaického antropoidního primáta. Nestarší z antropoidních rodů, 37 milionů let starý rod *Biretia*, je velmi zajímavý, protože se možná jednalo o noční skupinu primátů.

Nicméně porovnávání velmi fragmentární horní čelisti tohoto rodu s mirikinami může být zavádějící. Mirikiny totiž mohou žít také ve dne, a proto rod *Biretia* nelze považovat za representanty typicky nočních primátů. Navíc výskyt jedné skupiny s nočním způsobem života neznamená, že celá skupina nejstarších afrických antropoidů byla nutně noční.

V poslední době se velmi často diskutuje o příčinách vzniku podřádu *Anthropoidea* jako takového. Uvažuje se, že antropoidní primáti se od strepsirrhiních oddělili v důsledku vzniku denní predace, například na hmyz. Soudí se, že vedle přechodu na denní způsob života mohlo hrát ve formování antropoidů určitou roli také skákání. Tato hypotéza však může platit pouze za předpokladu, že nejstarší antropoidi žili v ekosystémech tvořených převážně krytosemennými rostlinami s dostatečným množstvím vhodného hmyzu. Pokud by se jejich potravou staly primárně málo pohyblivé formy typu larev, housenek apod., pak taková hypotéza ztrácí opodstatnění a platila by až pro evoluci vrcholových skupin antropoidních primátů. U těch však již prokazatelně existovala i adaptace na kvalitní rostlinnou potravu, byli podle všeho všeževí s převahou ovoce v potravním spektru.

Stále není zcela jasné, ze které skupiny se vlastně antropoidi vyvinuli, z čehož pochopitelně vyplývá i problém jak konkrétně interpretovat jednotlivé morfologické znaky a komplexy antropoidních primátů. Předpokládalo se totiž, že vyšší primáti mohli vzniknout z adapoidů, omomyoidů a nebo nártounů. Pokud budeme řadit nártouny a omomyoidy do samostatného podřádu, pak jsou poslední dvě hypotézy analogické. V poslední době se jako jednoznačně nejvěrohodnější jeví hypotéza o zcela nezávislém vzniku antropoidních primátů.



Přepokládá se, že vyšší primáti jako vrcholová skupina mohli vzniknout už v paleocénu z kmenových antropoidních primátů podobných rodu *Altiatlasius* (Ross 2000).

Tato hypotéza má řadu velmi sympatických rysů, protože umožňuje poměrně dobře vysvětlit vznik mnohých komplexů znaků antropoidních primátů, aniž bychom museli hledat komplikované adaptivní změny při přechodu od vyšších k nižším primátům. Tím by se také vysvětlilo, proč má nártoun mnohé typicky strepsirrhynní znaky, které vyšší primáti nemají ani v nejmenším náznaku, a zároveň má některé znaky podobné. Podobné znaky mohly vzniknout jako důsledek podobné adaptace na predaci spojenou se skákáním, a další specifické znaky pak vznikly adaptací na lov v noci.

Jedním z hlavních problémů je, že zatím není jasné v jakých fylogenetických a biogeografických relacích byli „asijské“ a „afričtí“ archaičtí antropoidní primáti.

### **Nadčeleď Propliopithecoidea**

Tato nadčeleď sdružuje fylogeneticky tři rozdílné skupiny antropoidních primátů – čeleď *Parapithecidae*, která představuje archaickou skupinu, která vymřela v průběhu oligocénu, velmi archaickou čeleď *Oligopithecidae*, a pokročilou čeleď *Propliopithecidae*.

### **Čeleď *Parapithecidae* – slepá větev nebo přímí předci vyšších primátů?**

Tato skupina antropoidních primátů se objevuje ve svrchním eocénu na území dnešní mediteránní oblasti Afriky (**Obr. 9**). Její zástupci jsou dnes vesměs řazeni do čeledi *Parapithecidae*. V minulosti byli některé nálezy parapitécidů považovány za přechodné formy mezi nižšími a vyššími primáty. Vesměs se jednalo o poměrně malé primáty, velikostí nejspíše připomínající drápkaté opice, kotuly či malé malpy. Parapitéci byli nepochybně vyšší primáti, antropoidi, avšak na jejich skeletu nacházíme řadu archaických znaků připomínajících adapoidní primáty, a také velké množství znaků nápadně podobných širokonosým opicím.

Parapitéci měli zubní vzorec 2.1.3.3 a jejich relativně gracilní špičáky jsou skutečně podobné jihoamerickým opicím. Naopak všechny tři premoláry mají velmi starobylou, poloopice připomínající, morfologii. Moláry jsou však velmi podobné vyšším primátům. Například tvarem a strukturou hrbolků připomínají moláry parapitéků stoličky úzkonosých opic. Mandibula je srostlá a má typicky antropoidní tvar, rovněž frontální kosti jsou srostlé a na lebce se vytváří pro antropoidy typické postorbitální zúžení.

Morfologie frontální a zygomatické partie lebky nápadně připomíná širokonosé opice. Mnohé znaky postkranálního skeletu, například srostlá tibie a fibula v dolní části bérců a specifické proporce, jsou velmi podobné adapoidním primátům nebo malým širokonosým opicím. Parapitéci měli poměrně velmi malý mozek a nápadně velký čichový lalok, což svědčí o tom, že způsob percepce se mohl ještě v mnohém podobat dnešním poloopicím.

Nejlépe popsáné jsou dva rody ze slavného egyptského naleziště Fayum (Obr. 9), rody *Apidium* a *Parapithecus*.

*Apidium* patří mezi vůbec nejlépe dokumentované rody primátů z oligocénu, protože máme nejen řadu nálezů lebek, čelistí a zubů, ale také poměrně dobře zachovalé části kostry končetin a trupu. Tento rod parapitécidů byl podle všeho menší než rod *Parapithecus*, svou velikostí těla se podobal kotulům.

V poslední době byla popsána řada nových nálezů rodu *Parapithecus*, dokonce jedna prakticky úplná lebka. *Parapithecus* měl kratší obličej než *Apidium*, a lišil se od apidia i v dalších znacích. Rod *Qatrania* je také poměrně dobře popsáný a je starší než rody *Apidium* a *Parapithecus*. Nejstarší nálezy tohoto rodu byly datovány do období svrchního eocénu, stejně jako málo známý druh *Serapia eocaena*.

Za vůbec nejstaršího zástupce parapitéků je považován 37 milionů let starý rod *Biretia*, který je možná příbuzný středně eocénního rodu *Algeripithecus*. Některé znaky tohoto rodu naznačují možný noční způsob života, a proto někteří badatelé uvažují o možnosti, že nejstarší antropoidi mohli být nočními primáty.

Tito primáti měli velmi malý mozek, který dosahoval například u druhu *Parapithecus grangeri* pouhých 14 cm<sup>3</sup>, což prokazovalo, že při odhadované hmotnosti 1,8 kg měli parapitéci relativně velmi malý mozek velikostí srovnatelný například s dnešními hmyzožravci.

### **Archaičtí *Hominidea* a jejich předchůdci – oligopitéci a propliopitéci**

Katarrhiní, úzkonosí, primáti se podle všeho vyvíjeli ve dvou etapách. Nálezy nejstarších úzkonosých primátů, kteří měli vesměs zubní vzorec 2.1.2.3, pocházejí opět z mediteránní oblasti, zejména z Egypta a jižní části Arabského poloostrova. Některí autoři řadí nejstarší čeleď *Oligopithecidae* i mladší čeleď *Propliopithecidae* do stejné nadčeledi *Propliopithecoidea*, popřípadě *Hominioidea*, avšak eocénní oligopitéci mají některé velmi starobylé znaky, pro které toto zařazení někteří autoři zpochybňují.

Propliopitéci naopak mají zase mnohé znaky relativně blízké pozdějším miocénním lidoopům. Proto je někteří autoři považují za nestarší a nejstarobylejší zástupce nadčeledi *Hominioidea*, případně za první skutečné reprezentanty úzkonosých primátů – blízké příbuzné velkořádu *Hominidea*. Obě skupiny však spojují některé podobné morfologické charakteristiky na zubech a lebce, a nepochybně i moderní zubní vzorec s redukováným druhým premolárem. V současné době se zdá nejvhodnější jejich řazení do samostatné nadčeledi *Propliopithecoidea*, hominoidům blízce příbuzné.

### **Čeleď *Oligopithecidae***

Zástupci čeledi *Oligopithecidae*, rody *Catopithecus* (Obr. 8) a *Oligopithecus*, pocházejí ze svrchního eocénu nalezišť v Egyptě (Fayum, viz. Obr. 9) a Ománu. Jejich chrup je, jak morfologicky tak proporčně, spíše podobný adapoidním primátům než primátům antropoidním. To vedlo mnohé paleoantropology k názoru, že oligopitéci by měli být systematicky řazení mimo vyšší primáty nebo jako jejich velmi starobylá skupina bez dalšího fylogenetického pokračování.

Názor na oligopitéky podstatným způsobem změnil až nálezy jejich lebek. Lebka, dobře známá a popsána v případě rodu *Catopithecus*, má mnohem modernější rysy než nacházíme běžně u poloopic. V řadě znaků však ještě připomíná spíše parapitéky nebo dokonce širokonosé opice než katarhiní primáty. Nové analýzy však ukazují, že mnohé znaky na chrupu i lebce naznačují jistou příbuznost mladším a pokročilejším propliopitékům.

Samostatnou otázkou je taxonomický status rodu *Proteopithecus*, který byl dříve řazen do čeledi *Oligopithecidae*. Tento rod má však nejméně 7 důležitých znaků na zubech, které jsou jasně příbuzné eocénnímu rodu *Eosimias*, ale zároveň některé znaky poměrně podobné širokonosým opicím. Do čeledi *Eosimiidae* nemůže být zařazen vzhledem k mnoha synapomorfniím antropoidním znakům, širokonosým opicím podobné znaky zase velmi zpochybňují jeho zařazení do čeledi *Oligopithecidae*. Někdy je řazen do samostatné čeledi *Proteopithecidae*, která je některými autory považována za skupinu blízce příbuznou širokonosým primátům.

Tab. 4 - Systematika podřádu Antropoidea – eocenní a oliocenní zástupci

Anthropoidea incertae sedis					
	Rod	Perioda	Výskyt	Hmotnost	Zubní vzorec
<b>Eosimiidae</b>					
	<b>Eosimias</b>	střední eocén	China	100	2.1.3.3/2.1.3.3
	<b>Bahinia</b>	Svrchní střední eocén	Myanmar		2.1.3.3/2.1.3.3
<b>incertae sedis</b>					
Spíše Prosimii	<b>Amhipithecus</b>	Střední - pozdní eocén	Burma, Myanmar	8600	2.1.3.3/2.1.3.3
Spíše Prosimii	<b>Pondaugia</b>	Střední - pozdní eocén	Burma, Myanmar	7000	2.1.3.3/2.1.3.3
Spíše Prosimii	<b>Siamopithecus</b>	Pozdní eocén	Thailand	6800	2.1.3.3/2.1.3.3
Parapithecoidea					
<b>Parapithecidae</b>					
	<b>Serafa</b>	Pozdní eocén	Egypt	?1000	2.1.3.3/2.1.3.3
	<b>Quatrania</b>	Pozdní eocén - raný oligocén	Egypt	450	2.1.3.3/2.1.3.3
	<b>Apidium</b>	Raný oligocén	Egypt	750-1600g	2.1.3.3/2.1.3.3
	<b>Parapithecus</b>	Raný oligocén	Egypt	1700-3000g	2.1.3.3/2.1.3.3
	<b>Biretia</b>	Eocén	Algeria	?300	2.1.3.3/2.1.3.3
<b>incertae sedis</b>					
	<b>Proteopithecus</b>	pozdní eocén	Egypt	500	2.1.3.3/2.1.3.3
	<b>Arsinoea</b>	pozdní eocén	Egypt	350	2.1.3.3/2.1.3.3
	<b>Algeripithecus</b>	Eocén	Algeria	150-300g	2.1.3.3/2.1.3.3
	<b>Tabelia</b>	Eocén	Algeria	?450	2.1.3.3/2.1.3.3
Hominidea					
Propliopithecoidea					
<b>Oligopithecidae</b>					
	<b>Oligopithecus</b>	pozdní eocén	Egypt, Oman	1000-1500g	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Catopithecus</b>	pozdní eocén	Egypt	900	2.1.2.3/2.1.2.3
<b>Propliopithecidae</b>					
	<b>Propliopithecus</b>	(raný) oligocén	Egypt, Oman	4000-5700g	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Moeripithecus</b>	raný oligocén	Oman	4000	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Aegyptopithecus</b>	raný oligocén	Egypt	6700	2.1.2.3/2.1.2.3

### Vznik platyrrhiních primátů

O počátečních fázích evoluce platyrrhiních primátů víme velmi málo a i to málo je spekulativní, protože nám schází fosilní doklady o evoluci platyrrhiních primátů. V případě rodu *Proteopithecus* by se mohlo podle některých badatelů jednat o pravděpodobného předka platyrrhiních opic, tedy příslušníka podřádu *Platyrrhina*, možná i příbuzného čeledi *Callithricidae*. Původ platyrrhiních opic je však stále nejasný (Fleagle 1998, Ross 2000, etc.) a nejstarší známé rody *Branisella* a *Szalatavus* (Tab. 5) staré 26 milionu let mají nejasné fylogenetické postavení. A tak se objevil i názor, že k adaptivní radiaci širokonosých opic nedošlo až po kolonizaci jižní Ameriky v oligocénu a již před ní (Rasmussen 2007). Tato hypotéza je však dosti spekulativní, protože je založena na velmi fragmentárních nálezích čelistí rodu *Branisella* a určitých náznacích příbuznosti proteopitéka a jihoamerických opic. Nicméně ve světle současných poznatků evoluční biologie není vyloučeno, že jednotlivé skupiny širokonosých primátů se mohly formovat již mimo jihoamerický kontinent a současné nálezy z oligocénu Jižní Ameriky nemají přímý vztah k současným skupinám.

