

Paleoantropologie a evoluční antropologie

Václav Vančata

Učební text pro studenty antropologických oborů University Karlovy

**Tato pracovní verze není ještě finalizovaná pro tisk,
tabulky nejsou ve finální verzi**

**TEXT JE URČEN VÝHRADNĚ PRO POTŘEBY
STUDENTŮ DOC. VÁCLAVA VANČATY, JEHO
DALŠÍ ŠÍŘENÍ BEZ VĚDOMÍ A VÝSLOVNÉHO
SVOLENÍ AUTORA BUDE POVAŽOVÁNO ZA
PORUŠENÍ AUTORSKÝCH PRÁV!!!!**

Praha 2011

Universita Karlova v Praze
Pedagogická fakulta, katedra biologie a enviromentálních studií

Obsah

PŘEDMLUVA	6
ÚVOD	7
FENOMÉN EVOLUCE PRIMÁTŮ.....	7
PALEOANTROPOLOGIE A EVOLUČNÍ ANTROPOLOGIE – FORMOVÁNÍ NOVÉHO PARADIGMATU	9
<i>Změna paradigmatu v evoluční antropologii</i>	10
<i>Význam studia primátů pro pochopení evoluce hominidů</i>	10
FORMOVÁNÍ MODERNÍCH NÁZORŮ NA EVOLUCI HOMINIDŮ	12
<i>Makroevoluční teorie</i>	13
<i>Současné pojetí evoluce primátů</i>	14
<i>Kdo to jsou hominidé?</i>	15
<i>Metodické a historické problémy definice čeledi Hominidae</i>	16
<i>Současná definice čeledi Hominidae</i>	17
Systematika řádu Primates (s podrobnou taxonomií nadčeledi Hominoidea).....	20
<i>Podčeď Homininae – velcí lidoopi a lidé</i>	22
METODY STUDIA EVOLUCE HOMINIDŮ	26
<i>Doklady o evoluci fosilních primátů</i>	26
<i>Metody analýzy fosilního materiálu</i>	26
<i>Metody analýzy paleoekosystémů</i>	27
<i>Relativní datování</i>	28
<i>Absolutní datování</i>	28
VZNIK A EVOLUCE NEANTROPOIDNÍCH PRIMÁTŮ	31
EVOLUCE NEJSTARŠÍCH PRIMÁTŮ	31
<i>Vznik primátů jako evoluční linie</i>	31
<i>První primáti – infrařád Plesiadapiformes – prapředci nebo příbuzní?</i>	32
INFRAŘÁD PLESIADAPIFORMES	34
INFRAŘÁD EUPRIMATAFORMES	35
<i>Polořád Plesiadapoida</i>	35
<i>Polořád Strepsirrhina - podřád Adapiformes – první nepochybní strepsirrhiní primáti</i>	36
Nejstarší zástupci euprimátů	36
Vznik a obecná charakteristika podřádu <i>Adapiformes</i>	36
Postavení adapiformních primátů ve fylogenezi a jejich srovnání s nejstaršími haplorrhiními skupinami	36
<i>Podřád Adapiformes</i>	37
Nadčeď <i>Adapoidea</i>	37
<i>Polořád Haplorrhina</i>	38
Nadčeď <i>Omomyoidea</i>	38
DVĚ NADČELEDI NEBO DVA POLOŘÁDY?	40
VZNIK A RANNÁ EVOLUCE VYŠŠÍCH PRIMÁTŮ - PODŘÁD ANTHROPOIDEA	41
<i>Vznik antropoidních primátů a jejich evoluce v eocénu a oligocénu</i>	41
Antropoidní primáti v eocénu	41
<i>Nadčeď Propliopithecoida</i>	43
Čeď <i>Parapithecidae</i> – slepá větev nebo přímí předci vyšších primátů?.....	43
Archaičtí hominoidi a jejich předchůdci – oligopitéci a propliopitéci	44
Čeď <i>Oligopithecidae</i>	44
Vznik platyrrhiních primátů	44
Čeď <i>Propliopithecidae</i>	45
EVOLUCE ANTROPOIDNÍCH PRIMÁTŮ V MIOCÉNU	47

EVOLUCE PŘEDKŮ HOMINIDŮ V MIOCÉNU A VZNIK ČELEDI HOMINIDAE	47
<i>Kořeny vzniku hominidů – nejstarší předci - proč a kdy vlastně vznikli hominidé</i>	47
<i>Základní trendy v evoluci hominoidů</i>	48
<i>Základní charakteristiky velkočeledi Hominidea</i>	48
<i>Nejstarší bezocasí Hominidea</i>	49
<i>Nadčeleď Proconsuloidea</i>	49
<i>Nadčeleď Hominoidea</i>	50
Čeleď <i>Afropithecidae</i> incertae sedis	50
Čeleď <i>Afropithecidae</i> a jejich význam pro evoluci hominidů	50
Pokročilí afropitéci a problematika rodu <i>Kenyapithecus</i>	51
<i>Nehominidní hominoidní čeledi - Pliopithecidae a Oreopithecidae</i>	52
Čeleď Pliopithecidae (nadčeleď Pliopithecidea)	53
Čeleď Oreopithecidae	53
ČELEDĚ HOMINIDAE – DRYOPITÉCI - NEJSTARŠÍ ZÁSTUPCI HOMINIDŮ	54
<i>Postavení starobylých hominidů – kenyapitéci a gryfopitéci</i>	54
<i>Nejstarší zástupci podčeledi Homininae – trocha historie</i>	56
<i>Nejstarší zástupci podčeledi Homininae – současné názory</i>	56
Nejstarší nálezy v Evropě a Turecku	56
Kolonizace Asie a vznik tribu Pongini	57
Nejstarší hominini a diferenciaci ponginů a homininů	58
<i>Předci afrických homininů</i>	59
VZNIK A VÝVOJ ARCHAICKÝCH HOMININÁ	62
<i>Příčiny vzniku subtribu Hominina</i>	62
<i>Vznik bipedie a ekologická diferenciaci hominidů</i>	62
<i>Teoretické aspekty vzniku bipedie</i>	64
<i>Příčiny vzniku bipedie</i>	66
<i>Evoluce afrických lidoopů</i>	68
<i>Archaičtí hominina</i>	68
<i>Sahelanthropus tchadensis</i>	69
<i>Orrorin tugenensis</i>	70
<i>Ardipithecus ramidus</i>	71
EVOLUCE RANNÝCH HOMININŮ	74
VZNIK A FYLOGENEZE AUSTRALOPITÉKŮ	74
<i>Vznik australopitéků</i>	74
<i>Základní charakteristiky australopitéků a jejich evoluce</i>	74
ARCHAIČTÍ AUSTRALOPITÉCI	77
<i>Australopithecus anamensis</i>	78
<i>Australopithecus afarensis</i>	79
Nálezy archaických australopitéků ze střední Afriky	81
Nálezy archaických australopitéků z jižní Afriky	81
<i>Kenyanthropus platyops</i> – překvapivý nález z jižní Afriky	82
<i>Jedna nebo více linií archaických australopitéků?</i>	82
ADATIVNÍ RADIACE AUSTRALOPITÉKŮ VE SVRCHNÍM PLIOCÉNU	83
POKROČILÍ AUSTRALOPITÉCI	84
Robustní australopitéci	84
<i>Australopithecus africanus</i>	85
<i>Australopithecus aethiopicus</i>	87
<i>Australopithecus robustus</i>	88
<i>Australopithecus boisei</i>	89
ROBUSTNÍ AUSTRALOPITÉCI A ADAPTIVNÍ RADIACE HOMININŮ NA KONCI PLIOCÉNU	90
„GRACILNÍ“ AUSTRALOPITÉCI S NĚKTERÝMI ZNAKY PODOBNÝMI RODU HOMO	91
<i>Australopithecus garhi</i>	91
<i>Australopithecus sediba</i>	92
VZNIK PRVNÍCH ZÁSTUPCŮ RODU HOMO	94
<i>Vznik rodu Homo</i>	94
<i>Raní zástupci rodu Homo</i>	96
<i>Homo habilis</i>	96
<i>Homo rudolfensis</i>	97

<i>Kolik bylo druhů raných forem rodu Homo?</i>	98
Důkazy pro existenci polytypického druhu <i>Homo habilis</i>	99
VZNIK RODU <i>HOMO SENSU STRICTO</i> – EVOLUCE <i>HOMO ERGASTER/ERECTUS</i>	100
HOMINIZAČNÍ PROCES	101
<i>Definice hominizačního procesu a problematika jeho interpretace</i>	101
<i>Moderní komplexní pojetí hominizačního procesu</i>	101
<i>Základní faktory hominizace</i>	102
<i>Hlavní etapy hominizačního procesu</i>	104
ROZŠÍŘENÍ A VARIABILITA DRUHŮ <i>HOMO ERGASTER/ERECTUS</i>	107
<i>Homo ergaster/erectus - první skutečný člověk</i>	107
<i>Homo ergaster – afro-mediteránní varianta člověka vzpřímeného nebo zcela samostatný druh rodu Homo?</i>	108
Výroba kamenných nástrojů.....	110
<i>Rozšíření a evoluce člověka vzpřímeného (<i>Homo ergaster/erectus</i>)</i>	110
<i>Tabulka – nejdůležitější nálezy člověka vzpřímeného <i>Homo ergaster/erectus</i></i>	112
<i>Kolonizace Evropy – <i>Homo erectus</i> nebo <i>Homo sapiens</i> ?</i>	112
POTOMCI ČLOVĚKA VZPŘÍMENÉHO - <i>HOMO HEIDELBERGENSIS</i> A ARCHAICKÝ <i>HOMO SAPIENS</i>	113
FAKTORY VZNIKU NOVÝCH LIDSKÝCH FOREM A EXTINKCE <i>HOMO ERECTUS</i>	113
EVOLUCE ČLOVĚKA VE STŘEDNÍM PLEISTOCÉNU	114
<i>Homo erectus v Asii</i>	114
<i>Homo heidelbergensis – archaický <i>Homo sapiens sensu lato</i></i>	115
<i>Tabulka – <i>Homo erectus</i>, <i>Homo heidelbergensis</i> a raný archaický <i>Homo sapiens</i></i>	119
<i>Archaický <i>Homo sapiens sensu stricto</i></i>	119
<i>Tabulka – archaický <i>Homo sapiens</i> a pozdní formy <i>Homo erectus</i></i>	121
DIFERENCIACE DRUHŮ <i>HOMO SAPIENS</i> V PRŮBĚHU RISSKÉHO ZALEDNĚNÍ – NEANDERTÁLCI A ANATOMICKY MODERNÍ ČLOVĚK	123
VZNIK MODERNÍCH LIDSKÝCH FOREM.....	123
<i>Prst z jeskyně Dénisova, Altaj – paleogenetika vrhá nové světlo na osídlení Asie</i>	125
<i>Homo floresiensis - miniaturizovaný archaický člověk – mýtus, který boří mýty</i>	126
<i>Tabulka – Velikost těla a proporce neandertálců a anatomicky moderního člověka (AMČ)</i>	129
<i>Tabulka – Ranné formy anatomicky moderního člověka (AMČ) a neandertálců</i>	130
<i>Genetický původ neandertálců a genetické rozdíly mezi neandertálci a AMČ</i>	130
NEANDERTÁLCI A JEJICH EVOLUCE	134
<i>Tabulka – Nálezy pokročilých, klasických a pozdních neandertálců</i>	138
ANATOMICKY MODERNÍ ČLOVĚK.....	139
Faktory podmiňující vznik a formování AMČ	139
Morfologické charakteristiky a nejdůležitější nálezy starobylých forem AMČ	140
Rozšíření AMČ po výbuchu supervulkánu Toba	141
AMČ ve svrchním paleolitu Evropy.....	141
<i>Tabulka XXX – nejvýznamější aurignacké a gravetské lokality v Evropě</i>	145
<i>Tabulka XXX – nejvýznamější magdalénské a epipaleolitické lokality v Evropě</i>	146
MONOCENTRICKÉ A MULTIREGIONÁLNÍ TEORIE VZNIKU ANATOMICKY MODERNÍHO ČLOVĚKA	146
EVOLUČNÍ TRENDY NA PŘECHODU OD SVRCHNÍHO PLEISTOCÉNU A HOLOCÉNU.....	149
ETNOGENEZE A SOCIOKULTURNÍ EVOLUCE	152
DEFINICE ETNICKÝCH SKUPIN – STARÉ A SOUČASNÉ NÁZORY	152
<i>Sociokulturní evoluce – co je to sapientace?</i>	153
NEOLIT, DIFERENCIACE LIDSKÝCH POPULACÍ, DOMESTIKACE A FORMOVÁNÍ ANTROPOEKOSYSTÉMŮ.....	154
<i>Vznik moderní sociální organizace a kořeny civilizace</i>	155
KOLONIZACE SVĚTA V PRŮBĚHU EVOLUCE HOMINIDŮ	157
OBECNÉ PŘEDPOKLADY KOLONIZACE SVĚTA ČLOVĚKEM.....	157
<i>Osídlování světa jako ekologický proces</i>	157
HISTORIE KOLONIZACE SVĚTA ČLOVĚKEM A JEHO PŘEDKY	158

<i>Fáze ranných homininů</i>	158
<i>Rozšíření starobylých forem rodu Homo – pionýrská fáze</i>	159
<i>Rozšíření starobylých forem rodu Homo – kolonizační fáze I. – vznik Homo sapiens</i>	160
<i>Rozšíření starobylých forem rodu Homo – kolonizační fáze II. – rozvoj Homo sapiens</i>	160
<i>Rozšíření anatomicky moderního člověka – pionýrská fáze</i>	161
<i>Rozšíření anatomicky moderního člověka – kolonizační fáze I. – "kulturní revoluce"</i>	162
<i>Rozšíření anatomicky moderního člověka – kolonizační fáze II. – změna adaptivní strategie</i>	163
POUŽITÁ A DOPORUČENÁ LITERATURA	165
VÝKLADOVÝ REJSTRÍK DŮLEŽITĚJŠÍCH JMEN A POJMŮ	183
SYSTEMATIKA FOSILNÍCH PRIMÁTŮ	184
Tab. XXX Systematika podřádu Plesiadapiformes	185
Tab. XXX Systematika podřádu Adapiformes – nadčeleď Adapoidea	186
Tab. XXX Systematika podřádu Adapiformes – nadčeleď Omomyoidea (alternativně podřád <i>Tarsiiformes</i>)	187
Tab. XXX Systematika podřádu Antropoidea – eocenní a oliocenní zástupci	188
Tab. XXX Systematika podřádu Antropoidea – nadčeleď Hominoidea - miocén	189
Tab. XXX Systematika fosilních opic – nadčeleď Ceboidea	190
Tab. XXX Systematika fosilních opic – nadčeleď Cercopithecoidea	191
Tab. XXX Druhová systematika miocenních hominoidů	192
Tab. XXX Druhová systematika miocenních hominoidů (pokračování)	193
<i>Historie kolonizace světa člověkem a jeho předky</i>	194

Předmluva

Tuto knihu jsem začal psát před více než deseti lety, jako knihu, která měla vytvořit jakýsi ekvivalent dvou dílů Primatologie. Záhy se však stalo, že jsem zjistil, že dvě učebnice, které se budou podrobně zabývat mými milovanými problematikami, primáty a fosilními hominidy, prostě současné psát nejde. A protože učebnic primatologie je obecně ve světě málo, natož ve střední Evropě, zvítězili primáti.

S velkou pomocí profesora Jaroslava Maliny, docenta Vladimíra Novotného a docenta Miroslava Králíka se mi podařilo dokončit v roce 2003 základní učebnici Paleoantropologie, kterou ilustroval můj oblíbený malíř Vladimír Renčín. Kniha se líbila, takže byl jsem nějakou dobu uspokojen, ale již za rok jsem pociťoval, že tahle učebnice není to co by mě, jako paleoantropologa tělem i duší, zásadně uspokojovalo. A tak jsem začal s každoroční inovací rukopisu, který jsem upravil do podoby srozumitelné studentům. Po pěti letech jsem ale začal mít velmi silný pocit, že tohle není cesta, ostatně zpětná vazba od studentů, tedy znalosti evoluce člověka, mě nepovzbuzovaly. Zkrátka klasická učebnice paleoantropologie se stále detailnějšími informacemi, mimochodem systémem trochu připomínajícím Mata a Pata, měla u mne odzvoněno.

Ale co dál? Jedinou cestou bylo napsat učebnici jako monografii, učebnici koncepčně novou, takovou, která vyplní specifické místo v rámci knih zabývajících se evolucí člověka, a bude poskytovat mnohem více informací o procesech, které primáty v průběhu jejich evoluce formovaly, takovou která poskytne komplexnější informaci o evoluci člověka a jeho předků a takovou, která obsáhne celý proces formování lidských vlastností od samého počátku, tedy od vzniku primátů.

Když jsem začal v roce 2010 knihu psát, tak jsem zjistil, že úkol je sice reálný, ale rozhodně nebude nijak jednoduchý. Začal jsem pečlivě studovat literaturu za posledních pět let z oblastí, které jsem sledoval spíše okrajově a začal jsem dávat dohromady své nepublikované poznámky, kterých jsem měl díky redaktorům Lidových novin požadujících mé názory na to či ono velmi mnoho (tímto děkuji zejména Josefovi Matyášovi, Martinovi Uhlířovi a Evě Vlčkové), blogy, presentace z přednášek přednesených v zahraničí a nepublikované rukopisy. Zjistil jsem, že koncepce knihy bude muset být z gruntu nová, protože všechno je jinak. A tak po roce usilovného studia, přednášení klíčových témat v zahraničí a jejich diskusi s kolegy, zejména paleontology a evolučními biology, evolučními antropology a evolučními etology a psychology, jsem dospěl do bodu A - v létě 2011 jsem začal intenzivně pracovat na rukopisu jehož finální forma se vám dostává do rukou. Mnohé pasáže jsou zcela odlišné od toho, co se dočtete v běžných učebnicích, ale jsem hluboce přesvědčen, že to co se dočtete odpovídá poznatkům paleoantropologie a evoluční biologie za začátku druhého desetiletí nového milénia. Nezbývá mě nic jiného, než věřit, že i forma bude natolik sdělná, že přinese všem to, co mě vždy na tomto oboru fascinovalo – tedy dobrodružství poznání o evoluci – tak jak to archetypálně vyjádřil Zemanův film Cesta do pravěku.

Úvod

Fenomén evoluce primátů

Jak jsem napsal v úvodu učebnice Paleoantropologie (Vančata 2003), rozvoj vědy v posledních desetiletích je tak prudký, že si někdy ani neuvědomujeme pomíjivost a neurčitost obsahu pojmů, které běžně používáme. Mezi takové pojmy patří také pojem **evoluce hominidů**, který je synonymem evoluce člověka a jeho předků. Dnes na začátku 21. století se dokonce více používá pojem **evoluce homininů**, což samo o sobě ukazuje jak prudkým tempem se začal tento výzkum vyvíjet.

Poučený laik si při vyslovení spojení evoluce člověka vybavil shrbeného neandertálce s kyjem nebo opočlověka na Jávě. V polovině minulého století došlo poprvé k závažnému myšlenkovému průlomů v pohledu na evoluci hominidů, a to zejména v pohledu na to co je a co není lidské. Poprvé po dlouhé době se totiž vmísili do diskuse o evoluci hominidů také ostatní biologové, a to biologové takového kalibru jako byl slavný systematik a evolucionista Ernst Mayr. Po slavné konferenci na rakouském zámku Burg-Wartenstein v roce 1950 si biologové a antropologové si zde poprvé začali klást otázky typu jaká je vlastně systematika čeledi *Hominidae*, kolik je vlastně validních rodů a druhů, v jakém prostředí žili hominidé a co jedli, a především jaké jsou vlastně základní charakteristiky čeledi a jednotlivých druhů, především pak co skutečně charakterizuje a odlišuje rod *Homo* od ostatních rodů hominidů i primátů obecně.

A postupně se objevuje zcela nový přístup ke studiu hominidů, přístup interdisciplinární a multidisciplinární, kdy poprvé začal být člověk chápán zároveň ve své unikátnosti i v jednotě s ostatními primáty, jako bytost biosociální. To dalo podnět i ke vzniku zcela nových antropologických oborů jako je paleodemografie a tafonomie hominidů, molekulární antropologie a řada dalších. Z iniciativy takových vědeckých autorit jako byli Sir William Le Gros Clark, Adolf Schultz, Raymond Dart a Louis Leakey se začala rozvíjet věda o nejbližších příbuzných člověka, primatologie, a to zejména etologie a funkční morfologie primátů.

Jedním z hnacích motorů dalšího rozvoje výzkumu evoluce hominidů byly, a nepochybně stále zůstávají, nové objevy fosilních hominidů a lidoopů a také základní rozpory v názoru na dobu vzniku hominidů mezi paleoantropology a molekulárními antropology. V současné době se ukazuje, že molekulární antropologové došli ke pravděpodobné a reálné době oddělení lidí a lidoopů o dvacet let dříve než paleoantropologové. Molekulární antropologie však jde dál doslova mílovými kroky. Poprvé v historii antropologie se koncem první dekády 21. století podařilo zčásti rozluštit skutečný genetický kód našich nejbližších příbuzných, neandrtálců, a také zjistit, že schopnost lidské řeči existovala již u našich vzdálenějších předků druhu *Homo heidelbergensis*. Funkční genetická příbuznost se šimpanzi, našimi nejbližšími žijícími příbuznými, je někdy až zarážející. Vždyť šimpanzi se od nás vhladem tak liší!!!

Neobyčejně důležitý byl i rozvoj nových a přesnějších metod datování nálezů pravěkých hominidů, který doslova tlačil stáří hominidů stále dále do minulosti. Nové postupy termoluminiscenčních metod začínají postupně vytlačovat datování radioaktivním uhlíkem, které samy také prodělávají kvalitativní vývoj. Statistické metody a nové supervýkonné počítače umožňují modelování na základě složitých statistických přístupů, a umožňují i efektivní analýzu prehistorického genetického materiálu.

Nesmírně důležitý byl také rozvoj paleontologických a evolučních oborů jako je paleoekologie, evoluční ekologie a fylogenetická systematika. Spolu s nálezy starobylých kamenných nástrojů a jejich přesným datováním se nedílnou součástí věd zabývající se evolucí

hominidů stala také paleolitická, teoretická a experimentální archeologie. To že byla prokázána subfosilní kamenná kultura u šimpanzů a aktivní používání kamenných nástrojů u afarských australopitéků jen podtrhuje dramatickost změn v poznacích o evoluci člověka, které se odehrály během posledních dvaceti let.

V tomto světle pak nabývají na důležitosti výzkumy molekulárně genetické, ekologické a také studium nejrůznějších vlastností lidoopů, zejména pak šimpanzů. Obory jako je behaviorální endokrinologie, sociobiologie a psychobiologie začínají odkrývat mechanismy chování našich hominidních předků.

Výše zmíněné vědní obory, i mnohé další, přispěly k prudkému rozvoji znalostí o evoluci hominidů, tedy evoluci člověka a jeho předků. S expanzivním nárůstem znalostí se také začaly měnit otázky, které si badatelé pokládali i obsah samotného pojmu evoluce hominidů. Za největší pokrok tohoto období je možno považovat to, že antropologové, psychologové a další badatelé zabývající se člověkem si přestali konečně klást otázky čím se odlišujeme od ostatních živočichů a začali zkoumat to, čím a proč se ostatním živočichům podobáme a jak vlastně postupně vznikaly specifické znaky hominidů. Tak začaly postupně vytvářet podmínky ke změně paradigmatu v názorech jak na evoluci hominidů tak na definici našeho lidského rodu.

V průběhu posledních deseti let se objevila řada nových velmi důležitých poznatků. Genetické studie ukázaly, že šimpanz je člověku ze všech lidoopů nejpříbuznější, ale variabilita jeho genomu je zcela odlišná od variability lidské. Studie ontogeneze a růstu, chování, sociální struktury a psychiky lidoopů postupně prokázaly ohromné množství podobností mezi šimpanzi a člověkem a zbořily celou řadu do té doby nevyvratitelných názorů, podle kterých má člověk množství zcela unikátních vlastností, které vznikly právě v průběhu evoluce hominidů.

Ukázalo se, že růst a vývoj šimpanzů se příliš neliší od lidského a také proces učení má velmi podobné rysy jako u člověka. Šimpanzi mají značně vyspělou sociální strukturu, sdílejí spolu potravu, vyrábějí nástroje, loví zvířata, používají léčivé rostliny, manipulují se členy své sociální skupiny, klamou je a mají i kulturní tradice.

Tyto studie však také zároveň prokázaly některé podstatné rozdíly mezi člověkem a šimpanzi, avšak také mezi šimpanzi žijícími v přirozených podmínkách a šimpanzi odchovávanými v zajetí. V současné době již žádný badatel nepochybuje o tom, že lidé a šimpanzi jsou si neobyčejně blízcí, a to nejen svými vlastnostmi biologickými, psychickými a sociálními, ale také svým postavením v systému živočichů. Vedle výzkumů šimpanzů nabývají na významu i výzkumy orangutanů a v posledních letech i goril. U orangutanů byly prokázány nejen určité aspekty tradic a vyspělého nástrojového chování, ale také schopnost plavat a lovit ryby. Tím padá mýtus o líném „lesním muži“ a vynikají rysy velmi blízké člověku. Tyto nové poznatky naznačí jak mohli přežít orangutani, a možná i naši předci – australopitéci, v nepříznivých chladných podmínkách. Velmi zajímavé jsou studie goril, které jasně prokázaly, že gorily nejen mají poměrně složitou a flexibilní sociální strukturu, ale jsou také aktivně zhotovovat a používat nástroje, byť mnohem méně často než šimpanzi.

A proto jsou nyní do čeledi hominidů zahrnováni nejen lidé a jejich přímí předchůdci, ale také všichni velcí lidoopi, orangutan, gorila a šimpanzi. A původní hominidé pak byli zařazeni do podčeledi *Homininae*. Dnes už je asi oprávněné řadit africké lidoopí, přinejmenším šimpanze do té samé skupiny jako lidi tedy do podčeledi *Homininae* (viz systematika primátů).

Měli bychom tedy změnit název tohoto procesu na evoluce homininů? I když se k tomuto přiklání většina molekulárních antropologů a genetiků, je to podle mého soudu zatím předčasné. Zařazovat člověka spolu se šimpanzem a gorilou do jedné podčeledi, nebo dokonce do jednoho rodu (Goodman et al XXXX) je velmi diskutabilní. Vždyť některé jiné genetické i paleoantropologické studie ukazují, že s příbuzností člověka a šimpanze bychom měli být opatrnější, a že k oddělení člověka a afrických lidoopů mohlo dojít i před více než 7 miliony

lety. (Pra)Šimpanzi tedy rozhodně nebyli předkem, člověka, ale jeho paralelně se vyvíjející příbuzní. Z tohoto hlediska nemůže být šimpanzí kultura označována jako protokultura, protože rozhodně nepředcházela jakoukoliv kulturu lidskou.

Situace je v současné době poněkud nejasná. Lidoopi a lidé jsou si daleko bližší, než jsme předpokládali, a je nepochybné, že nejstarší hominidé měli mnoho znaků blízkých dnešním šimpanzům.

Ale nemůžeme vyloučit ani možnost, že byli prašimpanzi podobnější nejstarším homininům než současným lidoopům. Dnes je tedy zřejmé, že pro pochopení příčin vzniku lidských znaků je velmi důležité vědět proč a jak jsme se začali odlišovat od našich nejbližších příbuzných, šimpanzů. Tento přístup podporují i výsledky bádání molekulárně genetických, etologických a ekologických.

Moderní studie paleoantropologické, archeologické a paleopsychologické ukazují, že mnohé vlastnosti, které jsme hledali u nejstarších zástupců lidského rodu vznikly až mnohem později v průběhu evoluce *Homo sapiens*, a mnohé z předpokládaných typicky lidských vlastností, například monogamní rodina nebo plodožravost či vegetariánství, mají povahu mýtu, protože se u většiny lidských populací nikdy nevyskytovaly. Ostatně v ekologických podmínkách tehdejší Afriky v pliocénu a při ekologických požadavcích, které u raných hominidů předpokládáme, by vnik některých "typicky lidských vlastností" jako je dvojesovitě prohnutá páteř nebo nožní klenba ani neměly adaptivní význam.

Tato učebnice je zcela přepracovanou a zásadně rozšířenou verzí učebnice Paleoantropologie, která vyšla v roce 2003 v Brně. Na rozdíl od této učebnice a od původní internetové verze nebude obsahovat rozsáhlý slovníček pojmů. Encyklopedie člověka, která obsahuje inovovaná hesla, a i mnohá hesla, která v původní učebnici nebyla, je volně dostupná na internetu nebo na CD.

Nová učebnice má charakter monografie, ve které se snažím současné poznatky a vědní trendy skloubit ve smyslu nově vznikajícího paradigmatu evoluce primátů. Detailní informace lze nalézt v odborné literatuře, která je součástí učebnice. Z tohoto důvodu je kniha primárně určena především pro studenty magisterského studia antropologie, specializované studenty biologie pedagogických fakult, pro studenty paleontologie, doktorandy z oblasti věd o člověku i paleontologie a evoluční biologie, a v neposlední řadě i pro zájemce s hlubším zájmem o evoluci člověka a primátů. I když tento text bude publikován v knižní podobě, bude nezbytné vzhledem k velké dynamice rozvoje evoluční antropologie pravidelně tuto elektronickou verzi obnovovat, i když webová verze bude velmi pravděpodobně s minimem obrazové informace.

Jako vynikající doplňující informace, pro studenty bakalářských oborů informace základní, doporučuji studijní publikace na webových stránkách Antropologického ústavu Přírodovědecké fakulty Masarykovy university v Brně, které jsou vesměs volně dostupné.

Paleoantropologie a evoluční antropologie – formování nového paradigmatu

Paleoantropologie patří, díky mnoha úspěšným popularizátorům a neméně zdatným badatelům, jako byli prof. Augusta, prof. Absolon, prof. Jan Jelínek a prof. Emanuel Vlček, mezi oblíbené české vědecké disciplíny. Nemalou roli v neobyčejném zájmu české odborné i laické veřejnosti o evoluci člověka sehráli spisovatel Emanuel Štorch, režisér Bořivoj Zeman a především nezapomenutelný malíř a ilustrátor Zdeněk Burian. Všichni tito čeští velikáni způsobili, že i běžný český člověk se živě zajímá o to jak člověk vznikl a jak se vyvíjel.

Jednou z otázek, které si kladou snad všechny disciplíny zabývající se člověkem je

původ lidského rodu a jeho podobnost s ostatními živočichy – zejména primáty, jeho vývoj i vývoj lidské společnosti a přizpůsobování se člověka nejrůznějším životním podmínkám. Ne náhodou vznikla v tehdejší Československé republice nesmírně populární trilogie filmů (Osada Havranů a další), která pomocí vědecky dobře podloženého scénáře ukázala jak žili naši předci v neolitu.

Samozřejmě otázek o našem původu a evoluci vyvstává mnoho, a více než sto let se badatelé snaží zjistit, jaké jsou lidské vlastnosti, kdy, jak a proč tyto pro člověka typické vlastnosti vznikly. Mezi velikány, kteří výrazně přispěli k poznání evoluce člověka byli i Češi Aleš Hrdlička a Jindřich Matiegka. Od první poloviny 20. století však došlo v poznání evoluce člověka k mnoha významným změnám, mnohé nové objevy doslova otočily kolem dějin evoluce člověka. Vznikly nové vědní obory a také nové a přesnější otázky.

Odpovídat na otázky týkající se našeho původu a evoluce je jedním z hlavních úkolů paleoantropologie a evoluční antropologie, antropologických disciplín zabývajících se různými aspekty evoluce hominidů a jejich předků.

Změna paradigmatu v evoluční antropologii

Paleoantropologie a evoluční antropologie, ale i další antropologické disciplíny procházejí v současné době změnou paradigmatu, tedy změnou základních "axiómů" a metodologie i obecných metod a předmětu bádání. V mnoha antropologických disciplínách, tradičních i těch novějších, dochází totiž k radikálním změnám v názorech na evoluci člověka, hominidů i hominoidů, nadčeledi, do které dnes řadíme člověka a jemu nejpříbuznější primáty, lidoopy. Překvapením je, že na změně paradigmatu v antropologii se podílejí daleko více další disciplíny a nikoliv antropologie samotná. Jsou to výzkumy genetické, fyziologické, paleontologické a paleoekologické, patří sem sociobiologie a evoluční psychologie a další disciplíny v neposlední řadě samozřejmě evoluční biologie.

Poznatky pro evoluční vědy a paleovědy pocházejí ze dvou základních zdrojů. Studie přímých důkazů, fosilií, tedy poznatky paleontologické a studie nepřímých důkazů, nejrůznější srovnávací studie morfologické, etologické, ekologické, fyziologické a genetické. Jedná se tedy o poznatky z vědních oborů, které jsou některými autory označovány jako vědy neontologické. Klasickým neontologickým oborem pro evoluční antropologii je pak primatologie.

Evoluční vědy by měly čerpat důsledně z obou zdrojů, ale reálně lze v jednotlivých studiích nalézt příklon k jednomu či druhému zdroji v závislosti na původní vědecké profesi autora. To se často odráželo v jednostrannosti interpretací určitých poznatků i v teoretických závěrech. Obvykle se dává přednost přímým paleontologickým důkazům, ale v mnoha případech prostě vhodné paleontologické důkazy neexistují a někdy ani není naděje, že bychom takové důkazy vůbec mohli nalézt.

Zkušenost ukazuje, že velký význam má také teoretická analýza problému, ať už se jedná o analýzu ekologickou, biogeografickou, evoluční, nebo i analýzu možné sociální struktury a životní historie zkoumané skupiny. Tento zdroj poznatků byl často zcela opomíjen a prosazuje se až v posledních letech, ale má mnohdy větší význam než konkrétní jednotlivé poznatky. Podobně i poznatky paleověd jsou extrémně důležité, protože jedině ony nám mohou vymezit reálný rámec a pozadí, ve kterém se daná fáze evoluce hominidů konkrétně odehrávala.

Význam studia primátů pro pochopení evoluce hominidů

Přestože nám paleontologie člověka, paleoantropologie, poskytovala nové a nové údaje o naší evoluci, záhy se ukázalo, že mnohé otázky nedokáže sama zodpovědět. Předně současné paleontologické doklady o evoluci primátů jsou zcela výjimečně tak početné a úplné, aby nám poskytl skutečně jednoznačné doklady o fylogenezi hominidů a jejich nejbližších příbuzných. Vedle toho víme, že měkké části těla, sociální struktura, chování a kultura nemohou fosilizovat, a proto o mnohých lidských vlastnostech můžeme nanejvýš spekulovat na základě nepřímých paleontologických údajů. Ostatně ani DNA se nezachovává v dobrém stavu více jak několik desítek tisíc let. Ať už bude technologický pokrok jakýkoliv nikdy nebudeme přesně znát DNA u našich starobyklých předků, takových jako jsou třeba australopitéci.

Z tohoto důvodu začali badatelé, kteří se zabývali evolucí člověka a jeho předků, studovat nejbližší příbuzné člověka - primáty. Protože jsou velcí lidoopi - šimpanz, gorila a orangutan nejbliže našemu rodu *Homo*, byli právě tito lidoopi největším předmětem zájmu badatelů zabývajících se evolucí člověka.

Pokud bychom měli vybrat lidoopa nejpříbuznějšího, pak bychom jistě vybrali šimpanze, kterého ostatně přírodní i sociální vědy jednoznačně favorizují již od poloviny 19. století. Po celé toto období však byla vědeckou komunitou i veřejností sdílena i určitá schizofrenie v pohledu na naše nejbližší příbuzné.

Jasně to dokumentuje po staletí sdílený obecný názor, že šimpanz je vlastně jakýmsi prototypem, nedokonalou skicou, člověka, či jeho vzdáleným odleskem. Tento názor se dodnes *implicité*, a někdy i zcela zjevně, odráží v postojích a názorech mnoha vědců.

Vedle podvědomého pocitu, že lidoopi jsou jakýmsi zkarikovanými lidmi, byl názor na nejbližší příbuzné, ať už žijící či prehistorické, ovlivněn pocitem naprosté jedinečnosti člověka v přírodě, antropocentrismem. To také vedlo badatele více jak sto let k tomu, že hledali u předků člověka vlastnosti podobné modernímu člověku a odlišné od lidoopů, a ne to, co je oběma skupinám společné, tedy vlastnosti obecně lidské či hominidní. Toto pojetí šimpanze, případně dalších velkých lidoopů, jako archetypu vzdáleného předka člověka a nejbližšího příbuzného fosilních lidoopů se tradovalo již od šedesátých let minulého století.