Tab. 5 - Systematika platyrrhiních anthropoidů – nadčeleď Ceboidea

Syst. skup.	Rod	Geologické období	Region	Hmotnost	Zubní vzorec
<b>Cebidae</b>					
<i>Aotinae</i>	<b>Tremacebus</b>	raný miocén	Argentina	1800	2.1.3.3/2.1.3.3

	<b>Aotus</b>	střední miocén - současnost	Colombia, south Am.	1000	2.1.3.3/2.1.3.3
<i>Cebinae</i>	<b>Dolichocebus</b>	raný miocén	Argentina	2700	2.1.3.3/2.1.3.3
	<b>Chilecebus</b>	raný miocén	Chile	1000	2.1.3.3/2.1.3.3
	<b>Neosaimiri</b>	střední - pozdní miocén	Colombia	840	2.1.3.3/2.1.3.3
	<b>Laventiana</b>	střední - pozdní miocén	Colombia	800	2.1.3.3/2.1.3.3
<b>Atelidae</b>					
<i>Pitheciinae</i>	<b>Soriacebus</b>	raný - střední miocén	Argentina	600-2000g	2.1.3.3/2.1.3.3
	<b>Carlocebus</b>	raný - střední miocén	Argentina	2000-3500g	2.1.3.3/2.1.3.3
	<b>Homunculus</b>	raný - střední miocén	Argentina	2700	2.1.3.3/2.1.3.3
	<b>Cebupithecia</b>	střední - pozdní miocén	Colombia	2200	2.1.3.3/2.1.3.3
	<b>Nuciraptor</b>	střední - pozdní miocén	Colombia	2000	2.1.3.3/2.1.3.3
	<b>Propithecia</b>	střední miocén	Argentina	1600	2.1.3.3/2.1.3.3
<i>Atelinae</i>	<b>Stirtonia</b>	střední - pozdní miocén	Colombia	5800-10000g	2.1.3.3/2.1.3.3
	<b>Protopithecus</b>	pleistocén	Brazil	23500	2.1.3.3/2.1.3.3
	<b>Caipora</b>	pleistocén	Brazil	24000	2.1.3.3/2.1.3.3
<b>Callitrichidae</b>					
<i>Callitrichinae</i>	<b>Micodon</b>	střední - pozdní miocén	Colombia		?2.1.3.3/2.1.3.3
	<b>Patasola</b>	střední - pozdní miocén	Colombia	1000	?2.1.3.3/2.1.3.3
	<b>Lagonimico</b>	střední - pozdní miocén	Colombia	1300	?2.1.3.3/2.1.3.3
<b>incertae sedis</b>					
<i>incertae sedis</i>	<b>Branisella</b>	pozdní oligocén	Bolivia	1000	?2.1.3.3/2.1.3.3
	<b>Szalatavus</b>	pozdní oligocén	Bolivia	550	?2.1.3.3/2.1.3.3
	<b>Mohanamico</b>	střední - pozdní miocén	Colombia	1000	2.1.3.3/2.1.3.3
	<b>Paralouatta</b>	pleistocén	Cuba		2.1.3.3/2.1.3.3
	<b>Xenothrix</b>	současnost	Jamaica		2.1.3.3/2.1.3.3
	<b>Antillothrix</b>	současnost	Dominican Republic		2.1.3.3/2.1.3.3

## Čeľad' Propliopithecidae

Čeľad' *Propliopithecidae*, zastoupená ranně oligocénními rody *Propliopithecus*, *Moeripithecus* (*Propliopithecus*) a *Aegyptopithecus* z Egypta a Ománu, reprezentuje podle všeho již první příbuzné, doposud však ocasaté, hominoidů *sensu lato* (tedy *Hominidea*). Jejich zuby, lebka i postkraniální skelet nesou již typicky hominoidní znaky, například velké sexuálně dimorfické špičáky.

Typický je například tvar prvních premolárů a zejména morfologie dolní stoličky s pěti hrbolky uspořádané do struktury podobné takzvanému Y- vzoru, charakteristické pro všechny zástupce velkočeledi *Hominidea*. Horní premoláry mají dva hrboly, stoličky jsou široké a čtvercovité a mají zřetelné, pro lidoopy typické lingvální cingulum. Je však třeba zdůraznit, že morfologie zubů všech propliopitékovitých primátů, a to zejména pětihrbolová morfologie dolních molárů, je velmi archaická a je pravděpodobné, že se z takových zubů mohl vyvinout jak chrup miocénních lidoopů tak bilofodontní chrup úzkonosých opic (Vančata 2003 a, c). Na to, zda morfologie zubů opravňuje jejich zařazení skupiny do nadčeledi *Hominioidea*, nemají odborníci zatím jednoznačný názor. Jednou z příčin je i rozporuplná taxonomie některých skupin miocénních hominoidů. Podle současných názorů by bylo možné jejich zařazení do velkočeledi *Hominidea*, v takovém případě je však logické a fylogeneticky korektní zařadit do této velkočeledi také čeľad' *Oligopithecidae*.

Stejně jako zuby i lebka propliopitéků má charakteristické hominoidní znaky, jak ve stavbě relativně malých očí, tak v oblasti čelní a v oblasti kostěného ucha. Typické jsou ale také dosti dlouhé premaxily a relativně malý mozek s velkými čichovými partiemi. Charakteristickým znakem jsou nízké ustupující čelní kosti a *crista sagittalis*, kostní hřeben, který je zvláště výrazný u egyptopitéků. Tento komplex znaků nacházíme i u některých spodně miocénních antropoidů.

Postkraniální skelet zase připomíná spíše jihoamerické opice, jak svojí generalizovanou stavbou, tak i některými konkrétními znaky jako je například srůst tibie a fibuly, tvar horní části stehenní kosti a stavba skeletu nohy. Propliopitékovití primáti měli prokazatelně ještě poměrně dlouhý ocas.

Velmi dobře je dokumentována stavba kostry rodu *Aegyptopithecus*, což nám umožňuje poměrně přesnou rekonstrukci vzhledu i funkce skeletu egyptopitéků. V současné době známe nálezy několika téměř úplných lebek i mnoha částečně zachovalých kraníí, které dokumentují například výrazné velikostní rozdíly mezi pohlavími, přítomnost sagitální krystal a poměrně široká meziorbitální vzdálenost.

Některé nalezené části skeletu končetin a trupu prokazují, že *Aegyptopithecus* byl větší než *Propliopithecus*. Oba rody žily v lesních ekosystémech (**Obr. 10**) a všechny znaky postkraniálního skeletu ukazují na stromový způsob života. Podle všeho byli egyptopitéci spíše listožraví než plodožraví. Menší rod *Propliopithecus*, a jemu blízký příbuzný rod *Moeripithecus*, byl, jak naznačuje morfologie zubů, byl zřejmě spíše plodožravý.

Můžeme předpokládat, že čeľad' *Propliopithecidae*, stejně jako širokonosí primáti a moderní poloopice, vznikli v průběhu adaptivní radiace euprimátů na konci eocénu a začátku oligocénu. Tato adaptivní radiace vznikla mimo jiné i v souvislosti s výrazným ochlazením a také vysoušením klimatu, i když podle geologů tato globální klimatická změna nebyla rozhodně epizodická a mohla trvat až 10 milionů let.

Vědci se zatím nemohou shodnout, kdy přesně úzkonosí primáti, respektive nadčeľad' *Hominioidea*, vznikli. Například John Fleagle (1998) soudí, že nejstaršími reprezentanty linie hominoidů jsou již oligopitéci, jiní badatelé jsou však daleko konservativnější a považují oligopitéky za příliš archaické na to, aby mohli být přímými předky propliopitéků. Faktem zůstává, že posuzovat takzvané archaické znaky u nejstarších antropoidů je, jak se ukázalo v případě rodu *Pondaugia*, velmi ošemetné.

Naopak k Fleaglovu názoru se v současné době přiklání stále více odborníků. Jedna z důležitých otázek je to, zda miocénní hominoidi skutečně tvoří fylogeneticky blízkou příbuznou skupinu. V současné době začíná převládat názor, že v miocénu existovaly minimálně dvě paralelně se vyvíjející skupiny, prokonsuloidi a homonoidi s nejstarší čeledí *Afropitecidae*, které vznikli v rámci oligocénní adaptivní radiace nejstarších vrcholových hominoidů.

## **Evoluce antropoidních primátů v Miocénu**

### ***Evoluce předků hominidů v miocénu a vznik čeledi Hominidae***

#### **Kořeny vzniku hominidů – nejstarší předci - proč a kdy vlastně vznikli hominidé**

Vznik čeledi *Hominidae* (srov. Vančata 2003 b, c) je jednou z nejvíce diskutovaných otázek mezi paleoantropology a evolučními antropology. Je to také proto, že po dlouhou dobu jsou středem našeho zájmu i lidoopi jako naši nejbližší žijící příbuzní. S množstvím nových nálezů, a také za pomoci molekulárně antropologických a genetických výzkumů, postupně došlo k výraznému posunu v chápání problému vzniku hominidů, a to přinejmenším v oblasti přírodních věd.

Výsledky výzkumů fosilních primátů jednoznačně potvrzují, že čeleď *Hominidae* má svůj původ hluboko v miocénu. Tyto studie také neméně jednoznačně potvrdily, že rod *Ramapithecus* (viz Mazák 1979) rozhodně nebyl nejstarším zástupcem čeledi *Hominidae*. Ramapiték byl ve skutečnosti rodem parafyletickým, tedy ve smyslu své definice z šedesátých a sedmdesátých let, rodem zahrnujícím skupinu druhů asijských a afrických miocénních lidoopů dnes řazených do tří vzdáleně příbuzných rodů *Equatorius*, *Kenyapithecus* a *Sivapithecus*, které jsou s moderními hominidy jen vzdáleně příbuzné.

Názory na to, ze které skupiny miocénních lidoopů vznikli hominidé se donedávna značně různily. Důvody byly dva.

Prvním důvodem je to, že paleoantropologové neměli, a do jisté míry stále nemají, zcela jasno, jaké vlastnosti by skupina reprezentující nejstarší hominidy měla mít, respektive ve kterých morfologických komplexech by tyto znaky měly být nejlépe rozpoznatelné. Někteří badatelé tak sledují morfologii zubů, jiní morfologii obličejového skeletu a neurokrania, další pak postkraniální skelet. Výsledkem těchto různých přístupů pak je, že někteří badatelé předpokládají vznik skupiny lidoopů představující potenciální předky hominidů už v nejstarším miocénu, tedy před dvaceti miliony lety, a jiní pak až na konci miocénu, před 8-12 miliony lety.

Dalším důvodem je i fakt, že skelety fosilních hominidů jsou velmi neúplné, fragmentární, množství popsanych jedinců náležejících k jednotlivým rodům a druhům je poměrně malé a že tyto nálezy pokrývají značné časové úseky, někdy i několik milionů let jako u rodů *Dryopithecus*, *Sivapithecus* nebo *Australopithecus*.

Proto byly názory jednotlivých badatelů na evoluci miocénních lidoopů v mnoha případech velmi, a někdy až nesmiřitelně, odlišné. Výsledkem pak byla doslova protikladné scénáře fylogeneze primátů v miocénu. V současné době je situace podstatně příznivější, i když některé dosti značné rozdíly v názorech, například na postavení prokonsuloidních lidoopů, stále přetrvávají. Z tohoto důvodu se budeme držet především faktů, na kterých se větší část odborníků shoduje, a které vytvářejí určitý logický celek.

Jisté je, že nadčeleď *Hominoidea sensu lato* (včetně prokonsulovitých lidoopů) se definitivně zformovala v průběhu adaptivní radiace na konci oligocénu. V průběhu této radiace se objevili bezocasí hominoidi s charakteristickými typickými znaky na zubech i lebce, zejména na skeletu obličeje. Nepochybně se v této době definitivně dotváří charakteristická, pro hominoidy unikátní morfologie dolních molárů, takzvaný Y-vzor (**Obr. 11**).

## Základní trendy v evoluci hominoidů

Vedle mikroevolučních procesů, například přírodního výběru, se ve fylogenezi organismů významně uplatňují také různé makroevoluční procesy (Vančata 2003 a, c). V případech evoluce hominoidů hrály s největší pravděpodobností velmi důležitou roli jednotlivé adaptivní eventuálně exaptivní radiace (srov. Vančata 2003a) této skupiny.

Podle současných názorů mohla linie vedoucí k hominidům vzniknout už v rámci první adaptivní radiace hominoidů na konci oligocénu a začátku miocénu, kdy se objevily dvě skupiny primátů, archaická nadčeleď *Proconsuloidea* a nadčeleď *Hominoidea* - tribus *Afropithecini*. Tyto morfologicky dosti odlišné skupiny byly dříve řazeny do společné čeledi *Proconsulidae*.

Podle mnoha badatelů, například Terry Harrisona a Davida Beguna (srov. Begun 2007), nejsou obě skupiny příliš příbuzné a prokonsuloidi ve skutečnosti představují skupinu archaických úzkonosých primátů. Laura MacLachy (2004) například poukazuje na mnohé významné rozdíly mezi oběma skupinami, a to jak ve stavbě lebky a zubů tak ve stavbě postkranialního skeletu. Z tohoto důvodu, ať už jsou prokonsuloidi blízkými příbuznými euhominoidů nebo ne, za skupinu relevantní pro vznik hominidů je nutno považovat pouze afropitéky. Proto je nejlepším řešením tohoto taxonomického rébusu zařazení obou skupin do společné vyšší taxonomické jednotky, do velkočeledi *Hominioidea*.

Vedle vzniku výše zmíněných dvou skupin lze v průběhu spodního miocénu předpokládat i vznik dalších skupin hominoidů, čeledi *Oreopithecidae* a čeledi *Pliopithecidae*. V rámci této adaptivní radiace se objevují úzkonosé opice (nadčeleď *Cercopithecoidea*). Nelze vyloučit, že se právě během této adaptivní radiace objevili i prapředci gibbonů, kteří jsou hominidům mnohem méně příbuzní, než se původně soudilo (**Obr. 11**).

## Základní charakteristiky velkočeledi *Hominioidea*

Z hlediska evoluce hominidů, i dalších skupin svrchně miocénních a moderních lidoopů, měla bezprostřední význam pouze skupina afropitéků. Tato skupina miocénních lidoopů měla, vedle znaků typických pro pokročilé hominoidy jako je ztráta ocasu a "lidoopí" stavba obličeje, stále ještě řadu znaků velmi starobyklých. Typická je specifická, v mnoha znacích poměrně archaická, stavba chrupu prokonsulovitých. Sklovina je u většiny druhů tenká, a zuby mají ještě některé morfologické charakteristiky poměrně blízké oligocénním lidoopům. Jiné znaky jsou charakteristické pouze pro tuto čeleď.

Horní vnitřní řezáky jsou výrazně větší než řezáky vnější, dolní řezáky jsou vesměs vysoké a většinou i dosti úzké. Špičáky jsou velké a sexuálně dimorfické, horní špičák je "ostřen" prvním dolním premolárem. Horní premoláry jsou široké a bikuspidální, druhý dolní premolár má molárům podobný tvar (semimolární forma). Horní moláry mají čtvercový průřez, velký hypokonus a výrazné lingvální cingulum. Dolní moláry pak mají pět hrbolků charakteristicky uspořádaných do takzvaného dryo-vzoru, nebo Y-vzoru (Obr. 10). Přes všechny starobylé znaky se toto morfologické uspořádání liší od oligocénních hominoidů,

propliopitéků, a má všechny základní charakteristiky typické pro moderní hominoidy, včetně čeledi *Hominidae*. Morfologie ukazuje, že u většiny druhů v potravě převládaly plody a jiné měkké části rostlin.

Stavba obličejové části se u jednotlivých rodů charakteristiky liší, typická je úzká a vysoká *apertura piriformis*, podobná úzkonosým opicím, spíše vysoké než okrouhlé orbity u malých druhů relativně velké.

Pro většinu rodů nadčeledi *Proconsuloidea* jsou charakteristické také nevýrazné nadočnicové partie. Morfologie *regio frontalis* je u této skupiny velmi variabilní. Vnější kostěný zvukovod je plně vyvinutý. Mozek je relativně větší než u oligocénních lidoopů, je však stále ještě poměrně malý s některými archaickými znaky. Podobá se velikostí, v mnohém i tvarem, mozku současných úzkonosých opic. Mozeček spodně micéních lidoopů má stále ještě archaickou strukturu, velmi odlišnou od současných hominoidů.

Postkraniální skelet většiny zástupců nadčeledi prokonsulovitých je od skeletu současných hominoidů, s výjimkou skeletu gibbonů, velmi odlišný. Zadní končetiny byly u všech doposud studovaných druhů prokonsulovitých lidoopů delší než přední končetiny a morfologie kostry končetin napovídá, že se většinou jednalo o nesespecializované stromové kvadrupedy. Stavba těla se daleko víc podobala nesespecializovaným opicím než lidoopům. Prokonsulovití však měli ve srovnání s jakýmkoliv druhem opic relativně delší končetiny a kratší trup. Analýza kloubů končetin však ukazuje, že u některých druhů, možná dokonce i rodů, lze předpokládat zvýšený výskyt šplhání, případně zavěšování, u jiných zase vyšší výskyt pozemní lokomoce. Je téměř jisté, že žádný ze zástupců velkočeledi *Hominidea* neměl již ocas. Nejstarší hominoidi měli na postkraniálním skeletu řadu moderních znaků, například znaky prokazující častou vertikální pozici trupu a šplhání. Středně miocéní a mladší hominoidi již měli morfologii v mnoha rysech podobnou moderním lidoopům. Znamená to, že také v morfologii kostry trupu a končetin prokonsuloidů a hominoidů existují zásadní odlišnosti. I když jsou fosilní nálezy kostí trupu a končetin poměrně vzácné a kostry jsou neúplné, je jasné, že mezi oběma skupinami miocéních lidoopů existují zásadní rozdíly na lebce zubech i postkraniálním skeletu.

Terry Harrison se domnívá, že nalezl ocasní obratel patřící rodu *Proconsul*, a soudí, že to je spolu s ostatními archaickými znaky důvod k řazení zástupců nadčeledi *Proconsuloidea* do jedné skupiny s propliopitéky. Poukazuje také na řadu podobných znaků u prokonsulů a nejstaršího rodu úzkonosých opic, rodu *Victoriapithecus*. I když většina paleoantropologů považuje tyto názory Terry Harrisona za spekulativní a nepodložené, a uvádí pro to přesvědčivé důkazy, v poslední době se většina paleoantropologických studií shoduje na tom, že hominoidní status (*sensu stricto*) čeledi *Proconsulidae* je velmi problematický a prokonsulové se vyvíjeli paralelně s hominoidy. Jak je zřejmé z předchozí části, máme stále více dokladů pro významné odlišnosti mezi bývalými triby *Proconsulini* a *Afropithecini*, a proto je nejkorektnější, podle všech dostupných fosilních dokladů, tyto skupiny fosilních lidoopů řadit do odlišných nadčeledí (**Obr. 12**).



## Evoluce nadčeledi Cercopithecoidea

První zástupci nadčeledi *Cercopithecoidea* se objevují na počátku miocénu. Nejstarším kočkodanovitým primátem je rod *Victoriapithecus* pocházející z Keňské lokality Maboko starý 18 milionů let. Viktoriapitěci mají velké množství archaických znaků a jsou řazeni do samostatné čeledi *Victoriapithecidae*. Moderní skupiny kočkodanovitých (Tab. 6) vznikají až ke konci miocénu. Jako první se objevuje zhruba před 10 miliony lety severoafrický rod *Lybiapithecus*, řazený do podčeledi *Colobinae*. Nejstarším dobře doloženým zástupcem podčeledi *Cercopithecinae* je rod *Macaca*, který se objevuje v mediteránní oblasti ke konci miocénu. Na samém konci miocénu se pak vznikají další rody guerézovitých opic, nejznámější jsou rody *Mesopithecus* a *Dolichopithecus* z Evropy a Asie a africké rody *Colobus* a *Paracolobus*. Kočkodanovité opice se začaly bouřlivě rozvíjet v průběhu pliocénu a ve starším pleistocénu. Kromě dodnes žijících rodů, jako je *Papio* a *Theropithecus*, je třeba zmínit rod *Parapapio*, který je považován za předka mangabejů, a poměrně velký rod *Procynocephalus*, blízkého příbuzného makaků. Objevují se i obří formy kočkodanovitých jako rod *Dinopithecus* a *Simopithecus*, které v průběhu pleistocénu vymírají.

Tab. 6 - Systematika fosilních opic – nadčeleď Cercopithecoidea

Syst. skup.	Rod	Geologické období	Region	Hmotnost	Zubní vzorec
<b>Victoriapithecidae</b>					
<i>Victoriapithecinae</i>	<b>Prohylobates</b>	raný miocén	North and East Africa	7000-25000g	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Victoriapithecus</b>	? raný - střední miocén	Kenya	7000	2.1.2.3/2.1.2.3
<b>Cercopithecidae</b>					
<i>Cercopithecinae</i>	<b>Macaca</b>	nejvyšší miocén - současnost	North Africa, Eur., Asia	9500-14000g	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Procynocephalus</b>	pliocén	Asia	22500	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Paradolichocephalus</b>	pliocén	Europe	23000-35000g	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Papio</b>	Plio-pleistocén - současnost	Africa		2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Dinopithecus</b>	pleistocén	Africa	77000	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Cercocebus</b>	Plio-pleistocén	Africa		2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Parapapio</b>	pozdní miocén - raný pleistocén	Africa	17000-30000g	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Gorgopithecus</b>	pleistocén	south Africa	41000	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Theropithecus</b>	Plio-pleistocén	Africa, ? Asia		2.1.2.3/2.1.2.3
	T. ( <i>Simopithecus oswaldi</i> )	Plio-pleistocén	Africa, ? Asia	96000	2.1.2.3/2.1.2.3
	T. ( <i>Omopithecus</i> )	Plio-pleistocén	Africa, ? Asia		2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Cercopithecus</b>	pliocén - současnost	Africa		
<i>Colobinae</i>	<b>Mesopithecus</b>	pozdní miocén - raný pliocén	Europe, w. Asia	5000-8000g	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Dolichopithecus</b>	pliocén	Europe	18000	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Semnopithecus</b>	pozdní miocén - současnost	Asia	8000	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Presbytis</b>	pleistocén - současnost	Asia	7000	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Trachypithecus</b>	pleistocén	Asia	7000	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Rhinopithecus</b>	pleistocén - současnost	Asia	15000	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Colobus</b>	pozdní miocén - současnost	Africa	16000	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Lybiapithecus</b>	pozdní miocén - pliocén	north Africa	8400	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Microcolobus</b>	pozdní miocén	Africa	4000	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Cercopithecoides</b>	pliocén	Africa	33000	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Paracolobus</b>	Plio-pleistocén	Africa	35000	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Rhinocolobus</b>	Plio-pleistocén	Africa	21000	2.1.2.3/2.1.2.3

## Nejstarší bezocasí *Hominidea*

První nálezy nepochybných hominoidů pocházejí z přelomu oligocénu a miocénu, které jsou však velmi fragmentární, převážně zuby a čelisti. Patří sem 25 milionů let starý nález rodu *Kamoyapithecus* a zuby a čelisti zatím rodově nespecifikovaného hominoida, zvaného „*Meswa Bridge hominoid*“.

## Nadčeled' *Proconsuloidea*

Nejstarší nálezy prokonsuloidů pocházejí ze staršího miocénu a jsou to 20 milionů let staré nálezy rodu *Proconsul* (**Obr. 13**) z východní Afriky. Zástupci nadčeledi *Proconsuloidea* žili převážně ve spodním miocénu tedy zhruba od 20 do 17 milionů let. Mladší nálezy, například rod *Simiolus*, jsou systematicky sporné, ale některé ze středně a svrchně miocéních lidoopů mají znaky podobné prokonsulům.

Velikost těla všech zástupců této skupiny, také jejich lokomoční a potravní specializace, se zřejmě značně lišily. Podle odhadů na základě různých částí skeletu se jejich hmotnost pohybovala od 3 kg v případě rodu *Micropithecus* až po 70 kg u druhu *Proconsul major*. Tato velikostní variabilita není jen mezirodová, ale i vnitrorodová, jak ukazují nálezy rodu *Proconsul*. Nejmenší z nich, druh *Proconsul heseloni*, byl jen o málo větší než gibbon siamang, *Proconsul africanus* a *P. nyanzee* byli o něco menší než samice šimpanzů a *Proconsul major* pak dosahoval téměř velikosti gorilí samice.

U celé skupiny prokonsulů, čeledi *Proconsulidae*, mají všechny známé druhy tenkou sklovinu, ale zuby jsou u mnohých druhů i rodů poměrně specializované. Například existuje folivorní specializace u všech druhů rodu *Rangwapithecus* (**Obr. 14**). Dalšími rody, které většinou bývají řazeny do nadčeledi *Proconsuloidea* jsou *Rangwapithecus*, *Nyanzapithecus*, *Mabokopithecus* a *Turkanapithecus*. Vzhledem k tomu, že naše znalosti o skutečné variabilitě prokonsulovitých primátů jsou ještě nedostatečné, názory na zařazení jednotlivých rodů se různí. Je tedy dost možné, že do této skupiny může náležet i svrchně miocénní *Samburupithecus*.

## Nadčeled' *Hominoidea*

### Čeled' *Afropithecidae incertae sedis*

Jak ukázaly nové analýzy a nové nálezy má skupina afropitékovitých repretujících hominoidy, tribus *Afropithecini*, některé specifické, hominoidům podobné, znaky na chrupu, které ve své kombinaci vytváří zvláštní mosaiku znaků starobylých a moderních. U všech zástupců tribu *Afropithecini* je sklovinu silnější ve srovnání s prokonsuloidy a zuby nejsou nikdy specializované. U všech známých druhů nacházíme poměrně moderní morfologii molárů a zejména premolárů. I když mají řadu znaků signalizujících jejich příslušnost k hominoidům, nacházíme na jejich skeletu i znaky archaické a specializované, například přizpůsobení ke šplhání u *Morotopithecus* (**Obr. 15**). Proto je jejich systematické zařazení stále předmětem diskuze, ale nejuhodnější bude jejich předběžné zařazení do samostatné čeledi *Afropithecidae*.

Postkraniální skelet tohoto tribu hominoidů vykazuje u některých druhů počínající diferenciaci funkce předních a zadních končetin. Zatímco pro prokonsuly byla typická velká variabilita velikosti těla, afropitéci byli vždy středně velcí až velcí primáti, kteří zhruba dosahovali velikosti pavíánů nebo šimpanzů.

Na základě výše uvedených znaků řadí Milford Wolpoff afropitéky dokonce již do čeledi *Hominidae*, a předpokládá, že *Afropithecini* nejsou s prokonsuly příbuzní. Podobný názor zastává, jak už jsme zmínili dříve, také Terry Harrison, který právě díky právě díky charakteru morfonologie afropitéků dokonce považuje prokonsulovité primáty za zcela

nepříbuzné moderním primátům a považuje je za přímé potomky oligocénních úzkonosých primátů. Většina paleoantropologů (Begun 2007) však afropitéky považuje za hominoidy široce ancestrální pro čeleď *Hominidae*, tedy skupinu potenciálně příbuznou, ale nikoliv za jejich přímé předchůdce.

V současné době tedy převládá názor, že afropitéci nejsou tak zásadně podobní hominidům a charakter jejich archaických znaků je natolik specifický, že jejich zařazení do čeledi *Hominidae* by bylo nekorektní. Todd Rae se například domnívá, že stavba obličejového skeletu je v zásadě již lidoopí, a že specifická morfolgie afropitéka a morotopitéka bývá mnoha autory nadsazována. Ukazuje se však, že v každém případě se prokonsulovití a afropitékovití lidoopi liší v mnoha důležitých znacích, a tudíž se jedná o dvě fylogeneticky jasně odlišné skupiny (Benefit, McCrossin 2000, 2002, Begun 2007).

### **Čeleď *Afropithecidae* a jejich význam pro evoluci hominidů**

Afropitéci (Tab. 7) by mohli být vhodnými kandidáty na prapředky hominidů za předpokladu, že budeme schopni vysvětlit mosaiku jejich odvozených, relativně moderních, znaků a znaků velmi starobylých do jisté míry připomínající oligocénní hominoidní primáty (propliopitéky). O těchto znacích se v odborných kruzích diskutuje. Mezi výrazné znaky naznačujícími možné příbuzenství s hominidy patří pokročilá morfolgie molárů a zvláště pak premolárů, málo výrazné cingulum a relativně silná sklovina. Důležité je i zjištění, že u mladších, avšak taxonomicky nejednoznačných, zástupců jsou archaické znaky mnohem vzácnější, naopak se objevují některé znaky připomínající dryopitékovité středně miocénní lidoopy.

Afropitéky je možno podle charakteru jejich morfolgie rozdělit na archaické afropitéky a pokročilé afropitéky. Do archaických afropitéků patří vůbec nejstarší známý rod lidoopů z nadčeledi *Hominoidea* 20,5 milionu let starý rod *Morotopithecus* a dále 17 – 18 milionu let starý rod *Afropithecus* (*Heliopithecus*) (Obr. 15). Velmi rozmanitá je středně miocénní skupina, kterou označujeme jako pokročilé afropitéky, kam patří rody *Equatorius* (*Kenyapithecus africanus*), případně *Nacholapithecus* (*Kenaypithecus africanus*) a jihoafrický středně miocénní rod *Otavipithecus*. Archaičtí afropitéci patří mezi vůbec nejstarší známé rody miocénních hominoidů. Pokročilí afropitéci pak žili mezi 16 – 13 miliony let na území dnešní západní a jižní Afriky v pozdním spodním miocénu a v celém miocénu středním.