Thomas Henry Huxley napsal v roce 1863 ve své knize *Evidence as to Man's Place in Nature* (str. 86):

Je zcela jisté, že lidoop, který se člověku nejvíce přibližuje v celkovosti své organizace, je buď šimpanz nebo gorila; pro účely mé současné argumentace není žádný praktický rozdíl v tom, který z nich je vybrán pro srovnávání s člověkem na straně jedné a se zbytkem primátů na straně druhé.

Charles Darwin pak komentuje Huxleyho názor ve slavné knize *The Descent of Man* takto:

Náš velký anatom a filosof, Prof. Huxley, zevrubně diskutoval tento problém a došel k závěru, že člověk se ve všech částech své organizace liší méně od velkých lidoopů, než se tito liší od nižších členů stejné skupiny (tedy primátů, pozn. autor) (str. 515).

Je proto pravděpodobné, že Afrika byla dříve osídlena vymřelými lidoopy blíže příbuznými gorile a šimpanzovi; a protože tyto dva druhy jsou nyní člověku nejbliže příbuzné je poněkud pravděpodobnější, že naši raní předchůdci žili na africkém kontinentu než jinde (str. 520).

Huxleyho, Darwinova, a další podobné teoretické studie zabývající se původem člověka a jeho příbuzností s primáty byly metodologickým podkladem pro základní evoluční tezi postupného dlouhého vývoje hominidů (čili lidské linie) od miocénních lidoopů (příbuzných šimpanzů nebo gibbonů) k člověku. Jaké měli tito lidoopi vlastnosti a jak vlastně vznikaly vlastnosti pro člověka vlastní a typické (tedy velký mozek, vzpřímená postava a lidská dvojnohá chůze)? A jaké měli vlastnosti předci člověka? Jak se vlastně pohybovali? Ručkováním ve větvích stromů (tzv. brachiatoři – podle různých hypotéz velcí nebo malí

brachiátoři), a nebo po čtyřech po zemi jako šimpanzi nebo gorily (kotníkochozci)? Jinými slovy byli podobní gibbonům, orangutanům nebo šimpanzům? Čím a jak se předci člověka živili a byli již bipední? Překročila velikost jejich mozku již takzvaný mozkový Rubikon? Toto byly jedny z nejčastějších otázek které si kladli po léta antropologové a evoluční biologové.

Postupnost, a často i stupňovitost, evoluce lidské linie však byla neměnným dogmatem po dlouhá desetiletí. Vzhledem ke značným morfologickým i behaviorálním rozdílům se předpokládalo, že vývoj z takzvaného lidoopího stupně musel být velmi dlouhý a pozvolný.

Formování moderních názorů na evoluci hominidů

Klasické evoluční paradigma přežívalo od 70. let devatenáctého století, tedy téměř sto let. Teprve v letech šedesátých se začaly objevovat konkrétní alternativní názory a hypotézy formulované zejména molekulárními a evolučními biology, kteří tvrdili, že člověk se od šimpanze oddělil poměrně nedávno a má s ním daleko více společného než fosilní lidoopi.

David Pilbeam, jeden z velkých představitelů paleoantropologie posledních čtyřiceti let, napsal v roce 1996, kdy hodnotil vývoj názorů na evoluci hominoidů a vznik hominidů:

Když započala "molekulární revoluce", ve které se tak aktivně účastnil po více jak 30 let Morris Goodman, mysleli jsme si, že nejstarší formy hominidů, a to formy ramapitéků, je možno datovat na 10 - 15 milionů let. Mnoho paleontologů také věřilo, že většina ostatních fosilních hominoidů bylo blízce příbuzných žijícím lidoopům (Simons and Pilbeam - Preliminary Revision of the Dryopithecinae - 1965).

Po zevrubných revizích miocénních hominoidů v průběhu sedmdesátých let ztratil rod *Ramapithecus* jednoznačně status hominida, což mělo za následek rozsáhlé revize teorií o evoluci hominoidů a vzniku hominidů, rozčarování mnoha badatelů a jejich ústup od teoretických studií ke studiím čistě popisným bez rozsáhlejších teoretických interpretací nových poznatků.

David Pilbeam komentoval toto historické rozčarování v roce 1997 takto:

Nikdy jsme si nemysleli, že budeme muset odpovídat na "pijanovo dilema". "Máme hledat ztracené klíče tam, kde nám upadly, ve tmě, a nebo ve světle, kde je můžeme vidět? Mohou data, která máme k dispozici odpovědět na otázky, které si klademe a nebo nikoliv? Pro ty typy fylogenetických otázek, které bychom si rádi položili, zní odpověď": pravděpodobně ne.

První vážnější konfrontace názorů mezi molekulárními antropology a paleoantropology vznikla až v letech sedmdesátých, v době kdy bylo již nashromážděno dostatek molekulárně biologických dokladů o tom, že hominidé a šimpanz se museli rozdělit nejpozději před osmi až deseti miliony lety.

Vincent Sarich, jeden z otců molekulární antropologie, napsal v roce 1971:

Nyní cítím, že shromážděné doklady o příbuznosti Homo-Pan jsou již dostatečně rozsáhlé na to, aby za hominida již nebylo možno považovat fosilní nález starší osmi miliónů let bez ohledu na to jak vypadá.

"Heretické" názory molekulárních biologů však doslova provokovaly negativní reakce paleoantropologů, kteří jejich názory považovali za chybné, nebo přinejmenším zcela jednostranné. Například Elwyn L. Simons ostře kontroval v roce 1976:

Bud' jsou (molekulární) hodiny špatně seřízené nebo nejdou správně.

Na tomto místě je třeba zdůraznit, že diskuse, kterou vedli, a do jisté míry stále vedou, paleoantropologové s molekulárními biology a genetiky je zcela legitimní, protože i molekulární biologie a genetika má svoje metodické a teoretické problémy, a také genetici mohou být ovlivněni antropocentrismem.

Například Sarich a Cronin v roce 1976 zdůrazňují:

Nikdo vážně nepochybuje, že lidská linie představuje nejhlubší adaptivní posun v evoluci savců. Tento závěr však musí být zvažován spolu s faktem, že se jedná pouze o jednu z mnoha linií podřádu Anthroidea, což musí být posuzováno i ve smyslu překroucení taxonomie antropoidů způsobenou tím, že přidělíme člověku takzvaný "vhodný" status. Když se lidskou linií stanou hominidé, a její sesterskou skupinou se stanou pongidé, jsme okamžitě svedeni z cesty. Neexistuje totiž nyní žádná možnost taxonu, který by zahrnul pouze člověka, šimpanze a gorilu, trojici jasně monofyleticky příbuznou orangutanovi

Tento evidentně rozporuplný názor vyjadřuje velmi zřetelně největší dilema evoluční antropologie let sedmdesátých a osmdesátých; totiž dojít k interdisciplinárnímu, strážlivému a nezaujatému posuzování paleontologických a neontologických údajů, které by umožnilo onu kýženou rovnováhu mezi antropocentrismem a biologismem, rovnováhu mezi konzervativním morfologickým pojetím paleoantropologickým a dynamicky se rozvíjejícími přístupy molekulárně biologickými a genetickými, a také ekologickými, etologickými. To by umožňovalo brát v úvahu řadu nových významných poznatků dynamicky se rozvíjejících oborů jako je etologie, ekologie, růstová biologie a fyziologie.

Zdánlivý rozpor mezi "klasickými" paleoantropologickými výzkumy na straně jedné a "teoretickými" či experimentálními výzkumy na straně druhé je způsoben nejen podstatným zvýšením množství a komplexity informací z "paleověd", ale také významným pokrokem v evoluční a behaviorální ekologii, archeologii, evoluční biologii a paleobiologii, biogeografii i etologických vědách. Moderní analýza evoluce hominidů musí brát v úvahu to, že detailní informace o daném tvaru kosti, nebo jejího fragmentu, není tak důležitá jako informace, která vykresluje jedince jako biologický organismus, který žije v určitém typu prostředí, v určité sociální struktuře, který má určitou škálu chování a životní historii (life history) skupiny.

Makroevoluční teorie

Pochopení vztahů, podobností a rozdílů mezi jednotlivými skupinami primátů, například čeleděmi, je neobyčejně důležité pro rekonstrukci fylogeneze skupin a tedy i jejich systematiku. Rekonstrukce vztahů mezi vyššími systematickými skupinami a pochopení příčiny vzniku adaptivních komplexů jednotlivých skupin vytváří jakýsi evoluční vzorec dané skupiny, otisk v čase. Vzhledem k tomu, že se jedná o naddruhové charakteristiky je taková evoluce nazývána makroevoluce.

Názory na evoluci a způsoby její rekonstrukce samozřejmě prošly řadou změn. Lineární, případně stupňovitý model evoluce, který tvořil základ evolučních teorií a fylogenetických modelů téměř sto let, byl díky novým poznatkům biologických i sociálních věd definitivně překonán. Prvotním hybným faktorem těchto změn v přístupech a myšlení badatelů zkoumajících evoluci primátů byl rozvoj fylogenetické systematiky a numerické taxonomie v sedmdesátých a osmdesátých letech. Ten sice prvek linearity či stupňovitosti ještě plně neodstranil, avšak vytvořil významné teoretické a metodologické předpoklady pro překonání starého paradigmatu. Přesto však vládly zjednodušující modely, které se snažily předkům člověka připisovat jednoduchá kritéria pro pokrok vládly ještě na konci 20. století (Sargis 2007). Nové paradigma jasně prokazuje, že je třeba vždy provést důkladnou srovnávací analýzu a teprve až pak vytvářet fylogenetické modely (Sargis 2007, Godinot 2007). Zvláště důležité jsou testovatelné makroevoluční modely. My se zmíníme pouze o těch, které přímo formovaly názor na evoluci člověka.

Teorie přerušovaných rovnováh (Eldredge and Gould 1972, Gould and Eldredge

1977), která předpokládala nerovnoměrné, pulzní (ale ne skokové) tempo evolučního procesu, byla dalším významným podnětem. Poprvé zde byla totiž překonána striktní taxonomická bariéra fylogenetických modelů a důraz byl položen na vznik kvalitativně nových forem (z hlediska systematického rodů a vyšších taxonů) v rychlé fázi evoluce a jejich pomalou diferenciaci (speciaci) ve fázi evoluční stáze. Problém však nebyl ve vysvětlení vzniku nových druhů, procesu speciace, to již umožňovala velmi podrobně rozpracovaná teorie přírodního výběru, ale v tom, jak vysvětlit na základě stávající neodarwinistické teorie rychlé makroevoluční změny.

Právě toto řešení problému makroevoluce, tedy naddruhové fylogeneze, v pojetí Goulda a Eldredge (a Iana Tattersaala) představuje klíčový moment pro kvalitativní metodologické změny v chápání procesu evoluce nezbytné pro formování nového paradigmatu teorie evoluce.

Nutnost řešení problému naddruhových fylogenetických změn a jejich příčin, takzvaných velkých evolučních událostí (například vznik ptáků nebo vznik primátů), bylo nepochybně jednou z hlavních příčin renesance makroevolučních studií. Objevuje se vikarianční biogeografie, teorie koevoluce organismů a prostředí, teorie faunálních obrátů (*„faunal turnovers“*), přičemž každý z těchto směrů se zabývá alespoň okrajově také evolucí hominoidů a vznikem hominidů. Tato hypotéza se ukázala v posledních letech jako velmi nosná právě pro vysvětlení vzniku rodu *Homo* na přelomu pliocénu a pleistocénu před 2,6 miliony lety.

Moderní studie makroevoluce obratlovců vycházejí z předpokladu, že v makroevolučních procesech hrají velmi důležitou, nebo dokonce zásadní, roli významné změny abiotického prostředí, ať už geologické nebo klimatické, nebo obojí, které způsobují kvalitativní strukturální změny ve velkých ekologických celcích, případně v měřítku globálního ekosystému.

Podstatné je, že takové změny jsou nahodilé, a na živých organismech prakticky nezávislé. Populace na ně nemusí reagovat klasickým způsobem, jaký předpokládají neodarwinistické teorie evoluce, tedy adaptivní reakcí a následným postupným přizpůsobením se novému prostředí. Důležitým předpokladem je to, že organismy, populace i společenstva reagují v určité evoluční a ekologické situaci podobným způsobem.

Fleagle a Kay (Fleagle and Kay 1985) takový evoluční „stereotyp“ hodnotí s trochou nadsázky jako divadelní hru, ve které se herci mění podle režisérů, ale role zůstávají podobné.

Současné pojetí evoluce primátů

V současné době není za základní prvek evolučního procesu považován pouze proces speciace na základě přírodního výběru, ale je vymezován celý řetěz evolučních událostí, který je zakončen biologickou diversitou stávajících druhů, speciací. Základním pojmem je adaptivní radiace, tedy, zjednodušeně řečeno, vznik jakési evoluční platformy nebo evolučního stupně (grade), ze kterého vznikají, ať už adaptivním nebo exaptivním (vikariančním) procesem, nové životní formy v nových adaptivních zónách. Současná evoluční fylogenetika chápe tento proces dvoustupňově – nejprve se objevují Stem groups a Stem lineages (kmenové skupiny a linie), jejichž znaky jsou velmi archaické a jsou ve fosilním záznamu velmi obtížně rozeznatelné, a potom crown groups a crown lineages (vrcholové skupiny a linie), které již mají dobře rozvinuté znaky pro danou skupinu typické (Sargis 2007). Celý tento proces je úzce spojen s geografickou dispersí, kolonizací nových adaptivních zón, migracemi a faunální výměnou. Zakončením procesu, shodně s teorií přerušovaných rovnováh, je pak diversita druhů na základě speciace v daném typu ekosystémů. Tak je také možno vysvětlit, proč je zpravidla v dané struktuře ekosystému určitý typ organismů, bez ohledu na přesné systematické

postavení takového druhu. Výše zmíněné teoretické a metodologické koncepce hrají dnes zásadní úlohu při vytváření fylogenetického rámce při výzkumu evoluce hominoidů a příčin vzniku hominidů.

Současné evoluční teorie se stávají stále komplexnější a neopírají se již o jeden nebo několik málo zdrojů informací, ale snaží se zachytit proces evoluce jako celek, včetně vlastností, které musí být ve větší či menší míře rekonstruovány. Jsou to mezi jiným ontogenetický vývoj daného druhu, možnosti genetických změn, ekologie, chování a sociální struktura. Analýzy fylogenetických procesů se zakládají nejen na analýze výše zmíněných evolučních procesů, jako je například adaptivní radiace a disperse druhů a následné speciace, ale také na analýzách možné biochemické a genetické příbuznosti.

Moderní fylogenetická analýza v evoluční antropologii a paleoantropologii již ustupuje od tzv. nejlépe definovaných souborů znaků, obvykle znaků na lebce a zubech, a stále více dává přednost komplexním analýzám, které berou v úvahu systematicky významné znaky na lebce, zubech i postkranialním skeletu, a samozřejmě také znaky genetické, biochemické, fyziologické a další. Tím se stává fylogenetická analýza mnohem lépe interpretovatelná jak z hlediska ekologického, tak pro případnou analýzu významných makroevolučních událostí.

Charakteristickým znakem současné evoluční antropologie je to, že paleoantropologie a molekulární antropologie začínají výrazně sblížovat své názory ohledně datování nejvýznamnějších událostí v procesu evoluce hominoidů. V otázce vzniku moderních hominoidů i hominidů je v zásadě konsensus, ke kterému přispívají v současné době jak molekulárně biologické studie, tak nové nálezy hominoidů z období na přelomu miocénu a pliocénu. Paleoantropologie přechází od honby za chybějícím článkem v evoluci hominidů k definování a hledání ancestrální skupiny, jejíž vlastnosti biologické, ekologické, i předpokládané behaviorální, genetické, fyziologické, jsou vhodné pro vývoj následujících skupin a jsou kompatibilní s teoretickým modelem hominizačního procesu.

V posledních letech byla v evoluční antropologii využita řada nových evolučně biologických a ekologických koncepcí. Velmi významná je například analýza evoluce hominoidů z hlediska kvalitativních změn adaptivní strategie (K-strategie a r-strategie) a life histories (životních historií) skupiny. Takové analýzy nám pomáhají pochopit nejen příčiny vzniku znaků charakteristických pro jednotlivé skupiny hominoidů a příčiny diversifikace hominoidů na linii lidoopů a hominidů, ale také změny variability, vývoj životní historie a adaptivní strategie v rámci evoluce jednotlivých skupin hominoidů.

Z této úvodní části jasně vyplývá, jak důležité je právě propojení všech tří disciplín, primatologie, evoluční antropologie i paleoantropologie, a také teoretických oborů jako jsou evoluční biologie a ekologie. Znalosti fylogeneze, ekologie a chování primátů jsou pak neobyčejně důležité pro pochopení variability a diversity v evoluci primátů. Pomáhají nám se totiž vyhnout přílišnému zjednodušování našich pohledů na vznik člověka a jeho předků.

V každém případě je však pro jakýkoliv fylogenetický proces naprosto zásadní, aby byly jasně a jednoznačně definovány jednotlivé systematické kategorie a také základní kritéria pro hodnocení fylogeneze skupiny (Sargis 2007), a to ať už zvolíme jakýkoliv přístup k hodnocení fylogeneze hominidů.

Kdo to jsou hominidé?

Hominidé, *Hominidae*, jsou jednou z čeledí nadčeledi *Hominoidea* (viz systematiku nadčeledi v této kapitole), do které byli tradičně řazeni lidé a jejich nejbližší předci a příbuzní. Toto vymezení čeledi je velmi pružné a umožňuje zahrnutí všech druhů a rodů, které splňují

kritérium blízké příbuznosti. Bohužel, toto kritérium se od dob Darwinových mnohokrát, a často dramaticky změnilo, a pojem hominid může mít v různých vědních oborech různý výklad. V sociálních vědách je tento termín mnohdy zaměňován za rod *Homo*, někteří systematici jsou ochotni zařadit mezi hominidy i gibony, kteří se vyvíjeli paralelně s hominidy po dobu minimálně 17 milionů let.

Giboni se od ostatních hominoidů liší v řadě velmi důležitých znaků, například mají sedací hrboly a základní diploidní sadu chromozómů stejnou jako opice tedy mají 44 chromozómů, a proto je v žádném případě nemůžeme považovat za blízké příbuzné hominidů.

I když metodologické problémy samy o sobě stále zůstávají předmětem rozsáhlých diskuzí, v konkrétních aspektech definice čeledi *Hominidae* se dosahuje sátle větší shody. Ta, mimo jiné, vyplývá i v postupném řešení rozporů mezi jednotlivými disciplinami, které se definicí a evolucí hominidů zabývají. V nemalé míře k tomu přispívají i studie genetické a paleoprimatologické (Begun 2007).

Metodické a historické problémy definice čeledi *Hominidae*

Ještě v osmdesátých letech, před zahrnutím afrických lidoopů a asijských orangutanů do čeledi *Hominidae*, byla definice této čeledi poměrně jednoduchá. Tato čeleď zahrnovala pouze dvojnohé člověku podobné australopitéky a rod *Homo sensu lato*. Nicméně od poloviny šedesátých let se postupně vynořovala řada otázek.

Na první problém poukázaly studie biochemické a karyologické. Ty prokázaly, že přinejmenším v biochemických parametrech se člověk od lidoopů zase tak zásadně neliší. Prudký rozvoj studií psychologických a etologických začal výrazně narušovat výlučnost a jasnou definovatelnost čeledi *Hominidae* z hlediska schopností komunikace, analytického myšlení, uvědomění si vlastní osobnosti a v neposlední řadě i používání nástrojů, lovu, sdílení potravy, kulturních tradic a mnoha dalších psychických a sociálních vlastností, které byly do té doby považovány za výhradně hominidní.

Neurovědy a paleoantropologie pak začaly bořit mýtus o jedinečnosti lidského mozku. Srovnávací neurologické, fyziologické a neurofyziologické studie totiž jednoznačně prokázaly že mozek velkých lidoopů je v zásadních strukturálních rysech velmi podobný mozku lidskému a velcí lidoopi mají, stejně jako člověk, také pyramidové dráhy.

Paleoantropologie zase prokázala, že mozek nejstarších hominidů se velikostí příliš neliší od mozku lidoopů a nejstarší hominidé byli v mnoha znacích daleko bližší lidoopům než současnému člověku. Ukázalo se, že ani ontogeneze lidoopů a člověka se příliš neliší.

Posledním a nejdůležitějším impulsem pak byly ale studie molekulárně genetické, které jasně prokázaly, že i když mají velcí lidoopi o dva chromozómy víc než lidé, rozdíl v genetickém vybavení jsou téměř zanedbatelné. I když se zatím nedá přesně určit do jaké míry se velkým lidoopům geneticky podobáme, někdo mluví o zhruba 50 - 52 alelách, jiný o jedné polovině nebo dokonce jedné třetině procenta rozdílů, velmi blízká příbuznost člověka a velkých lidoopů je zcela evidentní (Wildman et al 2003). V tomto světle jsou pak mnohé znaky, dříve interpretované jako rozdíl, ve skutečnosti průkazem podobnosti velkých lidoopů a člověka.

To pak vedlo k zahrnutí šimpanze a gorily, tedy podčeledi *Paninae*, do čeledi *Hominidae*. Současné studie však blízkou vyvracejí příbuznost šimpanzů a gorily. Geneticky je gorila šimpanzům vzdálenější než je šimpanz člověku (Wildman et al 2003) a morfologické studie prokazují, že i pro oba rody typický způsob lokomoce, kotníkochoďectví, mohl vzniknout paralelně.

Logicky byla zahrnuta do čeledi *Hominidae* také podčeleď *Ponginae*, orangutani, a to

také z toho důvodu, že v některých znacích, například ve stavbě vnitřních orgánů je orangutan člověku velmi podobný. Důvodem je také to, že orangutan běžně prochází takzvaným *self recognition* testem, zrcadlovým testem, který byl u goril v některých případech málo průkazný.

Na tomto místě je třeba poznamenat, že v individuálních testech lidoopů hrají velkou roli vlastnosti daného jedince, a také vlastnosti chování a reakcí typické pro daný druh i populaci. Orangutani rovněž prokazatelně vyrábějí nástroje a mají stejně jako šimpanzi také kulturní tradice, u goril výroba nástrojů mnohem méně častá, i když teoreticky by mohli nástroje vyrábět stejně jako ostatní lidoopí (srov. Vančatová 2011). Zřejmě výrazně podceňujeme charakter potravy a vlastnosti z něho vyplývající, u goril, které dlouho tráví je menší dynamika chování, ale to nijak neohraničuje potenciál kognitivní a schopnosti mozku obecně, které se ovšem v současných ekologických podmínkách projevuje v nižší frekvenci používání nástrojů u goril.

Všechny doposud známé důkazy naznačují, že orangutani a afričtí lidoopi se neoddelili už ve středním miocénu, ale mnohem později, zřejmě až na konci miocénu nedlouho před gorilami. To naznačují i některé nové výzkumy miocenních lidoopů, například v Číně, které prokazují fylogenetickou příbuznost některých asijských miocenních lidoopů a evropských dryopitéků (Begun 2007). Základním problémem však je, že nemáme žádné relevantní fosilní pozůstatky bezprostředních předků šimpanzů a goril, jen předků člověka.

Postavení šimpanzů, a to jak z hlediska fylogenetického tak i systematického, je posuzováno různými odborníky různě, avšak nepochybně převládá názor, že šimpanzi jsou člověku velmi blízcí, mnohem bližší než jakýkoliv jiný druh hominidů. Například David Begun (Begun 2007) soudí, že šimpanzi by měli být řazeni do tribu Hominini, a to na základě fylogenetické analýzy všech dostupných fosilních nálezů svrchně miocenních lidoopů. I když ne všechny názory Davida Beguna jsou jednoznačně podloženy fosilními doklady, je patrné, že výsledky paleověd a věd molekulárně biologických týkající se evoluce hominidů se stále více a více sblížují. Nová systematika primátů, která byla sestavena na základě nejnovějších poznatků systematiky fosilních i současných primátů důsledně odráží právě nová genetická kritéria v souladu s nejnovějšími poznatky paleověd. Faktem je, že vyšší fylogenetické systematické kategorie, a to se týká mnohdy už zařazení na úrovni čeledí, nemusí striktně odpovídat klasickým linéovským kategoriím, protože považují za velmi užitečné vzít v úvahu výsledky fylogenetických analýz opírajících se o moderní kladistické metody vycházející z klasifikace pomocí tzv. kmenových linií a skupin (stem groups and lineages sensu Sargis 2007).

Současná definice čeledi *Hominidae*

Hominidy můžeme obecně charakterizovat jako skupinu velkých, případně také středně velkých, savců s výrazným nebo velmi výrazným velikostním i tvarovým sexuálním dimorfismem. Tuto definici potvrzují i fosilní nálezy hominidů od středního miocénu. Nicméně informace o sexuálním dimorfismu u fosilních hominidů je třeba interpretovat velmi obezřetně, v historii už došlo k lecjakým přehmatům. V potravním spektru hrají obvykle důležitou roli různé formy plodů a často i živočišná strava, menší zastoupení pak mají listy, ale pravidelně se vyskytuje pozemní bylinná vegetace. Paeloekologické studie potvrzují, že pozemní bylinná vegetace se mohla velmi dobře vyskytovat i v prostředí, ve kterém žili předci rodu *Homo* (Cerling et al 2011). Hominidé jsou schopni adaptovat se k životu v nejrůznějších typech ekosystémů i v různých klimatických podmínkách. Typická je také poměrně řídká srst.

Lebka hominidů se však v řadě podstatných rysů od gibbonů liší. *Splanchnocranium* je poměrně široké a robustní, mandibula je hluboká a *ramus mandibulae* vysoký. Orbity jsou

okrouhlé. Neurokranium je relativně velké a má na sobě často krusty, nebo přinejmenším velmi výrazný reliéf v týlní a čelní partii. Ve všech podčeledích se u některých druhů vyskytuje *crista sagittalis*. Řezáky jsou široké, ale také relativně vysoké. Premoláry jsou poměrně krátké, velké a většinou bikuspidální. Moláry mají archaickou stavbu, ale jsou morfologicky komplikovanější než mají například giboni. Morfologii molárů a premolárů můžeme označit jako výrazně nesespecializovanou.

Pro dlouhé kosti postkraniálního skeletu jsou typické široké diafýzy, relativně velké hlavice humeru a femuru, a robustní epifýzy. Na kosti patní je vždy náznak patního hrbolu. Palec je velmi dobře pohyblivý, i když může být relativně krátký.

Ruka má výborné schopnosti silové i jemné manipulace, mimo jiné i díky přímému nervovému zásobení z pyramidových drah. Lokomoční aparát je adaptován na zvýšenou frekvenci antipronográdní lokomoce. Těžiště se vždy posouvá blíže k pánvi, aby se mohlo lehce posunout nad pánev v případech potřeby. Lokomoce je velmi pestrá a velmi adaptabilní. Díky autonomnímu řízení předních a zadních končetin je umožněno extrémně kvalitní manévrování. Všechny druhy používají bipedii a zavěšování.

Výrazně je rozvinuto svalstvo zad a pánevní, například svaly gluteální, a také mimické svalstvo. Ukazuje se, že významnou roli mohlo v rozvoji svalstva homininů hrát šplhání a to dokonce i u hominidních rodů jako je *Ardipithecus* nebo někteří *Australopitéci*.

Mozek hominidů je velmi dobře rozvinutý s rozsáhlou gyrifikací. Je relativně velký. Pyramidové dráhy jsou rozvinuté, u lidoopů však končí na úrovni prvních hrudních obratlů. Zrak je výrazně vedoucí smyslový orgán, sluch má velký význam především z hlediska komunikace. Všechny druhy hominidů mají složitou velmi variabilní sociální strukturu, ve které hraje zásadní význam komunikace a učení.

Trávicí trakt je nesespecializovaný a je schopný zpracovávat širokou škálu rostlinných a živočišných potravních zdrojů.

Biochemické, sérologické, molekulárně biologické, fyziologické i genetické výzkumy ukazují, že na suborganismální úrovni jsou si všichni velcí lidoopi nápadně podobní, jak složením a základními charakteristikami krve, humorální regulace, karyotypem a zejména pak charakteristikami molekulárně genetickými. Lidem je nepochybně geneticky nejpříbuznější šimpanz, ale i gorily a orangutani vykazují množství velmi podobných znaků na molekulární úrovni. Počet chromozómů je sice u lidí a velkých lidoopů odlišný, 46 u rodu *Homo* a 48 u všech rodů velkých lidoopů, ale moderní genetika prokázala, že tyto rozdíly mohly vzniknout poměrně jednoduchou a běžnou chromozomální mutací a neznamenají žádné podstatné genetické odlišnosti.

Ontogeneza je relativně velmi dlouhá, a první početí přichází za normálních okolností až několik let po dosažení pohlavní zralosti. Typickým znakem sociální struktury je ve všech fázích ontogeneze relativně dlouhé sociální dozrávání. Typickým znakem je velmi důležitá úloha učení jak při zapojování se do sociální struktury, tak při poznávání prostředí, typu potravy, predátorů i při lokomoci. V tomto procesu hrají u všech hominidů zásadní úlohu samice matky. Samci přebírají péči o mláďata méně často než samice a pokud ano tak až v odrostlejší věku. Rané dětství končí zhruba ve 4 letech, jedinou výjimkou je anatomicky moderní člověk, u kterého rané dětství končí až v 6 letech.

Ani u samců a ani u samic nelze mluvit o vyhraněné filopatričnosti. Ve všech sociálních strukturách má velmi důležitou roli princip příbuznosti a princip partnerství, například ve formě koalic a aliancí.

Chování, komunikace i vokalizace jsou vysoce rozvinuté. Pro udržování integrity sociální struktury i vztahů jedinců hraje důležitou roli kontaktní chování, jako je ritualizované komfortní a sexuální chování, objímání a doteky a uchopování rukou. V chování všech druhů hraje velmi důležitou roli neverbální komunikace s množstvím symbolizovaného chování,

včetně hrozeb, usmiřování, rituálů při setkávání jedinců i při získávání a rozdělování potravy. Vzhledem k tomu že v sociální struktuře je princip dominance uplatňován značně složitým a často nedůsledným způsobem, velmi důležitou roli v chování hrají takzvané postkonfliktní mechanismy jako je usmiřování a utěšování, které mají značný význam pro udržování stability sociální struktury a její další rozvoj.

V chování všech druhů je možno pozorovat alespoň elementy emocí, které souvisí i s rozvinutou mimikou. Většina druhů umí velmi dobře manipulovat s nástroji a často je i vyrábět. Všichni hominidé mají vysoké analytické schopnosti a uvědomují si alespoň částečně, většinou však úplně, vlastní osobnost.

Pro definici čeledi jsou také důležité analýzy fylogenetické, které ukazují, že čeleď Hominidae se začala formovat v průběhu středního miocénu, ale nikoliv na území Afriky, ale v Evropě. Předci hominidů se do Evropy dostávají na počátku středního miocénu, jejich evoluce vrcholí ve svrchním miocénu, kdy migrují do Asie a také zpět do Afriky.

Systematika řádu Primates (s podrobnou taxonomií nadčeledi Hominoidea)

(upozornění – některé vyšší fylogenetické kategorie nemusí přesně odpovídat klasickým taxonomickým kritériím – pro přesný popis fylogeneze a její srozumitelnost jsme volili přístup, který zčásti vychází z kritérií definovaných PhyloCodem – Sargis 2007)

Řád Primates**Infrařád Plesiadapiformes**Polořád *Purgatoriina* incertae sedis čeleď *Purgatoriidae* čeleď *Microsyopidae* čeleď *Micromomyidae*Polořád *Plesiadapina* čeleď *Paromomyidae* čeleď *Picromomyidae* čeleď *Palaechthonidae* čeleď *Picrodontidae***Infrařád Primatoformes**Polořád *Plesiadapoida* incertae sedis čeleď *Carpolestidae* čeleď *Plesiadapidae* čeleď *Saxonellidae* čeleď *Toliapinidae* incertae sedis*Euprimates (ad hoc)*Polořád *Strepsirrhina***podřád** *Adapiformes* čeleď *Adapidae* Čeleď *Notharcidae* Podčeleď *Notharctinae* Podčeleď *Cercamoninae* (*Protoadapidae*). *Darwinius masillae*Polořád *Haplorrhina***podřád** *Tarsiiformes* Nadčeleď *Tarsoidea* čeleď *Tarsiidae*Nadčeleď *Omomyioidea* čeleď *Microcheiridae* čeleď *Omomyidae* Podčeleď *Anaptomorphinae* Podčeleď *Omomyinae*Nadčeleď *Eosimioidea* incertae sedis čeleď *Eosimiidae*Superčeleď *Platyrrhina* čeleď *Proteopithecidae* incertae sedis *Proteopithecus***Nadčeleď** *Ceboidea* Čeleď *Callithricidae* Čeleď *Cebidae* Čeleď *Aotidae* Čeleď *Pitheciidae* Čeleď *Atelidae*Superčeleď *Catarrhina***Nadčeleď** *Cercopithecoidea*

Čeleď *Victoriapithecidae*
Čeleď *Cercopithecidae*
Podčeleď Cercopithecinae
Podčeleď Colobinae

Nadčeleď Parapithecoidea
čeleď *Parapithecidae*

Velkočeleď *Hominidea*

Nadčeleď *Propliopithecoidea*
čeleď *Oligopithecidae*
čeleď *Propliopithecidae*.

Nadčeleď *Proconsuloidea*
Čeleď *Proconsulidae*

Nadčeleď *Hominoidea*

čeleď *Pliopithecidae*

čeleď: Hylobatidae - gibonovití

gibon běloruký (lar) - *Hylobates lar* White-handed or Lar Gibbon (Linnaeus, 1771)

gibon tmavoruký (unka) - *Hylobates agilis* Dark-handed Gibbon (F. Cuvier, 1821)

gibon Müllerův - *Hylobates muelleri* Mueller's Gibbon (Martin, 1841)

gibon kápový - *Hylobates pileatus* Pileated or Capped Gibbon (Gray, 1861)

gibon stříbrný - *Hylobates moloch* Silvery Gibbon (Audebert, 1798)

gibon malý - *Hylobates klossi* Kloss's Gibbon or Bilou (Miller, 1903)

gibon hulok - *Hylobates (Bunopithecus) hoolock* Hoolock Gibbon (Harlan, 1834)

gibon černý - *Hylobates (Nomascus) concolor* Black, Crested, White-cheeked Gibbon (Harlan, 1826)

gibon zlatolící - *Hylobates (Nomascus) gabriellae* Golden-cheeked Gibbon (Thomas, 1909)

gibon bělolící - *Hylobates (Nomascus) leucogenys* Chinese White-cheeked Gibbon (Ogilby, 1840)

gibon siamang - *Hylobates (Symphalangus) syndactylus* Siamang (Raffles, 1821)

čeleď - Oreopithecidae

čeleď: Afropithecidae incertae sedis – afropitéci

tribus Afropithecini

Afropithecus

Morotopithecus

Heliopithecus

čeleď: Hominidae – hominidé

Podčeleď Kenyapithecinae incertae sedis

Tribus *Kenyapithecini*

Podčeleď *Sivapithecinae*

Tribus Anakarapithecini incertae sedis

Tribus *Sivapithecini*

Sivapithecus

Gigantopithecus

Tribus *Khoratpithecini*

Khoratpithecus

tribus: Pongini – orangutanovití

rod Pongo

orangutan bornejský - *Pongo pygmaeus* (Borneo) Orang-utan (Linnaeus, 1760)

orangutan sumaterský - *Pongo abeli* Sumatran Orang-utan

Podčeleď *Homininae*

tribus *Gryhopithecini incertae sedis*

Gryhopithecus

Pierolapithecus

Tribus *Dryopithecini*

Dryopithecus
Luphengpithecus
Dryopithecus incertae sedis

Tribus: Gorilini

Rod Gorilla

gorila obecná - *Gorilla gorilla* Gorilla (Savage and Wyman, 1847)
gorila nížinná - *G. g. gorilla* Western lowland gorilla
gorila nigerijská - *G. g. diehli* Cross River lowland gorilla
(gorila horská – *Gorilla beringei*)
gorila horská (rwandská) - *G. g. beringei* (*G. beringei beringei*) Mountain gorilla
gorila východní - *G. g. graueri* (*G. beringei graueri*) Eastern lowland gorilla

Tribus *Homimini*:

Subtribus *Panina*

Rod Pan - šimpanzi

šimpanz učenlivý - *Pan troglodytes* Chimpanzee, Common Chimpanzee (Blumenbach, 1775)
šimpanz čego - *P. t. troglodytes*
šimpanz homoguinejský - *P. t. verus*
šimpanz východní - *P. t. schweinfurthi*
šimpanz bonobo - *Pan paniscus* Bonobo, Pygmy Chimpanzee (Schwartz, 1929)

Subtribus *Hominina*

Archaičtí hominina

sahelantrop čadský – *Sahelanthropus tchadensis*
opočlověk tugenenský – *Orrorin tugenensis*
ardipiték starobylý – *Ardipithecus/Australopithecus ramidus*

Archaičtí australopitéci

australopiték turkanský - *Australopithecus anamensis*
australopiték afarský - *Australopithecus afarensis*
australopiték středoafričský - *Australopithecus bahrelghazali*
australopiték jihoafrický – *Australopithecus* sp. (Partridge et al. 2003)
australopiték ploskolící - *Australopithecus (Kenyanthropus) platyops*

Pokročilí australopitéci

robustní

australopiték africký - *Australopithecus africanus*
australopiték etiopský – *Australopithecus (Paranthropus) ethiopicus*
australopiték robustní - *Australopithecus (Paranthropus) robustus*
australopiték východoafričský – *Australopithecus (Paranthropus) boisei*

člověkpodobní

australopiték dlouhonohý – *Australopithecus garhi*
australopiték dvojaký - *Australopithecus sediba*

Lidé

člověk zručný - *Homo habilis*
člověk turkanský - *Homo rudolfensis*
člověk vzpřímený - *Homo erectus*
člověk dělný - *Homo ergaster*
člověk atapuerský – *Homo (erectus) antecessor*
člověk heidelbergský (archaický *Homo sapiens*) – *Homo (sapiens) heidelbergensis*
člověk neandertálský – *Homo sapiens neanderthalensis* (*H. neandertalensis*)
člověk rozumný - *Homo sapiens* Man (Linnaeus, 1758)

Podčeleď *Homininae* – velcí lidoopi a lidé

Co se týká skeletu nacházíme v podčeleď *Homininae* dva různé monotypy vycházející ze stejného původního monotypu svrchně miocéních lidoopí. Zástupci subtribu *Hominina* – lidé (v současné době je taxonomie homininů otevřená a rody *Pan* a *Homo*, případně i *Gorilla* jsou řazeny do tribu *Homimini*) mají vesměs vzpřímenou postavu adaptovanou na velmi častou

nebo i výlučnou bipedii. Charakteristické jsou adaptivní změny na skeletu, jako je rozšíření a snížení pánve, prodloužení dolních končetin a specializace skeletu nohy spojená s výrazným snížením jejich uchopovacích a manipulačních schopností. Trup je oproti dolním končetinám krátký a více oploštělý než u paninů. Počet bederních obratlů je u subtribu *Hominina* pět nebo šest, tedy větší než u paninů, kde jsou obvykle 4 obratel stejně jako u ostatních velkých lidoopů. Se vzpřímenou postavou u subtribu *Hominina* jsou spojené i změny ve stavbě lebky, například posunutí týlního otvoru vpřed a změna úponů svalů v týlní oblasti.