Archaičtí afropitéci mají ještě řadu velmi starobylých znaků na lebce, zejména v oblasti čelní a poměrně malý mozek. Typické je nízké ustupující čelo a, přinejmenším u rodu *Afropithecus* (Obr. 15), výrazná *crista sagittalis*. I když patří starobylí afropitéci mezi největší miocénní hominoidy, podobnost čelní partie afropitéka a egyptopitéka je nápadná, což prokazuje blízkou příbuznost nadčeledi *Propliopithecoida* a nadčeledi *Hominoidea* možná i jejich velmi blízké fylogenetické vztahy, protože u prokonsuloidů se takové znaky nevyskytují ani u nejstarších známých rodů.

Někteří autoři ještě uvádějí jako charakteristický znak archaických afropitéků, zejména u rodu *Afropithecus*, úzký dlouhý obličej. Todd Rae z University of Durham, specialista na obličejový skelet miocénních lidoopů, však tvrdí, že po pečlivé rekonstrukci splanchnocrania afropitéků se šířka jejich obličejového skeletu nijak výrazně neliší od ostatních afropitékovitých lidoopů.

V takovém případě ještě více vyniká podobnost rodů *Morotopithecus* a *Afropithecus*, kteří se pak liší pouze adaptacemi postkraniálního skeletu. *Morotopithecus* byl podle všeho poměrně výrazně přizpůsoben ke šplhání, *Afropithecus* pak byl spíše kvadrupení. I přes jisté podobnosti některých znaků na horní končetině a páteři mezi morotopitékem a moderními lidoopy je morfolgie dolní končetiny velmi archaická, možná dokonce podobnější oligocénním lidoopům než je tomu u ostatních prokonsulovitých. Nové nálezy afropitéků naznačují, že menší formy rodu *Afropithecus* (Buluk v Keni) jsou natolik rozdílné od větších

forem, že rod *Heliopithecus* by měl být považován za validní samostatný rod čeledi *Afropithecidae* představující nejmenší afropitéky.

### **Pokročilí afropitéci a problematika rodu *Kenyapithecus***

Pokročilí afropitéci, zejména jejich systematika a morfologie postkraniálního skeletu, jsou stále předmětem mnoha diskusí. Jedním z nejdůležitějších důvodů je i to, že se zatím paleoantropologové a paleoprimatologové nemohou shodnout na jejich fylogenetickém postavení. Kámenem úrazu je, že je někteří primatologové považovali za potenciální předky pokročilejších, svrchně miocenních hominoidů, dryopitéků, a jiní se domnívali, že jde o pokročilé formy prokonsulovitých primátů. Třetí skupina je potom považuje za hominoidní skupinu blízce příbuznou hominidům, což je sice dobře podložený názor, ale obtížně interpretovatelný z hlediska systematického a fylogenetického, zvláště když víme, že okolo 16 milionů se objevují modernější skupiny lidoopů v Malé Asii a v Evropě.

Dlouhou dobu se již diskutuje systematické postavení a fylogenetický význam rodu *Otavipithecus*, nalezeného v mladších středně miocenních vrstvách v jihoafrické Namibii. Současné analýzy zdůrazňují velký biogeografický význam tohoto nálezu, který prokázal, že hominoidi žili také v jižní Africe nejen v Africe východní. Také je velmi pravděpodobné, že jihoafrický středně miocenní rod *Otavipithecus* byl druhem reliktním s mnoha přetrvávajícími starobylými znaky. Podle všeho žil současně, avšak alopatricky, s pokročilejšími zástupci čeledi *Dryopithecidae*, a podle většiny odborníků neměl pro další evoluci miocenních lidoopů žádný bezprostřední význam.

Poněkud jiná je pak situace u rodů *Equatorius* a *Nacholapithecus* (**Obr. 16**). Jedná se zčásti o nově objevené a popsané druhy a dokonce rody ze staršího středního miocénu, zčásti se ale jedná o fosilní materiál zařazovaný do rodu *Kenaypithecus*, většinou pak do druhu *Kenaypithecus africanus*, nikdy ale do druhu ***Kenyapithecus wickeri***. Nálezy obou zmíněných rodů byly dříve považovány za druhy rodu *Ramapithecus*. Systematicky významné morfologické rozdíly mezi jednotlivými rody pokročilých afropitéků nejsou jednoznačné, a proto nemůžeme vyloučit, že později popsáný rod *Nacholapithecus* je pouze dalším druhem rodu *Equatorius*, nebo dokonce nebo dokonce všechny rody můžeme řadit do jediného rodu *Kenyapithecus*. To je ale velmi problematická varianta, protože rodový název *Kenyapithecus* musí být rezervován pouze pro středně miocenní lidoopy splňující kritéria zařazení do čeledi *Hominidae*, což naplňují pouze nálezy rodu ***K. wickeri***. Podle všeho bude správné řadit všechny východoafrické pokročilé afropitéky, s výjimkou jihoafrického rodu *Otavipithecus*, do rodu *Equatorius*. Tento rod má ve srovnání s archaickými afropitéky mnohem modernější morfologii obličejového skeletu a relativně silnou zubní sklovinu. Přesto však na lebce i zubech převládají starobylé znaky typické pro spodně miocenní lidoopy.

*Equatorius* má také modernější morfologii postkraniálního skeletu, zejména zadních končetin, s počínající diferenciací funkce předních a zadních končetin. Přesto však na skeletu rodu *Equatorius* stále převládají znaky typické pro nesespecializované kvadrupedy. Analýza lebečních kostí ukazuje, že i morfologie a velikost mozku byla přinejmenším srovnatelná s ostatními spodně miocenními lidoopy, ne-li větší. Podle všeho se jednalo o středně velkého spíše stromově adaptovaného lidoopa.

Vyčlenění tohoto nového rodu má mnoho zastánců, ale někteří badatelé nabádají k opatrnosti v interpretaci jeho systematického i fylogenetického postavení. Tato skupina paleoantropologů totiž zdůrazňuje tři fakta.

Zaprvé, diferenciací funkce končetin mohla existovat už u nejstaršího rodu této skupiny, morotopitéka, a proto ji těžko můžeme považovat za jednoznačně progresivní znak. Za druhé, v morfologii rodu *Equatorius* se zachovalo, například ve srovnání s kenyapitékem, příliš mnoho archaických znaků než abychom ho mohli považovat za reprezentanta

přechodové skupiny. Za třetí, doposud není dostatek přesvědčivých důkazů pro vytvoření nového rodu, ergo se nedá diskutovat ani o jeho specifickém fylogenetickém postavení.

Nové objevy miocenních lidoopů ("*Nacholapihecus*", "*Kenyapithecus*" a další) a jejich nové interpretace však ukazují (Obr. 16), že se na počátku středního miocénu skutečně objevuje nový typ afropitékovitých primátů a vyčlenění nového rodu, nebo dokonce nových rodů, je zřejmě na místě. Pravda ale také je, že pro jasné vymezení jejich fylogenetického postavení, například zda jsou či nejsou přímými předky kenyapitéků, zatím není zatím dostatek fosilních dokladů.

Fylogeneze afropitéků je nicméně slučitelná s paleobiogeografickými modely evoluce hominoidů. Nejpravděpodobnější interpretace fylogeneze této skupiny je, že některé z forem archaických afropitéků typu *Afropithecus/Heliopithecus* migrovala na konci spodního miocénu do Evropy, zřejmě východní cestou přes oblast dnešního Turecka a Balkánu, kde vznikli první zástupci čeledi *Hominidae* například rod *Griphopithecus*. V Africe se pak vyvíjely jejich mladší formy, pokročili afropitéci, a v Evropě vznikli nejstarší zástupci hominoidů – dryopitéci. Fylogenetický původ dalších dvou nehomínidních čeledí pliopitéků a oreopitéků je nejasný, ale i u nich předpokládáme, že jejich předci se v Evropě objevili v rámci migrace hominoidních primátů z Afriky,

### **Nehomínidní hominoidní čeledi - *Pliopithecidae* a *Oreopithecidae***

Vedle dryopitéků osídlují evropský region také zástupci dalších dvou čeledí, *Pliopithecidae* a *Oreopithecidae*. Jejich zařazení do nadčeledi *Hominoidea* bylo již mnohokrát diskutováno v odborné literatuře. Nejprve byl zpochybnován hominoidní status oreopitéků, kteří byli dokonce považováni díky specifické morfologii stoliček za nepřibuzné hominoidům. Moderní analýzy skeletu oreopitéků prokázaly, že jsou sice skupinou specializovanou, ale jednoznačně hominoidní. V současné době se diskutuje, zda by pliopitéci neměli být zařazeni do samostatné nadčeledi *Pliopithecoidea* (Begun 2007).

### **Čeď *Pliopithecidae* (nadčeď *Pliopithecoidea incertae sedis*)**

Pliopitéci, zástupci čeledi *Pliopithecidae*, jsou skupinou systematicky i fylogeneticky dosti odlišnou od ostatních čeledí hominoidů. Chybí jim sice ocas a mají i další znaky typické pro nadčeď *Hominoidea*, ale na zubech a lebce nalézáme mnoho velmi starobylých znaků podobných oligocéním propliopitékům (Begun 2007). Pliopitéci jsou známi především ze svrchního miocénu Evropy, kde byly popsány tři rody, *Pliopithecus*, *Crouzelia* (*Plesiopliopithecus*) a *Anapithecus*, s řadou druhů. Nejúplnější nález rodu *Pliopithecus*, *P. vindobonnensis*, pochází z území Československé republiky, z Děvínské Nové Vsi a tvoří jej osm velmi dobře zachovalých skeletů a další méně úplné části skeletu tohoto druhu. Pliopitéci byli stromoví primáti velikosti gibbonů a v rámci jejich adaptivní radiace v Evropě vznikly jak plodožravé tak i listožravé druhy.

Podle všeho tato skupina vznikla ve spodním miocénu, ale její fylogenetický původ je dost nejasný. John Fleagle (1998) se například domnívá, že tato skupina mohla vzniknout přímo odštěpením z propliopitéků. Jiní badatelé zase soudí, že pliopitéci vznikli až v rámci první adaptivní radiace prokonsulovitých primátů na přelomu oligocénu a miocénu, tedy někdy mezi 18 až 26 miliony lety. Podrobná analýza miocenních hominoidů z Číny prokazuje, že pliopitéci pronikli nejen do Evropy, ale i do východní Asie, kde byl popsán čtvrtý rod pliopitéků *Laccopithecus*.

Někteří paleoantropologové, například David Begun (2007) považují tyto systematické charakteristiky pliopitéků za natolik specifické a odlišné od hominoidů, že je vyčleňují jako samostatnou nadčeď velkočeledi *Hominoidea* - nadčeď *Pliopithecoidea*.

## Čeďed' Oreopithecidae

Zvláštñí pozornost je v poslední době věnována čeďedi *Oreopithecidae* representovanou jediným známým rodem *Oreopithecus*. Tato čeďed' byla dlouhou dobu považována za velmi specializovanou a starobylou skupinu hominoidů. Nález y z hnědouhelných dolů totiž jasně dokumentují, že oreopitéci žili ve svrchním miocénu, zhruba před 7-8 miliony lety, v bažinatých oblastech jižní Evropy (možná i celé mediteránní oblasti). Podle morfologie zubů, které si zachovaly mnoho starobylých znaků vedle znaků specifických a specializovaných, se můžeme domnívat, že šlo o fylogeneticky starobylou skupinu specializovanou na méně kvalitní potravu s adaptací na život v bažinatých ekosystémech nebo jejich bezprostředním okolí.

Poslední výzkumy ale ukazují, že oreopitéci spíše vznikli až v průběhu středně miocénní adaptivní radiace hominoidů, což nevylučuje existenci výše zmíněných znaků, a že mohli být blízce příbuzní dryopitékům (Begun 2007). I když byli oreopitéci, jak napovídá morfologie jejich zubů (měli dokonce 6 hrbolků na molárech) a čelistí, specializovaní listožraví lidoopi žijící izolovaně v bažinatých ekosystémech nebo v marginálních oblastech těchto ekosystémů, jejich postkraniální skelet je nápadně podobný skeletu šimpanzů.

To sice nijak neprokazuje jejich blízkou příbuznost k africkým lidoopům, ale odhaluje adaptivní potenciál pozdně miocénních hominoidů. Tato charakteristika oreopitéků prokazuje všeobecný trend u skupiny pozdně miocénních lidoopů k diferenciaci funkce i stavby horních a dolních končetin, k prodlužování předních končetin a zvyšování manipulačních schopností ruky a také ke zvýšení podílu antipronográdních lokomočních adaptací typu šplhání, zavěšování a bipedie. V tomto smyslu oreopitéci prokazují, že za vhodných podmínek, v jejich případě izolaci a specializaci, je možný vznik adaptací postkraniálního skeletu v určitých rysech velmi podobných těm jaké známe u dnešních lidoopů. Jak si ukážeme dále, tento trend je prokazatelný také u některých druhů dryopitékovitých primátů. U oreopitéků však byla navíc podrobnými biomechanickými analýzami prokázána dokonce adaptace na často používanou, a poměrně efektivní, bipedii (Rook et al. 1999).

Mnozí badatelé ale stále považují oreopitéky za zcela specifickou skupinu svrchně miocénních hominoidů, u které se mohly mnohé znaky podobné dryopitékům vyvinout paralelně. Většina paleoantropologů a paleoprimatologů se dnes shoduje v tom, že oreopitéci nejsou archaickou skupinou, jejíž vývoj probíhal zcela odděleně od ostatních hominoidů, ale že se jedná o specializovanou skupinu lidoopů, která podle všeho vznikla na konci spodního miocénu.

Zdá se tedy, že hlavní etapy evoluce pokročilých hominoidů probíhaly v Evropě, a to včetně vzniku nových skupin hominoidů typu oreopitéků. Samořejmě nemůžeme s naprostou jistotou vyloučit ani africký původ hominoidů, ale tuto dříve preferovanou variantu nepodporují žádné věrohodné fosilní doklady a nepodporují jí ani výsledky paleoekologických a ani paleobiogeografických výzkumů.

Tab. 7 - Systematika podřádu Antropoidea – velkořád Hominidea - miocén

Hominoidea, Euhominoidea (Vančata)  
Proconsuloidea (Harrison), miocéní lidoopi

Proconsuloidea	Rod	Perioda	Výskyt	Hmotnost	Zubní vzorec
<b>Proconsulidae</b>					
tribus Proconsulini	<b>Proconsul</b>	raný miocén	Africa	17000-50000g	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Rangwapithecus</b>	raný miocén	Africa	15000	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Limnopithecus</b>	raný miocén	Africa	5500	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Dendropithecus</b>	raný miocén	Africa	9000	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Simiolus</b>	raný - střední miocén	Africa	7000	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Micropithecus</b>	raný miocén	Africa	3500	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Kamoyapithecus</b>	pozdní oligocén	Africa		2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Dionysopithecus</b>	?raný miocén	Asia, China	3300	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Platydontopithecus</b>	?raný miocén	Asia	15000	2.1.2.3/2.1.2.3
<b>Hominoidea</b>					
<b>Afropithecidae</b>					
tribus Afropithecini	<b>Afropithecus</b>	raný - ? střední miocén	Africa, Saudi Arabia	50000	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Morotopithecus</b>	raný miocén	Africa	40000	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Equatorius</b>	střední miocén	Africa	27000-41000g	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Nacholapithecus</b>	střední miocén	Africa	27000-41000g	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Otavipithecus</b>	pozdní miocén	Africa	17500	2.1.2.3/2.1.2.3
<b>Oreopithecidae</b>					
	<b>Mabokopithecus</b>	střední miocén	Africa	10000	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Nyanzapithecus</b>	raný - střední miocén	Africa	9500	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Oreopithecus</b>	pozdní miocén	Eur.	30000	2.1.2.3/2.1.2.3
<b>incertae sedis</b>					
	<b>Turkanapithecus</b>	raný miocén	Africa	10000	2.1.2.3/2.1.2.3
<b>Pliopithecidae</b>					
	<b>Pliopithecus</b>	střední - pozdní miocén	Europe, Asia	7000-15000g	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Plesiopliopithecus</b>	střední miocén	Europe	5000	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Anapithecus</b>	střední miocén	Europe	13500	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Laccopithecus</b>	pozdní miocén	Asia	12000	2.1.2.3/2.1.2.3
<b>Hominidae</b>					
	<b>Kenyapithecus</b>	střední - pozdní miocén	Africa	27000-41000g	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Pierolapithecus</b>	střední - pozdní miocén	Europe		2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Anoiapithecus</b>	střední - pozdní miocén	Europe		2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Dryopithecus</b>	střední - pozdní miocén	Europe	20000-35000g	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Lufengpithecus</b>	pozdní miocén	Asie, Čína, Thajsko	50000	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Sivapithecus</b>	pozdní miocén	Europe, Asia	40000-90000g	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Ankarapithecus</b>	pozdní miocén	Turkey	82000	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Gigantopithecus</b>	pozdní miocén to pleistocén	Asia	200000	2.1.2.3/2.1.2.3
	<b>Samburupithecus</b>	pozdní miocén	Africa	60000	2.1.2.3/2.1.2.3
		<b>Graecopithecus</b>	pozdní miocén	Europe	
<b>Ouranopithecus</b>		pozdní miocén	Europe	110000	2.1.2.3/2.1.2.3
<b>Chororapithecus</b>		pozdní miocén	Europe		2.1.2.3/2.1.2.3
<b>Nakalipithecus</b>		pozdní miocén	Europe		2.1.2.3/2.1.2.3

## Čeďed' Hominidae – dryopitéci - nejstarší zástupci hominidů

### Postavení starobylých hominidů – kenyapitéci a gryfopitéci

I když zatím přesně nevíme, jak a kdy započal vývoj čeďedi *Hominidae*, analýza dostupných fosilních nálezů ukazuje, že neexistují přesvědčivé doklady o tom, že se hominidé vznikli v Africe.

Za nejstaršího zástupce této skupiny je sice mnohými badateli stále považován rod *Kenyapithecus* (*Kenyapithecus wickeri*) (Obr. 16). Patří sem především nálezy z lokality Fort Ternan u Viktoriina jezera, možná některé nedávné nálezy z lokality Nachola, jejichž stáří se odhaduje na 13 – 14 milionů let. Kenyapitéci měli sice některé archaické znaky na lebce i na zubech, ale objevují se však i moderní morfologické rysy jak na čelistech a zubech, především však na skeletu postkraniálním. Tato mosaika znaků se dříve považovala za jednu z hlavních příčin problémů odlišení nejmladších prokonsulovitých a prvních dryopitékovitých lidoopů. Dnes soudíme, že se jedná o komplex znaků typických pro čeďed' *Hominidae*, která vznikla a vyvíjela se zcela nezávisle na prokonsulovitých primátech.

*Kenyapithecus* podle všeho žil v lesostepních ekosystémech. Vzhledem k existenci řady archaických znaků i méně rozvinutému komplexu znaků hominidních, a také z hlediska paleobiogeografického je otázka systematického zařazení kenyapitéků je stále otevřená. Buď je možno je řadit do samostatné čeďedi *Kenyapithecidae* a nebo do čeďedi *Hominidae* a samostatné africké podčeďedi *Kenayapithecidae*. V každém se v případě středně miocéních afrických kenyapitéků jednalo o biogeograficky izolovanou skupinu afrických lidoopů, která v průběhu středního miocénu vyhynula a neměla s další evolucí hominidů nic společného.

Daleko vhodnějším kandidátem pro nejstaršího hominida je rod *Griphopithecus*, který známe z mnoha spodně miocéních nálezů z Turecka, a ze spodně středně miocéních lokalit v Evropě. Jeho přímými předchůdci mohli být předci kenyapitéků, kteří migrovali z Afriky na konci svrchního miocénu. V období okolo 16 milionů let se v Turecku také objevují nálezy hominidů představující nejstarší zástupce rodu *Kenyapithecus* (*K. kazili* – Keley et al. 2008). I tento fakt výrazně podporuje hypotézu o evropském původu hominidů, už proto, že další nálezy hominidů z Evropy jsou starší než nálezy kenyapitéků z Afriky.

Zdá se tedy, že kenyapitéci *sensu stricto* mají všechny atributy nezbytné pro jejich definitivní zařazení do čeďedi *Hominidae*, a proto je bude nejvhodnější zařadit do podčeďedi *Kenyapithecinae*. Jejich zuby mají tlustší sklovinu než afropitéci, cingulum na molárech je buď redukované, nebo i nezřetelné. Dolní řezáky jsou mohutnější a širší než u afropitéků, špičáky jsou méně robustní a relativně menší než u prokonsulovitých. Mají velké horní premoláry a moláry jsou poměrně nízké a morfologicky se liší od molárů prokonsulovitých. Mandibula je měřčí a robustnější. Podrobnější informace o stavbě jejich obličejové části lebky zatím nemáme.

Kenyapitéci měli ve srovnání s afropitéky delší a robustnější horní končetiny s některými znaky připomínajícími dnešní africké lidoopy. Dolní končetina má rovněž modernější charakter s některými adaptacemi na pozemní lokomoci. Je možné, že způsob života kenyapitéků mohl být do určité míry podobný životu lesostepních šimpanzů. Kenyapitéci jsou, až do nejmladšího svrchního miocénu (6 - 7 milionů let), poslední skutečně dobře doloženou skupinou hominoidů na africkém kontinentu. Isolaci kenyapitéků potvrzují nálezy 11,9 milionů let starého druhu *Anoiapithecus brevirostris*, který byl nalezen ve Španělsku. Tento evropský lidoop má některé homoplasické znaky (paralelně vzniklé) podobné kenyapitékům.

Podle podrobných biogeografických analýz je velmi pravděpodobné evoluce hominidů lidoopů nezačala v Africe, ale v Evropě, resp. v mediteránním regionu Evropy a Asie a na kontinentální Evropě. Ve svrchním miocénu, zhruba před 10 miliony lety, hominidé migrují i do oblastí jižní a jihovýchodní Asie (Begun 2007) a posléze i zpět do Afriky.



V každém případě pro evoluci hominidů byl velmi důležitý region Turecka, ať už jako přechodová oblast nebo jako oblast formování miocenních skupin hominidů. Vznikly tak dvě v mnoha znacích odlišné skupiny, eurafričtí dryopitéci a asijské sivapitéci. Nejnovější studie však ukazují, že dryopitéci mohli proniknout současně do evropského i do asijského regionu a v průběhu svrchního miocénu i zpět do Afriky.

O možném výskytu dryopitékovitých primátů v Africe vedou biogeografové a paleoekologové seriózní diskuse, protože o vývoji dryopitékovitých v Africe máme je velmi kusé informace. Scházejí totiž jakékoliv nálezy lidoopů z východní a jižní Afriky z období od 12,5 do 8,5 milionů let. Jediný relativně reprezentativní nález je maxilla rodu *Samburupithecus* stará 8,5 milionu let. Podle původního popisu je charakter morfologie nápadně podobný některým evropským dryopitékovitým, zvláště rodu *Ouranopithecus*. Tento názor nebyl všeobecně přijat, a to i díky velmi špatnému stavu nalezených fragmentů čelisti. Většina badatelů zdůrazňuje, že převažují znaky archaické a že by se spíše mohlo jednat o přežívající archaickou skupinu afrických afropitékovitých nebo dokonce prokonsulovitých (Begun 2007).

V každém případě je pravděpodobné, že evoluce hominidů probíhala primárně v Evropě a lidoopi se vrátili do Afriky z mediteránní oblasti, z oblasti Balkánu a Turecka. Evoluce dryopitékovitých probíhala primárně ve dvou regionech v euro-západoasijském regionu (*Homininae*) a v jižní a východní Asii (*Ponginae*).

Někteří paleoekologové však poukazují na to, že se evoluce všech primárně pralesních druhů přesunula do jiných regionů, například do západní Afriky, kde však byly a jsou mnohem horší podmínky pro zachování fosilního materiálu. Lze tedy spekulativně také předpokládat, že miocenní lidoopi v Africe nevyumřeli, ale přesunuli se do oblastí pro ně ekologicky přijatelných. Vzhledem k tomu, že v Africe schází jakékoliv fosilní nálezy hominidů z mladšího středního a většiny svrchního miocénu lze také předpokládat, že pokud by jejich eventuální evoluce ve svrchním miocénu na africkém kontinentu skutečně probíhala, jakkoliv je tato varianta málo pravděpodobná, byla výrazně méně úspěšná než v již výše zmíněných regionech (Evropě a Turecku), kde se odehrávala podstatná část adaptivních radiací této skupiny, které byly přinejmenším dvě, první souvisela s kolonizací Asie a druhá s rekolonizací Afriky.

V každém případě je zřejmé, že v rámci adaptivní radiace hominidů ve středním miocénu, kdy vznikla skupina dryopitékovitých primátů, došlo ke kolonizaci mimoafrických regionů, Evropy a mediteránní oblasti Asie, dále indického subkontinentu a také východní Asie. Jisté však je, že první mio-pliocéní doklady o evoluci hominidů v Africe dokládají evoluci bipedních homininů. O evoluci lidoopů nemáme žádné přesvědčivé doklady, kromě několika úlomků čelistí a zubů.

## **Nejstarší zástupci podčeledi *Homininae* – trocha historie**

Okolo nejpravděpodobnějších předků homininů (*dříve hominidů, a ještě dříve „chybějící článek evoluce člověka*), tedy moderních lidoopů a lidí, se vedou diskuse již od počátku 20. století. Tyto diskuse jsou plné entusiasmů a omylů. Vždyť se nejedná o nic menšího než našeho prvního předka.

To vedlo mnohé významné badatele k usilovnému a jednostrannému hledání "typicky" hominidních znaků na straně jedné, ale k podceňování znaků archaických a také kontextu, ve kterém se progresivní znak nacházel, na straně druhé. Vznikly mnohé pozoruhodné teorie hominizáčního procesu, například Jollyho teorie "Sedících pojídačů semen" (Mazák 1981), které bohužel nebyly schopny hominizáční proces dostatečně objasnit. Jejich hlavní vadou nebyla teoretická propracovanost a nedostatek invence, již zmíněná Jollyho teorie byla po této stránce skutečně pozoruhodná, ale zaměření se na izolované

komplexy znaků, které ve skutečnosti charakterizovaly moderního člověka, nikoliv však nejstarší hominidy.

Jedním z prvních seriózních kandidátů na předchůdce hominidů byl již zmiňovaný *Oreopithecus*. Bohužel, jeho první analýzy z padesátých a počátku šedesátých let byly příliš optimistické a mnohé takzvaně hominidní znaky, například velikost mozku, přecenily.

V průběhu šedesátých let začal být za nejstaršího hominida, nebo přinejmenším za bezprostředního předka hominidů, považován rod *Ramapithecus*, jehož první nálezy pocházely ze Siwalických hor v Indii. Po nalezení dalších ramapitékovi podobných hominoidů z východní Afriky (*Kenyapithecus wickeri* a *K. africanus*) si začali být paleoantropologové jistí, že se skutečně jedná o nejstaršího hominida a rod *Ramapithecus* byl ve většině učebnic prezentován jako nejstarší hominid, přímý předchůdce australopitéků.

V rozsáhlé revizi miocénních lidoopů pak američtí paleoantropologové Elwyn Simons a David Pilbeam (Simons, Pilbeam 1965) rozdělili celou skupinu miocénních lidoopů na dva rody, lidoopí rod *Proconsul* a hominidní rod *Ramapithecus*. Rekonstrukce čelistí ramapitéků dokonce naznačovala, že čelisti jsou relativně krátké a špičáky malé, tedy plně se shodovaly s tehdy předpokládanými znaky nejstarších hominidů. Mnozí badatelé předpokládali na základě těchto znaků u ramapitéků také bipedii. Již počátkem sedmdesátých let upozornil britský paleoprimateolog Peter Andrews, že miocénní lidoopi musí být systematicky mnohem pestřejší, a také že čelisti ramapitéků je po důkladné rekonstrukci prakticky svou stavbou neodlišitelná od indických sivapitéků a jiných "lidoopích" rodů, tedy úzké a dlouhé. Také se ukázalo, že špičáky ramapitéků nejsou o nic kratší než špičáky ostatních miocénních lidoopů. V současné době je jasné, že nalezení skutečného prvního hominida bude velmi obtížné, že vznik hominidů byl složitý a postupný proces. Ukazuje se dokonce, že některé "typické" hominidní znaky ve skutečnosti vznikly před vznikem hominidů a jiné zase až v průběhu tohoto procesu.