U subtribů *Panina* a tribu *Pongini* je skelet přizpůsoben jak na šplhání ve stromech tak i na kotníkochoďectví nebo pět'ochodectví na zemi. U afrických velkých lidoopů (*Panina*) je skelet uzpůsoben ke kotníkochoďectví, ale u šimpanzů a u goril nacházíme podstatné rozdíly způsobené na jiný typ pohybu – u šimpanzů na velmi dynamický stromově pozemní pohyb s častým šplháním a zavěšováním a u goril pak na pohyb spíše pozemní kombinovaný s pomalejším šplháním a do jisté rozděleným přenosem hmotnosti na přední a zadní část těla na nepodobný nordik-walkingu. To vede k tomu, že svalstvo lehčích šimpanzů, zejména bonobů, je podobnější člověku než svalstvo těžkých goril, ale gorily mají díky většímu zatížení zadní části těla podobnější stavbu pánve a rukou a nohou, které jsou relativně kratší a širší.

Subtribus *Hominina* reprezentující bipední homininy je v mnoha ohledech specifický, protože se prakticky všechny orgány musely přizpůsobit vertikální postavě a vertikálnímu způsobu lokomoce, kde jsou hlavními končetinami končetiny dolní. Stavba a struktura skeletu prokazují, že došlo i k zásadní přestavbě svalstva trupu i hlavy do struktury podobné jakou známe u současného člověka. S touto změnou byla nutně spojena zásadní přestavba vnitřních orgánů, cévního zásobení a regulačních mechanismů a také reprodukce. Velmi důležité jsou také změny v termoregulačních mechanismech, kterým nutně muselo dojít v souvislosti se vzpřímením postavy homininů.

Skelet ruky zástupců subtribu *Hominina* prokazuje méně výraznou nebo žádnou adaptaci na šplhání a rozvinuté manipulační schopnosti.

Lebka všech velkých lidoopů má relativně velké neurocranium, výrazné splanchnocranium s relativně dlouhými čelistmi ve srovnání se zástupci subtribu *Hominina*. Typické jsou také relativně velké klovité špičáky. Lebka tribu *Hominini* se liší od zástupců tribu *Pongina* v řadě znaků, například pozici maxily a premaxily, které se u tribu *Hominina* překrývá více než u ponginů. Detailní popis lebek lze nalézt jinde (Vančata 2003 a,b). Lebka subtribu *Hominina* je typická je typická poměrně velkým neurokranium a redukovaných splanchnocranium s relativně, ale většinou i krátkými čelistmi. Máme-li řezáky mají zhruba stejnou velikost a jsou středně velké nebo malé. Špičáky jsou redukované, i když u nejstarších druhů homininů včetně archaických australopitéků mírně přečnívají.

Typickým znakem homininů je zvětšení a především strukturální přestavba mozku a celého nervového systému. Změny velikosti mozku v evoluci hominidů jsou značně přeceňovány, protože tyto změny byly důležité až v průběhu evoluce rodu *Homo*. U raných hominina, jako jsou australopitéci, byla relativní velikost mozku srovnatelná se šimpanzi nebo dryopitéky. Daleko důležitější byla strukturální přestavba mozku. Vzhledem k tomu, že kratší pyramidové dráhy nalézáme u velkých lidoopů, je u subtribu *Hominini* pravděpodobný vznik dlouhých pyramidových drah vedoucích až do oblasti bederní páteře. Rozvoj mozku indikuje mimo jiné i vysokou pravděpodobnost dalšího rozvoje neverbální i dalších forem komunikace.

Pro tribus *Hominina* je typický poměrně výrazný velikostní i zemená však tvarový sexuální dimorfismus. Jedním důležitých trendů u hominina byl rozvoj primárních i sekundárních pohlavních znaků, u samců šimpanzů i člověka velká varlata a penis i stavba těla, U samic šimpanzů se zjevnou ovulací je to velká zduřující anogenitální oblast a variabilní velikost prsu, u samic lidí se skrytou ovulací pak vývoj stabilně velkých prsů, genitálního a dalšího specifického ochlupení a vývoj tukové tkáně v oblasti boků a oblasti gluteální. U goril, stejně

jako u orangutanů existuje velmi výrazný velikostní sexuální dimorfismus, který vzniká formou adolescentního spurtu u sociálně dospívajících samců. Mění se také zbarvení samců u goril a některé útvary na hlavě u orangutanů (detaily viz Vančata 2003b).

Z molekulárně biologických a genetických analýz šimpanzů vyplývá, že hominini jsou fyziologicky, sérologicky, biochemicky i geneticky velmi homogenní skupinou. Předpokládá se, že velcí lidoopi měli vždy 48 chromozómů, kdy vzniklo 46 chromozómů u hominina není jisté, možná už u nejstarších hominina v souvislosti se změnami v systému HOX genů (Lovejoy 2009).

Pro velké lidoopy je základní lokomoční adaptací kotníkochoďectví. Bipédie je základní lokomoční adaptací hominina. U obous skupin se vyskytuje časté sezení, eventuálně šplhání, u lidoopí převážně ve stromech u hominina někdy ve stromech, ale také, v pozdějších fázích evoluce hlavně, v členitém terénu jako jsou skály. Horní končetina má při lokomoci u homina jen omezený význam a u obou skupin je její velmi důležitou funkcí manipulace. Je třeba si uvědomit jak důležitou roli hraje u šimpanzů grooming, při kterém schopnost dobré manipulace není bez významu stejně jako při čištění ovoce či uchopování malých předmětů. U obou skupin je dobrá schopnost manipulace důležitá při nástrojovém chování (Vančatová 2011).

Podle paleoekologických údajů i ekologie současného člověka byli hominina spíše obyvateli otevřenějších a otevřených ekosystémů (Cerling 2011). Kromě některých specializovaných moderních lidských skupin (Pygmejové, Amazonští indiáni) nikdy nežili v primárních deštných pralesích, naopak mohou obývat i velmi suché (aridní) ekosystémy.

Hominina jsou stejně jako všichni velcí lidoopi všežravci avšak s extrémní potravní přizpůsobivostí. Systematické používání nástrojů bylo zřejmě jednou z významných součástí potravní strategie od počátku vzniku této skupiny. Podle všeho byl lov, tak jako u většiny populací šimpanzů, integrální součástí potravní strategie v nepříznivých obdobích roku.

Sociální struktura *Hominina* byla téměř jistě založena na existenci většího množství samců a samic ve skupině. Nejspíš se jednalo o nějaký typ fission-fusion struktury, ale konkrétní sociální strukturu je těžké předvídat, protože i dnes bývá fission-fusion struktura značně variabilní i v rámci jednoho druhu.

Chování *Homina* mohlo obsahovat některé z prvků chování obou druhů šimpanzů a bylo založené na vysoké socializaci spolu s rozsáhlou škálou agonistického a sexuálního chování. Zda měla lidská sexualita své kořeny již u nejstarších homininů nebo až u prvních zástupců rodu *Homo* je těžké usuzovat. Nepochybně to souviselo také s rozvojem sekundárních pohlavních znaků a ztrátou celkového ochlupení těla a vznikem typického lidského ochlupení, které se objevilo možná až u zástupců rodu *Homo*. Podobně je těžko odpovědět na otázku, zda byla u *Hominina* původní skrytá ovulace, běžná u většiny homininů, nebo zjevná ovulace, která se objevila u předků šimpanzů a lidí a u lidí zanikla v souvislosti se vznikem bipédie.

Pro hominina bylo podle všeho typické rozvinuté nástrojové chování, i když pro něj zatím nemáme u nejstarších homininů přímé doklady. V každém případě nejstarší nalezené nástroje, které patřili lidem, prokazují řádově vyšší schopnosti výroby nástrojů, zejména při výběru materiálu pro zhotovení nástroje, než známe u šimpanzů a také prokazují, že kamenné nástroje byly přinejmenším zčásti používány pro odřezávání masa z těla ulovených či uhynulých středně velkých a velkých savců, a to již v počáteční fázi vývoje lidské linie.

Také se liší systematickostí používání nástrojů. Jak ukazují výzkumy z posledních let, velcí lidoopi mají pro využívání a výrobu nástrojů obrovský potenciál, který však však využívají dosti omezeně, což má jistě příčiny jak z hlediska biologie lidoopů, kteří jsou mnohem silnější a rychlejší než člověk, tak z hlediska ekologického – lidoopi využívají dokonale stromové i pozemní části ekosystémů.

Fylogeneze podčeledi *Homininae* je v každém případě stále spleť. Je jasné, že vztah všech zástupců lidské linie a afrických lidoopů je velmi blízký, existují však i závažné problémy v definování přesných fylogenetických relací. Dva z nich jsou velmi důležité. Pro evoluci hominidů, ať už je definujeme jakkoliv, neexistují žádné doklady, které by vyjasnily „lidoopí“ fázi evoluce této skupiny. Nejstarší nálezy známe až ze středního pleistocénu (McBrearty et al 2005). Nejarchaičtější solidně paleontologicky dokumentovaný hominid, ardirpiték, má již dobře rozvinutou bipedii, byť v té nejstarobylější podobě. Schopnosti pohybu ve stromech jsou, na rozdíl od dvojnohého pohybu, relativně omezené (opatrné šplhání a přemostování – Lovejoy et al 2009). Ardirpiték tedy již představuje kmenového hominida (stem hominid) a jen těžko může vyjasnit vznik kontinukochodectví, klíčové lokomoční adaptace afrických hominidů.

To souvisí i s druhým problémem, kterým je postavení rodu *Gorilla* ve fylogenezi hominidů a jeho příbuznosti se šimpanzem a lidskou linií. V posledním desetiletí molekulárně biologické i paleontologické výzkumy i studie biomechanické a funkční jasně ukazují, že gorily jsou šimpanzům i lidem mnohem méně příbuzné než se dříve soudilo. Není žádných pochyb o tom, že gorila je velmi vyspělým rodem primátů, velmi blízkým člověku v mnoha aspektech. Nejelegantnějším řešením by tedy bylo zařazení rodu *Pan* do tribu *Hominini*, spolu s australopitéky, a gorily do tribu *Gorillini* a oba triby ponechat v podčeledi *Homininae*.

Teoretické evoluční výzkumy však ukazují, že v evoluci primátů, a savců obecně, existuje jednak celá řada paralelismů a že mnohé vlastnosti, které považujeme za apomorní, odvozené, jsou vlastně znaky plesiomorfními, které vznikly před objevením se „pokročilých“ skupin, ale je obtížné je v nerozvinuté, preadaptační, formě identifikovat, a nebo je prostě z nejrůznějších důvodů považujeme za nové, odvozené, pokročilé, nebo prostě „lidské“ (to platí i pro šimpanze – našeho „bratrance“).

Jasně to prokazují vlastnosti orangutanů, které jsou velmi pokročilé, ale k oddělení africké a asijské linie hominidů došlo nejpозději ve středním svrchním miocenu, tedy nejpозději před 10 miliony lety (viz *Ankarapithecus*). Prokazuje to i jistá váhavost zařazování dryopitéků (i sivapitéků a gigantopitéků) do čeledi *Hominidae*, přestože je příbuznost moderních lidoopů a dryopitékovitých lidoopů je víc než očividná (Begun 2007). Pokud budeme řadit gorily do podčeledi *Homininae* je naprosto logické také zařazení rodu *Dryopithecus* a jeho nejbližších příbuzných do této podčeledi. Z toho vychází také systematika primátů, která je předkládána v této monografii.

Metody studia evoluce hominidů

Doklady o evoluci fosilních primátů

Doklady o evoluci primátů, ať už jde o evoluci jednotlivých skupin nebo celého řádu, můžeme obecně rozdělit do tří skupin: 1) doklady přímé, tedy fosilizované zbytky těla hominidů a jejich produkty, 2) doklady nepřímé, tedy takové, které získáváme výzkumem současných populací lidí i non-humánních primátů, 3) doklady teoretické, které získáváme teoretickou analýzou paleontologického i neontologického materiálu. Teoretická analýza je důležitým východiskem pro další zkoumání paleontologická i neontologická, tedy výzkum žijících organismů a současných ekosystémů.

Pro výzkum fosilizovaných či jinak konzervovaných pozůstatků hominidů se používá celá řada metod od klasických morfoskopických či morfologických a morfometrických metod až po velmi sofistikované technologie, jako je třírozměrná počítačová tomografie. Základy metod výzkumu fosilního materiálu musejí vycházet z metod paleontologických, které mají samozřejmě v případě homininů řadu modifikací. Díky velké atraktivitě lidských fosilií, a dnes i přímých lidských předků, se již desítky let využívají nejmodernější technologie, v současné době zejména 3D technologie a technologie umožňující sofistikované rekonstrukce. Také se velmi intenzivně rozvíjí paleogenetika, která má však značné časové omezení, zatím není pravděpodobný výzkum DNA hominidů starších 100 tisíc let.

Metody analýzy fosilního materiálu

Původní a nejstarší metodou výzkumu fosilního materiálu je morfoskopická analýza – tedy deskriptivní metoda, kdy je daná fosilizovaná struktura popisována jako morfologický tvar s použitím klasických deskriptivních anatomických, přesněji řečeno morfologických, postupů nebo standardizovaného škálování. V současné době je možno pro analýzu tvaru používat i moderní počítačové programy, které v podstatě odstraňují subjektivní faktor popisu tvaru a do jisté míry také umožňují kvantitativní srovnávací analýzu. Podobně může sloužit také třírozměrná počítačová tomografie, která prodělala v posledních letech velký rozmach. Je však třeba poznamenat, že přes výhody vyspělých počítačových metod je jejich praktické použití stále omezené a používá se především na atraktivní fosilní nebo historický materiál. Jednou z důležitých příčin jsou poměrně vysoké finanční a technologické nároky takových metod a také to, že kvalitní analýzu může provádět jen vysoce kvalifikovaný specialista, který zatím není ve světě mnoho. Špičkové 3D zobrazovací metody však mají neobyčejně vysokou kvalitu (Carlson et al 2011) a mají v paleovědách velkou budoucnost, protože umožňují kvalitativně zcela novou analýzu fosilního materiálu.

Metody morfometrické vznikly jako logická reakce na subjektivitu deskriptivních metod. I tyto metody prodělaly obrovský rozvoj od metod měření až po statistické a počítačové zpracování dat. Na rozdíl od metod morfoskopických je způsob získávání metrických dat přísně normativní (existují normativní příručky o tom, jak přesně měřit danou část skeletu – například Knussmann 1988) a metrická data získaná jednotlivými autory jsou obvykle dobře srovnatelná. V současné době je běžné, že údaje změřené antropometrickými přístroji jsou přímo převoditelné do počítače a mohou být rovnou i statisticky zpracována, ale úroveň takových statistických programů umožňuje je nejzákladnější statistické analýzy. Vedle toho existují i technologicky pokročilá zařízení, například třírozměrné laserové skenery, které jsou schopny popsat fosilní materiál automaticky, některé dokonce umožní kvalitativní i

kvantitativní, tedy metrické, zpracování. Data pak mohou být okamžitě analyzována standardními statistickými nebo jinými analytickými metodami, a to včetně grafických výstupů.

Stejně jako v předchozím případě, takové moderní technologie mají svoje omezení. Automatické měření je například velmi obtížné v případě poškození kosti nebo nerovnoměrné mineralizace, což je ovšem u fosilního materiálu naprosto běžné. Automatické zpracování je problematické i v případě malých souborů, které jsou u jakéhokoliv paleontologického materiálu zcela běžné. Nezanedbatelná je i vysoká cena takových zařízení, jakož i jejich menší mobilita a citlivost na prašné prostředí.

Zcela jiný případ představuje v současné době úspěšné počítačové zpracování morfometrických dat – počínaje vytvářením databází až k novým, velmi výkonným statistickým programům. Pro tento účel je možno snadno využívat nejrůznější typy přenosných počítačů jejichž výkonnost umožňuje i relativně velmi složité analýzy ve velkých souborech.

Zvláštní kapitolou je analýza zubů, která využívá vedle metod morfoskopických a morfometrických také analýzy mikromorfologické a mikroskopické, včetně metod elektronové mikroskopie. Tyto metody zaznamenaly v posledních letech neobyčejný pokrok a vzhledem k malé velikosti zubů umožňují relativně bezproblémovou aplikaci nejmodernějších technologií, které například umožňují virtuální mikroanalýzu zubní skloviny bez nutnosti jakéhokoliv poškození fosilního materiálu. Pro analýzu chrupu opět můžeme využívat virtuální třírozměrné modely čelistí a zubů, včetně jejich biomechanické analýzy.

Stále důležitější jsou metody paleogenetické, kterým jsou v kapitole této monografie „*Diferenciace druhu Homo sapiens*“ věnovány dvě samostatné kapitoly. Obecně se paleogenetické metody dostaly do fáze běžného používání, jsou schopny extrahovat u nekontaminovaných zbytků koster mt-DNA i fragmenty jaderné DNA. Analýza mt-DNA je dnes užívána poměrně běžně, analýza jaderné DNA je podstatně složitější a bez problémů ji zvládají pouze špičkově vybavené laboratoře. Samozřejmě analýza jaderné DNA je velmi závislá na kvalitě analyzovaného materiálu a také na kvalitě analýzy z pomoci velmi vyspělého hardwaru (velmi rychlé sálové počítače) i kvalitního specializovaného softwaru, který pomáhá mimo jiné i odhalit cizorodou DNA.

Samostatnou problematiku tvoří analýzy systematické, které v současné době běžně využívají velmi vyspělý specializovaný software (například Paup, MacClad a další).

Metody analýzy paleoekosystémů

Moderní teorie evoluce primátů, i evoluce hominidů jako předků člověka, se však nezabývá zdaleka pouze samotnými hominidy, ale řadou dalších problémů. Pro rekonstrukci ekologických vlastností fosilních primátů je nutné zjistit v jakém prostředí hominidé žili, jací další živočišné obývali dané ekosystémy, jaký byl rostlinný pokryv, klimata a teplota, jaké byly biogeografické poměry v dané etapě evoluce hominidů, atd. To nám umožňuje také odhadnout charakter potravních zdrojů a způsob jejich využívání.

Pro tento typ analýz jsou zčásti používány analogické metody jako v případě výzkumů paleoantropologických a paleoprimatologických, například při analýze způsobu používání a opotřebenosti chrupu zkoumaných savců. Navíc pak jsou využívány specializované metody mikromorfologické a mikroskopické (například v případě palynologie, paleodendrologie, otěru a opotřebenosti skloviny a dalších), metody ekologické a paleontologické, geofyzikální a fyzikálně chemické, jako je analýza isotopů uhlíku a kyslíku, a řadu dalších specializovaných chemických metod.

Samozřejmě i v analýze paleoekosystémů hrají velmi důležitou roli počítačové metody a to jak při rekonstrukci geografických podmínek, klimatu a charakteru pokryvu, tak při rekonstrukci a modelování vlastních ekosystémů a charakteru změn, které v nich probíhaly

v průběhu delších geologických období. Neméně důležité roli hrají v paleoekologických analýzách také analýzy teoretické, tedy analýzy podmínek, za kterých k daným změnám mohlo docházet a k jakým dalším změnám to mohlo vést. V paleoekologických analýzách jsou využívány také analýzy fylogenetické a biomechanické.

Relativní datování

Abychom mohli provádět jakoukoliv fylogenetickou analýzu, musíme mít také informace o geologickém stáří dané lokality. Nejstarší metodou určování geologického stáří je takzvané relativní datování, jež původně zahrnovalo zejména srovnání stratigrafie lokalit, tedy geologických nebo půdních vrstev, a tzv. biochronologii, tedy srovnávání společenství živočichů a rostlin, které se na dané lokalitě vyskytovaly.

Základním zákonem stratigrafických a biochronologických metod je zákon superpozice, zákon, který prokazuje, že za normálních okolností jsou geologicky mladší vrstvy vždy nad vrstvami geologicky staršími. Pochopitelně, ale také musíme teoreticky předpokládat možné posunutí nebo převrácení vrstev. Z tohoto důvodu je vždy nezbytné provést také základní geologickou studii, které může odhalit a vysvětlit některé zvláštnosti v superpozici geologických, případně půdních, vrstev.

Postupně se ukázalo, že ne všechny skupiny živočichů a rostlin lze porovnávat na stejné úrovni. Jednalo se o ty skupiny rostlin a živočichů, které byly silně vázány na určité typy ekosystémů, tedy o specializované druhy. Proto se v současné době pro účely biostratigrafie využívají jen některé živočišné a rostlinné skupiny, naopak komplexní porovnávání lokalit dnes spadá do oblasti paleoekologických studií. Pro lepší porovnatelnost jednotlivých lokalit se pro biostratigrafické účely používají také chemické metody, založené například na stanovení obsahu dusíku a fluoru ve fosilizovaných kostech. Postupně vznikly specializované obory jako paleopalynologie a dendrochronologie, které výrazně zvyšují přesnost biostratigrafických i paleoekologických studií. Moderní dendrochronologie využívá i některé metody tzv. absolutního datování, konkrétně rozpadu izotopu uhlíku ^{14}C . V současné době se velmi výrazně rozvíjí metoda analýza „krátkověkých“ rostlin, analyzují se například zrnka obilovin nebo trav, které poskytují, na rozdíl od analýzy dřeva, záruku, že analyzovaný materiál reprezentuje daný typ lokality v krátkém časovém úseku. Nevýhodou je, že je použitelná pouze pro nejsvrchnější pleistocén a holocén a i to, že se jedná o metodu technologicky i metodologicky dosti náročnou.

Pro relativní datování lokalit jsou vhodné i některé geofyzikální metody, jako je studium změn magnetického pole země, paleomagnetismus, studium poměrů izotopů uhlíku a kyslíku a jiné. Studium izotopů uhlíku a kyslíku je důležité také pro rekonstrukci klimatu, zejména humidity a průměrné teploty na dané lokalitě.

Absolutní datování

Pro určování geologického stáří jsou nejdůležitější metody absolutního datování. Tyto metody využívají (s jedinou výjimkou) výsledky studia procesů rozpadu radioaktivních prvků. Výjimku tvoří metoda racemizace aminokyselin, tedy změna poměru optických izomerů aminokyselin. Touto metodou je možno přímo určovat stáří objektů biologického původu, ale je to metoda dosti nepřesná, vyžadující řadu kalibrací pomocí jiných metod absolutního datování. Absolutní datování není zcela korektní kategorií. Některé metody skutečně datují stáří in situ, a pak se skutečně jedná o metodu absolutního datování, jiné pak využívají absolutního datování určitých dobře datovatelných vrstev.

Proto si je třeba si ale jasně uvědomit, že ty metody, které nejsou *de facto* metodami přímého absolutního datování, ale pouze přesně určují stáří podloží a nadloží dané vrstvy, využívají pro přesné datování nálezu ve skutečnosti upřesněné biostratigrafické datování. Proto se v současné době využívá stále častěji přímého datování nejen organických zbytků z dané vrstvy ale také minerálů, eventuálně vhodných hornin, z dané vrstvy. Nevýhoda tohoto datování je možnost sekundárního uložení datovaného materiálu. V případě nástrojů to může být i sekundární použití materiálu staršího nástroje pro výrobu nástroje nového.

Důležitou metodou přímého určování stáří zbytků organismů představuje metoda ^{14}C . Je nejpreciznější v oblasti řádově od stovek do desetitisíců let a z tohoto důvodu je široce využívána archeology. Přestože tato metoda absolutního datování byla stále zlepšována a její výsledky jsou dnes mnohem přesnější, nelze jí zkoumat objekty starší než 100 000 let, a navíc je stále velmi citlivá na jakoukoliv biologickou kontaminaci. V současné době se důsledně používá takzvaných kalibrovaných metod, avšak revize za pomoci termoluminiscenčních metod ukazují, že i tak tato metoda nemusí být vždy dostatečně přesná. Proto se v poslední době objevují také nové a mnohem přesnější modifikace radiokarbonové metody.

Všechny další metody datují stáří specifických minerálů nebo hornin v dané lokalitě, nebo dokonce pouze určité typy vrstev, například sopečného původu, které se vyskytují v souvrstvích, tj. buď těsně nad nebo nejlépe pod geologickou vrstvou, v níž se daná lokalita nachází.

Metody zkoumání izotopů draslíku a argonu (K/Ar a $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$) patří mezi nejznámější a nejpreciznější. Bohužel se jedná o metody, které lze využívat pouze k datování hornin sopečného původu. Právě tato velmi často používaná metoda však datuje pouze podloží a nadloží dané vrstvy, a proto probíhají bouřlivé stratigrafické diskuze o skutečném stáří nalezené fosílie. Nicméně i tato metoda může být využita jako metoda přímého absolutního datování jako v případě stop homininů ze známého pliocéního východoafrického naleziště v Laetoli (Tanzánie).

Další známou metodou je metoda fission-track, využívající některých vlastností rozpadu izotopu uranu – ^{238}U . Přesnost těchto metod se pohybuje řádově v milionech až desítkách milionů let.

Vedle toho je používáno i některých dalších metod studující rozpad prvků uranové řady. Tyto metody jsou poměrně universální, a lze je využívat pro určování stáří řádově od tisíců do statisíců let.

V posledních letech se uplatňují i metody založené na sledování absorpce nebo vyzařování elektronů v minerálech: termoluminiscence, kterou lze zkoumat objekty jednorázově, nebo elektronová spinová rezonance, která je vhodná i pro opakované datování lokality. Výhoda těchto metod je, že jsou schopné určit stáří objektů nalezených *in situ*, nevýhodou je pak jejich menší přesnost. Další výhodou těchto metod je, že nám jsou schopny upřesnit stáří určitých vrstev ve stratotypu a tím i upřesnit časovou škálu při využití biostratigrafických metod datování určitých vrstev. Termoluminiscenční metody se stále zlepšují a zpřesňují a jsou hojně využívány jako paleoantropology tak archeology. Nemožnost významné kontaminace materiálu jsou jednou z velkých výhod ve srovnání s metodami C^{14} .

Protože se ukazuje jako nezbytné velmi důkladné ověřování všech dokladů nezávislými metodami, stále častěji se provádějí komplexní studie naleziště, vypovídající jak o jeho absolutním a relativním stáří, tak i o komunitách živočichů a rostlin, které je obývaly, a také o tehdejšímu klimatu.

Zdroje poznaků o evoluci hominidů

Přímé	Teoretické	Nepřímé
Paleontologické informace <i>Dedukce</i>	Evoluční antropologie <i>Syntéza</i>	Neontologické informace <i>Analogie, komparace</i>

Zdroje informací

Paleoantropologie Archeologie paleolitu a mesolitu Paleontologie Geologie, stratigrafie relativní datování Tafonomie Paleoekologie Paleontologie Paleobiogeografie Pedologie Geofyzika a fyzikální chemie – absolutní datování	Analýza fylogeneze hominoidů Analýza základních evolučních trendů Evoluční biologie Evoluční ekologie Behaviorální ekologie Etologie Teoretická, evoluční a experimentální archeologie Matematické modely evolučních procesů Paleodemografie Biokulturologie, evoluční psychologie	Primatologie Antropologie Archeologie Etnologie a etnografie Psychologie etologie Sociologie Demografie Srovnávací a funkční morfologie Fyziologie Genetika Molekulární i populační
--	---	---

Moderní interdisciplinární výzkumy v oblasti evoluční antropologie

Evoluční molekulární antropologie
 Posuny v tempu ontogeneze a fylogeneze
 hominidů
 Výzkumy životních historií
 Behaviorální paleoekologie
 Evoluční psychologie
 Paleopsychologie
 Bioarcheologie

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. Souvisí to mimo jiné i se vznikem placentálních savců, 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. Není dokokonce vyloučen ani rozdílný biogeografický původ obou skupin, tedy Laurasie pro strepsirrhyní primáty a Gondwana pro haplorrhyní primáty. Problém je však v tom, že tito druhohorní předci primátů, a i mnoha dalších skupin savců, se dnešním primátům podobali jen velmi málo. Právě rozeznávání nejstarších primátů, jejich základní morfologické znaky i 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 denní 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 *ardipitěka* 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 strigo*, 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 řady *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. Primáti v tomto období prodělali jednu nebo více adaptivních radiací, které podle všeho souvisely i rozvoje krytosemenných rostlin a ekosystémů, které vytvářely.

Koncem křídly 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 strepsirrhinických primátů - vyšších primátů *sensu lato*.

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 není to typický znak 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 převažují 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 antropoidy a jiné se vyvíjely paralelně u haplorrhinických a strepsirrhinických primátů.
 - a) **Zvětšování očí a očních, 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 haplorrhinických a strepsirrhinických 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 (je to kompatibilní i s tapetum lucidum a „savčím“ vhlkým rhinariem). 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 – studia 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 euprimatimorfních primátů** – její adaptivní význam, pokud vůbec nějaký má, není prokázán.

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

- 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 dráčky 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 křídly 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 systematicky konzistentní skupina, vznikají až koncem křídly.

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 X). 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 plesiadaptiformních 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 čeď *Toliapinidae*, která je některými autory považována za příbuznou euprimátů, ale vzhledem k možné bifyleticitě 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. 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 dráčky, nikoliv nehty, na prstech rukou i nohou. I u nadčeledi *Plesiadapoidea* je totiž prokazatelný nehet, podle dosud dotupných fosilních dokladů, jen na palci ruky.

Nejasné jsou i některé znaky chrupu těchto primátů. Tato archaická skupina je skutečně rozmanitě specializovaná, 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 znakům a také proto, že i euprimátů příbuzní *Plesiadapoidea* mají pouze tři zuby třenové je třeba systematiku plesiadapiformních primátů stále nutno považovat za otevřenou.

Faktem ale je, 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, která trvala cca 3 - 5 milionů let, tedy méně než evoluce hominidů, bude v takovém případě je příbuznost euprimátů a plesiadapiodů spíše formální. Proto je pro nás daleko důležitější jejich význam pro vysvětlení vzniku adaptací a znaků euprimátů, než samotná míra příbuznosti liniemi poloopic, nártounů a vyšších primátů. Ostatně další problém je, že mnohé ze znaků v evoluci savců vnikaly 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 nejstarobyljším 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, chybění uzavřené orbity, velmi úzké dlouhé splanchnocranium s velkou čichovou oblastí. Dnes máme jasné důkazy o existenci nehtu pouze na palci ruky možné drápký na dlouhých prstech ruky a prstech nohy. Otázkou je, zda je možné, aby se jednalo o klasické drápký vznikající jako derivát kůže, a nebo na ostatních prstech byly archické pseudodrápký vznikající jako derivát pouze z pokožky, podobně jak tomu je u všech euprimátů.

Nejnámější 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 a nalézáme mnoho různých forem plesiadapidů lišící 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 řadili 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.

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 v 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 mají původ v 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.

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. 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 domnívají, 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. Naopak u nejstarších zástupců obou skupin stále převažují velmi starobylé znaky, které naznačují, že vznik moderních primátů musíme předpokládat až později ve středním, nebo dokonce svrchním, eocénu.

Přesto je dnes nepochybné, že *Adapoidea* jsou blíže příbuzní strepsirhiním primátům, 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 některé znaky podobné spíše adapidům. V případě, že antropoidní primáti vznikli dříve než ve středním eocénu, a vše ukazuje na to, že se strepsirhiní a haplorrhiní primáti vyvíjeli paralelně přinejmenším od konce 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 se mění jejich statut na vyšší primáty.

Nejstarší známé 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 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 vrcholoví 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 postkranialního skeletu, že je třeba obě skupiny řadit do různých polořádů primátů, *Strepsihhrina* (*Adapoidea*) a *Haplorrhina*, podřád *Tarsiiformes* (*Omomyoidea*) a považovat je za jen za málo příbuzné a prakticky nezávisle vzniklé skupiny.

Podřád Adapiformes

Nadčeleď *Adapoidea*

Adapoidní primáti (Tabulka XX), kteří byli svojí stavbou těla do jisté míry podobní lemurům (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 přeživala 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. Na nohou i rukou byly nehty, palec byl schopný opozice a měl dobré uchopovací schopnosti. Adapiodi byli poměrně velcí, mohli dosahovat až hmotnosti 7 kg, a byli v průměru větší než *Omomyoidea*.

Do nadčeledi *Adapoidea* řadíme dvě čeledi, které žily v eocénu a na počátku oligocénu a jednu čeleď objevující se až v miocénu indického subkontinentu. Zástupci starší eocénní 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.

Čeď *Notharcidae* se dělí na dvě biogeograficky poměrně odlišné nadčeďi, *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 XX), který žil v raném eocénu. Poněkud mladší rod, *Smilodectes*, žil ve spodním i středním eocénu severní Ameriky, a známe velmi dobře nejen stavbu jeho lebky, ale i postraniálního skeletu. Stejně jako v případě ostatních adapoidů se jednalo o středně velkého primáta s lemurům podobnou stavbou těla. Dalším typickým zástupcem byl středně eocénní *Notharctus*, podobný rodu *Smilodectes*, ale mnohem větší; některé jeho druhy mohly dosahovat hmotnosti přes 6 kilogramů.

Zástupci podčeďi *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 tabulka XX). Mezi nejdůležitější rody této podčeďi 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 eocénech primátů. Nejvýznamnější nález z této lokality je nález téměř kompletního zástupce podčeďi *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 nadčeďi *Adapoidea* je čeď *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 skupina však známe pouze z miocénu indického subkontinentu.

Polořád Haplorrhina

Nadčeď Omomyoidea

Omomyoidní primáti (Tabulka XX) se stavbou těla i velikostí nejvíce podobali kombám nebo nártounům a byli mnohem menší než jejich adapoidní současníci. Až na jedinou čistě evropskou skupinu, čeď *Microchoeridae*, obývali zástupci této nadčeďi především území dnešní severní Ameriky. Pro jejich lebku byl typický krátký "čumák", tedy zkrácená maxilla, premaxilla a mandibula, velké očníce 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 očníce a postorbitálního zúžení (Rasmussen 2007), které naznačují, že obě struktury vznikly i nártounů a antropoidů paralelně, avšak 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 eocénních primátů vyvíjeli paralelně téměř od samého počátku vzniku vyšších primátů, a také to, že vyšší primáti nejsou blízké příbuzní poloopicím, nevznikli z nich a mají s nimi pouze společného předka, který se objevil v průběhu střední svrchní křídly. 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 maxiluly, 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 nebo byla relativně ploché. To by ukazovalo adaptaci na kvalitní, vysoce kalorickou potravu, hmyz nebo ovoce.

Poměrně velké očníce 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 očních, navíc dost neprůkazné, samo o sobě není důkazem pro noční způsob života. Další otázkou je, zda se některé ze skupin nespécializovaly 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 neznamenaají, 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 omomyidé měli jako skupina v průměru menší hmotnost ve srovnání s adapidy, což by ukazovalo na odlišné ekologické adaptace obou eocénech nadčeledí primátů. Podle některých badatelů jsou i tyto rozdíly ve velikosti těla důkazem o primárně nočním způsobu života omomyidů. 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 et al. 2007).

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

Mezi nelépe prostudované rody patří rody *Tetonius* a *Shoshonius*. Mimo lebek obou druhů známe i celou řadu nálezů postkraniálního skeletu rodu *Shoshonius*, které jsou v mnohém velmi podobné současným nártounům. Zástupci podčeledi *Omomyinae*, kde mezi nejdůležitější zástupce patří rody patří *Omomys*, *Rooneyia* a *Macrotarsius*, jsou pokročilejší a někteří autoři soudí, že v průběhu středního eocénu nahradili starobylější 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* and *Macrotarsius*.

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

Dvě nadčeledi nebo dva polořády?

Mezi zástupci adapidních a omomyidních 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 (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 adapidních 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 křídy. Pro to by svědčil i možný paralelní vývoj znaků u nártounů a antropoidů.

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, 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.

Problémem také je, že asijské nálezy jsou početné a poměrně reprezentativní, zatímco nálezy africké jsou nečetné a mnohdy i neprůkazné. 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 antropoidi 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 (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 vládne 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 vyšších primátů. To ukazují nedávné diskuze o statutu rodu *Pondaugia* z Myanmaru (reference Ross 2000, Ciochon 2002, etc). Lze předpokládat, že někteří eocénní primáti z tohoto regionu původně řazení do antropoidních primátů mohou být vrcholovou větví eocénních strepsihirinních primátů, tedy zástupci adapiodů.

Zástupci nejstarších známých antropoidních primátů jsou v současné době obvykle široce řazení do čeledi *Eosimiidae sensu lato*. Je pro ně typická mosaika moderních antropoidních znaků a některých znaků podobných různým zástupcům nadčeledi *Adapoidea* nebo i nártounům a omomyoidům. Z typických antropoidních znaků je to 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 postkraniální 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.

Nálezy 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 Tabulka XXX). 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 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*, *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 neznámá, 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 mohlo hrát 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 ovšem

vážně prosazuje hypotéza o zcela nezávislém vzniku antropoidních primátů, a 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 se zvýšeným skákáním, a specifické znaky pak vznikly adaptací na lov v noci.

Jedním z hlavních problémů je, že zatím není jasné v jakých fylogenetických a biogeografických vztazích jsou „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. Její zástupci jsou dnes vesměs řazeni do čeledi *Parapithecidae*. V minulosti byli některé nálezy parapithecidů 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, 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 parapithecidů 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 cm³, což prokazovalo, že při odhadované hmotnosti 1,8 kg měli parapitéci relativně velmi malý mozek velikostí srovnatelný například s dnešními hmyzožravci.

Archaičtí hominoidi a jejich předchůdci – oligopitéci a propliopitéci

Katarrhini, 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 *Hominoidea*, 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 *Hominoidea*, případně za první skutečné reprezentanty úzkonosých primátů – blízké příbuzné hominoidů. 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* a *Oligopithecus*, pocházejí ze svrchního eocénu nalezišť v Egyptě (Fayum) 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 řazeni mimo vyšší primáty nebo jako jejich velmi starobylá skupina bez dalšího 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 katarhini 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* zařazen být nemůže vzhledem k mnoha synapomorfním 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.

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 *Szalotavus* 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 nálezech 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.

Čeľad' Propliopithecidae

Čeľad' *Propliopithecidae*, zastoupená ranně oligocénními rody *Propliopithecus*, *Moeripithecus* (*Propliopithecus*) a *Aegytopithecus* z Egypta a Ománu, reprezentuje podle všeho již první, doposud však ocasaté, hominoidy. Jejich zuby, lebka i postkranální skelet nesou již typicky hominoidní znaky, například velké sexuální 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 nadčeledi *Hominoidea*. 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 o zařazení skupiny do nadčeledi *Hominoidea* 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 očnic, 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.

Postkranální 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 *Aegytopithecus*, 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 krusty a poměrně široká meziorbitální vzdálenost.

Některé nalezené části skeletu končetin a trupu prokazují, že *Aegytopithecus* byl větší než *Propliopithecus*. Oba rody žily v lesních ekosystémech a všechny znaky postkranálního

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 čeleď *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 ochlazováním 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 nadčeleď *Hominoidea*, 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 skupinu. V současné době začíná převládat názor, že v miocénu existovaly minimálně dvě paralelně se vyvíjející skupiny, prokonsuloidi a homonoidi s nejstarší čeledí *Afropithecidae*, 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* rozhodně nebyl nejstarším zástupcem čeledi *Hominidae*. Ramapitékus 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 postkranální 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* 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 obličejové. Nepochybně se v této době definitivně dotváří charakteristická, pro hominoidy unikátní morfologie dolních molárů, takzvaný Y-vzor.

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 případě 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 *Hominioidea* - tribus *Afropithecini*, které bývaly obvykle řazeny do společné čeledi *Proconsulidae*.

Podle většiny badatelů, například Terry Harrisona a Davida Beguna, nejsou obě skupiny příliš příbuzné a prokonsuloidi ve skutečnosti představují skupinu archaických úzkonosých primátů. Laura MacLatchy (2004) například poukazuje na mnohé významné rozdíly mezi oběma skupinami, a to jak ve stavbě lebky a zubů tak ve stavbě postkranálního 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 této době 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.

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. 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 má stále ještě archaickou strukturu, velmi odlišnou od současných hominoidů.

Postkranální 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. Prokonsuloví však měli ve srovnání s jakýmkoliv druhem opic relativně delší končetiny a kratší trup. Analýza kloubů končetin však ukazuje, že u některých druhů, a 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 *Homonidea* neměl již ocas.

Terry Harrison se však domnívá, že našel 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. 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.

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 nesespecifikovaného hominoida, zvaného „*Meswa Bridge hominoid*“.

Nadčeled' *Proconsuloidea*

Nejstarší nálezy prokonsuloidů pocházejí ze staršího miocénu a jsou to 20 milionů let staré nálezy rodu *Proconsul* 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 u folivorní specializace i všech druhů rodu *Rangwapithecus*. 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*.

Nadčeleď Hominoidea

Čeleď Afropithecidae incertae sedis

Jak ukázaly nové analýzy a nové nálezy má skupina afropitékovitých reresetujících hominoidů, tribus *Afropithecini*, některé specifické, hominidům podobné, znaky na chrupu, které ve své kombinaci vytváří zvláštní mosaiku znaků starobyklých a moderních. U všech zástupců tribu *Afropithecini* je sklovina 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*. Proto je jejich systematické zařazení stále předmětem diskuze, ale nejvhodnější 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 konsuly byla typická velká variabilita velikosti těla, afropitéci byli vždy středně velcí až velcí primáti, kteří zhruba dosahovali velikosti pavianů nebo šimpanzů.

Na základě výše uvedených znaků radí Milford Wolpoff afropitéky dokonce již do čeledi *Hominidae*, a předpokládá, že *Afropithecini* nejsou s prokonsulou 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 specifčnost 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 (MacLachy XXXX).

Čeleď Afropithecidae a jejich význam pro evoluci hominidů

Afropitéci (viz tabulka XX) by mohli být vhodnými kandidáty na prapředky hominidů za předpokladu, že budeme schopni vysvětlit mosaiku jejich odvozených, relativně moderních, znaků a znaků velmi starobyklých do jisté míry připomínající oligocénní hominoidní primáty (proliopitéky). O těchto znacích se v odborných kruzích diskutuje. Výraznými znaky naznačujícími možné příbuzenství s hominidy je velmi pokročilá morfologie 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*). 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*, 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 *Propliopithecoidea* 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 morfologie 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* je 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 řadila jako potenciální předky pokročilejších, svrchně miocénních hominoidů, dryopitéků, a jiní je považovali stále za nedílnou součást skupiny prokonsulovitých primátů. Třetí skupina je potom považuje za hominoidní skupinu příbuznou hominidům, což je sice dobře podložený, 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 miocénních 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 miocénní 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 miocénních lidoopů žádný bezprostřední význam.

Poněkud jiná je pak situace u rodů *Equatorius* a *Nacholapithecus*. Jedná se zčásti o nově objevené a popsání druhů 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 *Kenaypithecus 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 všechny rody můžeme řadit do jediného rodu *Kenaypithecus*. To je ale velmi problematická varianta, protože rodový název *Kenaypithecus* musí být rezervován pouze pro středně miocénní 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 miocénní lidoopy.

Equatorius má také modernější morfologii postkranialního 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 miocénními lidoopy, ne-li větší. Podle všeho se jednalo o středně velkého spíše stromově adaptovaného lidoopa.

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

Zaprvé, diference funkce končetin mohla existovat už u nejstaršího rodu této skupiny, *Morotopithecus*, a proto ji těžko můžeme považovat za jednoznačně progresivní znak. Za druhé, v morfologii rodu *Equatorius* se zachovalo, například ve srovnání s *Kenaypithecus*, 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 miocénních lidoopů ("*Nacholapithecus*", "*Kenaypithecus*" a další) a jejich nové interpretace však ukazují, 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 *Kenaypithecus*, zatím není 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 nehominoidních 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,

Nehominoidní hominoidní čeledi - Pliopithecidae a Oreopithecidae

Vedle dryopitéků osídlují evropský region také zástupci dalších dvou čeledí, *Pliopithecidae* a *Oreopithecidae*. Jejich hominoidní status byla již mnohokrát diskutován v odborné literatuře. Nejprve byl pochybován 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.

Čeď Pliopithecidae (nadčeď Pliopithecoidea)

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 starobyklých znaků podobných oligocéním propliopitékům. 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 miocénních 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 velkočeď *Hominidea* - nadčeď *Pliopithecoidea*.

Čeď Oreopithecidae

Zvláštní pozornost je v poslední době věnována čeledi *Oreopithecidae*. Tato čeď byla dlouhou dobu považována za velmi specializovanou a starobyklou skupinu hominoidů. Nálezy 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 starobyklých znaků vedle znaků specifických a specializovaných, se můžeme domnívat, že šlo o fylogeneticky starobyklou 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 nevyklučuje existenci výše zmíněných znaků, a že mohli být blízce příbuzní dryopitékům. 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 postkranialní skelet je nápadně podobný skeletu šimpanzů.

To sice nijak neproklazuje jejich blízkou příbuznost k africkým lidoopům, ale ukazuje adaptivní potenciál pozdně miocénních hominoidů. Tato charakteristika oreopitéků proklazuje 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 proklazují, že za vhodných podmínek, v jejich případě izolaci a specializaci, je možný vznik adaptací postkranialního 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.

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. Samočřejmě 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.

Čeled' Hominidae – dryopitéci - nejstarší zástupci hominidů

Postavení starobylých hominidů – kenyapitéci a gryfopitéci

I když zatím přesně nevíme jak a kdy započal vývoj čeledi *Hominidae*, analýza dostupných fosilních dokladů ukazuje, že nejsou přesvědčivé doklady o tom, že hominidé začali vyvíjet nejdřív v Africe.

Za nejstaršího zástupce této skupiny je sice mnohými badateli stále považován rod *Kenyapithecus* (*Kenyapithecus wickeri*). 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 také moderní jak na čelistech a zubech, především však na skeletu postkranialním. To se dříve považovalo za jednu z hlavních příčin problémů odlišení nejmladších prokonsulovitých a prvních dryopitékovitých lidoopů, dnes soudíme, že se jedná o komplex znaků typických pro čeled' *Hominidae*, která vznikla a vyvíjela se 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 budeme řadit do samostatné čeledi *Kenyapithecidae* nebo do čeledi *Hominidae* a samostatné africké podčeledi *Kenyapithecidae*. V každém se v případě středně miocénních afrických kenyapitéků jednalo o 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 miocénních nálezů z Turecka, a z spodně středně miocénních lokalit v Evropě, jehož přímými předchůdci mohli být kenyapitéci, 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 čeledi *Hominidae*, a proto je bude nejvhodnější zařadit do podčeledi *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 mělčí 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.

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

V každém případě pro evoluci hominidů byl velmi důležitý region Turecka, ať už jako přechodová oblast nebo jako oblast formování miocénních 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 byly a jsou mnohem horší podmínky pro zachování fosilního materiálu. Lze tedy spekulativně také přepokládat, že miocénní 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 vnikla 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 hominidů. O evoluci lidoopů nemáme žádné přesvědčivé doklady, kromě několika úlomků čelistí.

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 hominizačního procesu, například Jollyho teorie „Sedících pojídačů semen“ (Mazák 1981), které bohužel nebyly schopny hominizační 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 50tých a počátku 60tých let byly příliš optimistické a mnohé takzvané hominidní znaky, například velikost mozku, přecenily.

V průběhu 60tých 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 ramapitékoví 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 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 70tých let upozornil britský paleoprimatolog 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 postkranialního skeletu. Jak na zubech tak na doposud známých kostech postkranialního 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. *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 pierolapitéků 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, kteří mají množství apomorfních znaků, které se vyskytovaly pouze u asijských hominidů. U asijských sivapitéků se totiž vyvinula řada specifických znaků, které je podle některých názorů spojují s orangutany. Podle jiných názorů vytvářejí sivapitéci vytvářejí svébytnou specializovanou asijskou skupinu miocénních lidoopů a orangutani a jejich předci pak tvořili druhou asijskou skupinu. Sivapitéci se vyvíjeli v jižní, jihovýchodní a východní Asii od svrchního miocénu až do středního pleistocénu, ale většina badatelů soudí, že se nejedná o skupinu blíže příbuznou africkým hominidům. Podrobné analýzy ukazují, že jejich blízká příbuznost k orangutanům je dosti problematická, nicméně existují některé znaky na lebce a zubech, které jsou společné orangutanům i sivapitékům.

Pro asijské sivapitéky, 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, špičáky 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 sivapitéků.

Podobnosti sivapitéků k orangutanům jsou stále diskutabilní, zvláště proto, že mnohé znaky jsou známy pouze na základě studia jedné dosti nekompletní lebky. Ani morfologie premaxily, která je nejlépe doložena, není mnohými odborníky považována za přesvědčivý důkaz příbuznosti sivapitéků 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 sivapitéků, tedy disproporčnímu zvětšování premolárů a zejména molárů u svrchně miocénních sivapitéků.

Postkraniální skelet nenaznačuje žádnou blízkou příbuznost sivapitéků a orangutanů. Přední končetina je sice poněkud delší než u většiny afropitékovitých, ale její morfologie je nespecializovaná a ukazuje, že sivapitéci byli spíše nespecializovaní 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 morfologie čelistí a zubů, které jsou, na rozdíl od žijících lidoopů, ovlivněny výraznou megadoncií 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 diference ponginů a homininů

Ankarapithecus má některé znaky podobné drypitékům, mnohé znaky jako jsou poměrně velké orbity a tvar obličeje (viz obr.) však nápadně připomínají orangutany, 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 nezákladnějších znacích příbuzný ponginům. Stavbu těla ankarapitéků zatím není možné rekonstruovat, postkraniální materiál je fragmentární a málo početný. Ankarapitéci tak představují buď archaické formy ponginů a nebo přechodovou formu mezi homininy a ponginy (Begun 2007).

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 doklasů přímo spojován se vznikem orangutanů, již jeho přítomnost ve východoasijském regionu naznačuje, že dryopitékovití primáti 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 což nám umožňuje sice konstatovat, že rod *Pongo* obýval východní a jihovýchodní Asii již před půl milionem let, ale nijak nepomáhá objasnit 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 šláhání 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, lidoopů i lidí, rekonstrukce jejich vzniku je daleko obtížnější než rekonstrukce vzniku orangutanů. Hlavním důvodem je to, že zatímco doklady o evoluci homininů, tedy naší lidské linie, jsou poměrně uspokojivé, v případě afrických lidoopů prakticky nemáme ani jeden přesvědčivý 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 z nich lze spekulovat, 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 Kaphthurin 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 jak vypadali předci afrických lidoopů a kde a jak žili. Vždyť balkánské rody *Ouranopithecus* 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 vedoucím 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 lidoopí a rekolonizaci Afriky archaickými hominidy.

Mnohé o původu hominidů napovídají nálezy rodu *Dryopithecus* ze svrchního miocénu Maďarska a Španělska. Prokazatelné nálezy dryopitéků známe z období mezi 12 – 9 miliony 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 lingválním cingulem. Špičáky jsou relativně gracilní, horní premoláry jsou dlouhé, dolní poměrně široké. Stoličky jsou užší než u prokosulovitých. 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 ccm. 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 proporčně 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, 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.

Oba doposud nejlépe popsané druhy dryopitéků se zřejmě lišily adaptacemi lokomočního aparátu a možná i způsobem života. Španělský *Dryopithecus laietanus* měl dosti

dlouhou velmi pohyblivou horní končetinu a značně velkou ruku a poměrně krátkou končetinu dolní. 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 postkraniálního skeletu byla jeho lokomoce podle všeho méně specializovaná.

Objevily se i názory, že se tento lidoop mohl pohybovat podobně jako současní šimpanzi, tedy kotníkochoďectvím. 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 vyvíje paralelně, a to možná i u šimpanzů a goril, takže takový typ lokomoce u 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* (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 postkraniálním 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.

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 diferenciaci 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 předpokládat 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 diferenciaci 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 diferenciaci 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 (výzkumy 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 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 orrorina a analýza skeletu arditopitéků 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 využívat hominini 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 nejdříve 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. Rozbití 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 arditéka 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.

Teoretické aspekty vzniku bipedie

Otázkou proč vznikla u hominidů bipedie, jaké byly její příčiny ekologické, etologické, sociální a biomechanické, se zabývaly stovky, snad i tisíce, vědeckých studií. Kdybychom si udělali podrobný přehled nepochybně bychom našli nepřeborné množství hypotéz zdůvodňujících proč začali předci člověka chodit po dvou. Od zdůvodnění absurdních a nereálných až po skutečně komplexní vědecké hypotézy.

Mezi jednu z nejzdařilejších, a také teoreticky nejpropracovanějších, patřila teorie sedících pojídačů semen od Clifforda Jollyho (viz Mazák 1979), která byla založena na některých možných analogiích mezi nejstaršími hominidy a dželadami.

Zdůvodňování příčin vzniku bipedie jako takové oscillovalo od zdůrazňování některých vysloveně jednoduchých faktorů, jako je lepší rozhled ve vysoké trávě, až po konstrukci složitých modelů zahrnujících specifické sociální komplexy, jako je vznik nukleární rodiny (C. O. Lovejoy 1981 srov. Fleagle 1998) nebo systém snižující agresivitu ve skupině.

Nedostatkem většiny hypotéz bylo, že se buď zaměřily na jednu příčinu vzniku bipedie, nejčastěji biomechanickou, ekologickou nebo sociální, nebo se opíraly o nerealizovatelné nebo neexistující předpoklady. To zapříčinilo krach mnoha jinak velmi propracovaných teorií. Například, problémem teorie sedících pojídačů semen C. Jollyho bylo, že dželady jsou specializovaní vysokohorští primáti a nejstarší hominidi měli chrup podobný ostatním

lidoopům. Navíc požívání semen u dželad je časově náročné a dželady využívají také jiné, „méně pracné“ potravní zdroje. Tato teorie rovněž velmi přecenila význam žvýkání u raných hominidů, kteří měli navíc, *contra* Jolly, dlouhé čelisti a relativně velké špičáky. Nedostatkem teorie nukleární rodiny C. O. Lovejoye zase bylo, že primáti nežijí běžně v párových sociálních strukturách (dokonce ani giboni se nereprodukuje jen v párových strukturách), a pokud žijí pak tyto struktury naprosto nepřipomínají lidskou párovou strukturu. V inovované verzi (Lovejoy 2009) pak Lovejoy tvrdí, že *Ardipithecus* je zásadním způsobem falsifikuje všechny hypotézy vzniku bipedie na základě analogií s moderními lidoopy. Pomineme-li fakt, že v časopise Science prošla argumentace, že je tím vlastně prokazuje (neplatná hypotéza není falzifikovatelná!!!) argumentace je silně spekulativní a částečně problematická. To se týká skryté ovulace (tu mají jen šimpanzi) a sociálního a socio-sexuálního chování lidoopů, které je velmi variabilní stejně jako může být proměnlivá sociální struktura v jejímž formování hrají důležitou roli učení a kognitivní procesy. Opomíjí také fakt, že existence bipedie jako takové znamená, že samotná bipedie, tedy vzpřímení těla a uvolnění horních končetin, nutně musela ovlivnit chování i sociální strukturu, což žádný z tvůrců teorií vzniku bipedie nikdy nepopíral. Obecně pak Lovejoy příliš zdůrazňuje reprodukci a nástrojové chování a zapomíná na jiné faktory jako je již zmíněné učení, kognitivní procesy, využívání variabilních potravních zdrojů a ochrana skupiny formou vyhýbání se ekologickému risku (Janson and VanSchaik 1996), které nutně ovlivnily životní historii skupiny.

U teorie vzniku bipedie specifickým způsobem šplhání formulované R. Prostem (Prost 1965) bylo a je největším problémem, že morfologický komplex nezbytný pro specifický typ šplhání, který byl předpokládánou preadaptací na bipedii, se nevyskytuje u žádného fosilního primáta. Zatím se nenalezl ani jediný miocénní nebo pliocénní lidoop, který by alespoň částečně splňoval biomechanické požadavky Prostových rovnic, avšak mnozí měli proporce končetin podobné šimpanzům, které jsou pro vznik bipedie podle Prosta zcela nevhodné. Některé aspekty této hypotézy o vzniku bipedie však do jisté míry potvrzují charakteristiky skeletu arditopitéků a také jednoho druhu australopitéků (*A. sediba*). Bohužel, takové znaky nacházíme až u hominidů a nikoliv jejich předků, což znamená, že problém vzniku bipedie stále zůstává obklopen řadou nejasností.

Samostatnou kapitolu pak tvoří teorie aquatické (vodní), propagované a prosazované například Desmondem Morrisem a E. Morganovou. Ukazuje se totiž, že i kdyby byly teoreticky tyto hypotézy opodstatněné, paleoekologické důkazy je vůbec nepodporují. Nejstarší hominidé se totiž vyskytovali v lesostepních a dokonce i v lesních ekosystémech, kde se rozsáhlejší vodní plochy, přinejmenším v období sucha, obvykle nevyskytují. Navíc tyto teorie vůbec neberou v úvahu řadu důležitých faktorů. Například to jsou metabolické a regulační aspekty jako je energetika bipedie a udržování rovnováhy na suchu, termoregulace a především značné nebezpečí hrozící v tomto prostředí jak od vodních tak i jiných predátorů, jako jsou krokodýli nebo kočkovité či psovitě šelmy, možnost uštknutí jedovatými vodními hady, vodním hmyzem, atd.

Mnohé z teorií předpokládaly u nejstarších hominidů existenci vlastností, které nade vše pochybnost vznikaly až mnohem později, až v dalším průběhu evoluce hominidů, a někdy dokonce v průběhu evoluce rodu *Homo*. Sem patří takové teorie vzniku bipedie, které zdůrazňují vrhání zbraní, pozorování lovených zvířat, přenášení nákladů, například vody a dětí na dlouhé vzdálenosti a další.

Samozřejmě není žádný důvod se domnívat, že při adaptaci na bipedii se u nejstarších hominidů objevilo charakteristické lidské dvojesovité prohnutí páteře, podélná a příčná klenba nožní, protože ke vzniku moderního lidského způsobu života zbývalo ještě několik milionů let. Pochopitelně stavba lebky, čelistí i zubů nutně zůstávala, s výjimkou jisté redukce špičáku, u

nejstarších homininů přinejmenším do jisté míry podobná prvním africkým paninům, protože obě skupiny byly teprve na začátku své evoluční dráhy.

Můžeme tedy vůbec odpovědět na otázku proč vznikla bipedie a jaké byly hlavní mechanismy a příčiny jejího vzniku? Vzhledem k tomu, že nikdy nebudeme mít k dispozici kompletní skelety ani jednoznačné informace o ekosystémech, ve kterých předci archaických homininů žili, nebudeme nikdy schopni odpovědět na otázku jaké byly bezprostřední příčiny vzniku bipedie. Nemůžeme totiž ani vyloučit paralelní vznik bipedie u některých svrchně miocéních homininů, tak jak naznačují vlastnosti skeletu oreopitéků.

Další významnou překážkou pro zodpovězení této otázky je i to, že u skutečně prvních zástupců podčeledi *Homininae* nemůžeme mít nikdy jistotu, zda je budeme vůbec kdy schopni identifikovat, a proto nemůžeme komplex znaků typický pro nejstarší homininy jednoznačně vymezit. To prokazují první analýzy skeletu ororina a arditéka – mnohé adaptivní komplexy je zatím těžké jednoznačně pochopit a interpretovat. Druhou příčinou pochopitelně je i to, že z výše uvedených důvodů nebudeme schopni u této skupiny přesně rekonstruovat ani jejich stavbu těla, ani sociální strukturu a ani ekosystém, respektive ekologickou niku, ve kterém první hominidů skutečně žili.

Je očividné, že v případě stavby těla, a tím i odpovídajících rysech skeletu nejstarších homininů, se jednalo o mosaiku znaků podobných jiným hominidům (šimpanzům, dryopitékům, apod.) a znaků signalizujících probíhající počáteční adaptaci na dvojnohou chůzi. Některé z těchto starobylých znaků mohly mít ještě po dlouhou dobu archaický charakter, mohly být dokonce výhodné pro jisté druhy činností, a proto mohly ještě poměrně dlouhou dobu přetrvávat a vymizely až v případě selekce lokomočního aparátu a chování na výkonnou bipedii a převážně pozemní typy chování (Vančata 1991, 2003 c, Ward 2002).

Zdá se opět, že skelet archaických homininů ukazuje, že v prvních fázích vzniku bipedie bylo výhodné si zachovat schopnost pohybovat se ve stromech, které poskytovaly ochranu i potravu – plody, výhonky, hmyz, drobné obratlovce vajíčka a podobně.

Příčiny vzniku bipedie

Současné znalosti nám již dovolují do určité míry vymezit obecné podmínky, za kterých mohla bipedie vzniknout, a také vymezit základní mechanismy, kterými byla udržována. Protože toto bude jedním z hlavních úkolů kapitoly o hominizačním procesu zmíníme na tomto místě jen ty nejdůležitější aspekty možných příčin vzniku bipedie.

Zaprvé, bipedie mohla být výhodná, nebo také nevýhodná, v různých ekosystémech a v různých etologických i sociálních situacích. Vezmeme-li v úvahu rozvíjející se funkce mozku, pak důležité byly nejen takové funkce jako rozvoj nástrojové činnosti, znalosti potravních zdrojů a jejich variability a dostupnosti nebo socializace, ale také ochrana skupiny, zejména mláďat, poznávání prostředí z hlediska vyhýbání se predátorům a potravním konkurentům.

Přestože existují desítky studií zabývajících se různými aspekty energetiky bipední lokomoce hominidů, stále není jasné zda je bipedie ve srovnání s kvadrupedií energeticky výhodná nebo ne. Z toho plyne logický závěr, že za jistých okolností může být bipedie výhodná, za jiných okolností zase ne. Musíme si ale uvědomit, že samotné energetické aspekty mohly hrát při vzniku bipedie zcela zanedbatelnou roli, protože stavba těla prvních homininů musela být pro bipedii biomechanicky nepochybně vhodnější, než skelet současných šimpanzů, kteří ji přesto občas využívají. Navíc se zdá, že bipedie byla používána sice častěji než u lidoopů, ale méně často než u vyloženě bipedních zástupců rodu *Homo*. Přesto však případná vyšší energetická náročnost bipedie raných homininů nebyla na překážku selekci bipedie, a to i vzhledem k tomu, že bipedie zatím sloužila k přemísťování na kratší vzdálenosti. Navíc může

vhodná motivace a učení, a také mnohé další sociální faktory, odsunout energetické aspekty zcela do pozadí. S trochou nadsázky můžeme říci, že dobrý maratonec padá až za cílem, a vzdálenosti, které první homininé museli překonávat po dvou nemohly být nijak velké.

Vznik bipedie homininů byl podle všeho spojen nejvíce se změnami chování a sociální struktury, a zřejmě také se změnami v ontogenezi jako takové, a nikoliv s výraznými změnami v morfologii a biomechanice lokomočního aparátu. Jednalo se nepochybně o komplexní proces, který musel mít jisté výhody ve větší škále ekosystémů, který musel mít pozitivní reflexi v daném sociálním systému a, v neposlední řadě, který nepřinášel zbytečné riziko ani dospělým a ani dětem, u kterých ještě nebyla vyvinuta výkonná bipedie.

Bipedie musela vzniknout v ekosystémech, ve kterých nebyl extrémně vysoký predanční tlak, protože nejstarší hominidé nebyli jistě nijak oslniví a obratní běžci a navíc byli poměrně malí a objektivně méně obratní a pomalí na zemi i ve stromech (Lovejoy et al. 2009). Muselo to však být prostředí, které v případě potřeby poskytlo vhodné a bezpečné útočiště, muselo to být prostředí poměrně přehledné, a prostředí ve kterém mohly být zvýšené manipulační schopnosti, možnost přenášení předmětů, případně i používání nástrojů výhodné. Nálezy starobylých kamenných nástrojů šimpanzů naznačují, že schopnost vyrábět nástroje byla u nejstarších homininů mnohem větší než jsme předpokládali, i proto, že velikost mozku starobylých homininů (sahelantropa i ardipitéka) byla prakticky stejně velká jako u šimpanzů. Musíme však předpokládat restrukturalizaci mozku přinejmenším v motorických oblastech kůry mozkové, což mohlo být výhodné i pro používání nástrojů.

Muselo to být také prostředí, ve kterém i samotné vzpřímení postavy mohlo přinášet za jistých okolností určité fyziologické či jiné výhody. Takovým prostředím jsou polootevřené ekosystémy, například lesostepi a galeriové pralesy, s velkými sezónními výkyvy.

Víme také, že bipedie se nejvíce vyskytuje u mladých lidoopů, kteří mají daleko výhodnější tělesné proporce, než je tomu u dospělců. Víme však také, že nejstarší homininé se vyskytovali v právě v zalesněných sezónně proměnlivých ekotopech (WoldeGabriel et al. 2009, Cerling et al. 2011), ve kterých podle všeho běžně nežili předci šimpanzů jak můžeme soudit na základě absence jakýchkoliv fosilních dokladů ze všech nalezišť archaických homininů od 6,5 do 4,4 milionu let.

Na základě toho můžeme předpokládat, že bipedie vznikla působením přírodního výběru na předky homininů žijících ve výše zmíněných ekosystémech, a to zejména selekcí jiného typu ontogenetického vývoje, v němž se mimo jiné prodloužilo batolecí a možná i rané dětské období, u afrických lidoopů poměrně krátkého, které bylo důležité pro vývoj bipedie. Tím se pak mohly synergicky posílit i tendence k prodloužování dolních končetin (například také selekcí specifických HOX genů), protože zadní končetiny se u všech ostatních vyšších primátů s výjimkou člověka s postupem ontogeneze relativně zkracují. Prodloužení dolní končetiny je prokazatelné u ardipitéka a nepřímo i ororina, avšak u obou rodů se zachovávala i relativně dlouhá končetina horní s robustním humerem. Můžeme tak usuzovat, že vzpřímený postoj u obou rodů mohl být výhodný i pro většinu stromových aktivit jako je pomalé lezení a šlhání (Lovejoy et al. 2009).

Způsob lokomoce se nutně odrážel i v rozvoji mozku, například dlouhé pyramidové dráhy mohly být výhodné i pro pohyb ve stromech – umožňovaly kompenzovat určité biomechanické nevýhody bipedně adaptovaného skeletu. Pro pohyb ve stromech bylo důležité znát i prostředí a jeho sezónní změny, které získávali nejstarší homininé zvýšenou schopností učení a zvyšujícím se adaptivním významem kognitivních procesů a pro učení se vhodně strukturované sociální prostředí. Tyto schopnosti umožňovaly bezpečnější pohyb ve stromech, znalosti potravních zdrojů i efektivnější pasivní i aktivní vyhýbání se ekologickému a predančnímu riziku.

Výsledkem tohoto procesu pak byl stálá změna v průběhu ontogeneze s tendencí k prodlužování dolních končetin. Ta byla již plně geneticky fixovaná a spojená s další transformací těla i orgánů, tak jak ji známe nebo předpokládáme u nejstarších hominidů.

Evoluce afrických lidoopů

Bohužel, o evoluci afrických lidoopů můžeme říci jen velmi málo, a i to mále je založeno na dohadách a spekulacích. Původně se badatelé domnívali, že se lidoopi vyvíjeli v pralesech západní Afriky, a lidé v otevřených formacích Afriky východní. Paleoeologické studie však prokázaly, že situace byla podstatně komplikovanější. Všechny africké ekosystémy byly totiž značně ovlivněny výrazným vysoušením klimatu, paleoekology označovaným jako krize salinity nebo vznik saharského komplexu. Kromě toho, že se objevily nové poměrně rozsáhlé otevřené a polootevřené ekosystémy, došlo také k uzavření migrační cesty pro savce přes severní Afriku a Arabský poloostrov, a tím zamezení faunální výměny mezi Afrikou na straně jedné a Evropou a Asií na straně druhé.

Skutečným problémem je, že vlastně doopravdy nevíme, zda byli šimpanzi skutečně primárně adaptováni na život v tropických deštných pralesech. Současné fosilní doklady prokazují, že ve středním pleistocénu žili šimpanzi v relativně sušších ekosystémech (McBrearty Jablonski 2005). Jisté pochybnosti vznikají dokonce i u goril a, v ještě větší míře, u orangutanů. Můžeme mít i pochybnosti zda byli předci šimpanzů primárně přizpůsobeni k životu v korunách stromů, protože i relativně vysoká aborealita popisovaná u bonobů je některými badateli považována za reakci na lidskou činnost, konkrétně aktivní lov opic místními lidskými populacemi obyvatel pralesa spojený se striktním zvykovým a náboženským zákazem (tabu) lovu bonobů. Dnes se zdá, že nejdůležitější adaptací šimpanzů je adaptace na kvalitní potravní zdroje, plody a kvalitní bylinnou potravu, bezobratlé i obratlovce. Sem můžeme spekulativně zahrnout i schopnost efektivního lovu, kterou mají nejen šimpanzi, ale do jisté míry i bonobové.

Pro přesnější a méně spekulativní popis evoluce afrických lidoopů nám nezbyvá než si počkat na další a početnější přímé fosilní doklady evoluce afrických lidoopů a analýzu ekosystémů, ve kterých žili. Bohužel, obrovské množství dat o životě afrických lidoopů, které poskytly výzkumy z druhé poloviny minulého století, nejsme zatím schopni přímo využít pro rekonstrukci jejich fylogeneze, protože zatím jediným dokladem jsou tři zuby staré půl milionu let (McBrearty Jablonski 2005).

Archaičtí hominina

Subtribus *Hominina*, lidská linie podčeledi *Homininae*, se objevuje ve svrchním miocenu mezi 6 - 7 miliony lety. O tom kdo byl prvním zástupce lidské linie se vedou obsáhlé odborné diskuse a to i po předběžném popisu některých částí skeletu prvního nalezeného ardipitéka pocházejícího z roku 1994. Hlavním důvodem těchto diskuzí je to, že vlastně nemáme zcela přesná kritéria na odlišení nejstarších zástupců afrických lidoopů a homininů. Příčinou je jednak to, že mnohé "lidské" znaky se objevily už u miocénních lidoopů a jiné až u rodu *Homo*, a také to, že nálezy nejstarších homininů vykazují překvapivé archaické znaky, které jsme u nejstarších hominů nepředpokládali.

Základním kritériem pro zařazení do lidské linie tedy musí být jednak přizpůsobení skeletu k dvojnohé chůzi, včetně stavby lebky a polohy velkého týlního otvoru, přinejmenším částečné zmenšení špičáku a zkrácení a zvýšení korunky stoliček a "polidštění" stavby

třenových zubů. Tento komplex znaků charakterizuje všechny zástupce lidské linie a musí se tudíž vyskytovat i u jejích nejstarších zástupců.