## Nejstarší zástupci podčeledi *Homininae* – současné názory

### Nejstarší nálezy v Evropě a Turecku

Zdá se tedy, že hominidé vznikli daleko komplikovanějším a komplexnějším evolučním procesem než jsme předpokládali, totiž adaptivní radiací lidoopů na konci spodního a spodního středního miocénu, tedy v období mezi 18 – 16 miliony lety. Velmi důležité pro pochopení fylogeneze celé skupiny svrchně miocénních dryopitékovitých jsou pak nálezy rodu *Griphopithecus* ze spodního středního miocénu Rakouska a Turecka. I když jsou nálezy tohoto rodu velmi nekompletní a fragmentární, je velmi pravděpodobné, že se jedná o rod blíže příbuzný africkým a především západoasijským kenyapitékům, a to jak morfologii zubů tak i stavbou postkraniálního skeletu. Jak na zubech tak na doposud známých kostech postkraniálního skeletu grifopitéků je možno ještě nalézt řadu starobylých znaků. *Griphopithecus* je tedy podle všeho přímým dokladem o adaptivní radiaci dryopitéků ve spodním středním miocénu Afriky a jejich následné kolonizaci evropského regionu.

Velmi důležitý je nález poměrně úplné kostry druhu *Pierolapithecus catalaunicus*, který pocházející ze španělského Katalánska (Begun 2007). *Pierolapithecus* je středně miocénní lidoop starý téměř 13 milionů let s kombinací starobylých a velmi moderních znaků na lebce a zvláště pak na postkraniálním skeletu, který je prokazatelně přizpůsoben k lokomoci se vzpřímeným trupem, tedy antipronográdní lokomoci. Lebka je charakteristická poměrně krátkými čelistmi a širokým patrem. Ve většině znaků se výrazně liší od spodně miocénních lidoopů a podobá se dryopitékům. Na postkraniálním skeletu však můžeme najít vedle znaků pokročilých také množství archaických znaků podobných některým spodně miocénním afropitékovitým lidoopům. Interpretace znaků zatím není jednoznačná. Lokomoce

pierolapitékú byla zřejmě spíše kvadrupední na rozdíl od mladších nálezů ze stejného regionu, například druhu *Dryopithecus laietanus*, jehož skelet má prokazatelné adaptace na časté šplhání a jiné arboreální aktivity.

### Kolonizace Asie a vznik tribu Pongini

Velmi důležitá byla také kolonizace Asie skupinou sivapitékovitých lidoopů. Pro tuto skupinu je typické množství apomorfních znaků, které se vyskytovaly pouze u asijských hominidů. U asijských sivapiték se totiž vyvinula několik specifických morfologických komplexů, které je, podle některých názorů, spojují s orangutany (Begun 2007). Podle jiných názorů vytvářejí sivapitéci vytvářejí svébytnou specializovanou asijskou skupinu miocenních lidoopů a orangutanů a jejich předci pak tvořili druhou asijskou skupinu. Sivapitéci se vyvíjeli v jižní, jihovýchodní a východní Asii od svrchního miocénu až do středního pleistocénu. Většina badatelů soudí, že se nejedná o skupinu blízce příbuznou africkým hominidům. Podrobné analýzy ukazují, že blízká příbuznost sivapiték k orangutanům je dosti problematická, nicméně existují některé znaky na lebce a zubech, které jsou společné orangutanům i sivapitékům (Begun 2007).

Pro asijské sivapitéky (Obr. 17), kam řadíme rody *Sivapithecus* (případně i rod *Ramapithecus*) a *Gigantopithecus*, je typická velmi silná sklovina a chybějící cingulum. Vnitřní horní řezáky jsou výrazně větší než vnější, špičky jsou poměrně mohutné, je vyvinuta zřetelná diastema, dolní premoláry jsou široké, stoličky pak nízké s nízkými velkými hrboly. Mandibula je robustní a silná. Obličejový skelet má některé znaky připomínající orangutany, jako jsou široké zygomatické oblouky, poměrně vysoký a úzký nosní otvor, vysoké a oválné orbity umístěné blízko sebe, velkou vpřed vyčnívající premaxilu a malý foramen incisivum. Předpokládají se i méně vyvinuté nadočnicové partie, podobně jako u orangutanů.

Tyto podobnosti vedly v minulosti některé badatele k zařazení dryopitékovitých lidoopů do čeledi *Pongidae*, což je ale v přímém rozporu s poznatky molekulární biologie a genetiky a také se současnou systematikou žijících lidoopů. Znamenalo by to, že všechny dryopitékovité opice bychom museli řadit do čeledi *Hominidae*, a podčeledi *Ponginae*. Taková systematika je fylogeneticky obtížně vysvětlitelná, protože rozdíly mezi současnými asijskými lidoopy a dryopitéky jsou víc než nápadné, a navíc čeleď *Hominidae* je evidentně produktem adaptivní radiace hominoidů ve spodním miocénu, a následné radiaci ve svrchním miocénu, kdy dochází i k markantním adaptivním změnám v samotné skupině sivapiték, což je patrné zejména na jejich zubech a čelistech.

Podobnosti sivapiték k orangutanům jsou velmi problematické, zvláště proto, že mnohé znaky sivapiték jsou založeny na charakteristikách jedné značně fragmentární a nekompletní lebky. Ani podobnosti morfologie premaxily sivapiték a orangutanů, která je nejlépe doložena, není mnohými odborníky považována za přesvědčivý důkaz příbuznosti sivapiték a orangutanů. Proti přímé příbuznosti jasně ukazují i další znaky jako je velká tloušťka skloviny, morfologie čelistí i zubů, a také jasná tendence k megadoncii u sivapiték, tedy disproporčnímu zvětšování premolárů a zejména molárů u svrchně miocenních sivapiték (srov. Begun 2007).

Postkraniální skelet nenaznačuje žádnou blízkou příbuznost sivapiték a orangutanů. Přední končetina je sice poněkud delší než u většiny afropitékovitých, ale její morfologie je nespécializovaná a ukazuje, že sivapitéci byli spíše nespécializovaní kvadrupedi, a někteří z nich možná byli adaptováni na polopozemní způsob života. Některé nové analýzy naznačují adaptaci postkraniálního skeletu na lokomoci podobnou šimpanzům, včetně kotníkochoďectví (Begun and Kivell 2011). Morfologie zubů ukazuje, že sivapitéci jedli semena a ořechy a možná i málo kvalitní pozemní bylinnou vegetaci.

Zcela specifickým případem byl obrovitý rod *Gigantopithecus*. Jeden z jeho druhů, pleistocénní *Gigantopithecus blacki*, byl s výškou přes 2 metry a hmotností výrazně přes 200 kg zřejmě největším primátem, který kdy obýval zemi. U obrovských gigantopitéků se na základě morfologie zubů a čelistí předpokládá, že v jejich potravním spektru převládala málo kvalitní vláknitá rostlinná strava, například bambus. Vzhledem k tomu, že zatím nebyl popsán úplnější skelet lebky, a nejsou známy žádné kosti trupu a končetin, je většina názorů o tom, jak vypadali, a jak žili gigantopitéci skutečně spekulativní. Odhady výšky a hmotnosti vycházejí výhradně z morfologie čelistí a zubů, které jsou, na rozdíl od žijících lidoopů, ovlivněny výraznou megadoncií (neproporčním zvětšováním zubů a čelistí) gigantopitéků.

Ani molekulárně biologická data příliš nepodporují vznik orangutanů ze sivapitéků, protože v období svrchního miocénu, tedy před 10 – 8 miliony lety, kdy se předpokládá oddělení orangutanů od ostatních hominidů, byli sivapitéci už příliš specializovaní, což by znamenalo, že by orangutani museli vzniknout o něco dříve. Středně miocénní vznik orangutanů však nepodporují ani studie genetické a sérologické a ani samotné fosilní nálezy.

Podrobná analýza nálezů dryopitékovitých lidoopů však poskytla hned dva vhodné pozdně miocénní kandidáty na příbuzné orangutanů, rod *Ankarapithecus* z Turecka a rod *Lufengpithecus* z Číny.

### **Nejstarší hominini a diferenciaci ponginů a hominidů**

Rod *Ankarapithecus* má některé znaky podobné drypitékům, mnohé znaky jako jsou poměrně velké orbity a tvar obličeje (Obr. 17) však nápadně připomínají orangutany, a některé, například relativně silnější sklovina, pak zase sivapitéky. Stavba splanchnocrania je podobná spíše ponginům, ale na lebce a zubech nalézáme mnoho archaických znaků. Mnozí odborníci se domnívají, že se jedná o velmi vhodného předka pro orangutany, jak morfologicky tak časově, nálezy jsou datovány zhruba na 9 - 10 milionů let. Skelet končetin ankarapitéků se zdá být v nejzákladnějších znacích příbuzný ponginům. Stavbu těla ankarapitéků zatím není možné rekonstruovat, postkranialní materiál je fragmentární a málo početný. Ankarapitéci tak představují buď archaické formy ponginů a nebo přechodovou formu mezi homininy a ponginy (Begun 2007).

V roce 2009 byl popsán možný předchůdce hominidů i ponginů *Anoiapithecus brevirostris* (Moyá-Solá et al 2009). Tento 11,9 milionu let starý lidoop má některé velmi archaické znaky, podobné kenyapitékům a jiné znaky pokročilé, hominidní. Nález anoiapitéků podporuje hypotézu paralelní evoluce hominidů, kenyapitéků v Africe, a hominidů, drypitéků a jejich příbuzných v Eurasii. Také naznačuje, že k oddělení asijské a eurafrické skupiny hominidů mohlo dojít skutečně před 10 – 12 miliony lety, což je ve shodě se současnými výzkumy molekulárně genetickými.

Druhý z kandidátů na nejstaršího pongina, čínský *Lufengpithecus*, je v mnoha znacích podobný drypitékům, a odborníci soudí, že by se mohlo jednat o blízkého příbuzného evropského rodu *Dryopithecus*. I když tento primát nemůže být podle zatím známých fosilních dokladů přímo spojován se vznikem orangutanů, již jeho přítomnost ve východoasijském regionu naznačuje, že dryopitékovití primáti, možná potomci rodu *Anoiapithecus*, mohli proniknout do tohoto regionu ve spodním svrchním miocénu a v rámci jejich adaptivní radiace mohli vzniknout ankarapitékům podobné formy lidoopů, z nichž se mohli vyvinout orangutani. Nejnovější nálezy rodu *Lufengpithecus* (*L. chiangmuanensis*, *L. pyryiai*), nověji řazené také do rodu *Khoratpithecus*, z Thajska se zdají být orangutanům ještě příbuznější. Zuby těchto druhů dryopitékovitých lidoopů vykazují celou řadu nápadných podobností se současným orangutanem. Pro vznik orangutanů z asijských dryopitékovitých lidoopů hovoří i fakt, že orangutan žil ještě ve svrchním pleistocénu po celé východní a jihovýchodní Asii.

Obě zmíněné varianty vzniku orangutanů jsou v dobré shodě s molekulárně biologickými, paleobiogeografickými a psychologickými a dalšími analýzami, které jednoznačně potvrzují homogenitu a nepochybnou příbuznost všech recentních zástupců čeledi *Hominidae*, tedy orangutanů, goril, šimpanzů a lidí. Bohužel, nejstarší známé doklady o orangutanech, zuby ze středního pleistocénu a skelety z konce pleistocénu svrchního jsou již téměř totožné s charakterem skeletu moderních orangutanů. To nám sice umožňuje konstatovat, že rod *Pongo* obýval kontinentální východní a jihovýchodní Asii již před půl milionem let, ale nijak nepomáhá objasnit to, jaké vlastně měli morfologické charakteristiky a stavbu těla fylogeneticky nejbližší předchůdci orangutanů. V tomto ohledu je asi nejdůležitější znalost stavby končetin a jejich proporcí, tedy znalost toho, zda byli předci orangutanů již adaptováni na časté šlhání nebo zda se jedná o adaptaci vzniklou až u rodu *Pongo*.

### Předci afrických homininů

Přestože dnes není pochyb o tom, že evropští dryopitéci patří mezi nejbližší příbuzné nejstarších afrických homininů, velkých lidoopů i lidí, rekonstrukce vzniku homininů je daleko obtížnější než rekonstrukce vzniku orangutanů. Hlavním důvodem je to, že zatímco doklady o evoluci subtribu *Hominina*, tedy naší lidské linie, jsou poměrně uspokojivé, v případě afrických lidoopů prakticky nemáme ani jeden přsvědčivý fosilní, třetihorní nebo staročtvrtohorní, nebo i subfosilní nález.

Jedinou výjimku tvoří tři nálezy z východní Afriky. Starší z nich je 10 milionů let starý nález zubů, špičáku a několika stoliček, z Etiopie – nález zařazený do druhu *Chororapithecus abyssinicus*. Nález by mohl snad reprezentovat velmi archaického předka goril. Mladší nález – druh *Nakalipithecus nakayamai* – tvoří fragmenty čelisti a zuby staré asi 9,8 milionu let nalezené v Keni. Nález byl hodnocen jako lidoop morfologicky blízký poslednímu předku afrických lidoopů a lidí. V obou případech jsou nálezy sice datováním blízké předpokládanému vzniku linie afrických lionů a lidí, resp. předpokládanému oddělení gorily od linie šimpanzů a člověka, ale jsou natolik fragmentární, že jen těžko lze z tak neúplných fosilních dokladů vyvodit, jak vlastně vypadali skuteční předci afrických homininů.

Navíc vzniká otázka, zda se jedná skutečně již o předky afrických *Hominina* a nebo o neznámou migrační vlnu lidoopů z oblasti západní Asie – Turecka či Arábie, která předcházela kolonizaci Afriky skutečnými předky afrických homininů.

Posledním nálezem jsou tři šimpanzí zuby ze středního pleistocénu staré 545 tisíc let nalezené v Kapthurin formation, Tugen Hills v Keni (McBrearty Jablonski 2005). Tento nález je analogický nálezům orangutanů ze středního pleistocénu Číny a prokazuje, že před půl milionem let již existovali přinejmenším dva ze tří dnes žijících rodů velkých lidoopů. Bohužel ani tento nález neobjasňuje fylogenezi afrických velkých lidoopů.

Tedy na straně jedné máme poměrně rozsáhlé fosilní doklady o evoluci přímých předků člověka včetně údajů paleobiogeografických a paleoekologických, na straně druhé pak nemáme vůbec žádné doklady o tom, jak vypadali předci afrických lidoopů a kde a jak žili.

Vždyť balkánské rody *Ouranopithecus* (Obr. 17) a *Graecopithecus*, kteří jsou některými svými morfologickými charakteristikami (např. stavba obličeje) africkým lidoopům velmi podobní, pocházeli ještě ze svrchního miocénu a v mnoha jiných znacích se stále podobali svým nejbližším příbuzným, dryopitékům. Nálezy svrchně miocéních lidoopů nalezené v Africe, jako *Samburupithecus*, *Nakalipithecus* a *Chororapithecus*, jsou problematické a příliš poškozené a fragmentární, než aby významněji přispěly k objasnění původu afrických lidoopů.