Důkazy o prvních homininech jsou stále nepříliš hojné a vesměs pocházejí z východní, případně i střední, Afriky z období před 7 – 5 milionů let. Nejdůležitější jsou poměrně úplné nálezy rodu *Ardipithecus* z Hadaru v Etiopii z období mezi 5,8 až 4,4 milonu let, a více jak 6 milionů let staré nálezy rodu *Sahelanthropus* z Čadu, a také téměř 6 milionů let staré nálezy druhu *Orrorin tugenensis* z Keni. Mezi nejstarší nálezy homininů patří také zlomky čelistí z nalezišť Lothagam a Tabarin a dětský humerus z lokality Magabet. Tyto nálezy odpovídají stáří přelomu miocénu a pliocénu tedy 5,5 – 5,0 milionu let. Tyto nálezy nebyly zatím přiřazeny k žádnému taxonu, je však nejpravděpodobnější, že se jednalo o ardiripitéky.

Šest milionů let starý nález hominida z Tugen Hills (*Orrorin tugenensis*) je nepochybně jedním z nejstarších zástupců podčeledi *Homininae*, a zároveň i nálezem nejvíce kontroverzním. V současné době jsou nálezy opočlověka tugenského předmětem rozsáhlých diskusí a u některých badatelů stále existují pochybnosti o správnosti jeho přímého zařazení do podčeledi *Homininae*, který obhajují jeho objevitelé.

Všechny zmíněné nálezy mají řadu velmi starobylých znaků, a proto je můžeme nazývat, možná s určitými výhradami u druhu *Orrorin tugenensis*, **archaičtí (lidští) hominini**. V současné době se ale ukazuje, že morfologie archaických homininů je typická výskytem zvláštních archaických znaků, takže není důvodu proč ororina do této skupiny neřadit.

Sahelanthropus tchadensis

Jedná se o jeden z nejdůležitějších nálezů hominida v historii paleoantropologie vůbec. Jde o nález téměř kompletní, ale silně deformované lebky a čelistí starých 6 – 7 milionu let, který byl zařazen do nového rodu a druhu *Sahelanthropus tchadensis*. Sahelantrop je nejstarší známý zástupce homininů s podivuhodnou mozaikou znaků podobných lidoopům, znaků šimpanzích, znaků relativně moderních, homininích, a také znaků zcela unikátních. Neobyčejně zajímavá je stavba obličeje a zubů. Jsou to například relativně krátké čelisti, málo zkosený obličej a relativně malé zuby, zejména špičáky, které jsou jasně menší než u lidoopů. Nápadným a skutečně unikátním znakem je relativně velký nadočnicový val. Velký týlní otvor je i na zdeformované lebce posunut zřetelně dopředu, na rozdíl od nebipedních šimpanzů, u nichž se týlní otvor nachází spíše v zadní části báze lebni.

Někteří badatelé uvažují o možné spojenci mezi nálezy z Čadu a nejstaršími zástupci rodu *Homo*, a o vyloučení australopitéků z evoluční linie rodu *Homo*. Podobný názor je většinou vědců považován za značně spekulativní a není podle nich podložen žádnými přesvědčivými důkazy.

Délka čelistí, poměrně malý sklon obličejové části a malá velikost zubů mohou být zavádějící. Lebka jen o něco mladších ardiripitéků, se podle všeho příliš nelišila od sahelantropa, protože po 3D rekonstrukci je tvar, stavba i velikost zubů jsou u obou druhů velmi podobné. A zuby ardiripitéků jsou také poměrně malé. Lebka sahelantropa je ovšem značně zdeformovaná a její skutečný tvar je i po 3D počítačové rekonstrukci jen rekonstrukcí ze značně deformovaného tvaru původního. To platí ještě více pro počítačovou rekonstrukci fragmentární lebky ardiripitéků. Už dnes však můžeme téměř s jistotou říci, že například mohutný nadočnicový val se v mnoha podstatných znacích zásadně liší od podobného útvaru, který nacházíme u raných forem rodu *Homo* a není zdaleka tak mohutný jak na nerekonstruované silně zdeformované lebce.

Trojrozměrná CT rekonstrukce potvrzuje homininí status sahelantropa a potvrzuje také předpokládanou „bipední“ pozici velkého týlního otvoru v cetnrální části báze lebni. Důležitý je také relevantní odhad velikosti mozku sahelantropa, který je mezi 360 a 370 cm³ (Zollikoffer et

al. 2005) Někteří antropologové nepovažují rekonstrukci za přesnou a tvrdí, že týlní otvor nebyl v centrální části báze lebky, ale byl více vzadu. Tyto názory však neřeší otázku bipedie, prostě proto, že zatím nemáme žádné bližší informace o stavbě těla sahelantropa.

Orrorin tugenensis

I když sahelantropus je podle datování nálezu nejstarší nález potenciálního hominina, jedná se pouze o fragmentární a velmi deformovaný nález lebky bez kostí končetin. Vzhledem k výhradám a charakteru tohoto nálezu je některými odborníky za skutečně nejstarší nález hominina považován takzvaný "Millenium man", nálezy zubů, částí lebky a kostry končetin z lokality Tugen Hills, který byl přiřazen k novému druhu *Orrorin tugenensis*. Jeho stáří je odhadováno zhruba na 6 milionů let.

Ani tento nález však není bez problémů a jeho hominini status je je některými odborníky z řady důvodů zpochybňován, mimo jiné pro některé šimpanzům podobné znaky na zubech. Po ohlášení nálezů a jeho prezentace jenom v médiích, bohužel vlastní odborná publikace přišla až více jak rok později, měli mnozí badatelé k tomuto nálezu různé výhrady nebo přinejmenším rezervovaný postoj. Například ho považovali za poněkud mladší nebo špatně datovatelný, a nebo obecně problematický. K pochybnostem přispěl i fakty málo podložený spekulativní názor autorů, že se jedná o přímého předka rodu *Homo*. Vědecká publikace nálezů opočlověka tugenického v odborném tisku a následná diskuse potvrdila stáří i korektnost nálezů, nikoliv však jeho jednoznačnou příbuznost k homininům.

Po podrobné analýze zubů, lebky a zvláště pak kostry končetin jsou někteří badatelé přesvědčeni, že *Orrorin* je stejně příbuzný homininům i paninům, a že se možná jedná o předka obou skupin, nebo jednoho ze zástupců prvních hominidů, kteří vznikli na počátku vývoje této skupiny. Žádný z důkazů pro předpokládanou bipedii není jednoznačně přesvědčivý, naopak některé za znaků na horní části stehenní kosti připomínají lidoopy, například orangutana nebo dryopitéka.

Nové analýzy kostí končetin ukázaly sice určité rozdíly mezi ororinem a australopitéky a také některé znaky s jistými podobnostmi k modernímu člověku, ale mnohé znaky jsou podobné také orangutanům, a proto se zřejmě jedná o znaky nikoliv lidské, ale o znaky generalizovaných lidoopů. Navíc předpokládat na samém počátku evoluce homininů odvozené a specializované lidské znaky související s bipedií je prostě absurdní. Stále tedy neexistují tedy žádné přesvědčivé důvody proč považovat ororina na prokazatelného hominina jak tvrdí Martin Pickford a jeho spolupracovníci.

CT studie femuru ororina potvrzují možnost bipední lokomoce a skupina objevitelů se domnívá, že se jednalo o bipedii výkonnější než u daleko mladších homininů australopitéků. Mnozí odborníci považují toto tvrzení za sporné a považují otázku bipedie rodu *Orrorin*, její průkaznosti a efektivity za nadále otevřenou. Navíc efektivní bipedie se zřejmě paralelně s homininy vyvinula už u oreopitéka, a to spolu s jasně lidoopím komplexem stavby postkranálního skeletu. Tedy vznik samotné bipedie, i kdyby se u ororina nakonec prokázala, ještě nutně neznamená vznik homininů, protože, stejně jako u oreopitéka, nemusí být nezbytně spojena s dalšími homininími znaky. Faktem je, že některé znaky na zubech vybočují z charakteristik, které považujeme za slučitelné s příslušností k lidské linii homininů, a také to, že fosilní materiál je příliš fragmentární a naše informace o stavbě lebky a čelistí jsou nedostatečné. Z těchto a řady dalších důvodů opočlověka tugenického zůstává rozhodnutí zda je možno považovat ororina za nejstaršího nejstaršího příslušníka subtribu *Hominina*, stále otevřené, a proto je nejvhodnější považovat ororina za jednoho z nejstarších známých homininů se zatím nevyjasněným fylogenetickým postavením.

Ardipithecus ramidus

Spodně mio-pliocénní druh homininů *Ardipithecus ramidus* je pro mnohé badatele vážným kandidátem na nejstaršího předka člověka, a dnes také bezkonkurenčně nejlépe doloženým fosilními doklady. Je to jediný archaický hominin, u kterého se již nediskutuje, zda byl skutečně bipední. Počátkem 90. let 20. století objevil Timothy White na středním toku řeky Awash v Etiopii velmi staré fosilie (4,4 milionu let) a popsal je jako druh *Australopithecus ramidus*. Později byl tento nález revidován a přiřazen k rodu *Ardipithecus*, druh *ramidus*, kde *ardi* znamená „země“, což mělo vyjádřit velkou starobylost tohoto rodu. Je nutno poznamenat, že definice rodu *Ardipithecus* nespňuje všechny taxonomické náležitosti nezbytné pro ustavení nového rodu (například není korektně uveden holotyp), ale jednotlivé druhy i poddruhy tohoto rodu jsou definovány řádně včetně holotypů.

Po prvním nálezu z roku 1994 následovaly další nálezy ardipitéků. Ještě starší forma ardipitéka, možná dokonce jiný druh, byla nalezena na etiopské lokalitě Kadabba, a její stáří se odhaduje na 5,54 až 5,77 milionu let. Tento poddruh homininů, *Ardipithecus ramidus kaddaba*, pochází z regionu Middle Awash v Etiopii, z lokalit Saitune Dora, Alaya, Asa Koma, Digiba Dora a Amba East z formace Adu - Asa.

Nálezy z lokality Gona v Etiopii, zuby, čelisti a fragmenty postkraniálního skeletu odpovídají stářím i morfologií mladší formě ardipitéků - stáří se odhaduje zhruba na 4,4 milionu let. Několik zubů z lokality Asa Koma, Middle Awash, v Etiopii odpovídá stářím i morfologií starší formě ardipitéků, *A. r. kaddaba*.

Nálezy z Mille v Etiopii jsou naopak o něco mladší než původní nálezy *Ardipithecus ramidus*, tedy jsou staré o něco více než 4 miliony let a představují zřejmě přežívající formu ardipitéků. Protože nemáme žádné nálezy postkraniálního skeletu z toho naleziště, nelze zcela vyloučit, že se jedná o přechodovou formu k australopitékům, nebo formu blízkou archaickému *Australopithecus anamensis*. Nové analýzy skeletu *A. ramidus* však ukazují, že to je velmi málo pravděpodobné.

Současné analýzy skeletu ardipitéka založené na rozsáhlé morfologických, biomechanických a počítačových analýzách (White et al 2009) veškerého fosilního materiálů z původního nálezu z roku 1994 a velmi podrobných paleobiologických a paleoekologických analýzách ukazují, že ardipiték si zachoval mnohem více archaických znaků než jsme předpokládali, a proto ardipiték rozhodně nemohl představat bezprostředního předka australopitéků – nejstarších skutečných homininů.

Nálezy ardipitéků jsou sice poměrně hojné, ale dosti fragmentární. Pro srovnávací analýzy mají význam především nálezy čelistí a zubů. Z dochovaných zlomků spánkové a týlní části lebky lze soudit, že lebka byla celkově menší než u australopitéka afarského a morfologicky připomíná v některých rysech lebku šimpanze. Počítačová analýza však ukázala překvapivá fakta, rekonstruovaná lebka je nápadně podobná lebce sahelantropa. Má poměrně vertikálně stavěnou obličejovou část skeletu, poměrně dlouhou a nízkou mozkovnu, stejně jako sahelantrop. Velikost mozku ardipitéka byla zhruba 320 cm³ (Suwa et al 2009) a byla srovnatelná se sahelantropem. Srovnávací analýza zubů a čelistí pak prokázala, že ani ororin není tak odlišný jak jsme původně předpokládali. Na skeletu obličeje ardipitéka existují ještě velmi archaické znaky podobné miocénním hominidům.

Analýzy zubů ardipitéků také prokazují, že hominini měli od samého počátku své evoluce již jasně redukované, i když stále viditelně přečnívající špičáky. Vedle toho ale nacházíme u ardipitéka ještě i znaky do značné míry podobné šimpanzům, například diastému, malé nízké stoličky s tenkou sklovinou, poměrně robustní a dlouhou horní končetinu. Mezi šimpanzům podobné znaky patřila také morfologie špičáků, dvojhrotý tvar prvního premoláru a stavba dolní čelisti. Čelisti byly relativně dlouhé a úzké. Zdá se, že jak čelisti tak zuby, a nakonec i velikost mozku, se v průběhu evoluce archaických hominidů, včetně archaických

australopitéků zásadně neměnily, což je v ostrém kontrastu k evoluci skeletu postkraniálního, kde se u australopitéků velmi výrazně projevuje adaptace na se rozvíjející homininí bipedii a specializaci na převážně pozemní způsob života.

Nanejvýš zajímavé jsou funkční a biomechanické analýzy skeletu ardiditéka. Morfologické analýzy skeletu ardiditéka, a také ororina, totiž ukazují, že *Ardipithecus ramidus* i *Orrorin tugenensis*, a zřejmě i všichni další nejstarší homininé, byli již přinejmenším v nezákladnějších znacích přizpůsobeni k dvojnohé chůzi. Vedle znaků skeletu ardiditéků, které ukazují jejich možnou bipedii, existuje celá řada znaků na horní i dolní končetině, které prokazují specifický stromový způsob lokomoce, nikoliv však kotníkochodectví nebo jakýkoliv jiný způsob pohybu typický pro současné lidoopy. Horní končetina byla sice kratší než dolní, ale byla relativně dlouhá a znaky na ruce ukazují na relativně časté stromové aktivity jako je silové a pomalé šplhání i přemostování. Dolní končetina byla sice již prodloužená, ale noha byla do jisté míry stále adaptována pro šplhání, zachovala si mimo jiné jisté uchopovací schopnosti což dokumentuje částečně zachovaná, byť již ne výrazná, schopnost odtahovat (abdukovat) palec na noze. Tento adaptivní komplex prokazuje, že ardiditéci museli mít lokomoci dosti odlišnou od dnešních šimpanzů. Toto překvapivě potvrzuje názor Prosta (Prost 1965), který vytvořil alternativní model vzniku bipedie na stromovém pohybu výrazně odlišném o lokomoce žijících lidoopů. Z toho vyplývá že lokomoce ardiditéků nebyla kvadrupední, ale antipronogradní, a nutně zahrnovala výrazný podíl bipedie zřejmě spolu s opatrným šplháním, přemostování a sezením.

O bipedii ardiditéka jasně svědčí také poloha týlní otvoru, který je posunutý vpřed, například ve srovnání se šimpanzem, a nachází se tak ve středu basikrania. Existenci bipedie u ardiditéků podporují také stavba skeletu nohy i ruky a dalších částí postkraniálního skeletu. Dolní končetina byla již prodloužená, její délka však proporčně zkrácená, protože ardiditéci měli, podobně jako ororin, relativně dlouhou a masivní horní končetinu. Bohužel není zachován hrbol patní, ale na femuru se vytváří *linea aspera* - specificky homininí znak charakterizující rozvoj čtyřhlavého svalu stehenního. Podle autorů nových analýz (White et al, 2009, Lovejoy 2009, Lovejoy et al 2009) se trup zkracuje, kratší je i oblast bederních obratlů, kterých je šest stejně jako u archaických australopitéků. Tento názor je však velmi spekulativní, zachoval se jediný obratel a ještě ne bederní.

Páneve je sice širší a nižší než u afrických lidoopů, ale je relativně užší a vyšší než u australopitéků, do jisté míry prostorovou strukturou podobná africkým lidoopům. Toto, spolu s morfologií drsnatin proximální části femuru, ukazuje na homininé se rozvíjející soustavě gluteálních svalů, které jejichž funkce byla ale do jisté míry odlišná než u jednoznačně bipedně adaptovaných homininů – australopitéků a rodu *Homo*. Interpretace funkce pánve je však zatím nejednoznačná, rekonstrukce pánve z extrémně fragmentárního materiálu nemusí být zcela přesná a porovnávat ji s extrémně širokou pávní australopitéků může být zavádějící.

Bipedie archaických homininů musela být vzhledem k výsledkům analýz ardiditéka i ororina dostatečně výkonná, ale zřejmě se nepodobala dvojnohé chůzi žádného ze žijících primátů. Objevitel ardiditéka, americký antropolog Tim White, použil následující bonmot: *Chůze ardiditéka se nejspíš podobala nějakému mimozemšťanovi, kterého můžeme vidět v barech ve filmech Hvězdné války*. Nové nálezy ardiditéků z Etiopie, více jak o milion let starší než nález původní, potvrzují jednoznačně jejich adaptaci na bipedii.

Mimořádným nálezem byly zlomky levé horní končetiny a také nověji nalezené části postkraniálního skeletu ardiditéků z různých lokalit, které umožňují rámcově srovnávat také velikost postavy a způsob lokomoce ardiditéků. Zásadním způsobem k tomu přispěla i analýza původního nálezu z roku 1994 (Lovejoy 2009, Lovejoy et al 2009, White et al 2009, etc.). Tato analýza však neposkytla příliš věrohodné údaje ohledně velikosti těla australopitéků, navíc byla v rozporu i s přechozími analýzami, které předpokládaly, že ardiditéci byli poměrně

malí a jejich hmotnost nejspíše nepřesahovala 30 kg. Výsledky publikované v roce 2009, tedy hmotnost 50 kg a výška 120 cm jsou v naprostém rozporu se současnými poznatky vývojové biologie. Hodnota BMI totiž dosahuje 35 bodů, což je více než u plně dospělého orangutana, mnohem více než u obézních nebo výrazně svalnatých lidí. Je to dokonce i v rozporu s názory samotných autorů (Lovejoy 2009), že ardipitéci byli drobní a měli nevýrazný sexuální dimorfismus. Přepočtené údaje ukazují na výšku mezi 125 až 130 cm a hmotnost mezi 35 až 40 kg. Měli tedy hmotnost srovnatelnou se svými potenciálními předchůdci – dryopitéky.

Proporce australopitéků by měly být stále předmětem diskuse – nová rekonstrukce stavby těla a proporcí končetin ardipitéka (Lovejoy et al. 2009) je dosti spekulativní, schází podstatné části kosti pažní i kosti stehenní. Nicméně je neoddiskutovatelným faktem, že dolní končetina je sice relativně delší než u lidoopů, ale také kratší než u australopitéků. Končetina horní je naopak relativně delší a zřejmě i robustnější než u australopitéků.

Někteří badatelé se proto domnívají, že ardipitéci nebyli přímou součástí evoluce člověka, a že prvním skutečně homininím předkem člověka, rodu *Homo*, byli až australopitéci. Nové nálezy ardipitéků však spíše potvrzují hypotézu, že se jedná o skutečně nejstarší známé homininy, kteří mohli být v okruhu předků australopitéků, i když ardipitéci sami nemusely být přímými předchůdci australopitéků.

Přestože někteří badatelé zůstávají ohledně významu ardipitéků pro evoluci homininů skeptičtí, není pochyb o tom, že tento druh homininů je klíčový pro pochopení počátku celého hominizačního procesu, a to bez ohledu na to, že byl ardipitékus přímou součástí linie homininů nebo nebyl.

Přes všechny nové a důležité poznatky však ještě zůstává mnoho nezodpovězených otázek. Jednou z nejdůležitějších je otázka, zda ardipitéci skutečně přímo souviseli s evolucí dalších hominidů. Pokud ano pak je třeba odpovědět na otázku kdy vlastně vznikli australopitéci.

Problém je však obecnější, protože všichni známí archaičtí homininé mají řadu společných rysů, a je téměř jisté, že se v základních charakteristikách podobali, měli poměrně velkou velikost mozku, odpovídající zhruba archaickým australopitékům, byli relativně malí a nepřiliš robustní. Bipédie byla ještě nepřiliš výkonná, jednak díky relativně dlouhým horním končetinám a zatím na bipedii méně adaptovanou pánev a stehenní kost a určitě i proto, že stromový způsob života byl stále důležitou součástí jejich života.

Dalším nevyjasněným problémem je proč u všech druhů raných australopitéků došlo k výraznému zvětšení těla, a také proč se australopitéci tak rychle a progresivně adaptovali na typicky homininí dvojnohou chůzi. Nemůžeme vyloučit, že australopitéci vznikli mnohem dříve než si myslíme, vždyť před 4,2 miliony let žilo několik druhů australopitéků ve východní i jižní Africe.

Evolutione ranných homininů

Vznik a fylogeneze australopitéků

Vznik australopitéků

Otázka vlastního vzniku australopitéků je stále otevřená. Jisté je, že explicitní adaptace na bipedii spojené se zásadní přestavbou postkranálního skeletu australopitéků není kompatibilní s morfologií skeletu ardiopitéků. Samozřejmě nemůžeme vyloučit, že *Ardipithecus (ramidus) kaddaba*, tedy nejstarší formy ardiopitéků, nemohl být blízký předkům australopitéků, ale znamenalo by to, že část populace ardiopitéků by se musela jednoznačně adaptovat na život v pozemních patrech lesostepních a savanových ekosystémů. Museli by významně zvětšit velikost těla i sexuální dimorfismus, a pro takový evoluční trend zatím nemáme u známých archaických homininů nejmenší důkazy. Je pravděpodobné, že předky australopitéků spíše byl zatím neznámý větší druh archaických homininů s morfologií postkranálního skeletu vhodnější pro vznik výkonné bipedie, která prokazatelně existuje u všech známých druhů australopitéků od 4,2 milionu let.

Základní charakteristiky australopitéků a jejich evoluce

Australopitéci, rod *Australopithecus*, jsou pliocenním a spodně pleistocenním rodem hominů, který žil v období minimálně od 4,3 do 1,4 milionu let na území dnešní subsaharské Afriky. Megadontní druhy australopitéků, které se objevují na přelomu pliocénu a pleistocénu se někdy řadí do samostatného rodu *Paranthropus*. Starší, archaičtí australopitéci obývali většinou více, či méně zalesněné ekosystémy a používali již kamenné nástroje. Mladší druhy z konce pliocénu a staršího pleistocénu žili v otevřenějších ekosystémech, lesostepích a savanách (Cerling et al 2011), nacházíme je zpravidla spolu s nejstaršími druhy rodu *Homo*, tedy můžeme předpokládat, že obě skupiny žily velmi dlouho více či méně sympatricky.

Australopitéci *sensu lato* měli již všechny podstatné znaky, které by se podle většiny vědců měly vyskytovat u potenciálních předků člověka, i když mnohé z těchto znaků byly ještě málo rozvinuté a podobaly se takovým znakům u pokročilých homininů jen vzdáleně. Je samozřejmě korektní připustit i možnost, že některé z těchto znaků jsou homoplasie, tedy vznikaly paralelně. Jiné komplexy znaků pak podle všeho representovaly adaptace typické pouze pro ranné homininy, nikoliv však pro rod *Homo*. Ať už hodnotíme morfologii australopitéků jakkoliv jedno je zřejmé. Totiž to, že už první australopitéci byli plně a nepochybně přizpůsobeni k bipední lokomoci, i když se jejich bipedie se podle současných poznatků v mnohém lišila od chůze dnešního člověka a mohla být i energeticky poněkud náročnější. Nejspíš by ji bylo možno přirovnat k chůzi dvou až tříletého dítěte, kterému se australopitéci také velmi podobali proporcemi svého těla a končetin.

Poprvé byli australopitéci objeveni v roce 1924, kdy získal anatom Raymond Dart v Taungu v jižní Africe lebku dítěte s mosaikou lidoopích a lidských znaků, v níž spatřoval chybějící článek mezi našimi zvířecími předky a člověkem. Nález publikoval v časopise Nature v roce 1925 a nazval jej *Australopithecus africanus*, neboli „jižní africká opice“.

Následovala řada dalších nálezů australopitéků z jižní Afriky, většinou tzv. robustních australopitéků řazených do rodu *Paranthropus*, případně gracilních australopitéků z rodu *Plesianthropus* (oba dnes *Australopithecus/Paranthropus*), které našel a popsal paleontolog

Robert Broom. V roce 1959 ohlásil britský antropolog Louis S. B. Leakey objev nového robustního australopitéka v Olduvai v Tanzanii čímž se oblast výskytu nejstarších hominidů rozšířila také do východní Afriky.

Další výzkumy podél východoafrického tektonického zlomu, tzv. Velkého riftového údolí, přinesly objev hominida s objemnější mozkovnou, pravděpodobného výrobce nalezených kamenných nástrojů, který byl pojmenován *Homo habilis* – „člověk zručný“. Následovaly další nálezy lebek i skeletu končetin řazených do tohoto nejstaršího lidského druhu. *Homo habilis* je předmětem vědeckých výzkumů a vědeckých diskusí již po mnoho desetiletí. Tyto výzkumy ukázaly, že mnohé z těchto nálezů z Olduvaické rokle jsou pravděpodobně australopitéci. Způsobilo to i to, že se často jednalo o nedospělé jedince, některé z nich mohou být samice robustních australopitéků nebo zatím nepopsaný druh „gracilních“ australopitéků (v současné době už známe dva takové druhy – jihoafrický *A. sediba* a východoafrický *A. garhi*). Nálezy australopitéků i člověka (*Homo*) se původně datovaly na 1 až 2 miliony let, v současné době jsou popisovány fosilní nálezy, které dokládají výskyt australopitéků v období od 4,2(3) do 1,4 milionů let.

Stavba lebky i zubů se mezi jednotlivými skupinami australopitéků dosti lišily. Bez ohledu na stupeň adaptace i druhovou příslušnost však vždy nacházíme všechny znaky typické pro homininy, avšak také v různé míře znaky archaické a znaky specifické pro australopitéky nebo i specializované znaků pro rod *Homo* netypické.

Australopitéci měli zpravidla nízkou a širokou pánev, dokonce relativně širší než má rod *Homo*. Tento znak je variabilní, u starších forem je velmi výrazný, zatímco u fylogeneticky mladších druhů je méně nápadný a pávne jsou podobnější rodu *Homo*. Nepochybně je však, společně s prodlouženou dolní končetinou, charakteristickou stavbou lemuru a tibie i stavbou kostry nohy, jednoznačnou adaptací na dvojnohý způsob pohybu těchto homininů. Prodlouženou dolní končetinu nalézáme již u všech druhů australopitéků. Stehenní kost však byla všech u známých druhů australopitéků, s výjimkou druhu *A. garhi*, relativně kratší než u rodu *Homo*, ale jasně delší než u jakéhokoliv známého žijícího nebo fosilního lidoopa. Biomechanické analýzy prokazují, že kosti nohy byly dobře přizpůsobené k chůzi po dvou, avšak stále na nich nalézáme některé starobylé morfologické struktury připomínající nohu archaických homininů, které je možno u starších forem australopitéků dát do souvislosti se zachováním určitých biomechanických předpokladů pro šplhání u nejstarších australopitéků.

Horní končetina australopitéků byla ještě poměrně dlouhá a zpravidla robustnější než u zástupců rodu *Homo*. Ruka byla již poměrně podobná rodu *Homo*, ale u starších, spodně pliocenních australopitéků si zachovává, podobně jako noha, starobylé morfologické struktury, které podporují domněnku, že ruka mohla být dobře využitelná nejen k manipulaci, ale i ke šplhání a častější využívání stromového patra ekosystémů. U mladších skupin australopitéků má skelet nohy i ruky modernější charakter morfologie, který prokazuje, že pokročili australopitéci ve většině případů využívali stromové patro poměrně zřídka.

Stavba lebky i zubů se mezi jednotlivými skupinami australopitéků dosti lišily. Bez ohledu na stupeň adaptace i druhovou příslušnost však vždy nacházíme všechny znaky typické pro homininy. Stavbu lebky a zubů a základní morfologické charakteristiky postkranálního skeletu bychom mohli rozdělit do tří fylogenetických skupin:

1. **Archaickou skupinu** - s mnoha starobylými znaky na lebce i zubech, mnohdy ještě podobnými archaickým homininům nebo i paninům. Obličej je výrazně zkosený, čelisti dlouhé a v mnoha znacích ještě podobné lidoopům. Špičáky jsou poměrně velké, i když mnohem menší než u afrických lidoopů, a mají ještě velmi starobylou morfologii, stejně jako první třenové zuby. V chrupu je stále diastema, ale špičáky nejsou v kontaktu s premoláry, tak jak je tomu třeba u

ororina. Tito australopitéci měli relativně malý mozek. Mozek australopitéků se relativní velikostí nelišil výrazně od archaických homininů nebo šimpanzů, a podle všeho se jeho relativní velikost příliš nedolišovala ani od miocénních dryopitéků. I když se ukazuje, že mozek šimpanzů je strukturálně velmi podobný lidskému a i mnohé geny podmiňující vývoj mozku jsou společné je jasné, že mezi ranými zástupci subtribu *Hominina* a lidoopy existovaly zřetelné rozdíly strukturální, které naznačují mimo jiné i rozdíly mezi oběma skupinami jak v lokomoci, tak v komunikaci i ve schopnostech manipulace a dalších psychomotorických vlastnostech. Vše nasvědčuje tomu, že archaičtí australopitéci vznikli rozsáhlou adaptivní radiací zhruba před 4,5 miliony let, tedy v období kdy žijí poslední zástupci archaických homininů - ardiditéci.

2. **Přechodovou skupinu**, kdy se objevují již moderní znaky, například zmenšení špičáků, zvětšování stoliček a ztlušťování sklovin, molarizace třenových zubů. Obličejová část i neurokranium stále ještě nese mnohé archaické znaky, například zkosený obličej, a progresivní znaky jsou často ještě v nerozvinuté podobě. Velikost mozku je jen mírně větší ve srovnání s předchozí skupinou. Do přechodové skupiny můžeme řadit mnohé nálezy z období konce pliocénu tedy z období mezi 3 až 2,5 miliony lety, kdy došlo k výrazné klimatické změně, vysušování ekosystémů a vzniku rozsáhlých lesostepních a stepních oblastí a rozvoji opic, období, které označuje Elizabeth Vrba jako savčí faunální obrat (faunal turnover – turnover pulse theory). Patří sem například *A. africanus* a *A. ethiopicus*. Problémem této skupiny je, že vlastně není skupinou přechodovou v pravém slova smyslu. *A. africanus* je podle všeho přežívající zástupce archaických australopitéků, zatímco *A. aethiopicus* je velmi archaický zástupce robustních australopitéků.
3. **Pokročilou skupinu**, ve které se již lebka australopitéků již v ničem nepodobá archaickým homininům nebo africkým lidoopům. Tato skupina, jak se ukazuje, zahrnuje dva typy australopitéků. **První, nespécializovanou skupinu**, která v mnoha rysech připomíná přelomový nález člověku podobnému australopitéka *A. garhi*. Je typická morfologií s mosaikou relativně archaických znaků a znaků moderních, velmi blízkých rodu *Homo*. Tito australopitéci byli gracilnější a zřejmě i menší než robustní australopitéci, měli relativně malé špičáky a řezáky, ale neměli velké premoláry a moláry. Na molárech i premolárech je možno nalézt řadu archaických znaků, ale někdy i znaky moderní, připomínající člověka. Velikost jejich mozku se v zásadě neliší od velikosti mozku druhu *Australopithecus africanus* – tedy pohybuje se mezi 420 a 500 cm³. Patří sem například nález **OH 62**, někdy považovaný za *Homo habilis*, východoafrický *Australopithecus garhi* a jihoafrický *Australopithecus sediba*. Tato skupina není homogenní a je evidentně produktem adaptivní radiace na přelomu pliocénu a pleistocénu, tedy před 2,7 – 2,6 miliony lety. **Druhou skupinou** jsou takzvaní robustní australopitéci, kteří jsou díky svým specifickým a specializovaným znakům někdy řazeni do samostatného rodu (nebo podrodu) *Paranthropus*. Mozek je ve srovnání s archaickými australopitéky mírně zvětšený (zvětšení mozku není nijak zásadní – Hawks 2011), čelisti krátké, obličej je z profilu vertikální. Zuby jsou moderní, i když mají mnohem tlustší sklovinu a mnohem větší moláry a premoláry než zástupci rodu *Homo*. Pokročilá skupina australopitéků vznikla, spolu se předchůdci rodu *Homo*, v rámci adaptivní radiace homininů ve středním pliocénu.

Shrneme-li, pak podle současných poznatků se australopitéci se vyvíjeli ve dvou základních fázích, a vytvářejí tak dvě morfologicky a funkčně jasně odlišné skupiny. Tyto skupiny nazýváme archaičtí a pokročilí australopitéci. Odlišnosti mezi oběma skupinami byly nejen morfologické, ve funkci skeletu a jeho morfologických adaptacích, ale také v klimatických a ekologických podmínkách probíhala evoluce obou skupin.

Archaičtí australopitéci

Archaičtí australopitéci se objevují před více než 4,2 miliony let a žili zhruba do 3 milionů let na území dnešní východní, střední a jižní Afriky. Obývali podle všeho různé typy ekosystémů, většinou se ale jednalo o lesostepní ekosystémy, výjimečně i o otevřenější savanové ekosystémy. Poprvé byli objeveni ve východní Africe, v etiopském regionu Afar. Prvním nálezem byly dolní části stehenní kosti a horní části kosti holenní (skelet kolenního kloubu) v roce 1985 a pak následoval slavný skelet Lucy, nalezený o rok později. Vedle množství různě zachovaných částí skeletu z nalezišť ve východní, střední a jižní Africe, včetně relativně úplných lebek, patří mezi nejdůležitější nálezy poměrně úplné lebky a poskaniálního skeletu dítěte (Selam, Lucy's Child, little Lucy) z oblasti Dikika (zde byly nalezeny také 3.39 milionů let staré dvě kosti s prokazatelnými zářezy po užívání kamenných nástrojů), jižně od řeky Awash ve střední Etiopii a také zatím ne zcela zpracovaný dosti úplný skelet „Little Foot“ ze Sterfontain a fragmenty lebky a postkranialních kostí z naleziště Sterkfontain - Jacovec v jižní Africe. Velmi důležitý je i nález postkranialního skeletu vysokého jedince (cca 155 cm) z Woranso-Mille v Etiopii.

Typickými znaky této skupiny byly prognátní obličej a dlouhé čelisti, mírně přečnávající špičáky, často se vyskytující diastéma, a také středně velké premoláry i moláry, relativně zvětšené ve srovnání s ardiopitéky. Zuby měly středně tlustou sklovinu a také některé starobylé znaky, například na špičácích a premolárech. Míra výskytu starobylých znaků na zubech a skeletu však byla u různých druhů různá a tyto znaky existovaly v různých proporcích se znaky pokročilými, typicky hominínými. Obličejový skelet byl poměrně robustní a skosený vpřed a bez jakýchkoliv zpevňujících kostních struktur v přední části skeletu obličeje. Neurokranium bylo dlouhé a nízké s nízkými hřebeny v sagitální i týlní oblasti. Mozek byl relativně malý, jen mírně větší než u šimpanzů. Vzhledem k tomu, že nemáme k dispozici dostatečné množství fosilního materiálu a i k tomu, že byly velké rozdíly mezi pohlavími a variabilita velikosti mozku archaických australopitéků je zatím obtížně odhadnutelná, je obtížné s jistotou stanovit, jaká byla skutečná velikost mozku archaických australopitéků, a zda byla jejich velikost mozku výrazně menší než u pokročilých australopitéků. Některé studie naznačují (Carlson et al. 2011, Hawks 2011), že tyto rozdíly nebyly nijak zásadní, pokud vůbec byly významné.

Charakteristická byla poměrně dlouhá jak stehenní kost a v menší míře také kost pažní, která byla nejen dlouhá, ale i poměrně robustní. Na skeletu ruky i nohy zpravidla nalézáme mnoho starobylých znaků. Jsou to například mírně zahnuté články prstů, relativně pohyblivý palec na noze s jistou schopností odtažení od ostatních prstů, a také tvar některých kloubních ploch jako je kloub talokrurární, klouby ruky a nohy. Je možné, že se jednalo o adaptace vhodné k občasnému šplhání, někteří badatelé dokonce nevylučují, že určité morfologické znaky naznačují, že by předkem australopitéků mohl být i nespécializovaný kotníkocholec. Analýzy skeletu trupu i končetin ardiopitéka i ororina však tuto variantu prakticky vylučují, samozřejmě za předpokladu, že tato skupina nestojí zcela mimo kmenovou linii homina, což je velmi nepravděpodobné..

Morfologie jihoafrických archaických australopitéků také ukazuje, že tato hypotéza je málo pravděpodobná, avšak také prokazuje, že lokomoce a ekologie jednotlivých forem

archaických australopitéků mohla být v některých rysech odlišná. Soudě podle morfologie horních i dolních končetin ardipitéka nelze nějaké zásadní odlišnosti v lokomoci předpokládat, i u šimpanzů existují různé varianty lokomoce v závislosti na daném typu ekosystému a jeho sezónnosti.

Pro archaické australopitéky byla ve srovnání s ardipitéky charakteristická poměrně značná velikost těla a velký velikostní rozdíl mezi pohlavími. Samci podle všeho dosahovali výšky i přes 150 cm a hmotnosti až 50 kg, nejmenší samice pak byly menší než 110 cm s hmotností pod 30 kg, průměr velikosti samic však byl zřejmě mezi 120 a 130 cm, u samců pak mezi 140 – 150 cm.

Fylogenetické analýzy ukazují, že skupina archaických australopitéků nebyla skupinou homogenní, ale byla tvořena čtyřmi skupinami: 1. Poměrně velkým druhem *Australopithecus anamensis*, který měl řadu archaických znaků a se vyvíjel pouze ve východní Africe a vyhynul ve středním pliocénu, 2. Skupinou mírně gracilnějšího druhu *Australopithecus afarensis*, jejíž zástupci žili po celé subsaharské Africe, o níž předpokládáme, že byli skupinou, ze které se vyvinuli pokročilí australopitéci a lidé, 3. Jihoafričtí archaičtí australopitéci – zatím nepřilíš dobře prozkoumaná skupina, avšak kvalitou kosterních zbytků velmi reprezentativní skupina, která se vyznačovala některými specifickými znaky na postkraniálním skeletu, odlišných od druhu *A. afarensis*, 4. *Kenyanthropus* – skupina archaických australopitéků s velmi specifickým ploským obličejem, znakem, který je do značné míry odlišuje od všech uvedených skupin.

Australopithecus anamensis

Nejstarobyljším, a jedním z nejstarších, zástupců skupiny archaických australopitéků je druh *Australopithecus anamensis*, který žil ve východní Africe před 4,2 až 3,8 milionu let. Nálezy většinou pocházejí z okolí jezera Turkana, například z lokalit Alia Bay a Kanapoi. Podle paleontologa Martina Pickforda mohou být některé nálezy z Kanapoi i mladší. V současné době se zvažuje zda by nebylo možné zařadit do druhu *A. anamensis* také některé další nálezy archaických australopitéků z východní Afriky. Valná většina nových nálezů z Etiopie a Keni prokazuje, že tito archaičtí australopitéci, například z etiopských lokalit Maka a Fejej i keňského naleziště Lomekwi, je třeba řadit k druhu *A. afarensis*, a nikoliv k druhu *A. anamensis*.

Tento druh australopitéků patřil z hlediska velikosti těla k největším zástupcům rodu *Australopithecus*. V mnoha znacích na skeletu končetin, i v řadě znaků na lebce a čelistech, je tento druh velmi podobný afarským archaickým australopitékům. Současné srovnávací studie však ukazují, že u této skupiny australopitéků se vyskytovaly ještě určité znaky na zubech a lebce, které byly svým archaickým charakterem blízké ardipitékům, respektive to byly znaky intermediální mezi afarskými australopitéky a archaickými homininy. Zvláště důležité jsou nízké a poměrně dlouhé stoličky i starobylý tvar molárů (nízký stupeň "molarizace"). Mnoho badatelů považuje tyto rozdíly za fylogeneticky velmi důležité a domnívá se, že obě skupiny vznikly a vyvíjely se paralelně. Zdá se však, že se jedná spíše o znaky archaické nebo homoplasní – ardipitéci zřejmě nepatřili do skupiny blízkých předků člověka. Nicméně nepochybně se tento komplex znaků liší od ostatních archaických australopitéků a opravňuje jejich zařazení do samostatného druhu.

Postkraniální skelet byl nepochybně velmi dobře adaptován k bipedii, o čemž svědčí například stavba holení kosti, které je známá a stavbou podobná u obou skupin australopitéků. Naopak některé rozdíly existují ve stavbě horní končetiny, například v robusticitě a stavbě kosti pažní.

Podle všeho se tedy jedná o starobylý druh homininů, který vznikl a vyvíjel se nezávisle na druhu *A. afarensis*, a dal základ nezávislé linii homininů. Podle jiných názorů se by se mohlo jednat spíše o starobylejší verzi stejného druhu, tedy *A. afarensis*, či bezprostředního předchůdce *A. afarensis*. Tyto názory však velmi zpochybňují nové nálezy z etiopské lokality Fejej, i některé nové nálezy z Afáru, které mají srovnatelné stáří jako nejstarší zástupci druhu *A. anamensis* (3,8 – 4,2 milionů let). *Australopithecus anamensis* je, spolu s jihoafrickými archaickými australopitéky starými také 4,2 milionu let, spíše dobrým dokladem o velmi úspěšné adaptivní radiaci archaických australopitéků, než příkladem předka afarských australopitéků.

Australopithecus afarensis

Australopithecus afarensis žil v období od 4,2 milionů let do 3 milionů let na území východní Afriky a byl daleko nejrozšířenějším a evolučně nejúspěšnějším druhem archaických australopitéků. Většina nálezů pochází z Etiopie, další pak z Keni a také Tanzánie. S jistou nadsázkou můžeme říci, že se jedná o jediný skutečně dobře známý druh archaických australopitéků, protože máme poměrně detailní informace z řady nalezišť z východní Afriky z období téměř jednoho milionu let. Odhaduje se, že byly nalezeny různě zachovalé zbytky několika set jedinců. Máme velmi dobré informace o všech částech skeletu tohoto druhu, lebky i zubů, o velikosti mozku, manipulačních schopnostech ruky a biomechanických vlastnostech končetin a trupu, variabilitě a rozdílech mezi pohlavími, a také ekologických parametrech lokalit, na kterých byl tento druh nalezen.

První nálezy pocházejí již roku 1976, jako druh byl *Australopithecus afarensis* popsán až v roce 1978, kdy pro něj navrhli Johanson, White a Coppens v roce 1978 (srov. Harrison 2011) současný druhový název na základě holotypu čelisti z Laetoli v Tanzanii – LH-4. Bohužel, vzhledem k ukvapené publikaci nového druhu výše zmíněnými autory (holotyp druhu je taxonomicky nejednoznačný) je druhový status z taxonomického hlediska stále trochu problematický (Harrison 2011).

Afarští australopitéci nemají skutečně archaické znaky na zubech a lebce, které jsou typické pro anamské australopitéky. Podle známých nálezů skeletu *A. anamensis* mohli být samci afarských australopitéků poněkud méně robustní a možná i menší ve srovnání se samci druhu *A. anamensis*. Zuby afarských australopitéků nemají prakticky žádné znaky podobné ardidipitékovi, což je zvláště patrné na morfologii špičáků, zubů třenových a stoliček. Stále jsou však patrné starobylé znaky, například zvětšení špičáků, dlouhé čelisti a poměrně častý výskyt diastémy. Liší se také stavba mandibuly. Kapacita mozku se pohybovala od 375 do 500 cm³ a relativní velikost mozku byla srovnatelná se současnými šimpanzi, nebo jen o málo větší.

O rozdílech na postkraniálním skeletu mezi anamskými a afarskými australopitély lze jen těžko mluvit, protože jsou si oba druhy velmi podobné zvláště pak v morfologii dolní končetiny. I u afarských australopitéků se objevuje mozaika znaků souvisejících s pokročilou adaptací na bipedii a některých znaků archaických naznačujících, že za jistých okolností mohli být poměrně dobré uzpůsobení ke šplhání na stromy. Analýza kostry nohy (Ward et al. 2011) však jednoznačně prokázala pokročilou adaptaci nohy na bipední lokomoci. To znovu otevírá diskuzi nakolik jsou archaické znaky na skeletu archaických australopitéků skutečně adaptací na běžný pohyb ve stromech a nakolik jsou prostě retencí starobylých znaků, které samy o sobě nevznikly nějakou specifickou adaptací, ale prostě byly výhodné pro určité činnosti jako je sbírání potravy ve stromech nebo jako součást antipredační strategie.

V tomto smyslu je otázkou nakolik takové specifické rozdíly znamenají také rozdíly fylogenetické, i když skutečně starobylé znaky se u afarských australopitéků, například takové připomínající ardidipitéky, nikdy nevyskytovaly. Podle posledních analýz nálezů archaických

australopitéků z jednotlivých lokalit z východní Afriky se také afarští australopitéci jako druh vyvíjeli a mnohé archaické znaky se u nich v průběhu času mění a stávají se méně výrazné.

Nejdůležitější a nejpodrobnější informace o afarských australopitécích pocházejí z Etiopie, především z oblasti **Hadar**, která se nachází v regionu řeky Awash. Většina nálezů pochází z různých lokalit severně od této řeky. Výzkum fosilních nálezů z této oblasti nám zatím poskytl doklady o několika stech jedincích, kteří žili v období téměř půl milionu let (3,5 až 3 miliony let). Nejstarší zástupce skupiny reprezentují nálezy z nalezišť **Belohdelie** a **Fejej** (4 – 4,2 milionu let), nejmladší pak jsou z lokality **Omo**. Velký význam získávají stále čtenější fosilní zbytky tohoto typu australopitéků z etiopské lokality **Maka**. Z dlouhodobého hlediska je ale stále nejvýznamnější etiopská lokalita **Hadar**, která nám poskytla a poskytuje zásadně důležité informace o biomechanických vlastnostech skeletu, variabilitě a pohlavním dimorfismu archaických australopitéků.

Nelze nezmínit slavný nález poměrně úplného a velmi dobře zachovalého skeletu **AL 288**, všeobecně známého pod názvem **Lucy**. Nález tohoto skeletu způsobil revoluci v paleoantropologii, bohužel zároveň způsobil také řadu zmatků. Jedná se totiž o skelet, který velmi pravděpodobně náležel australopitécí ženě, avšak ženě téměř trpasličího vzrůstu, a to i na austropitéky. Mnohé z vlastností tohoto skeletu, okolo kterých se vedly bouřlivé diskuse, byly způsobeny spíše velmi malou velikostí těla tohoto jedince, a ne jeho specifickými vlastnostmi jako příslušníka druhu *A. afarensis*. Nicméně právě analýzy tohoto skeletu vedly k formulování hypotézy, že archaičtí australopitéci byli sice výkonně bipední, ale zároveň mohli příležitostně také šplhat na stromy.

Neméně významné jsou i další nálezy. Je to v první řadě nález skupiny nejméně 13 jedinců ("**The First Family**" - podle všeho zahynuli současně zřejmě při nějaké živelní pohromě), který nám poprvé poskytl velmi cenné informace o variabilitě tohoto druhu. Velký význam mají i nálezy z let devadesátých, *in situ* nález kostí jedinců mužských a ženských (z toho jedné poměrně kompletní lebky **AL 444-2**), prokazující míru pohlavních rozdílů. Zároveň to byl i první nález relativně úplné lebky tohoto druhu, který umožnil identifikaci některých nejistých nálezů (např. čelní kost z Belohdelie). Důležité byly i další nálezy, například nález velmi dobře zachovalé horní čelisti **AL 200** s jedním úplným špičákem a četné nálezy skeletu postkranialního. Za zmínku rozhodně stojí exempláře kostí kolenního kloubu **AL 129** (distální femur a proximální tibia), které byly vůbec prvním nálezem afarských australopitéků, a ulna samce a samice druhu *A. afarensis* nalezené *in situ*.

V roce 2006 byl popsán dosti úplný skelet dítěte z naleziště **Dikika**, jižně od řeky Awash, včetně relativně úplné lebky (Alemseged et al 2006). Pochází z lokality **DIK – 1**, vrstev Sidi Hakoma Member, Hadar Formation starých zhruba 3, 35 milionu let. Někteří badatelé tvrdí, že se jedná asi o tříletou dívku, mnozí jiní tento názor zpochybňují. Není totiž vyloučeno, že jedinec byl o něco mladší. Znaky na postkranialním skeletu v mnohém připomínají africké velké lidoopy, a je zřejmé že starobylé znaky související s možnou adaptací k občasnému šplhání se objevují už u velmi mladých jedinců tohoto druhu. Diskutabilní je velikost „dospělého“ mozku, která je zřejmě autory podhodnocena (275 - 330 cm³). Pokud by byl věk jedince nižší, a vše tomu nasvědčuje, pak by velikost mozku v dospělosti byla v rámci hodnot známých pro *A. afarensis*.

Velmi důležitý je nález postkranialního skeletu vysokého jedince KSD-VP-1/1 z Woranso-Mille v Etiopii (Haile-Selassie et al 2011). Tento skelet datovaný na 3, 58 milionu let patřil jedinci jehož tělesná výška se pohybovala mezi 152 – 157 cm. Jeho proporce končetin odpovídají proporcím známým u *A. afarensis*. I když se jednalo o velmi vysokého jedince jeho výška se zásadně neodlišuje od některých mužských jedinců nalezených v Afaru, jejichž výška také přesahovala 150 cm. Nález tohoto skeletu podporuje názor, že velikostní pohlavní rozdíly

u archaických australopitéků byly velmi výrazné. Problémem je, že nebyly nalezeny ani zuby a kosti lebky, takže druhový status nemůžeme považovat za jednoznačně prokázaný.

Neobyčejný význam mají některé fosilní doklady z Tanzánie z naleziště Laetoli. Kromě většího množství čelistí a zubů afarských australopitéků nám toto naleziště poskytlo přímé doklady o bipedii australopitéků, totiž řadu 3,5 milionu let starých stop dvou jedinců, které se zachovaly v sopečném popelu. Diskuse o charakteru těchto stop trvá bez výraznější shody mezi badateli již mnoho let. V každém případě lze dnes považovat za prokázané, že chůze afarských australopitéků byla výkonná, ale v mnohém odlišná od způsobu chůze rodu *Homo*. Například australopitéci měli ve srovnání s druhem *Homo sapiens* kratší délku kroku a také jiný způsob stabilizace těla, který byl nutný vzhledem k jiné poloze těžiště než má člověk.

Nálezy tohoto druhu australopitéků jsou známy také jihoetiopského naleziště *Omo* a z některých keňských lokalit, například ze západního i východního břehu jezera Turkana, z nalezišť *Sibilot Hills* a *Turkwel*.

Keňské nálezy jsou však většinou dosti fragmentární a zatím neposkytují příliš mnoho důležitých informací. Navíc není v některých případech, např. u nálezů z *Turkwel* (lokality jižní Lomekwi), příliš jasný ani jejich druhový statut, i když příbuznost s *A. anamensis* je málo pravděpodobná.

Nálezy archaických australopitéků ze střední Afriky

Velmi důležité jsou nálezy archaických australopitéků z oblastí mimo východní Afriku, které prokazují, že australopitéci obývali, s výjimkou západní Afriky, většinu území subsaharské Afriky.

Velmi důležité i když velmi fragmentární nálezy pocházejí ze střední Afriky, z území republiky Čad (lokality *Bahr-el-Ghazal*) (jedna velmi poškozená a jedna méně poškozená mandibula) druhu *Australopithecus bahrelghazali*. Zásadní význam těchto objevů spočívá v tom, že jednoznačně prokazují existenci archaických australopitéků mimo území poblíž Velkého riftového údolí, a to na území na kterém se původně předpokládal vývoj afrických lidoopů (tzv. "West Side Story" profesorů Coppense a Kortlanda, kteří se značně nepohodli ohledně autorství tohoto, bohužel dnes již neplatného, modelu).

Nálezy archaických australopitéků z jižní Afriky

Velmi důležité jsou nálezy archaických australopitéků z jižní Afriky, z nejstarších vrstev naleziště *Sterkfontain* (Member 2, původně bylo stáří určeno téměř 3,5 milionu let, nové datování ukazuje ještě mnohem větší stáří – 4,0 – 4,2 milionu let). Na rozdíl od nálezů z Čadu bylo nalezeno více částí skeletu a dokonce jedna téměř úplná kostra (skelet nohy **Stw 573** se ukázal jako součást celé kostry). Bohužel, kostra **Stw 573** byla nalezena v kamenném bloku. S postupnou restaurací jednotlivých částí skeletu probíhá jejich analýza. Podle předběžných výsledků jsou tyto charakteristiky tohoto nálezu v mnoha rysech podobné afarským australopitékům, postupně se ukazují i některé specifické znaky. Jedná se nade vše pochybnost o zástupce skupiny archaických australopitéků. Není pochyb o tom, že jihoafrické nálezy prokazují existenci australopitéků i v jižní části afrického kontinentu a to od samého počátku evoluce australopitéků.

Velmi mnoho pak napovídají nové nálezy z jeskynního komplexu Sterkfontain – z jeskyně **Jacovec**, jejichž stáří rovněž přesahuje 4 miliony let. Vedle archaických znaků na nalezené lebce, nacházíme i některé velmi archaické, šimpanzům podobné znaky. Naopak postkranialní skelet má některé znaky odvozené, odlišné do jisté míry od afarských

australopitéků. Zvláště nápadný je dlouhý krček femuru, který je podobný mladším formám jihoafrických australopitéků.

Kenyanthropus platyops – překvapivý nález z jižní Afriky

Další nálezy archaických australopitéků, staré asi 3,5 milionu let, pocházejí z lokality **Lomekwi** v Keni. Nález vzbudil velkou pozornost, protože je svým charakterem lebky, alespoň podle názorů některých badatelů, zcela v protikladu s tím co bylo do té doby v rámci archaických australopitéků objeveno i z charakteristik, které se u archaických australopitéků předpokládají.

Jedná se o archaického australopitéka, který se podle dodnes provedených analýz vymyká některými znaky tomu, co jsme doposud u archaických australopitéků znali. Australopiték plocholící (*Australopithecus/Kenyanthropus platyops*) má, jak vyplývá i z druhového názvu, na rozdíl od ostatních archaických australopitéků zřetelně plochý obličej. Tento zvláštní tvar skeletu obličeje je způsoben zejména tím, že lící oblouky začínají více vpředu než je tomu u ostatních archaických australopitéků. V jiných znacích pak připomíná spíše staršího australopitéka turkanského (*A. anamensis*) než stejně staré afarské australopitéky. V dalších znacích pak vykazuje určité podobnosti s mnohem pozdějším, lidským, druhem, a to velmi diskutovaným druhem *Homo rudolfensis*. Australopiték plocholící měl však ještě velmi malý mozek, velikostí připomínající šimpanze.

Na základě uvedeného komplexu znaků někteří badatelé soudí, že se jedná o zástupce paralelně se vyvíjející linie vedoucí přímo od druhu *A. anamensis*, přes *Kenyanthropus (Australopithecus) platyops* až k jednomu ze zástupců ranných forem rodu *Homo*, druhu *Homo (Kenyanthropus) rudolfensis*.

Bohužel, zatím nemáme vůbec žádné informace o postkraniálním skeletu a ani o tvaru špičáků tohoto druhu, takže na definitivní závěry budeme ještě nějakou dobu čekat a poskytnou je nám až nové nálezy.

Mnozí badatelé však důrazně upozorňují, že zatím dobře neznáme variabilitu těchto ranných homininů a kusé informace, které o tomto druhu zatím máme, nás jen stěží opravňují provádět tak dalekosáhlé změny ve fylogenezi, které navíc mají řadu teoretických i praktických problémů. Navíc diskuse kolem ranných forem rodu *Homo* je stále velmi intenzivní a řada badatelů vůbec druh *Homo rudolfensis* vůbec neuznává jako platný druh. Vedle toho je třeba zdůraznit, že existuje prokazatelně řada velmi závažných rozdílů mezi australopitéky a rodem *Homo*, a řada typicky "australopitéčích" znaků existuje i u druhu *Kenyanthropus platyops*. Objevují se i hlasy, že rekonstrukce tohoto nálezu, který byl skutečně velmi fragmentární, není a ani nemůže být příliš přesná, stejně jako holotypu druhu *Homo rudolfensis*.

Jedna nebo více linií archaických australopitéků?

Naskytá se také otázka, zda specifický tvar obličeje, nebo jakýkoliv jiný jednotlivý znak, je fylogeneticky důležitější znak než velikost a charakter mozku nebo morfologie zubů. Mnozí badatelé jsou si jisti, že ve většině případů nikoliv, zvláště pak ne v případě velkého poškození fosilního materiálu.

Nicméně ať už bude status australopitéka plocholícího jakýkoliv, dnes není pochyb o tom, že od počátku vzniku archaických australopitéků existovalo několik různých forem archaických australopitéků, které osídlili většinu subsaharské Afriky. To může znamenat jediné. Australopitéci vznikli rozsáhlou a úspěšnou adaptivní radiací zhruba před 4,5 – 4,2 milionu let, která podle všeho souvisela s vymřením archaických homininů. Typický byl rozvoj adaptací skeletu na bipedii, velmi konservativní rozvoj kraniálního skeletu a mozku, které se za celou dobu prakticky neměnily a v mnohém se ještě podobaly šimpanzům.

Adaptivní radiace australopitéků ve svrchním pliocénu

Ve středním pliocénu archaičtí australopitéci, stejně jako řada dalších savčích skupin, vymírají. Vymírání některých skupin savců v tomto období považují paleoekologové a evoluční biologové za signál přicházejících fylogenetických změn v evoluci savců. Totiž v období mezi 3 a 2,6 miliony lety se začal výrazně měnit klimát, postupně se ochlazovalo a snižovalo se také množství srážek. Začínají se objevovat rozsáhlé oblasti pokryté savanovými a stepními formacemi. Objevují se nové typy středně velkých a velkých savců, včetně velkého množství druhů pozemních opic, většinou zástupců tribu *Papionini*. Podle většiny autorů prodělali hominini v tomto období další adaptivní radiaci, v jejímž průběhu se u australopitéků poprvé objevují typicky lidské znaky na lebce, zubech i postkraniálním skeletu.

Vznikají nové formy homininů, tzv. robustní australopitéci, „gracilní“ australopitéci s některými znaky podobnými rodu *Homo* (např. *A. sediba*, některé nálezy připisované *Homo habilis*, atd.) a různé formy rodu *Homo*. Moderní formy spodně pleistocénních homininů se podle všeho vyvinuly z afarských australopitéků, a mají mnoho společných znaků. Vznik robustních australopitéků mohl však být složitější a jako alternativu předpokládají někteří badatelé jejich vznik nezávisle na sobě, v jižní Africe z gracilních australopitéků (*A. africanus*) a ve východní z archaických robustních australopitéků.

Moderní CT analýzy však prokázaly pravděpodobný monofyletický vývoj robustních australopitéků (Villmoare, Kimbel 2011). Totiž prokázali, na rozdíl od starších názorů (např. Conroy 1996), že spodně pliocénní *Australopithecus africanus* se stavbou skeletu obličejové podstatně liší ode všech ostatních robustních australopitéků, takže lze předpokládat, že nebyl předkem robustních australopitéků a jihoafričtí i východoafričtí robustní australopitéci vznikli ze starobylé formy robustních australopitéků podobné *Australopithecus aethiopicus* na přelomu pliocénu a pleistocénu.

Všechny tři uvedené skupiny však mají mnoho společných znaků. Například mizí diastema a špičáky získávají typicky lidskou formu. Řezáky se zmenšují, stoličky zvětšují, a čelisti se zkracují. U některých skupin se také poněkud zvětšuje mozek. Avšak tento dříve všeobecně uznávaný rys pokročilých australopitéků není jednoznačně prokazatelný (Hawks 2011). Posouzení nálezů lebek které jsou dostatečně zachovalé a umožňují relativně přesnou rekonstrukci velikosti mozku ukazuje, že velikost mozku byla velmi proměnlivá, což nad jiné prokazují letité diskuze o nejstarších zástupcích rodu *Homo*. To by prokazovalo, a výzkum *A. sediba* to prokazuje dost jednoznačně, že evoluce samotné velikosti mozku se neoprávněně přeceňovala na úkor restrukturalizace mozku, která se zdá být u většiny pokročilých australopitéků i raných zástupců rodu *Homo* dobře doložitelná na sofistikovaných 3D vylitcích mozkovny.

U všech skupin se také rozvíjejí adaptace na bipední chůzi, pánev se dále rozšiřuje a dolní končetina se stává biomechanicky výhodnější pro tento typ lokomoce. Nicméně u všech pokročilých australopitéků i u homininů ze skupiny *Homo habilis* (někdy také řazených do rodu *Australopithecus* – *A. rudolfensis/habilis*) je charakter těchto pokročilých znaků odlišný od komplexu pokročilých forem rodu *Homo* (počínaje *H. ergaster/erectus*). Zejména u australopitéků to může spíše souviset se značným omezením stromových aktivit a zvýšením pozemních aktivit, včetně sezení, než s rozvojem výkonné bipedie lidského typu.

Ze srovnání jednotlivých skupin je zřejmé, že od samotného počátku se jednotlivé skupiny spodně pleistocénních homininů vyvíjejí zcela odlišným směrem a svůj adaptivní potenciál realizují v různých ekologických nikách. Zvláště patrné je to na robustních australopitécích a skupině *Homo ergaster/erectus*, avšak i *A. sediba* ukazuje řadu specifických

komplexů znaků (malé moláry, člověku podobný komplex pánev - femur, skelet nohy s velmi specifickými „nelidskými“ znaky), které naznačují jejich adaptaci na niky odlišné o robustních australopitéků i raných zástupců rodu *Homo*.

Jak ukazuje stavba lebky, a zvláště pak zubů, takzvaní robustní australopitéci se postupně ekologicky postupně specializovali a stali se úspěšnou skupinou homininů přežívající až do středního spodního pleistocénu (cca 1,4 milionu let). Robustní australopitéci si zachovali původní australopitéčí stavbu těla, výrazně se však zvětšuje velikost stoliček a třenových zubů, mění se jejich tvar a tloušťka sklovina, a mění se také tvar čelistí, které jsou stále mohutnější. Dochází i k přestavbě lebky, obličejová část se zkracuje a mohutní, zvětšuje se neurocranium, nejen však samotným zvětšováním mozku ale také vývojem mohutných kostních struktur a hřebenů.

Podle původního názoru měli být paralelní evoluční linií robustních australopitéků předci a nejstarší zástupci rodu *Homo*. Dnešní fosilní doklady však jednoznačně prokazují, že se rozhodně nejednalo o prostou diversifikaci, ale podle všeho vznikli tyto nové evoluční linie homininů adaptivní radiací na přelomu pliocénu a pleistocénu, tedy před cca 2,6 milionem let. Podle současných paleontologických, paleoklimatologických a geologických analýz došlo v tomto období k tak zásadním klimatickým a ekologickým změnám, že se ukázalo jako nutné posunout počátek čtvrtohor až na 2,59 milionu let. Tyto změny vedly nakonec i k adaptivní radiaci homininů, opic i dalších savčích skupin, které se musely přizpůsobit ke změnám klimatu a životu v jiných typech ekosystémů.

V linii vedoucí k rodu *Homo* se to projevilo v přestavbě celého organismu. Tělo se zvětšuje, mění se jeho stavba a proporce. V první řadě se prodlužují dolní končetiny a zmenšují se zuby. Postupně se dále zvětšuje mozek a tím i neurocranium, zkracuje se a zmenšuje, „gracilizuje“, kostra obličejové, a relativně se zkracují končetiny horní. Celá kostra se stává štíhlejší, postava se zvětšuje jak co do výšky, tak i do hmotnosti. Tělo prvních zástupců rodu *Homo* získává charakteristický lidský tvar a proporce a také se objevuje soustavná výroba kamenných nástrojů, které se soustavně objevují na většině důležitých nalezišť kde se rod *Homo* nachází.

Pokročilí australopitéci

Robustní australopitéci

Robustní australopitéci se v mnoha podstatných znacích velmi odlišují jak od afarských australopitéků, tak od raných forem rodu *Homo* a nerobustních australopitéků jako je *A. sediba* nebo *A. garhi*. Tato skupina pokročilých australopitéků, též některými autory řazená do rodu *Paranthropus* (Bernard Wood, Fred Grine), se člení do dvou forem – tzv. robustních australopitéků *Australopithecus robustus* (původně rod *Paranthropus*) a tzv. hyperrobustních australopitéků *Australopithecus boisei* (původně rod *Zinjanthropus*).

První z nich pocházejí z jihoafrických lokalit, druzí pak z nalezišť ve východní Africe. *Australopithecus boisei* je v mnoha znacích výrazně robustnější než jihoafrický *A. robustus*. Předpokládá se, že robustní australopitéci vznikli ze starobylejší východoafrické formy druhu *Australopithecus aethiopicus* (první nález lebky tohoto druhu byl popsán jako Black Skull - Černá lebka). Někteří badatelé se však domnívají, že předchůdcem robustních australopitéků mohli být jihoafričtí gracilní australopitéci druhu *A. africanus* a *A. aethiopicus* byl paralelní formou vzniklou přímo z archaických australopitéků. Zdá se však, že byt' má *A. africanus* některé znaky robustních australopitéků, nebyl s nimi podle všeho fylogeneticky příbuzný (Villmoare, Kimbel 2011), spíše navazoval na některé jihoafrické archaické australopitéky (např. Stw 252 – Johanson, Edgar 1996). Z tohoto důvodu budeme považovat druh *A.*

africanus za tzv. přechodová či archaická forma jejíž fylogenetické vztahy jsou zatím nevyjasněné.

V každém případě byla pro celou tuto skupinu typická tzv. megadoncie, tedy disproporční zvětšování zubů a čelistí spojené s výrazným ztlušťováním skloviny zubů a přestavbou obličejové části skeletu, kdy vznikl charakteristický komplex širokého vertikálního obličej se specializovanými zpevňujícími strukturami, které umožňovaly efektivní využití mohutného žvýkacího aparátu. Pro robustní australopitéky jsou typické velké, robustní až obrovské dolní čelisti, relativně malé řezáky, výrazně zvětšené zuby třenové a stoličky (stolička může být až 2x2 cm velká) s velmi silnou sklovinou. Elektronmikroskopické analýzy otěru zubů prokazují časté pojídání méně kvalitní tužší potravy, ve větší míře rostlinného původu s eventuální příměsí písku nebo analogických látek, které zvyšovaly otěr skloviny.

Obličej robustních australopitéků je z profilu velmi krátký a téměř vertikální. Na obličejí jsou dva výrazné vertikální kostěné pilíře procházející v blízkosti nosního otvoru, které jsou považovány za kostěné zpevnění obličejové části zvyšující biomechanickou odolnost horní čelisti vůči vertikálním tlakům. Jařmové oblouky začínají dosti vpředu, čímž se obličej rozšiřuje a získává charakteristický plochý tvar. U většiny lebek robustních australopitéků je patrný nízký sagitální hřeben a velmi široké a robustní jařmové oblouky. Jak ukazují současné nálezy této skupiny homininů z jižní Afriky je pravděpodobné, že samice měly tyto kostěné hřebeny ve srovnání se samci mnohem menší, nebo, což je pravděpodobnější, jim chyběly úplně. Objem mozku se ve srovnání s archaickými australopitéky poněkud zvětšil a u pokročilých forem *A. robustus* a *A. boisei* dosahoval průměrných hodnot přes 500 cm³.

Pro robustní australopitéky je typická i poměrně dlouhá robustní horní končetina se stavbou ruky morfologicky daleko bližší člověku než měli afarští australopitéci. Na horní končetině pokročilých australopitéků nejsou žádné vysloveně archaické znaky a ani znaky, které by naznačovaly přizpůsobení šplhání. Dolní končetiny nesou některé strukturální znaky, které potvrzují efektivnější adaptaci skeletu na dvojnou chůzi, avšak prakticky žádné vyloženě starobylé znaky. Pánev je podobnější lidské než pánev archaických australopitéků, i když je stále relativně širší a méně hluboká.

Bipedie robustních australopitéků byla zřejmě poněkud vyspělejší než bipedie afarských australopitéků. Zřejmě i proto, že tito australopitéci žili již v otevřenějších typech ekosystémů a pohybovali se většinou po zemi.

Robustní australopitéci byli poněkud menší než afarští, zvláště samci, kteří zřídka dosahovali výšky 140 cm a hmotnosti přes 45 kg. Tato skupina žila ve východní a zřejmě i jižní Africe sympatricky s rodem *Homo*. U robustních australopitéků nebyla prokázána výroba kamenných nástrojů.

Australopithecus africanus

Druh homininů nazvaný vědci *Australopithecus africanus* byl objeven ve dvacátých letech minulého století v jižní Africe a byl vůbec prvním objeveným druhem australopitéků. Od té doby se fylogenetické postavení tohoto druhu několikrát změnilo. Dlouhou dobu byl tento australopiték pokládán za žhavého kandidáta na předka rodu *Homo*. Také z tohoto důvodu byli tehdy známí australopitéci děleni na dvě skupiny, člověku příbuzné gracilní australopitéky a specializované robustní australopitéky. Na základě podrobných analýz početných nálezů australopitéků, archaických i moderních, z devadesátých let minulého století, byli tito hominini, tedy „gracilní australopitéci“, které v současnosti reprezentuje jediný jihoafrický druh - *Australopithecus africanus*, řazeni do linie robustních australopitéků, a to především z důvodu existence „pilířovitých“ struktur na skeletu obličej a relativně velkých premolárů a molárů.

Současné analýzy ukazují, že jediným „moderním“ znakem je zmenšený špičák, mnohé znaky, zejména stavba skeletu obličejové, se podstatně liší od robustních australopitéků *sensu stricto* (Villmoare, Kimbel 2011).

Názor o blízké příbuznosti robustních a gracilních australopitéků (*A. africanus*) sdílí dnes mnoho paleoantropologů, ale, jak už jsme zmínili, typické „robustní“ znaky v archetypální podobě nacházíme jen na čelistech a zubech, ve stavbě obličejového skeletu nacházíme řadu morfologických odlišností (Villmoare, Kimbel 2011). Tento druh je tedy může být teoreticky považován za eventuálního nejstaršího možného zástupce skupiny robustních australopitéků *sensu lato*, ale daleko pravděpodobnější je, že se jedná o vrcholovou formu archaických australopitéků, jistou obdobu východoafrického *Kenyanthropo*. Předpokládá se, že žil pouze v jižní Africe v období před 3 až 2,5 milionů let. Tato forma australopitéků vymírá na přelomu pliocénu a pleistocénu, a podle všeho bez jakýchkoliv přímých fylogenetických vazeb na pokročilé australopitéky.

U tohoto druhu můžeme již nalézt některé morfologické znaky, které nalézáme u robustních australopitéků, některé velmi málo výrazné, jiné – zejména ty na skeletu obličejové – jsou pouze vnějškově podobné robustním australopitékům. Například čelisti i zuby jsou již zvětšené, ale zdaleka nedosahují olbřímích rozměrů pozdějších robustních australopitéků. V některých znacích jako je stavba obličejové, chybění kostěných hřebenů, a strukturou lebečních žilních splavů se *A. africanus* dosti podobá rodu *Homo*, podle všeho se však jedná o homoplasie, tedy paralelně vzniklé znaky. Moderní výzkumné techniky však pomohly nalézt u gracilních australopitéků některé struktury na lebce, které byly podobné robustním australopitékům a odlišné od linie rodu *Homo*. Nejpravděpodobnější tedy je, že se jednalo o australopitéka, který vznikl ve středním pliocénu v oblasti jižní Afriky a na konci pliocénu vyhynul.

Nálezů druhu *Australopithecus africanus* jsou poměrně hojné, i když většina z nich pochází především z jednoho jihoafrického naleziště, lokality *Sterkfontain*. V současné době máme k dispozici kromě několika pozoruhodně úplných lebek, také řadu částí skeletu postkranálního, například dvě částečně zachovalé kostry. Některé analýzy kostry trupu a končetin naznačují, že gracilní australopitéci mohli být méně specializovaní, než fylogeneticky mladší robustní australopitéci, a že jejich stavba těla podobnější nejstarším zástupcům rodu *Homo* a člověku podobným australopitékům než stavbě těla robustních australopitéků. Mnoho takových závěrů vycházelo mimo jiné už z charakteristik prvního nálezu australopitéků, dětské lebky z *Taung*. Interpretace dětského materiálu je ale sama o sobě obtížná a proto je třeba ho posuzovat velmi obezřetně a mnohá fakta nasvědčují tomu, že podobnost této lebky s člověkem je juvenilním charakterem lebky a nikoliv fylogenetickou podobností.