Faktem však je, že hominoidi úspěšně kolonizovali Evropu na konci středního miocénu a na začátku miocénu spodního, a že u nich došlo k výrazné druhové i funkční diferenciaci. Paleoekologové soudí, že na přelomu středního a spodního miocénu byla Evropa souvisle pokryta lesy, což bylo zřejmě jedním z důležitých faktorů vedoucích k rychlé a úspěšné kolonizaci Evropy nejstaršími hominidy a pliopitéky. V průběhu spodního miocénu pak došlo v důsledku klimatických změn, například ochlazení, k ústupu lesních ekosystémů z horských regionů, čímž došlo k rozdělení lesního pásma na menší lesní útvary podle největších horských masívů, jako jsou Pyreneje, Alpy, Karpaty, atd. To zřejmě způsobilo výraznější ekologickou i reprodukční izolaci jednotlivých populací a jejich speciaci a specializaci. Mohl to být i jeden z důležitých faktorů, který napomohl adaptivní radiaci lidoopů a následné kolonizace Asie hominoidními lidoopi a rekolonizaci Afriky archaickými hominidy.

Mnohé o původu hominidů napovídají nálezy rodu *Dryopithecus* (Obr. 18) ze svrchního miocénu Maďarska a Španělska. Prokazatelné nálezy dryopitéků známe z období mezi 12 – 9 milony lety. I když byli dryopitéci nalezeni i v dalších regionech Evropy, ve Francii a Německu, v Čechách a v Rakousku, právě nálezy z Maďarska a Španělska odhalili mnohé doposud neznámé a pro vznik hominidů zásadně důležité poznatky. Názory odborníků na taxonomii dryopitéků nejsou zatím zcela jednotné, a proto jsou někdy právě španělské a maďarské nálezy řazeny do samostatného rodu *Hispanopithecus*, zatímco do rodu *Dryopithecus* jsou řazeny pouze nálezy *Dryopithecus fontani*. Vzhledem k tomu, že tato diskuze není uzavřena a většina odborníků dává přednost jednomu rodu *Dryopithecus*, nebudeme rod *Hispanopithecus* považovat za samostatný rod, ale za podrod nebo variantu rodu *Dryopithecus*.

Zuby dryopitéků nejsou výrazně specializované a mají poměrně tenkou sklovinu s částečně vyvinutým linguálním cingulem. Špičáky jsou relativně gracilní, horní premoláry jsou dlouhé, dolní poměrně široké. Stoličky mají spíše obdélníkový průřez a nízké oblé hrbolky. Mandibula je oproti sivapitékům gracilnější, premaxila je kratší a méně prominující vpřed.

Mnohé znaky na lebce jsou velmi podobné africkým lidoopům, včetně samotného tvaru neurocrania i obličejového skeletu. Očnice jsou daleko od sebe, velikostní i tvarem podobné africkým lidoopům. Nadočnicové oblouky jsou výrazné a glabela prominující a i tato část lebky nápadně připomíná africké lidoopy. Tuto charakteristiku jednoznačně potvrdily některé z nálezů z Maďarska. Dalším důležitým znakem je chybějící *fossa subarcuata*. Tvar neurocrania i studium jeho vnitřní morfologie naznačují, že i samotný mozek byl mnohem rozvinutější a pokročilejší než u prokonsulů a že mohl být v mnoha rysech dosti podobný mozku afrických lidoopů a raných hominidů.

3D rekonstrukce lebek dryopitéků dokonce prokázaly, že tito miocénní lidoopi měli neurocranium už dost podobné moderním lidoopům, a také že dryopitéci měli relativně velký mozek, mezi 300 a 340 cm<sup>3</sup>. Vzhledem k tomu, že tito lidoopi byli asi o čtvrtinu menší než šimpanzi (předpokládáme hmotnost 30 – 40 kg), relativní velikost mozku dryopitéků pak byla plně srovnatelná s relativní velikostí mozku šimpanzů.

Samostatnou a velmi důležitou kapitolu tvoří charakteristiky postkraniálního skeletu rodu *Dryopithecus*. Především je funkce předních a zadních končetin, podobně jako u orepithéka, jasně odlišená. Horní končetina je daleko pohyblivější a také relativně delší než je běžné u kvadrupedních primátů. Morfologie postkraniálního skeletu má opět mnohé znaky podobné africkým lidoopům. Jsou to například zkrácený *olecranon*, hluboká *fossa olecrani*, dlouhé ruce a krátké lumbární obratle. Epifýzy kostí dolní končetiny jsou poměrně široké a proporcčně je skelet podobný lidoopům.

I když je kostra dolní končetiny v některých znacích podobnější spíše orangutanům než šimpanzům, což je zvláště nápadné u druhu *Dryopithecus laietanus* ze Španělska (Obr. 18), nesvědčí to o nějaké blízké příbuznosti s orangutany, ale spíš možném stromovém

způsobu života u některých dryopitéků spojeným se zvýšenou mírou šplhání. Jiné druhy dryopitéků však mají skelet přizpůsobený spíše k universálnímu stromově pozemnímu způsobu lokomoce podobně, jak jej známe u šimpanzů (Begun 2007).

Oba doposud nejlépe popsané druhy dryopitéků se zřejmě lišily adaptacemi lokomočního aparátu a možná i způsobem života. Španělský *Dryopithecus laietenus* měl dosti dlouhou velmi pohyblivou horní končetinu a značně velkou ruku a poměrně krátkou končetinu dolní (Obr. 18). Charakter morfologie i proporcí horní končetiny tak v mnohém připomíná současné orangutany a je možno předpokládat, že tento druh dryopitéků žil stromovým způsobem života s častým šplháním. Maďarský *Dryopithecus branscoi* nemá ani dlouhou horní končetinu ani specializovaný skelet ruky. Podle známých charakteristik postkranálního skeletu byla jeho lokomoce podle všeho méně specializovaná.

Objevily se i názory, že se tento lidoop mohl pohybovat podobně jako současní šimpanzi, tedy kotníkochoďcem. Tento názor je však dosti spekulativní a zatím pro něj neexistují žádné přímé morfologické doklady. Faktem ale je, že specifická lokomoce moderních velkých lidoopů, knucle-walking a fist-walking, se vyvíjejí paralelně, a to možná i u šimpanzů a goril, takže takový typ lokomoce nelze u maďarských lidoopů vyloučit.

Dryopitéci byli nepochybně velmi úspěšnou skupinou, která žila od západní Evropy až po Gruzii. Jejich adaptivní potenciál byl vysoký, měli dobře rozvinutý diferencovaný lokomoční aparát a podle všeho i rozvinutý centrální nervový systém. Měli poměrně velký mozek, srovnatelný velikostí s dnešními šimpanzi a růstové charakteristiky, které odpovídají vývojovému modelu moderních homininů, a to včetně předpokládané struktury HOX genů a hormonálního systému regulujícího růst a ontogenetický vývoj. To je činí nepochybně velmi vhodnými kandidáty na předky pokročilých homininů, ale, jak už to v paleoantropologii bývá, nejsou jediní.

Mezi možné příbuzné nejstarších předků člověka patří i poslední evropský zástupce dryopitékovitých, řecký lidoop *Ouranopithecus* (Obr. 17) (někdy se uvádí jeho synonymum *Graecopithecus*). Rekonstrukce skeletu obličeje a čelistí prokázala, že tento lidoop se jak morfologií zubů, tak morfologií čelistí, a zejména stavbou obličejové části se velmi podobá hominidům. Stavbou obličeje, čelistí a morfologií řezáků a špičáků připomíná africké lidoopy, stavbou premolárů a molárů pak zase nejstarší hominidy australopitéky. *Ouranopithecus* byl značně velký, porovnatelný s gorilí samicí nebo samcem orangutana. To sebou nese i určité povrchní podobnosti se stavbou lebky gorily v některých znacích lebky. Samozřejmě zůstává ve hře i rod *Graecopithecus*, který byl zřejmě menší a který byl zatím popsán jen na základě fragmentů čelistí a zubů.

Podle již zmiňovaného odborníka na faciální skelet miocéních hominoidů, prof. Todda Rae z London College, je však třeba podobnost obličeje rodů *Ouranopithecus* a *Gorilla* chápat pouze jako určité vnějškové podobnosti zapříčiněné značnou velikostí lebky obou rodů, protože zároveň je možno nalézt na lebce i zubech ouranopitéka mnoho znaků archaických, které se u gorily nevyskytují, ale můžeme je nalézt u ostatních dryopitékovitých primátů. V každém případě se ale jedná o lidoopa, který je stavbou lebky a zubů hominidům nejbližší.

Bohužel nemáme vůbec žádné informace o jeho postkranálním skeletu. Proto si nemůžeme udělat přesnější představu, kolik doopravdy tento lidoop vážil, jakou měl stavbu těla a jak se pohyboval. Navíc jeho velká hmotnost, podle prof. Glenna Conroye z Washington University v Saint Louis se jedná dokonce o samici, ho možná dělá vhodným předkem pro gorily, avšak velmi problematickým předkem pro mnohem menší nejstarší homininy, australopitéky.

**Tab. 8 - Druhová systematika miocénních zástupců velkořádu Hominidea**

Rod	druh	Perioda	m.y.	Výskyt	Locality	Hmotnost
<b>Proconsuloidea</b>						
Proconsulidae						
<b>Prokonsul</b>	africanus	raný miocén	20	A, w. Kenya	Koru, Legetet ?	27400
<b>Prokonsul</b>	heseloni	raný miocén	19 – 16	A., Kenya	Rusigna Island, Legetet	17000
<b>Prokonsul</b>	nyanzae	raný miocén	19 – 16	Africa, Kenya	Rusigna, Mfwangano, Legetet, Karungu	28000
<b>Prokonsul</b>	major	raný miocén	20 - 18	Africa, Kenya, Uganda	Songhor w.K., ?Losidok, Moruarot, Kirimun n.K., K., Napak,U.	50000
<b>Rangwapithecus</b>	gordoni	raný miocén	18.5-16	Africa, Kenya	Rusigna Island, Songhor, Mfwangano	15000
<b>Limnopithecus</b>	legetet	raný miocén	18.5-16	Africa, Kenya	Rusigna Island, Songhor, Bukwa, Napak, Koru, Ombo	5500
<b>Limnopithecus</b>	evansi	raný miocén	16-14.5	Africa, Kenya	Maboko Island	
<b>Dendropithecus</b>	macinesi	raný miocén	19-16	Africa, Kenya	Legetet, Songhor, Rusigna Island, Mfwangano, Karungu, Koro	9000
<b>Simiolus</b>	enjiessi	raný miocén	18-17	Africa, Kenya	Kalodirr	7000
<b>Simiolus</b>	leakeyorum	střední miocén	16-14.5	Africa, Kenya	Maboko Island	
<b>Micropithecus</b>	clarki	raný miocén	20 - 18	Africa, Kenya, Uganda	Koru,K.,Napak,U.	3500
<b>Kalepithecus</b>	songhorensis	raný miocén	19-18	Africa, Kenya	Songhor, Legetet	
<b>Kamoyapithecus</b>	hamiltoni	latest oligocén	23	Africa, northern Kenya	Lothidok	
<b>Dionysopithecus</b>	shuangouensis	?raný miocén	? 19-16	Asia, China	very similar to Micropithecus	3300
<b>Platydontopithecus</b>	janghuaiensis	?raný miocén		Asia		15000
<b>Hominoidea</b>						
Afropithecidae						
<b>Afropithecus</b>	turkanensis	raný-? střední miocén	(20)18-17	Africa, Kenya	Kalodirr, Buluk, K.,	50000
<b>Afropithecus</b>	leakey	raný-? střední miocén	17	Africa, ??	??	50000
<b>A. (Heliopithecus)</b>	sp.	raný-? střední miocén	17	Saudi Arabia	Ad Dabtyiah, Sa.Ar.	50000
<b>Morotopithecus</b>	bischopi	raný miocén	20,4	Africa, Uganda	Moroto	40000
<b>Otavipithecus</b>	namibiensis	pozdní miocén	13	Africa, Namibia	Berg Aukas	17500
<b>Equatorius (Kenyapithecus)</b>	africanus	střední miocén	16	Africa, Kenya	Maboko, Majiwa, Kaloma (Maboko form.)	27000-41000g
<b>Equatorius</b>	africanus	střední miocén	16	Africa, central Kenya	Kipsaromon, Maboko, Nachola	27000
<b>Nacholapithecus</b>	kerioi	střední miocén	15	Africa, Kenya	Nachola	
<b>Kenyapithecus sp. ???</b>	KNM-BG 35250	střední miocén	15	Africa, Kenya	Nachola	
<b>Oreopithecidae</b>						
<b>Mabokopithecus</b>	clarki	střední miocén	16.0-14.5	Africa, Kenya	Maboko Island	10000
<b>Nyanzapithecus</b>	vancouveringi	raný miocén	18.5-16.0	Africa, Kenya	Rusigna Island	9500
<b>Nyanzapithecus</b>	pickfordi	střední miocén	16.0-14.5	Africa, Kenya	Maboko Island	
<b>Oreopithecus</b>	bambolii	pozdní miocén	10-8	Europe, Italy	Monte Bambolii	30000
<b>incertae sedis</b>						
<b>Turkanapithecus</b>	kalakolensis	raný miocén	18-17	Africa, Kenya	Kalodirr	10000