Skutečné fylogenetické blízkosti gracilních australopitéků a rodu *Homo* příliš nenasvědčují ani nejnovější nálezy druhu *Australopithecus africanus*, které ukazují, že se gracilní australopitéci od robustních v některých znacích, například stavbou postkranálního skeletu, příliš nelišili. Zatím toho víme poměrně málo o pohlavních rozdílech u gracilních australopitéků, i když nález lebky samce *Stw 505* (Mr. Ples) naznačuje, že pohlavní rozdíly byly u tohoto druhu homininů asi poněkud větší než se dříve předpokládalo. Tento stav byl typický pro archaické australopitéky, takže ho nakonec lze předpokládat i u pliocénního druhu *A. africanus*.

Je téměř jisté, že gracilní australopitéci neměli nějakou složitější materiální kulturu, jak tvrdil jejich objevitel Raymond Dart, a už vůbec ne kulturu osteo-donto-keratickou kulturu, tedy prakulturu tvořenou částmi skeletu nebo rohy a parohy zvířat. Tito hominini byli, stejně jako většina raných homininů, zřejmě všežraví tak jako jsou šimpanzi, ale rozhodně soustavně nelovili za pomoci nástrojů.

Nálezy druhu *Australopithecus africanus* známe z některých jihoafrických, ale možná i východoafrických, lokalit. V případě jihoafrických lokalit je v mnoha případech stále poměrně obtížné určit absolutní stáří nálezů. Moderní datovací metody spolu s metodami biostratigrafickými však ukazují většinou na stáří mezi 3 – 2,8 miliónu let, některé nálezy však mohou být i mladší až do 2,5 miliónu let. Dnes je jasné, že ve všech případech jde u jihoafrických gracilních australopitéků o spodně pliocénní stáří, což by také odpovídalo některým nálezům "gracilních" australopitéků z východní Afriky, například z Omo. Byli tedy mladší než afarští australopitéci a starší než australopitéci pokročilí.

Podrobné analýzy naopak stále více prokazují u tohoto druhu řadu archaických znaků, což nutně vede k závěru, že gracilní australopitéci byli méně pokročilí, než jsme se dříve domnívali. Jejich mozek, například, nebyl výrazně větší než u afarských australopitéků (cca 440 – 450 cm³), i když nález lebky **Stw 505** (505 – 515 cm³) prokazuje, že k jistému zvětšení objemu mozku mohlo dojít i u gracilních australopitéků.

Podle charakteru nálezu druhu *A. robustus* z lokality **Drymolen** se gracilní australopitéci podobali nejspíše samicím fylogeneticky mladších robustních australopitéků.

Zatím nevíme, kde robustní australopitéci vznikli, ale podle všeho se vyvíjeli jako vrcholová forma paralelně v jižní a východní Africe. Zatím nemáme žádné přesvědčivé důkazy, které by naznačovaly zda robustní australopitéci vznikli ve východní Africe odkud známe nejstarší známou formu *A. aethiopicus* a navíc je nutno vznik skupiny robustních australopitéků chápat v souvislosti se vznikem dalších skupin australopitéků a rodu *Homo* a adaptivní radiací savců ve svrchním pliocénu, tedy v období mezi 3.0 až 2,6 miliónu let.

Prvním nálezem gracilního australopitéka vůbec byl světoznámý nález dětské lebky z lokality **Taung** v roce 1926. Velmi důležité nálezy takzvaných gracilních australopitéků pak poskytly lokality **Sterkfontain** a **Makapansgat**. Z lokality v jeskyním komplexu Sterkfontain známe několik set nálezů, které reprezentují mnoho desítek jedinců. Zvláště důležité jsou částečně zachovalé skelety **Sts 14** a **Stw 431**. Důležité jsou nálezy ženských lebek **Sts 5** (Mrs. Ples – první nález dospělého gracilního australopitéka) a **Sts 71** a mužské lebky **Stw 505** (Mr. Ples), které umožňují popsat stupeň pohlavních rozdílů u gracilních australopitéků.

Velký význam má částečně zachovalá lebka **Stw 252**, která má řadu pokročilých rysů na neurocraniu, ale mnohem méně takových znaků na skeletu obličeje a velmi archaické zuby s relativně velkým přečnívajícím špičákem (nalézáme i některé velmi starobylé znaky podobné archaickým australopitékům z jeskyně Jacovec). Není zatím jasné, zda se jednalo o nejstarobylejší formu gracilních australopitéků, vysloveně přechodovou formu raných homininů nebo o reliktní formu australopitéků archaických. Podobným problémem je také interpretace nálezu kostí koleního kloubu **Stw 514**, které mají také velmi archaický charakter.

Australopithecus aethiopicus

Australopithecus aethiopicus je nejstarším známým východoafrickým druhem robustních australopitéků nebo východoafrickým jejich předchůdcem. Tento druh homininů žil před 2,7 až 2,3 miliónů let, tedy na přelomu pliocénu a pleistocénu. Měl některé znaky typické pro robustní australopitéky jako jsou velké premoláry a moláry se silnou sklovinou a mohutné lícni oblouky a hřebeny na lebce. Jeho přímé zařazení do robustních australopitéků je však stále přemětem vědecké diskuze, protože vedle znaků typických pro robustní australopitéky, má také celou řadu znaků velmi podobných afarským australopitékům, jako například prognátní obličej s dlouhými čelistmi, charakteristický nízký a dlouhý tvar neurokrania a velmi nízkou mozkovou kapacitu okolo 400 – 420 cm³. Nicméně i stavba obličeje, jakkoliv archaická, má znaky typické pro robustní australopitéky (Villmoare, Kimbel 2011).

Bohužel, naše informace o tomto druhu jsou stále ještě velmi neúplné. Víme málo o variabilitě lebky i zubů, o rozdílech mezi pohlavími a skutečně jen velmi málo o stavbě jejich těla a charakteristikách jejich postkraniálního skeletu. Přirozeně vzniká otázka, zda tito australopitéci měli také archaické znaky na ruce a nohou, a zda byli ještě schopni častěji šplhat na stromy tak jako archaičtí australopitéci.

Nález postkraniálního skeletu naznačují, stejně jako skelet lebky, že také stavba těla a kosti končetin měly některé archaické znaky podobné afarským australopitékům. Je možno se také domnívat, že pohlavní rozdíly byly poměrně velké, protože robustní kosti, zřejmě samčí, ukazují na jedince s hmotností výrazně přesahující 50 kg. To by ukazovalo na fylogenetickou příbuznost s archaickými australopitéky, jejichž samci byli značně větší než samice a také mohli dosahovat hmotnosti okolo 50 kg.

Většina nálezů tohoto druhu pochází z lokalit na západním břehu jezera *Turkana*, například z lokality *Lomekwi*, známe také ale některé nálezy *Australopithecus aethiopicus* z lokality *Omo* v jižní Etiopii a řadu dalších fragmentárních nálezů z této lokality, které podle všeho také patří k tomuto druhu australopitéků. Nejdůležitějším z nálezů tohoto druhu homininů je patrně nález takzvané "černé lebky" (Black Skull – **KNM WT – 17000**), který patří nejen mezi nejúplnější nálezy lebek australopitéků: Na této lebce jsou velmi dobře patrné právě zmiňované archaické znaky jako velmi zkosený prognátní obličej a dlouhá nízká lebka s řadou rysů typických pro *A. afarensis* (Wolpoff 1999). Neméně důležité jsou ovšem přirozené výlitky mozku nalezené spolu se zbytky lebek o něco později než vlastní nález Black skull.

Výše uvedená fakta jsou také důvodem proč se například Milford Wolpoff a Henry McHenry domnívají, že *A. aethiopicus* nepatří do linie robustních australopitéků. Podle nich tento druh vznikl v rámci adaptivní radiace homininů ve východní Africe přímo z druhu *A. afarensis* nezávisle na robustních australopitécích, a "robustní" znaky vznikly paralelně. To však nejnovější analýzy skeletu obličejové oblasti nepotvrdily, naopak se zdá, že právě tento druh australopitéků představoval nejstarší zástupce linie robustních australopitéků.

V období mezi 2,4 – 2 miliony let se v různých částech Afriky objevují pokročilejší druhy takzvaných robustních australopitéků, které se již ve všech znacích výrazně liší od afarských australopitéků a v některých se dokonce podobají rodu *Homo*. Zda jsou tyto druhy skutečně potomky druhu *A. aethiopicus* nebo zda vznikly z jiných předků a *A. aethiopicus* reprezentuje pouze jejich vzdáleného příbuzného není stále příliš jasné.

Jisté je, že v průběhu tohoto období, ve svrchním pliocénu, vznikl jeden druh robustních australopitéků, *Australopithecus robustus* v jižní Africe a druhý hyperrobustní druh *Australopithecus boisei* v Africe východní. Tyto dva druhy pak žily, často společně s různými druhy rodu *Homo*, více jak jeden milion let.

Australopithecus robustus

Tento druh australopitéků je typický mohutnými čelistmi a plochým kostěnými strukturami (kostěné pilíře – bone pillars) zesíleným obličejem, malými řezáky a špičáky a absolutně i relativně značně velkými třenovými zuby a ještě většími stoličkami. Žil výhradně v jižní Africe zhruba v období od 2,2 do 1,5 milionu let.

Australopithecus robustus měl velké, vpředu posazené jařmové oblouky a plochý poměrně vertikální obličej se dvěma zřetelnými zpevňujícími kostěnými pilíři. Třenové zuby a zejména stoličky jsou neproporcionálně velké, vysloveně megadontní, a mají také velmi silnou sklovinu. Ve srovnání se stoličkami jsou řezáky velmi malé.

Čelisti jsou ve srovnání se zástupci rodu *Homo*, ale i ostatními fylogeneticky staršími druhy australopitéků, skutečně robustní a velké. Velikost mozku je vzhledem k druhu *A.*

africanus relativně i absolutně větší (cca 510 – 520 cm³, ale v údajích je značná variabilita D'Amore et al. 2001). Velikostí postavy i proporcemi se ale *A. robustus* od druhu *A. africanus* příliš nelišil, což dokazuje, že se mozek v průběhu evoluce robustních australopitéků mírně relativně zvětšoval, ale absolutní významnější zvětšování velikosti mozku je po vyhodnocení doposud známých nálezů zřejmě neprůkazné (Hawks 2011).

Postkraniální skelet tohoto druhu robustních australopitéků je velmi podobný gracilním australopitékům. Nové nálezy z lokality *Drymolen* (Orfeus – **DNH 8** a Euridika – **DNH 7**) ukazují, že velikostní i tvarové rozdíly mezi samci a samicemi byly zřejmě větší než se předpokládalo, stejně jako u gracilních australopitéků. Samice byly menší než samci, měly méně robustní čelisti a na lebce neměly výrazné kostěné hřebeny jako samci. To by pak znamenalo, že mnohé enigmatické nálezy spodně pleistocénních australopitéků z východní Afriky by mohly být samice robustních australopitéků, a právě tak i některé nálezy s výhradami řazené do raných forem rodu *Homo*.

Tento druh je dobře znám z několika jihoafrických lokalit jako je *Swartkrans*, *Kromdraai*, *Drymolen* a *Gladysvale*, které poskytly fosilizované zbytky skeletu několika set jedinců. Zvláště naleziště *Swartkrans* poskytlo velké množství fosilních nálezů tohoto druhu. Podle některých autorů existují určité rozdíly mezi robustními australopitéky ze *Swartkrans* a *Kroomdraai*, dříve klasifikovanými do dvou druhů *A. robustus* (Swartkrans) a *A. crassidens* (Kroomdraai). Bohužel, kromě několika poměrně dobře zachovalých lebek (např. **SK-48**, **SK-46**, **TM 1517**, **DNH 7**), se jedná o poměrně fragmentární a nekompletní materiál, a proto je možné, že rozdíly na postkraniálním skeletu a také pohlavní dimorfismus v této skupině homininů mohl být výraznější, než ukazují současné nálezy.

Australopithecus boisei

Tento druh australopitéků, *Australopithecus boisei*, který se objevuje ve východní Africe v období spodního pleistocénu od 2,3 do nejméně 1,4 milionu let, bývá některými paleoantropology nazýván hyperrobustní australopitéci. Je to proto, že všechny znaky typické pro jihoafrické robustní australopitéky jsou u tohoto druhu jakoby zvýrazněné a zvětšené co do velikosti. Tito robustní australopitéci nemají velké, ale mají doslova mohutné dolní čelisti, obrovské stoličky a velké zuby třenové, mohutné jařmové oblouky a výrazné kostěné hřebeny.

Skelet obličej je z profilu výrazně vertikální, široký a plochý. Stavbou těla i velikostí však byli tito australopitéci velmi podobní svým jihoafrickým příbuzným, tedy robustním australopitékům. I když počtem nalezených skeletů nijak nepřevyšují nálezy z jižní Afriky, lebky i další části skeletu z východní Afriky jsou často lépe zachovalé, také proto, že jsou nalézány ve geologických vrstvách v půdě a nikoliv v hornině jako v jižní Africe. V současné době máme k dispozici dokonce i několik částečně zachovalých skeletů (**KNM-ER 1500**), i když stav jejich zachovalosti není příliš uspokojivý.

Proto informace o stavbě těla i lebky jsou mnohem úplnější, než u jihoafrických australopitéků. Stejně jako u jihoafrických robustních australopitéků má i tento druh poměrně velký mozek (502 cm³ – k dispozici je větší počet vhodných lebek, přesto velikost je méně variabilní než u jihoafrických robustních australopitéků). Velikost postavy je srovnatelná s gracilními i robustními australopitéky, tedy samci byli zřejmě menší než samci afarských australopitéků (předpokládá se výška od 130 do 150 cm), samice byly zhruba stejně velké (tedy průměr mezi 120 – 130 cm). To potvrzuje obecnou tendenci ke jistému relativnímu zvětšování mozku u robustních australopitéků. Podobně extrémní velikost čelistí, zubů třenových a zejména stoliček potvrzuje tendenci robustních australopitéků k výrazné megadoncii a neproporčnímu zvětšování čelistí, zejména mandibuly.

I když existují mezi pokročilými robustními australopitéky zjevné podobnosti, a zřejmě i znaky svědčící o jejich příbuznosti, nacházíme mezi oběma skupinami také řadu rozdílů ve stavbě lebky, zejména její obličejové části, mandibuly i zubů. Někteří badatelé soudí, že to jsou znaky vzniklé v důsledku extrémní robusticity čelistí i premolárů a molárů, jiní se domnívají, že se jedná o znaky dokumentující možná i fylogenetické rozdíly mezi oběma druhy, tedy jejich paralelní vývoj v jižní, respektive ve východní Africe. Druhá hypotéza se však dnes zdá méně pravděpodobná, i když je zřejmé, že se oba druhy robustních australopitéků se musely odštěpit již v raném pleistocénu v období mezi 2,6 až 2,3 milióny let a dále se vyvíjet v obou regionech nezávisle.

Mezi nejznámější naleziště hyperrobustních australopitéků patří *Oduvai Gorge* (Olduajská rokle) v Tanzánii, historicky první naleziště robustních australopitéků ve východní Africe, kde byl nalezen počátkem šedesátých let první robustní australopiték z východní Afriky, lebka **OH 5** (Louskáček – Nutcraker). Důležitý je i 1,4 milionu let staré čelisti z tanzanské lokality **Peninj**. Nejdůležitějším nalezištěm robustních australopitéků jsou však asi *Koobi Fora* a další lokality z východního i západního břehu jezera *Turkana* v Keni (i vzdálenějšího okolí), které poskytly stovky nálezů australopitéků druhu *A. boisei*, například dobře zachovalé lebky **KNM ER – 405**, **KNM ER – 732**, **KNM ER – 13750** a **KNM ER – 23000** a částečně zachovalý skelet **KNM ER – 1500**.

Důležité nálezy poskytly i lokality *Konzo-Gardula* (nejmladší spolehlivě datovaná lokalita datovaná na 1,4 milionu let) a *Omo* v Etiopii a *Malema* v republice Malawi (stáří 2,3 – 2,4 milionu let). Zvláštní význam má velmi dobře zachovalá lebka ze spodně pleistocénního naleziště *Konzo-Gardula* (**KGA-10**), která reprezentuje podle všeho nejmladší nález robustních australopitéků vůbec. Toto etiopské naleziště však také poskytlo velké množství acheullenských nástrojů, zřejmě nejstarších známých nástrojů tohoto typu, což nade vší pochybnost prokazuje, že robustní australopitéci žili nejméně půl miliónu let společně a snad i sympatricky s lidským druhem *Homo erectus*. Naopak nález 2, 3 milionu let staré části horní čelisti z malawské lokality *Malema* (**HPCR MC 911**) představuje zřejmě nejstarší nález druhu *A. boisei*, a možná i jakýsi záznam migračního mostu homininů mezi jižní a východní Afrikou.

Robustní australopitéci a adaptivní radiace homininů na konci pliocénu

Specializovaní robustní australopitéci byli po desetiletí považováni za skupinu protikladnou „gracilním“ australopitékům, později pak raným formám rodu *Homo*, se kterými pravděpodobně žili mnoho set tisíc let sympatricky. Skutečnost však je mnohem složitější.

Prvním problémem je, že zřejmě existoval výrazný tvarový sexuální dimorfismus mezi samci a samicemi, což je mezi hominini poměrně neobvyklé a napovídá to o možném adolescentním spurtu samců, podobně jako u orangutanů. Nemůžeme vyloučit ani existenci pro jiné hominini netypické sociální organizace.

Druhým problémem jsou etiopští australopitéci, jejich stavba lebky je velmi archaická a doslova v protikladu s „moderní“ vývojem čelistí a zubů, jak s megadoncií, tak, a to především, se zmenšením špičáků a řezáků. Tento druh má však také výrazný sagitální hřeben. Nečetné kosti končetin ukazují na možnost velkých velikostních rozdílů, které nejsou u známých nálezů robustních australopitéků zdaleka tak výrazné.

V posledních letech se stále častěji objevují nálezy ranně pleistocénních australopitéků, kteří nejsou robustní, ale ani to nejsou typičtí zástupci rodu *Homo*. Mnozí z nich mají řadu znaků podobných rodu *Homo*. Do této skupiny patří i sporní zástupci raných forem rodu *Homo*, jako je OH-62 nebo maxilla z Afaru A.L. 666-1.

Na konci nejstaršího období pleistocénu se pak okolo 1,9 milionu let objevují minimálně dva lidské druhy – velmi archaický a systematicky stále sporný *Homo habilis/rudolfensis* a pokročilejší, člověku mnohem příbuznější *Homo erectus/ergaster*.

Každá ze zmíněných skupin měla pravděpodobně jiné ekologické nároky, což potvrzuje například koexistence robustních australopitéků a nejstarších forem rodu *Homo* nebo velmi specifické a nezvyklé adaptace u *A. garhi* a *A. sediba*.

Tato systematická i ekologická různorodost homininů napovídá, že na konci pliocénu, kdy dochází ke změnám klimatu i ekosystémů, ve kterých hominini žili, došlo k adaptivní radiaci, která se projevila, stejně jako v případě předchozích radiací, vznikem několika odlišných forem homininů a formování prvních skutečně lidských druhů.

„Gracilní“ australopitéci s některými znaky podobnými rodu *Homo*

Ve spodním pleistocénu nacházíme některé nálezy, které v mnohém vybočují z „evolučního klíše“. Mají totiž některé znaky, které jsou velmi podobné člověku a jiné, které jsou zcela mimo variabilitu jak nejstarších lidských forem tak robustních australopitéků. První ukázkou byl stále diskutovaný nález **OH-62** některými badateli pro jistotu „uklizený“ do dubiózního druhu *Australopithecus habilis*. Hlava lidská, tedy aspoň trochu, tělo australopitéčí. Ještě více matoucí je pak *Australopithecus garhi*, který má prodloužené dolní končetiny a extrémně (na hominina samozřejmě) dlouhé horní končetiny. Badatelé se vždy snažili vypíchnout člověku podobné znaky a „upíchnout“ takové nálezy v rámci linie rodu *Homo*, ale často bylo těžké takový krok zdůvodnit, protože vždy se nutně muselo přihlídnout k tomu, že tito homininé měli mnoho znaků blízkých australopitékům a nikoliv člověku. Takový typ podivný typ australopitéků prostě nikdo nepředpokládal, nicméně nález *Australopithecus sediba* ukázal, že, ať už se nám to líbí nebo ne, po Africe běhalo víc typů australopitéků než jsme kdy předpokládali.

Australopithecus garhi

Nejbližším předkem rodu *Homo* byl pravděpodobně *Australopithecus garhi* z východní Afriky, druh australopitéka, který se od ostatních australopitéků výrazně odlišuje rodu *Homo* podobnou stavbou těla a dalšími vlastnostmi skeletu a chování. Nález pochází z vrstev starých zhruba 2, 5 milionu let tedy z počátku pleistocénu. *Australopithecus garhi* měl ještě některé starobylé znaky na lebce, poměrně dlouhé čelisti a velké zuby třenové i stoličky. Podle počítačové rekonstrukce měl ještě relativně malý mozek o objemu 450 - 500 cm³. Porovnáme-li však tuto velikost mozku s velikostí mozku jiných podobně starých homininů, *A. aethiopicus* nebo *A. africanus*, pak by nás menší velikost mozku, i tak poněkud větší než u ostatních obdobných homininů, neměla překvapit. Navíc, rekonstrukce není přesná a již poněkud vyšší hodnoty objemu mozku, tedy hodnoty okolo 500 cm³ by byly již bez problému v rámci variability raných forem rodu *Homo*.

Tento druh zřejmě neměl vysokou postavu (asi 135 – 140 cm), i když z jediné kostry nelze usuzovat na variabilitu druhu, mohlo jít například o samici. Měl dlouhé stehenní kosti a i dolní končetiny jako takové. Horní končetina naopak má některé starobylé znaky a je neobyčejně dlouhá, zejména humerus, ale i kosti předloktí. Morfologie humeru i jeho proporce jsou, na rozdíl od femuru, v některých znacích stále ještě podobné archaickým australopitékům. Délka horní končetiny je na hranici rámce variability doposud popsaných fosilních homininů. Důvody pro prodloužení dolních i horních končetin jsou zatím nejasné. Velikost mozku a jeho variabilita je zatím prakticky neznámá, protože jediné relativně zachovalé kranium je v části mozkové velmi fragmentární a neúplné.

Australopithecus garhi však byl prvním nepochybným výrobcem kamenných nástrojů, i když kamenné nástroje nebyly nalezeny in situ, ale v identických vrstvách asi 10 km od této lokality (lokality Gona). Používání kamenných nástrojů však bylo prokázáno trasologicky. Na několika stech kostí byly totiž nalezeny vrypy jasně svědčící o používání nástrojů. *A. garhi* byl tedy výrobcem kamenných nástrojů, kterými například prokazatelně odřezával maso od kostí. Shrneme-li všechny pokročilé a starobylé znaky, vzniká otázka jaké mohl mít tento druh australopitéků fylogenetické vztahy s ranými druhy rodu *Homo*, protože vlastně nevíme, zda dlouhé dolní končetiny a používání nástrojů má vůbec nějaký vztah k podobným znakům známým u raných forem rodu *Homo*.

Australopithecus sediba

V roce 2010 popsán nový druh australopitéků *Australopithecus sediba* nalezený na jihoafrické lokalitě Malapa. V 1,98 milionu let starých sedimentech byly nalezeny zbytky několika jedinců, dva velmi dobře zachovalé fragmentární skelety a fragmenty několika dalších jedinců. V současné době byly podrobně popsány dva částečně zachované skelety, skelet raného pubescenta MH-1 (věk odpovídá cca 12 – 13 let současného člověka) a skelet dospělé ženy MH-2.

Lebka je dobře zachovalá pouze u nedospělého jedince. Je poměrně gracilní, má převahu znaků typických pro australopitéky, ale také některé blízké rodu *Homo*. Vzhledem k tomu, že se nejedná o dospělého jedince je nutno předpokládat, že některé typické znaky ještě nebudou plně rozvinuté. Lebka je natolik kompletní a zachovalá, že umožňuje poměrně přesnou rekonstrukci výlitku mozkovny. Bohužel schází prakticky celá týlní oblast a pravá část lebky je málo zachovaná. Zuby jsou zachované pouze zčásti, lépe u nedospělého jedince. Řezáky a špičáky jsou velikostí i strukturou v zásadě podobné *A. africanus*. Premoláry a moláry jsou relativně velmi malé a mají směsici australopitéčích a člověku podobných znaků.

Mozek je sice malý, má asi 420 cm³, ale mnohé struktury prokazují reorganizaci mozku podobnou raným formám rodu *Homo*, změny mohou souviset se specifickými formami lokomoce, které je možno vidět na horní i dolní končetině. Specifické jsou také prominentní párové záhyby ve frontální oblasti mozku velmi podobné jako u *Homo floresiensis*. Mozek má sice v zásadě velikost i obecnou stavbu typickou pro australopitéky, možná je o něco menší než bychom u pokročilého australopitéka předpokládali (diskuse viz Hawks 2011), ale zato fronto-orbitální oblast vykazuje jasné znaky restrukturalizace. Navíc se jedná o poměrně malého jedince, takže relativní velikost mozku by měla být plně v rámci pokročilých australopitéků.

Ruka má mozaiku některých dosti archaických znaků, zřejmě vhodných ke šplhání, a znaků člověku podobných, především palcovou partií a osvalení thenaru vhodné k přesnému úchopu protistojným palcem (presicion grip), tedy vhodných k výrobě technologicky pokročilejší kamenné kultury - oldovánu.

Pánev je velmi podobná pánvi lidské, není extrémně široká jako u jiných australopitéků. Podle znaků na pánvi je nedospělec zřejmě muž a dospělý jedinec žena (některé znaky by mohly naznačovat opakované porody). Kost kyčelní měla člověku podobný tvar i mnohé další znaky, stydká kost však byla relativně dlouhá a morfologií podobná australopitékům. U nedospělého jedince je typicky lidské zesílení pánevní kosti (buttressing of pelvis - sloupovitá struktura zesilující pánev), u dospělé ženy tato struktura schází. Přes prokazatelně malý mozek nedospělce se zdá, že pánev ženského jedince byla schopna rodit fetus s větším obsahem mozkovny, než tomu bylo u ostatních druhů australopitéků. Krček femuru je, stejně jako u australopitéků, relativně dlouhý. V celkové struktuře jsou obě pánve velmi podobné pánvi

lidské. Existují dvě možnosti interpretace takové stavby pánve - buď se jedná o fylogenetickou příbuznost s rodem *Homo*, a nebo je to homoplasie – tedy struktury vznikly paralelně.

Kostra nohy je spíše archaická, kost patní má malý patní hrbol a řadu archaických znaků. Talus pak ukazuje na poměrně vysokou pohyblivost, signalizující lepší ohebnost nebo pružnost kostry nohy. Zároveň ale existují důkazy pro existenci člověku podobného *ligamentum platane*, které je důležité pro stabilizaci střední části nohy - tedy existovala něco jako primitivní nožní klenba, ale bez výrazné paty. Stavba hlezenního kloubu je v podstatě lidská a nepřímou indikuje valgózní pozici femuru typickou pro rod *Homo*. Můžeme předpokládat i jakousi archaickou klenbu nožní. Kombinace stavby hlezenního kloubu a malého patního hrbolu je velmi neobvyklá a u žádného jiného hominina nebyla zatím popsána (u arditopitěka neznáme patní kost, ale oblast hlezenního kloubu má archaickou stavbu).

Analýzy ukazují, že při bipedii mohla být zátěž přenášena přes vnitřní hranu nohy, což by vysvětlovalo i existenci silného ligamenta plantare. Stavba nohy svědčí o možném přizpůsobení na specifický bipední pohyb (biomechanicky zatím neobjasněný) i na pohyb ve stromech. Protože některé znaky ruky *A. sediba* se zdají být naopak archaické a nevylučují retenci šplhání, pak by spolu s velmi zvláštní strukturou nohy - chůze ne přes patu, ale po palcové hraně chodidla, mohlo ukazovat na velmi specifickou kombinaci bipedie a šplhání. Tedy stavba nohy může být kompromisem k adaptaci využívání pozemních i stromových potravních zdrojů, využívání stromů jako součásti antipredační strategie atd. Takový způsob života jsme zčásti předpokládali pouze u některých archaických australopitéků, ale v žádném případě ne u pokročilých australopitéků, navíc s mnoha znaky blízkými rodu *Homo*.

V některých ohledech je stavba skeletu nohy *A. afarensis* bližší rodu *Homo* než je skelet nohy *A. sediba* (Zipfel et al. 2011). Pokud by se to prokázalo, tak by podle všeho šlo o konvergentní vývoj u obou skupin. V každém případě to ukazuje, že vývoj bipedie nešel jednoznačně cestou strohého zvyšování biomechanické efektivity, a že energetická náročnost bipedie nebyla zřejmě výrazně selektivním faktorem v evoluci homininů, protože rozhodující byla asi její ekologická hodnota v prostředí ve kterém ten či onen druh homininů žil.

Samozřejmě je velkou otázkou nakolik je *A. sediba* fylogeneticky příbuzný rodu *Homo*. To, že je o sto tisíc let starší než plně rozvinuté formy rodu *Homo*, a že na jeho skeletu nacházíme některé znaky podobné rodu *Homo*, z něj předchůdce člověka nedělá. Navíc směsice znaků, archaických, specializovaných a člověku podobných, ukazuje spíše na specializovaného hominina než na předchůdce lidských forem. Dlouholetá diskuze o raných formách rodu *Homo* navíc ukazují, že mnozí předpokládání zástupci rodu *Homo* buď do rodu *Homo* vůbec nepatří, a nebo je nelze jednoznačně přiřadit k žádnému ze známých druhů rodu *Homo*.

Zde vyvstává problém. Zdá se, že ani *Homo habilis/rudolfensis sensu stricto*, tedy ty nálezy, které jsou jasně lidské, nemuseli být nutně v linii skutečných lidských druhů (tedy *H. erectus/ergaster* atd.). Jaky je tedy význam nálezů *A. sediba* z Malapy? Nepochybně nález dvou poměrně úplných skeletů je sám o sobě neobvyklý, ale velmi specifická kombinace znaků tohoto druhu australopitéka ukazuje na velmi důležitá fakta a potvrzuje některé starší hypotézy:

1. Na konci pliocénu a začátku pleistocénu (2,59 milionu let) došlo k významné adaptivní radiaci homininů, která vyústila ve vzniku minimálně čtyř různých skupin homininů - specializovaných robustních australopitéků, dříve nepředpokládané skupiny australopitéků s některými člověku podobnými znaky, skupinu *Homo habilis/rudolfensis* s některými znaky australopitéků a skupinu *Homo ergaster/erectus* - jasně lidskou skupinu.
2. Vývoj bipedie byl daleko složitější a méně přímočarý a "účelový" než se dříve soudilo. Energetická výhodnost bipedie zřejmě nebyla zásadním faktorem. Bipední způsob života

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

3. Velikostní evoluce mozku nebyla tak důležitá jako jeho restrukturalizace. *A. sediba* měl relativně malý mozek s některými strukturálními rysy podobnými relativně velmi malému *Homo floresiensis*. Malý mozek však měl i *Homo ergaster* z gruzínského Dmanisi, takže se zdá, že menší velikost mozku pokročilých australopitéků nebo raných zástupců rodu *Homo* nebyla na překážku.

4. V evoluci pokročilých homininů (australopitéků i raných zástupců rodu *Homo*) mohly vedle znaků odvozených, nových, přetrvávat i znaky starobylé nebo takové o jejichž funkci zatím nemáme jasnou představu, které vznikaly na základě adaptací u dnešních primátů neznámých.

5. Vývoj ruky v eventuální souvislosti ze zlepšováním jejích vlastností vhodných pro výrobu kamenných nástrojů technologicky složitějších než u šimpanzů nemusel nutně souviset s vymizením starobylých znaků ani eventuálními relativně častými stromovými aktivitami. Takový vývoj byl typický zřejmě jen pro zástupce rodu *Homo sensu stricto*, kde je popsána soustavná výroba kamenných nástrojů a především jejich využívání prakticky v každodenní praxi.

6. Zhodnocení nálezů z Malapy, tedy podrobná analýza dvou poměrně úplných skeletů, prokazuje:

a) část nálezů připisovaných raným formám rodu *Homo* zřejmě představuje různé formy australopitéků s přítomností různých člověku podobných znaků, a pouze některé z nich jsme identifikovali jako australopitéky – *A. sediba*, *A. garhi*, jiní pak byli původně zařazeni do rodu *Homo*, ale okolo jejichž systematického postavení existuje dlouhodobá vědecká diskuse,

b) Pokud skutečně existoval druh *Homo habilis*, pak do něj můžeme řadit pouze ty nálezy, které splňují kritéria rodu *Homo*, a to jak na zubech lebce i na kostře trupu a končetin. Takové nálezy zatím nemáme, samotná lebka může být problematická – viz diskuze v souvislosti s *Homo rudolfensis*.

c) Pokud opravdu nálezy rodu *Homo sensu stricto* nepřekračují dva miliony let, jak prokazuje současné analýzy, pak by se *Homo habilis (sensu stricto)* vyvíjel paralelně s *Homo erectus/ergaster* ergo naši předci vznikli nezávisle na linii *Homo habilis*. To znamená, že *Homo habilis/rudolfensis* nemusí být vůbec v přímém fylogenetickém vztahu ke pokročilým lidským druhům.

Vznik prvních zástupců rodu *Homo*

Vznik rodu *Homo*

Vznik rodu *Homo*, jako otázka prvopočátku lidského rodu, je od momentu, kdy si vědci tuto otázku pokládají, obklopen bouřlivými diskusemi. A to jak debatami čistě teoretickými, tak debatami vedenými z hlediska jednotlivých vědních oborů, které se touto problematikou zabývají. Nejčastější jsou to diskuse paleoantropologické, které se zabývají konkrétními fosilními doklady o vzniku a fylogenezi člověka a jeho jednotlivých druhů. Podle tradičních názorů je nejpravděpodobnější model, že vznik rodu *Homo* probíhal ve dvou fázích. Fáze raných forem rodu *Homo* (kam je řazen například *Homo habilis*), která má přechodový charakter, a fáze pokročilých forem rodu *Homo* (kam řadíme například druhy *Homo erectus* a

Homo sapiens), která již představuje evoluci člověka se všemi lidskými znaky, biologickými i kulturními.

Podle toho co ukazují výsledky současných výzkumů by bylo vhodnější za první fázi vývoje člověka považovat fázi *Homo erectus/ergaster* a za druhou fázi vývoj bezprostředně vedoucí k moderním formám rodu *Homo* (*Homo sapiens* a *Homo neanderthalensis*). *Homo habilis sensu lato* se totiž podle všeho vyvíjel paralelně s *Homo ergaster/erectus*, a tudíž nemohl být jeho předkem.

Základním problémem řešení otázek vzniku lidského rodu je relevantní definice rodu *Homo* (srovnej Collard and Wood 2007), která by vyhovovala jak tomu co známe u dnešního člověka, tak i těm nejstarším zástupcům rodu *Homo*, kteří nutně museli mít ještě mnoho archaických znaků po svých předchůdcích, které se u současného člověka nevyskytují a ani vyskytovat nemohou.

Vzhledem k tomu, že fosilní pozůstatky raných forem rodu *Homo* jsou velmi neúplné a prakticky nemáme žádný průkazný nález alespoň částečně zchovalého skeletu jednoho jedince nějakého druhu raných forem rodu *Homo*, badatelé se soustředili především na zuby a čelisti, a také na několik relativně dobře zchovalých lebek. To dodnes působí velké komplikace při vytváření přesné a zároveň dostatečně obecné definice rodu *Homo*. Hlavní důvody jsou dva.

Zaprvé, neznáme dobře variabilitu skeletu, zejména zubů a čelistí, a ani přesnější základní parametry tělesné stavby a pohlavních rozdílů. Většina názorů je spekulativních a vychází z definice rodu *Homo* daného autora, či dané názorové školy. To vedlo k situaci, kdy je, podle většiny odborníků, za rané formy rodu *Homo* považována celá škála homininů od evidentních australopitéků až po pokročilejší formy náležející k druhu *Homo erectus* (viz rozsáhlá diskuse Wolpoff 1999).

Za druhé, diskuse se stále více soustředí na tzv. kladistické analýzy, které ovšem využívají přednostně kraniální materiál a především zuby a čelisti. Tím se ale definice rodu *Homo* zcela nepřipustně zjednodušuje. Nezanedbatelný je i s tím související fakt, že nemáme přesnou představu kolik bylo, a kolik vůbec mohlo být, druhů raných forem rodu *Homo* a zda jsou tzv. rané formy rodu *Homo* skutečně monofyletické. Tuto diskusi velmi citelně znovu rozvířily nálezy australopitéka ploskolícího (*Kenyanthropus platyops*), ale i současné revize statutu rodu *Homo* (Collard and Wood 2007) spojené s molekulární antropologií a kladistickými analýzami hominidů.