Tab. 8 - (pokr.) Druhová systematika miocénních zástupců velkořádu Hominidea

Rod	druh	Perioda	m.y.	Výskyt	Locality	Hmotnost (g)
<b>Pliopithecidae</b>						
<b>Pliopithecus</b>	vindobonensis	střední - pozdní miocén	15.0-12.0	Europe, Czech Republic	Děvínská Nová Ves	9700
<b>Pliopithecus</b>	antiquus	střední - pozdní miocén	15.0-12.0	Europe		7000
<b>Pliopithecus</b>	platyodon	střední - pozdní miocén	15.0-12.0	Europe		
<b>Pliopithecus</b>	priensis	střední - pozdní miocén	15.0-12.0	Europe		
<b>Pliopithecus</b>	zhanxiangi	střední - pozdní miocén	8	China		15000
<b>Plesiopliopithecus (Crouzelia)</b>	lockeri	střední miocén	12-10	Europe		5000
<b>Plesiopliopithecus (Crouzelia)</b>	auscitanensis	střední miocén		Europe		5000
<b>Plesiopliopithecus (Crouzelia)</b>	rhodanica	střední miocén		Europe		
<b>Anapithecus</b>	hernyaki	střední miocén	10	Europe	Rudabanya	13500
<b>Laccopithecus</b>	robustus	pozdní miocén	8	Asia, China		12000
<b>Hominidae</b>						
<b>Kenyapithecus</b>	wickeri	střední - pozdní miocén	14.5-12.5	Africa, Kenya	Fort Ternan	27000-41000
<b>Anoiapithecus</b>	brevirostris	střední - pozdní miocén	11,9	Europe, Spain	Abocador de Can Mata	
<b>Pierolapithecus</b>	catalaunicus,	střední - pozdní miocén	13-12.5	Europe, Spain	Barranc de Can Vila 1	
<b>Dryopithecus</b>	fontani	střední - pozdní miocén	10	Europe, France	St. Gaudens, Eppelsheim	20000-35000g
<b>Dryopithecus</b>	laietanus	pozdní miocén	9,5	Europe, Spain	Can Llobateres	34000
<b>Dryopithecus</b>	crusafonti	pozdní miocén	11	Spain	Can Llobateres	??
<b>Dryopithecus</b>	brancoi	pozdní miocén	10	Europe, Hungary	Rudabanya	??30000
<b>Griphopithecus</b>	alpani	střední miocén	15.0-12.0	Asia, Turkey	Pasallar (Turkey)	28000
<b>Griphopithecus</b>	darwini	střední miocén	15.0-12.0	Europe, Austria	Gorlah (Austria)	48000
<b>Griphopithecus</b>	sp.	střední miocén	15.0-12.0	??	??	??
<b>Lufengpithecus</b>	lufengensis	pozdní miocén	8	Asia, China	Lufeng	50000
<b>Lufengpithecus</b>	chiangmuanensis	pozdní miocén	13.5-10	Asia, Thailand		
<b>Khoratpithecus</b>	piriyai	pozdní miocén	7-9	Asia, Thailand	Khorat	
<b>Sivapithecus</b>	sivalensis (indicus)	pozdní miocén	15.0-8.0	Europe, Turkey, Pak.Ind.	Pasallar, ?Rudabanya, Sivalik Hills	75000
<b>Sivapithecus</b>	punjabicus	pozdní miocén	13.0-8.0	Asia, India, Pakistan	Sivalik Hills	40000
<b>Sivapithecus</b>	parvada	pozdní miocén	13.0-8.0	Asia, Pakistan	Sivalik Hills	90000
<b>Gigantopithecus</b>	blacki	pleistocén		Asia	China, Vietnam	225000
<b>Gigantopithecus</b>	giganteus (bilaspurensis)	latest miocén		Asie	Northern India, Pakistan - Sivalik Hills	190000
<b>Ankarapithecus</b>	metaei	pozdní miocén	10	Asia, Turkey	Sinap	82000
<b>Samburupithecus</b>	kiptalami	pozdní miocén	8,5	Africa, northern Kenya	Baragoi (Samburu Hills, Narumugue form.)	60000
<b>Graecopithecus</b>	freibergeri	pozdní miocén	10	Europe, Greece	Pikami	80000?
<b>Ouranopithecus</b>	macedoniensis	pozdní miocén	10	Europe	Tessaloniki	110000
<b>Udabnopithecus (Dryopithecus)</b>	garedjiensis	pozdní miocén (Turolian)	8,5	Georgia	Udabno	??
<b>Chororapithecus</b>	abyssinicus	Pozdní miocén	10,0	Etiopia	Chorora, Afar*	
<b>Nakalipithecus</b>	nakayamai	Pozdní miocén	9,8	Kenya	Nakali	

# Vznik a vývoj archaických *Hominina*

## Příčiny vzniku subtribu *Hominina*

Jak vznikli naši nejstarší předci – archaičtí *Hominina*? Co bylo hlavním motorem jejich evoluce? Mnozí odborníci se v minulosti soustředili na analýzu evoluce lebky, zubů, žvýkacího aparátu, mozku, sociálního chování, ekologie a řadu dalších faktorů, ale výsledkem byly spíše spekulace než skutečné vědecké hypotézy. Lze tedy na takové otázky odpovědět, a proč se to dosud celé plejádě známých a renomovaných odborníků nepodařilo?

Odpověď je asi trochu jednodušší než jsme si mysleli. Motorem evoluce obou skupin, které si byli na počátku nepochybně velmi blízké geneticky, fyziologicky i morfologicky, byla ekologická diferenciací a s ní související fylogenetická diversifikace afrických lidoopů a homininů. Jedním z důsledků tohoto procesu byli i postupně se zvětšující rozdíly v lokomoci a adaptacích lokomočního aparátu a vznik bipedie u homininů. Podle všeho je klíčem srovnávání vlastností současných šimpanzů a ranných hominidů, mezi kterými byly prokázány nápadné podobnosti.

Genetický potenciál afrických lidoopů i lidí je velmi podobný, což jasně prokazuje velmi vysoká molekulárně genetická shoda lidského a šimpanzího genomu, i shoda v biochemických, fyziologických a imunologických vlastnostech. Stejně nápadný je ale rozdíl ve stupni a charakteru variability genomu a zejména však rozdíly ve stavbě těla.

Budeme-li hodnotit rozdíly mezi šimpanzi a nejstaršími lidskými homininy, pak zjistíme, že většina dříve přepokládaných rozdílů vlastně neexistovala. Například lze předpokládat, že mozek prašimpanzů a nejstarších zástupců lidské linie se příliš nelišil, ani velikostí ani strukturou. Navíc relativně velký a nově strukturovaný mozek se téměř jistě vyvinul již u předků afrických homininů, evropských dryopitéků – tedy již na konci středního miocénu. Zuby, čelisti i lebka měly mnoho společných znaků, obě skupiny pravděpodobně byly schopné používat nástroje, sdílet potravu a lovit zvířata po určitou dobu roku. Lze přepokládat i pokročilou komunikaci a složitou sociální strukturu kde důležitou roli hrála prodloužená fáze zrání a učení. Podle všeho obývaly, alespoň zčásti, podobné ekosystémy.

Od počátku diferenciací obou fylogenetických linií však určitě musely existovat některé rozdíly v lokomoci, stavbě těla a lokomočním aparátu. Tyto rozdíly se postupně zvětšovaly, zvyšovaly se i ekologické a funkční rozdíly mezi oběma skupinami hominidů a postupně pomohly vytvořit typickou kotníkochoveckou adaptaci těla i vnitřních orgánů afrických lidoopů a bipedii a s ní spojené změny u homininů.

## Vznik bipedie a ekologická diferenciací hominidů

Obě skupiny hominidů, afričtí lidoopi a lidé, se nápadně, na první pohled, liší v jedné vlastnosti a v jednom komplexu znaků. Je to způsob lokomoce a s ním související typické morfologické i biomechanické a funkční adaptace lokomočního aparátu. Z těchto rozdílů nepochybně vyplývaly i mnohé přepokládané rozdíly v jejich ekologii, chování i sociální struktuře. Zejména to však byly rozdíly v adaptivní strategii obou skupin, které se postupně zformovaly u obou skupin.

Dnešní lidoopi mají specializovaný kvadrupední způsob lokomoce, který jim umožňuje neobyčejně rychlý pohyb po zemi s vysokou schopností manévrovat, ale zároveň i velmi efektivní pohyb ve stromech. Předpokládáme, že takový pohyb se vyvinul už u předků šimpanzů, snad i u předků goril. To jim umožňovalo dobře využívat potravních zdrojů z obou pater lesních ekosystémů. Zároveň to však svázalo existenci této skupiny lidoopů, afrických šimpanzů a goril, s životem v různých typech stromových ekosystémů od pralesů až po suché

lesostepi. Je ale také třeba zdůraznit, že adaptivní potenciál šimpanzů ukazuje, že předci dnešních afrických lidoopů (srov. Výzkumy šimpanzů v senegalské lokalitě Fongoli) mohli dlouhodobě přežívat i v poměrně nepříznivých aridních podmínkách.

Jak prokazují morfologické znaky skeletu všech doposud známých subtribu *Hominina*, a to již od nejstarších a nejstarobylejších zástupců této podčeledi, jejich typickou lokomoční adaptací byla bipedie. Ta se projevuje nejen ve specifických adaptacích postkraniálního skeletu, ale také ve tvaru báze lebni, páteře i skeletu horních a dolních končetin. Skutečně charakteristickým znakem pro bipedii je prodloužení femuru, a také tibie, změny ve stavbě páteře, nohy a do jisté míry i ruky a s tím spojené příslušné změny kloubů dolní končetiny a funkce páteře.

I když pouhá změna lokomoce a adaptace lokomočního aparátu jako prvotní adaptace v evoluci hominidů na první pohled nevypadá tak velkolepě jako třeba základní přestavba mozku nebo změna potravní strategie, bipedie jako nový fenomén vedla k naprosto nevídaným přestavbám těla, k hlubokým změnám v humorální regulaci a nervové činnosti, v cévním zásobení jednotlivých orgánů i končetin, termoregulaci a metabolismu obecně, a v neposlední řadě také ke změnám ve způsobu reprodukce a komunikaci. To sebou samozřejmě přineslo mimo jiné i nutnost restrukturalizace a postupného zvětšování mozku a důležité změny v životní historii (zejména ve vývoji sociální struktury, reprodukce a ontogeneze) homininů.

Znamená to, že hominini se stali výlučně bipední. Vystává však zásadní otázka. Co bylo vlastně příčinou vzniku bipedie, čím byla bipedie tak výhodná, že se stala motorem evoluce tak úspěšné skupiny savců jako jsou lidé?

Odpověď na první část otázky není zas tak složitá. Vše totiž spočívá v biomechanice a energetice organismu a podle všeho i v určitých aspektech sociální struktury a životní historie ranných homininů. Můžeme předpokládat, že nejbližší předci homininů měli lokomoci do jisté míry srovnatelnou se šimpanzi, nejspíš se šimpanzem bonobo, který je proporčně raným hominidům nejbližší. Zvláště je třeba podtrhnout ten fakt, že lokomoce bonobů je relativně opatrná a zahrnuje poměrně časté relativně pomalé šplhání a bipedii. Některé znaky na skeletu nejstarších australopitéků naznačují, že předci archaických australopitéků ještě poměrně často šplhali, a pravděpodobně se pohybovali po zemi pomalým bipedním pohybem. To jednoznačně potvrzují i podrobné analýzy morfologie postkraniálního skeletu *rrorina* a analýza skeletu *ardipitéků* a lebky *sahelantropa*, kteří mají na postkraniálním skeletu adaptace na bipedii v její nejstarobylejší podobě, tedy málo výkonnou bipední lokomoci spojenou s částečně zachovanými schopnostmi pohybovat se ve stromech. Stavba báze lebni i pánve však potvrzují, že u této skupiny homininů jasně převažovala lokomoce s vertikální polohou trupu.

Můžeme tedy oprávněně předpokládat, že i archaičtí homininé podle možností a potřeby šplhali na stromy, už jen proto, že stromy jsou zdrojem dobře stravitelné potravy s vysokým obsahem energetických látek, jako jsou cukry, tuky a proteiny. Nepochybně mohli hominini využívat stromy jako ochranu před velkými pozemními predátory a také jako vhodné a bezpečné místo ke spánku. Současně je ale třeba zdůraznit, že bipedie nevznikla bezdůvodně a nutně musela hrát už u raných hominidů důležitou roli, potravní i sociální. Paleoekologické analýzy ukazují, že i stále se rozšiřující otevřenější ekosystémy mohly homininům poskytovat řadu vhodných, do té doby nevyužívaných, potravních zdrojů (Cerling et al 2011).

Život v otevřenějších ekosystémech, jako jsou lesostepi a galeriové pralesy však přinášel pro hominidy i nové problémy a určitá, a to nemalá, rizika. První hominidé nebyli nijak zvlášť velcí, podle všeho byli menší než současní šimpanzi, a v takovém případě představovaly koruny stromů v otevřenějších ekosystémech, vzhledem k možnosti útoku velkých dravých ptáků, jisté riziko zejména pro mladé jedince. Navíc měli první *Hominina*

nezanedbatelnou konkurenci v soutěži o potravu, například v paviánovitých opicích, možná jim zpočátku konkurovali i prašimpanzi.

Nelze také zapomínat na fakt, že se bipední lokomoce v ontogenezi vyvíjí mnohem komplikovanějším způsobem než například kvadrupedie. Lidské děti se učí chodit po dvou víc jak dva roky. Analogicky musíme předpokládat, že u nejstarších homininů mohli děti začít samostatně chodit nejdřív za půl roku, a i tak ještě nebyli schopni výkonné bipední lokomoce ještě několik let. Možná právě pro malé děti a matky s dětmi mohl být úkryt na stromě či na skále velmi výhodným řešením. Proto také někteří badatelé uvažují v souvislosti se vznikem bipedie, resp. prodloužení dolních končetin, o specifické selekci HOX genů (genů souvisejících s ontogenetickým vývojem) u homininů.

Teoretické, morfologické, i paleoekologické analýzy naznačují, že nejstarší hominini mohli poměrně často šplhat na stromy, případně se i zavěšovat, avšak především v situacích kde to bylo výhodné a možné. Není ale žádný důvod se domnívat, že běžně používali kotníkochoďectví či jiný kvadrupední pohyb po zemi, mimo jiné i proto, že jejich lokomoční aparát k tomuto způsobu pohybu již nebyl dobře přizpůsoben. Naopak všechny morfologické analýzy postkranálního skeletu prokazují, že horní končetina se již méně přímo podílela na lokomoci. Podle všeho však mohla být používána mnohem častěji k manipulaci, což mohlo vést samo o sobě ke zvýšení podílu nástrojové činnosti a zejména k sofistikovanějším způsobům předzpracování energeticky výhodné ale obtížně dostupné potravy. Rozbíjení ořechů u západoafrických šimpanzů slouží jako dobrý příklad.

Bipední lokomoce raných homininů byla ve srovnání se současným člověkem zřejmě energeticky náročnější, a také v některých ohledech méně výkonná, její vznik a další evoluce však musela probíhat za působení přírodního výběru, který nepochybně upřednostňoval celý komplex různých výhod bipedie, nikoliv jedinou její přednost (Ward 2002). Tomu nasvědčují i předběžné analýzy skeletu ardiritěka a orrorina, které ukazují, že bipedie byla biomechanicky méně výkonná a existovala v kombinaci se stromovými způsoby lokomoce. Nicméně vše nasvědčuje to, že už u prvních zástupců subtribu *Hominina* (tedy lidské linie) existovala výrazná adaptace na bipedii včetně počínající přestavby těla a regulačních mechanismů.