Řada specialistů na fylogenezi primátů v poslední době stále více a důrazněji upozorňuje, že zuby, které jsou nejčastěji používány pro systematiku hominidů, jsou ze všech zdrojů informací zdrojem nejméně přesným. Výsledkem je pak obrovské množství nejrozumnějších interpretací fylogeneze rodu *Homo*.

V podstatě se dnes všichni badatelé shodují, že v linii vedoucí k rodu *Homo*, pokud o ní má vůbec smysl hovořit před vznikem druhu *Homo erectus*, se nutně musely objevit nové adaptace odlišné od australopitéků. Mnozí autoři zdůrazňují zejména zvětšení postavy a prodloužení dolních končetin, zkrácení obličejové a přestavbu frontální a obličejové části lebky, zvětšení mozku, a také některé změny na čelistech a premolárech a molárech.

U raných forem rodu *Homo* by se měla objevit také systematická výroba kamenných nástrojů, což je jedna z mála vlastností, která je skutečně jednoznačně doložena fosilními doklady. I když kamenné nástroje vyráběli téměř jistě i někteří australopitéci, jejich systematický výskyt je možno pozorovat až u rodu *Homo*. První zástupci raných homininů kteří jsou spojeni s evolucí rodu *Homo* se objevují zhruba před 2,5 miliony lety.

Raní zástupci rodu *Homo*

První potenciální zástupci rodu *Homo* se podle současných znalostí objevují po *A. garhi*, zhruba o 200 000 let později, tedy asi před 2,3 miliony let, tedy na přelomu pliocénu a pleistocénu. Nejstarší nálezy člověka pocházejí z východní Afriky, z naleziště **Uraha (Uh-501)** v Malawi a z lokality **Hadar (Al - 666)** v Etiopii. Podrobná morfologická analýza čelistí i zubů však ukazuje, že oba nálezy nemusí nutně reprezentovat rod *Homo*, ale spíše představují jinou formu homininů, možná jsou to australopitéci analogičtí jihoafrickému *A. sediba*. O něco později, před 2 – 1,8 miliony let se objevují nepochybní representanti rodu *Homo* ve východní a jižní Africe.

Rané formy dobře definované formy rodu *Homo* se objevují až v období okolo 2 milionů let. V časovém úseku od 2 do 1,7 milionu let se pak rané formy rodu *Homo* objevují společně s robustními australopitéky na řadě lokalit ve východní a jižní Africe. Jsou to ve východní Africe například **Koobi Fora** v Keni (např. **KNM ER 1470, KNM ER 1813, KNM ER 1481, KNM ER 1472**), **Olduvai Gorge (OH 13, OH 7**, nový zásadně důležitý nález **OH 65**, a také problematické nálezy **OH 24, OH 62 a OH 8**, které nemusí reprezentovat vůbec rod *Homo*, v Tanzánii, **Omo** (většinou nepřilíš dobře zachovalé čelisti a zuby) v Etiopii a také **Swartkrans** (např. **Skw 71**) v jižní Africe.

I když jsou okolo raných zástupců rodu *Homo* stále rozsáhlé diskuse, je neoddiskutovatelným faktem, že tito hominini byli větší než australopitéci, v průměru o deset nebo i více centimetrů, a také měli větší mozek. Typická je i velká variabilita a mozaikovitost znaků nových, lidských, a starobylých znaků, které jsou podobné různým druhům australopitéků.

Nejstarší representanti rodu *Homo* jsou předmětem detailních a neřídka kontroverzních taxonomických diskusí (Conroy 1996, Wolpoff 1999, Wood and Collard 1999, etc.) a často i nepodložených spekulací. Kromě klasického druhu *Homo habilis* je vyčleňován minimálně ještě jeden další druh, *Homo rudolfensis*. Situace kolem *Homo habilis* je dnes velmi komplikovaná, nejen systematicky, ale také historicky. První nálezy tohoto druhu, které pocházely z Oduvaiské rokle v Tanzánii, vzbudili obrovskou vlnu nadšení a také rozsáhlých, ne vždy souhlasných, diskusí. Z dnešního hlediska je třeba uznat, že diskusí oprávněných. Spolu s novými nálezy a hypotézami je dnes jasné, že tento lidský druh podle všeho nebyl druhem, který zahájil evoluci rodu *Homo sensu stricto*, a to bez ohledu na jakém rodu se badatelé pro tento druh nakonec shodnou.

Homo habilis

Fosilní materiál připisovaný tehdy druhu *Homo habilis* je totiž z dnešního úhlu pohledu dosti problematický. V první řadě nálezy z **Olduvaiské rokle** sestávají z větší části z nedospělých skeletů. Někteří jedinci mohli být v rané pubertě nebo i mladší. Habilini z tohoto naleziště mají mnohé odvozené v podstatě lidské znaky, například zvětšený mozek, ale také řadu znaků starobylých blízkých australopitékům. Mezi nejdůležitější nálezy patří lebky a částečné skelety **OH 7, OH 13 a OH 16**, dále pak nálezy postkraniálního skeletu jako je kostra nohy (**OH 8, OH 10**) a končetin (**OH 35**). Dále sem patří nálezy z keňského Koobi Fora (jezero Turkana) například lebky **KNM-ER 1805, KNM-ER 1813** a nálezy z jihoetiopského Omo například části cranií **L894-1 a Omo 222-2744**. Podle některých názorů je do tohoto druhu možné řadit i jihoafrický nález skeletu obličeje **Stw 53**. Pravděpodobně nejmladším nálezem *Homo habilis* je 1,44 milionu let stará maxila **KNM-ER 42703** z naleziště Ileret v Keni, která naznačuje, že *Homo habilis* mohl žít sympatricky s pokročilejším *Homo erectus* (1,55 milionu let stará lebka *Homo erectus* **KNM-ER 42700**).

Interpretace nálezů z Olduvaické rokle, navíc velmi fragmentárních a poškozených, je krajně obtížná i dnes, v době třírozměrných počítačových rekonstrukcí. Dalším velkým problémem je i to, že někteří z jedinců z tohoto naleziště řazených do druhu *Homo habilis* jsou s velkou pravděpodobností australopitéci (přinejmenším **OH 24** a **OH 62**).

Vzhledem k tomu, že neznáme přesně dobu kdy se v ontogenezi raných hominidů přestává výrazně zvětšovat mozek, a muselo to být relativně dříve, než u moderního člověka, byl zřejmě mozek prvních zástupců rodu *Homo* menší než jsou optimistické odhady. Současné výzkumy mozku raných hominidů ukazují, že v mnoha případech byly odhady až o 20 % větší než ve skutečnosti.

Někteří jedinci byli navíc podle všeho velmi malí s velmi starobylými znaky na postkranialním skeletu, což je *ad definicio* vylučuje jako reprezentanty rodu *Homo*.

Zastavme se u velmi fragmentární, ale jediné relativně kompletní kostry **OH** (Olduvai Hominid) **62**, která podle Johansona či Wooda reprezentuje druh *Homo habilis* (nejnověji ji Bernard Wood zařazuje jako *Australopithecus habilis*) a má z tohoto hlediska klíčový význam pro pochopení problému raných forem rodu *Homo*. Luciina dcera, jak se tomuto nálezu říká, má velmi starobylý charakter postkranialního skeletu, ne nepodobný v mnoha znacích, s výjimkou proximální části femuru, afarským australopitékům. Hlavním argumentem pro zařazení **OH 62** do druhu *Homo habilis* jsou některým dalším nálezům z Olduvaické rokle podobné zuby a především morfologie horní čelisti.

Lidské charakteristiky, zejména proporce vysloveně podobné samicím afarským australopitékům, byly v průběhu 90tých let minulého století řadou badatelů přesvědčivě zpochybněny. Hlavní argument, podobnost horní čelisti jihoafrickým zástupcům raných forem rodu *Homo*, utrpěl v poslední době také na věrohodnosti. Ukázalo se totiž, že tito jihoafričtí raní zástupci rodu *Homo* jsou ve skutečnosti velmi podobní gracilním australopitékům, ale jen málo rodu *Homo*.

Tím se sice tento klíčový nález může stát holotypem nového druhu nebo dokonce i rodu homininů, ale jeho zařazení do rodu *Homo* nemá žádné skutečně podložené systematické odůvodnění (viz Wolpoff 1999). Vadou na kráse ale je, že žádné taxonomické přesuny nemohou samy o sobě vyřešit problém, co vlastně patří nebo nepatří do raných forem rodu *Homo*.

Situaci ovšem zásadně změnil nález lebky Olduvai Hominid 65 (**OH 65**), která jasně prokazuje nejen lidský status druhu *Homo habilis*, ale především prokazuje, že regionální variabilita raných forem rodu *Homo* byla značná, a proto je oprávněné řadit přinejmenším východoafrické formy do jediného druhu, *Homo habilis*. Tento téměř 1,9 milionu let starý nález homininů byl nalezen *in situ* s nástroji oldovánského typu a také s kostmi, které na sobě mají jasné stopy po odřezávání masa pomocí kamenných nástrojů.

Homo rudolfensis

Situaci v posuzování raných forem rodu *Homo* ještě více zkomplikovaly nálezy raných zástupců rodu *Homo* z nalezišť na východním břehu jezera Turkana (lokalita **Koobi Fora**) a jihoetiopského naleziště **Omo**. Tyto lokality totiž poskytly fosilní zbytky homininů, které jsou ještě více enigmatické než nálezy z Olduvaické rokle. Například slavný nález lebky **KNM ER 1470**, holotyp druhu *Homo rudolfensis*, představuje kombinaci znaků lidských, jako je relativně značně velký a relativně moderně strukturovaný mozek a tenké klenuté neurocranium, a znaků velmi blízkým pokročilým australopitékům, a dokonce i některým starobylým australopitékům (*Australopithecus/Kenyanthropus platyops*). Další lebky **KNM-ER 1590**, **KNM-ER 3732** nebo nálezy z Omo - **Omo 75-14**, jsou mnohem méně kompletní, takže diagnóza druhu *Homo rudolfensis* je velmi obtížná. K tomuto druhu bývají řazeny i některé

vysoveně člověku podobné části postkraniálního skeletu, například femur **KNM-ER 1472** a femur a tibie **KNM-ER 1481**. Tyto kosti bohužel nebyly nalezeny *in situ* s kostmi nebo zuby a jejich morfologie je natolik moderní, že někteří badatelé je považují za části skeletu modernějších homininů, *Homo ergaster/erectus*.

Podle některých autorů je pro *Homo rudolfensis* typická například plochá subnasální oblast maxily, celková plochost obličeje i tvar lících kostí a některé znaky na stoličkách a třenových zubech. Tito zástupci rodu *Homo*, nyní někdy řazení do druhu *Homo rudolfensis*, byli navíc velcí a měli prodloužené dolní končetiny podobně jako *Australopithecus garhi*. Stehenní kost je výrazně prodloužená a v mnoha znacích podobná člověku, i když v některých případech můžeme nalézt i znaky blízké pokročilým, zejména gracilním, australopitékům. Holenní kost je ale vysoveně moderní, typická pro rod *Homo*. Podrobné analýzy však ukázaly, že rozdíly mezi oběma druhy raných forem rodu **Homo** nejsou až tak propastné, a navíc datování ukazuje, že *Homo rudolfensis* je v některých případech poněkud starší než tzv. *Homo habilis*. Řada znaků na zubech a splanchnocranium specifických pro *Homo rudolfensis* mohla vzniknout genetickými procesy typickými pro malé izolované populace (genetický drift, efekt zakladatele, atd.). Tento názor potvrzuje právě již zmíněný nález **OH 65** má totiž vedle znaků typických pro skupinu *Homo habilis* také znaky charakteristické pro skupinu *Homo rudolfensis*.

Kolik bylo druhů raných forem rodu Homo?

Bohužel, situaci komplikuje fakt, že na stejných lokalitách, nikoliv však společně, je *Homo rudolfensis* nalézán společně s jiným lidským typem, obvykle popisovaným jako *Homo habilis*. I když některé nálezy typu *H. habilis* podle všeho reprezentují, podobně jako v **Olduvaiské rokli**, australopitéky a ne rod *Homo*, zbytek nálezů nese charakteristiky typické pro rod *Homo*, má však menší mozek, moderněji stavěné čelní a týlní partie lebky a liší se také morfologií zubů. Mnohé další části lebek z jižní i východní Afriky pak představují ještě složitější mozaiku.

Je vůbec nějaká možnost jak tuto složitou situaci vyřešit? Takové možnosti jsou v podstatě tři.

První z nich, nejjednodušší a také nejproblematictější, je přeradit habiliny do rodu *Australopithecus*, nebo do nějakého nového rodu. Jednu z možností zvolil například Milford Wopoff (1999), který habiliny nazval "člověku podobní australopitéci" a považuje je za druh *A. habilis*. Podobně i Bernard Wood (Wood and Collard 1999, Collard and Wood 2007) navíc zařadil oba druhy do rodu *Australopithecus* – *A. habilis* a *A. rudolfensis*. Tím se ale situace nijak neřeší a navíc archaické znaky na skeletu prvních zástupců rodu *Homo* nejsou žádným překvapením. Jsou víc než logické, protože rod *Homo* nepochybně vznikl z rodu *Australopithecus* a navíc v rámci stejné spodně pleistocénní adaptivní radiace jako gracilní australopitéci s lidskými znaky a robustní australopitéci. Mnohé znaky se tak mohly vzniknout paralelně, protože předci všech skupin byli nepochybně geneticky blízce příbuzní jako prokazují některé společné znaky na chrupu i postkraniálním skeletu (řezáky, špičáky, morfologie pánve, atd.).

Druhou možností je, že dva typy raných zástupců rodu *Homo* zařadíme do dvou druhů, protože rozdíly mezi oběma typy mohou indikovat dva druhy. Mezi hlavní zastánce hypotézy dvou druhů patří Bernard Wood, který ale také tvrdí, že tato skupina hominidů by neměla být vůbec řazena do rodu *Homo*, ale do nějakého nového rodu hominidů nebo přinejmenším do rodu *Australopithecus*. Toto, dnes pro mnohé badatele akceptovatelné, řešení má dvě velká úskalí.

Prvním problémem je, že většina jedinců řazených do *Homo rudolfensis*, je datováním starších než těch zpravidla zařazovaných do druhu *Homo habilis*. V tomto ohledu lze předpokládat více starobylých znaků u nepochybně staršího druhu *Homo rudolfensis* takže archaičtější morfologie nijak nepřekvapuje, ať už by se jednalo o validní druh nebo jen archaičtější poddruh *Homo habilis*.

Druhým problémem pak je, že pohlavní rozdíly u obou druhů, jsou-li analyzovány odděleně, je výrazně menší než u australopitéků nebo u *Homo erectus*, a dokonce menší než u *Homo sapiens*. Kromě toho by muži *Homo habilis* byli vesměs velmi malí s minimální variabilitou. Tyto dva argumenty staví celou hypotézu do velmi problematického světla a ukazují jak velmi málo zatím víme o variabilitě a pohlavních rozdílech lebky, zubů i postkraniálního skeletu nejstarších zástupců rodu *Homo*.

Třetí možností je, že se jedná o jeden polytypický druh, *Homo habilis*, s obdobným pohlavním dimorfismem jako měli australopitéci. Tomu nasvědčuje fakt, že rozdíly ve stáří nálezů, nebudeme-li počítat ty nejstarší problematické nálezy, jsou poměrně malé. Ani tato hypotéza však není bez problémů. Rozdíly mezi hypotetickými muži a ženami *Homo habilis* jsou nejen velikostní, ale i tvarové a kvalitativní (například rozdílný charakter kořenů zubů a korunek), a že obdobný typ pohlavních rozdílů se u žijících hominidů nevyskytuje. Tyto rozdíly mezi pohlavími jsou však, vzhledem k některým významným rozdílům na zubech a splanchnocraniu, na hranici přijatelnosti této hypotézy, ale ani jí nevylučují. Je třeba upozornit, že holotyp *Homo rudolfensis* s plochým australopitékům podobným obličejem má velmi poškozené téměř chybějící zuby a také poškozenou horní čelist.

Také další diskutovaný nález, **OH 62**, má kraniální partie silně poškozené a jeho kostra postkraniální je ve většině znaků podobná australopitékům. Naopak všechny nálezy postkraniálního skeletu, které by mohly náležet k druhu *Homo rudolfensis*, respektive jsou jasně odlišné od australopitéků, jsou velmi moderní. Zde se nabízí i heretická možnost, totiž zda postkraniální skelet nerepresentuje nejstarší formy *Homo ergaster/erectus*.

Důkazy pro existenci polytypického druhu *Homo habilis*

Mnohé z těchto do této doby obtížně vysvětlitelných problémů vyjasňuje objev lebky **OH 65**, která vykazuje vlastnosti obou druhů habilinů.

Srovnávací analýza robustních australopitéků však ukazuje, že i u této skupiny jsou obdobné rozdíly, které opět nemají analogii u žijících primátů. To zvyšuje pravděpodobnost třetí hypotézy, ale nevylučuje ani možnou existenci dvou druhů.

Pro ověření výše zmíněných hypotéz budeme muset vyčkat, než budeme mít dostatečné množství informací. Také bude naprosto nezbytné provést důkladnou a kritickou revizi všech nálezů z tohoto období, která nám umožní lépe vymezit nálezy náležející k rodu *Homo* a nálezy, které je nutno zařadit do rodu *Australopithecus* nebo jiného rodu homininů. Pak budeme moci skutečně pochopit druhové vlastnosti, variabilitu i pohlavní rozdíly u raných forem rodu *Homo* a také odlišnosti, které existovaly mezi rodem *Homo* a australopitéky. Nicméně již první analýzy **OH 65** ukazují, že koncepce jednoho polytypického druhu *Homo habilis* je zřejmě v současné době hypotézou nejlépe podloženou – fosilními nálezy i teoreticky.

Neméně důležité jsou i určité podobnosti raných forem *Homo ergaster* a *Homo habilis* (Dmanisi, KNM ER 42700), které prokazují, že některé z populací dříve řazených *Homo habilis/rudolfensis* (zejména části postkraniálního skeletu) mohly teoreticky představovat předky modernějších lidských forem (druhu *Homo ergaster*), ale i ty prokazují značnou morfologickou variabilitu. Problémem je, že postkraniální skelet by mohl náležet jedincům druhu *Homo erectus/ergaster* a pak je to spíše otázkou variability této skupiny a nikoliv důkazem, že *Homo habilis* byl předkem *Homo ergaster*. Rovněž velké stáří nálezů

modernějších forem člověka svědčí o nepravděpodobnosti této hypotézy. Vše tedy nasvědčuje tomu, že *Homo erectus* vznikl zřejmě až z *Homo ergaster*, tedy starobylých „erktoidních“ forem, a nikoliv z raných zástupců rodu *Homo* typu *Homo habilis*. Nejstarší formy této skutečně lidské skupiny *Homo ergaster/erectus* zřejmě vznikly současně jako skupina *Homo habilis/rudolfensis*, tedy vývoj obou skupin homininů přiřaditelných k rodu *Homo* byl ve skutečnosti paralelní.

Vznik rodu *Homo sensu stricto* – evoluce *Homo ergaster/erectus*

Shrneme-li dosavadní poznatky není zatím jasné kolik bylo vlastně druhů raných forem rodu *Homo* a ani to, zda je skutečně správné řadit rané formy rodu *Homo*, již do rodu *Homo sensu stricto*. V každém případě skupinu homininů (australopitéků??) bezprostředně předcházející nepochybně zástupce rodu *Homo*, člověka vzpřímeného, *Homo ergaster/erectus*, ve skutečnosti neznáme. Dá se předpokládat, že člověk vzpřímený nemusel vzniknout až v na konci spodního pleistocénu, ale mohl vzniknout již na počátku pleistocénu, někdy v období mezi 2,4 – 2,0 miliony let.

Ve většině znaků byl *Homo ergaster/erectus* poměrně blízký druhu *Homo sapiens*, a to jak ve stavbě těla délce a proporcích končetin, tak ve stavbě pánve a lebky. *Homo ergaster/erectus* byl dosti velký, muži mnohdy dosahovali výšky přes 180 cm, ale současně štíhlý.

Některé odlišné archaické znaky, třeba malý mozek s kapacitou v průměru od 600 do 1200 cm² a mnohé znaky na lebce, jsou pochopitelné a vyplývají z fylogenetické pozice člověka vzpřímeného, je to nejstarší skutečný člověk. Od samého počátku vyráběl *Homo ergaster/erectus* kamenné nástroje, které se v mnoha charakteristikách odlišovaly vyspělejší technologií a lepším výběrem materiálu od nástrojů raných hominidů, včetně nástrojů produkovaných *Homo habilis*. Podle všeho měl člověk vzpřímený lovecko sběračský způsob života, i když na počátku své evoluce zřejmě nebyl tento lidský druh nijak dovedný lovec, ale spíše příležitostný lovec menších a mladých zvířat a mrchožrout.

Pro některé badatele, například Milforda Wolpoffa nebo Jana Jelínka, byly rozdíly mezi pokročilými druhy rodu *Homo* natolik zanedbatelné, že považovali druh *Homo erectus sensu lato* (tedy různé formy prvních nepochybných zástupců rodu *Homo*), a samozřejmě také mladší lidské druhy, za velmi starobylou formu našeho lidského druhu *Homo sapiens*. Tento názor má však velmi mnoho sporných, velmi těžko obhajitelných, bodů. Jsou to například velmi starobylé znaky *Homo ergaster*, včetně archaické kamenné technologie, stejné jak u *Homo habilis*. Dalším velmi sporným bodem je izolovaná a značně konzervativní evoluce *Homo erectus* v Asii na východ o Móviovy linie, a to jak evoluce morfologické a evoluce mozku, tak vývoje technologie kamenných nástrojů. I když přístup výše zmíněných badatelů byl v 80tých letech katalyzátorem velmi plodné vědecké diskuse, valná většina badatelů jej dnes považuje za neudržitelný.

Hominizační proces

Definice hominizačního procesu a problematika jeho interpretace

Hominizace, polidštění; je proces specifických změn v evoluci čeledi *Hominidae* (fosilní lidoopi – např. dryopitéci, orangutani, gorily, šimpanzi a lidé), který bezprostředně předcházel, podmiňoval a rozvíjel znaky typické pro fylogenetickou linii vedoucí od miocénních lidoopů k modernímu člověku. Jedná se o komplexní proces zahrnující všechny aspekty biologické, od genetických až po somatické, chování, ekologie, sociální strukturu i kulturu v širokém slova smyslu.

Chápání hominizačního procesu je však velmi široké a jeho interpretace se v jednotlivých oborech věd o člověku dosti liší. Zvláště výrazné jsou rozdíly mezi biology a badateli z oblasti sociálních a historických věd. Navíc různí badatelé ze stejného oboru zdůrazňují obvykle jen některé z těchto faktorů a jiné prakticky opomíjejí. V současné době dochází ke sblížování názorů různých vědních disciplín, a to zejména rozvojem molekulární antropologie, etologie primátů a člověka, sociobiologie a i dalších oborů jako jsou neurovědy. Nelze popřít ani velký a pozitivní vliv moderní srovnávací a kognitivní psychologie, které objasnily řadu jevů a mechanismů umožňujících hlubší pochopení hominizačního procesu a jeho příčin a faktorů, které jej ovlivňovaly.

Člověk je však druhem primátů s některými zcela unikátními vlastnostmi a musí být chápán přísně jako tvor biosociální, u něhož měla kultura, ať už materiální nebo sociální, vždy velký adaptivní význam. Právě integrální pojetí hominizačního procesu je klíčové pro pochopení hominizace jako fenomenu evoluce hominidů. Procesu, kde morfologické změny jsou stejně důležité jako změny genetické či fyziologické a v němž změny v materiální kultuře indikují změny v chování a sociální organizaci, a nakonec i v biologických a reprodukčních vlastnostech dané populace.

Mnozí paleoantropologové jsou velmi skeptičtí v souvislosti rekonstrukcemi, pro které neexistují tzv. přímé doklady, tedy fosilní doklady o morfologii a životním prostředí daného druhu. Výjimku tvořila a stále tvoří srovnávací morfologie primátů, a dnes i etologie primátů, kde jsou paleoantropologové až příliš často málo důslední a kritičtí a snaží se hledat analogie mezi fosilními a žijícími primáty za každou cenu. V mnoha případech jsou u autorů hypotéz o hominizačním procesu znalosti o žijících primátech dosti povrchní nebo se omezují na jeden speciální problém, například srovnávací morfologii určitých částí skeletu, apod. V některých případech dokonce nekriticky přebírají poznatky z ještě nedokončených výzkumů nebo dokonce výsledky pilotních studií které se pozdě nepotvrdily, nebo v nich autoři dále nepokračovali. Díky tomu se objevila v průběhu posledních čtyřiceti let řada modelů hominizačního procesu, které jsou zjevně nedůsledné a často i nekompetentní a nelogické.

Moderní komplexní pojetí hominizačního procesu

V současné době se objevuje, také díky stále běžnější týmové práci v oblasti evoluční antropologie, více a více komplexně pojímaných hypotéz, které se pokoušejí vysvětlit hominizační proces, jeho podstatu a hlavní faktory, které jej ovlivňovaly. Drtivá většina badatelů se dnes shoduje na tom, že klíčovým momentem hominizačního procesu, jeho spouštěcím mechanismem, byl vznik lidské bipedie, který podle všeho zásadně změnil nejen vlastnosti lidského těla a lidské reprodukce, ale také chování hominidů a jejich sociální

struktury. Také vytvořil předpoklady k progresivnímu vývoji mozku a nástrojové činnosti, která tím mohla získat výrazný adaptivní charakter.

Zde hrají velmi důležitou roli také poznatky paleontologické, paleoklimatologické a paleobiogeografické, které umožňují zasazení konkrétních etap hominizačního procesu do konkrétního rámce. Neméně důležité jsou i poznatky biomechanické, genetické, vývojové a fyziologické, které umožňují daleko přesnější definici možných mechanismů, které umožnily vznik a vývoj bipedie a příslušných částí regulačního systému, jak mozku tak i fyziologických faktorů.

Z pohledu přestavby těla homininů po vzniku efektivní bipedie byly změny v termoregulaci prvních hominidů nepochybně zásadně důležité. I když možná vznikly jako "vedlejší fyziologický produkt" vzpřímené postavy a změn ve struktuře dvojnohého těla, záhy zřejmě získaly rozhodující adaptivní význam. Výkonná termoregulace totiž umožňovala prvním homininům aktivitu v době, kdy většina potravních konkurentů musela odpočívat ve stínu, protože jim v případě dlouhodobějšího pohybu na slunci hrozilo přehřátí. Tato fyziologická převaha jim nejen umožnila plně rozvinout jak typickou hominidní všežravost jakou známe například u současných šimpanzů a také, a to především, efektivní využívání ekosystémů, a to jak z hlediska potravní tak i antipredační strategie. Dovolilo to dále rozvíjet schopnosti výroby a sofistikovaného používání nástrojů, komunikace a vlastnosti velkého hominidního mozku jako je výkoná paměť, analytické myšlení, schopnosti učení a integrace poznatků. Restrukturalizace mozku a rozvoj jeho kognitivních funkcí byly výhodné jak z hlediska získávání potravy, vyhýbání se predátorům a ekologickému riziku a tak i schopností rychle a efektivně se učit.

A tak se mohli nejstarší předci člověka, první hominini, postupně ekologicky diferencovat od svých nejbližších příbuzných, předků šimpanzů. Hominini tak postupně ovládli novou ekologickou niku, ve které se staly dvojnohá výkonná lokomoce doplňovaná občasným šplháním a výkonná termoregulace umožňující fyziologicky přijatelný pohyb i na přímém slunci v době nejvyšších teplot rozhodujícími ekologickými parametry. Velmi důležité bylo také používání nástrojů, které se u homininů stává materiální kulturou v pravém slova smyslu s klíčovým významem pro přežití prvních homininů, přinejmenším v určitých sezónách roku, například v období sucha.

Pro vznik a vývoj hominidů měly nepochybně velký význam i faktory ekologické, které vyplývaly z toho, že na rozdíl od šimpanzů obývali hominini spíše otevřenější ekosystémy (Cerling et al. 2011) s většími sezónními výkyvy v množství potravních zdrojů, struktuře ekosystému, srážek a také v sezónní a denní a noční teplotě. Proto nepochybně sezónnost v množství a dostupnosti potravních zdrojů a vody, teplotní výkyvy i strukturální změny v ekosystémech a zvětšený predací tlak v období sucha zásadně formovaly a usměrňovaly vývoj biologických i sociálních vlastností prvních homininů. Staly se tím i rozhodujícími faktory přírodního výběru v hominizačním procesu.

Základní faktory hominizace

V zásadě můžeme faktory hominizačního procesu rozdělit na faktory biologické, biosociální a biosociálně-kulturní. Jsou to čtyři následující faktory:

1. **Faktor bipední lokomoce** - faktor rozhodující v počátečních etapách hominizačního procesu a zároveň spouštěcí mechanismus pro působení dalších faktorů. Je třeba zdůraznit, že na počátku evoluce homininů se v žádném případě nejednalo o bipedii podobnou dnešnímu člověku a

význam i vlastní biomechanika bipední lokomoce byly zcela odlišné od toho, co známe u současných primátů. Na druhé straně však byl tento způsob lokomoce naprosto funkční, a v žádném případě nemohl takový způsob lokomoce první homininy adaptivně znevýhodňovat. Bipedie nepochybně ovlivnila také způsob získávání potravy a nepřímo i přestavbu mastikačního aparátu a formování chrupu. Některá behaviorální specifika bipedie, například možnost „wrestlingu“ samců a manifestace pohlavních orgánů, mohla ovlivnit také zmenšování špičáků u nejstarších zástupců homininů. Pro vznik a vývoj lokomoce existuje velké množství přímých, tedy fosilních, i nepřímých dokladů, a patří mezi nejlépe prozkoumané faktory hominizace. Zdá se, že v prvních fázích vzniku bipedie hrál ještě velmi důležitou roli pohyb ve stromech, což není nijak v rozporu s primárním významem tohoto faktoru. Mnozí srovnávací a funkční anatomové upozorňovali na význam stromových aktivit pro rozvoj svalových skupin důležitých pro funkčnost rozvinuté bipedie. Druhým důležitým faktem je i to, že stromová patra byla pro první bipedy mnohem méně nebezpečná ve srovnání s patrem pozemním z hlediska predačního rizika. Nepochybně byly stromy výhodné i tím, že poskytovaly ochranu před přímým slunečním zářením.

2. **Faktor vývoje komplexu mozek – ruka** - tento faktor je podle všeho rozhodující pro další etapy hominizace, a to nejen pro rozvoj nástrojové činnosti, ale také pro rozvoj motoriky, kognitivních schopností, komunikace a učení, i pro formování lidského chování a sociální organizace. Dnes je jisté, že kvantitativní zvětšování mozku nebylo primárním faktorem hominizace. Daleko důležitější byla podle všeho funkční restrukturalizace a, ve srovnání se šimpanzi, změněný způsob využívání mozku. Toto jednoznačně potvrzují současné poznatky paleoantropologie. Komplex mozek - ruka měl nepochybně velký, v pozdějších fázích hominizace možná rozhodující, význam pro způsob získávání potravy a vývoj ekologických vlastností homininů. Pro tento faktor je také velké množství přímých i nepřímých dokladů, zásadním způsobem k tomu přispěla například analýza skeletu a výlitku mozkovny *A. sediba* nebo starobylých kamenných nástrojů šimpanzů. Činnost mozku a jeho struktura jako taková je i u současného člověka a lidoopů stále ještě obestřena celou řadou nejednoznačných výsledků a rozporných interpretací, mnohdy způsobených i určitou předpojatostí jednotlivých badatelů. Jedná se například v přeceňování nebo podceňování výzkumů šimpanzů a současných lidoopů obecně. To se také může rozporuplně odrážet i v kvalitě rekonstrukce struktury mozku a jeho vlastností u předků člověka. Mnoho nejasností je také ve výzkumech motoriky a dalších vlastností komplexu mozek - ruka. Například zatím nevíme, zda výraznější lateralita vznikla u všech hominidů, a nebo až u homininů.
3. **Faktor vzniku a vývoje materiální kultury** – tento, podle dnešních znalostí kultury a kulturních tradic šimpanzů, nepochybně biosociální faktor, postupně získával větší a větší význam od faktoru nezbytného pro přežití jedince až po faktor formující sociální strukturu a chování a nakonec i vznik zcela nových a unikátních vlastností rodu *Homo*, prvních distančních predátorů mezi primáty, kteří k lovu a zpracování potravy používají nástroje, které pak zpětně formují rozvoj sociální organizace a jejích vlastností, a také vlastnosti biologické a reprodukční.

Vznik a vývoj materiální kultury je, zejména v pozdějších etapách hominizačního procesu doložen řadou přímých dokladů, ať už vývojem kamenných industrií nebo doklady o způsobu života zkoumaných populací, který lze vyvozovat ze složení fauny a flory, na daném nalezišti, dostupnosti zdrojů surovin pro výrobu nástrojů, charakteristik jako jsou stopy na nástrojích a případně kostech lovené (nebo pojídané) zvěře, a další; K hlubšímu pochopení tohoto faktoru zásadně přispívá etologie a evoluční a kognitivní psychologie, které poskytly řadu poznatků důležitých pro stanovení konkrétních mechanismů, které mohly vést nebo které významně přispěly k rozvoji materiální kultury jako součásti adaptivní biosociální strategie homininů.

4. **Faktor hominini sociální organizace** – je faktorem, pro který máme jen velmi málo přímých dokladů. Nicméně je to rozhodující faktor pro rozvinuté fáze hominizačního procesu. Tento aspekt evoluce člověka je doslova prošpikován množstvím hypotéz i spekulací, které se snaží vyjasnit, jak mohla vzniknout a dále se vyvíjet sociální organizace předků člověka. Ve skutečnosti, jak bezprostředně dokazují bouřlivé diskuze o rozdílech mezi neandertálcí a anatomicky moderním člověkem, jsou naše informace o tomto faktoru hominizace stále málo úplné. Jisté je, že sociální struktura byla od samého počátku komplexní a variabilní, se složitou sociální sítí s důležitou rolí efektivní komunikace. V nevelkých skupinách, čítajících maximálně několik desítek jedinců, bylo větší množství dospělých samců a samic. Téměř jistě nežili samci a samice v monogamních párech. Můžeme ale předpokládat, že významnou roli pro socializaci ve skupině mohly hrát konsortní páry a také koalice a aliance mezi samci, možná i mezi samicemi. Podle všeho byli samci spíše filopatričtí a samice migrovaly. Zcela určitě měla pro formování sociální organizace velký význam také prodloužená preadultní ontogeneze, zejména prodloužené dětství a puberta. Stejně tak byl důležitý rozvoj materiální kultury včetně osvojování si schopností výroby a používání nástrojů v průběhu ontogeneze, rozvoj schopností učení jako takového a také rozvoj komunikace, zejména komunikace strukturované s generalizovanými prvky umožňujícími mezipopulační komunikaci – ať už komunikaci verbální či neverbální. V neposlední řadě to byla také efektivní ochrana mláďat i celé skupiny před predátory a ekologickým riskem, například přizpůsobení se v období nečekaných ekologických nebo sociálních změn.

Hlavní etapy hominizačního procesu

Takto komplexně chápaný hominizační proces *sensu lato* je možno rozdělit do tří základních etap, které charakterizují postupný vznik homininů, rodu *Homo* a vznik a vývoj vlastností, které jsou pro něj charakteristické.

- 1) **Etapa vzniku a diferenciacie hominidů na lidoopy a lidskou linii (*Hominina*)** - probíhala u obou skupin hominidů, jak u člověku nejpříbuznějších lidoopů - šimpanzů tak nejstarších homininů. Dochází ke zvětšení mozku a přestavbě CNS, zvyšuje se pohyblivost horní končetiny a manipulační schopnosti ruky, oplošťuje se hrudník, objevuje se výroba a používání jednoduchých nástrojů, sezónní predace na malé a střední savce, vzniká vysoce organizovaná pružná sociální struktura s některými specifickými rysy jako je sdílení potravy, v lidské linii pak objevuje nový specifický lidský znak, bipední lokomoce. Ta způsobila zásadní

přestavbu těla, např. prodloužení dolních končetin, přestavbu cévního zásobení a reprodukčního aparátu samic, změny fyziologické. Je třeba zmínit zásadní změny v hormonální činnosti a samozřejmě v nervové činnosti, ať už se jedná o rozvoj motoriky a senzitivních vlastností nervového systému, nebo o rozvoj percepce a jejího vyhodnocování, vlastnosti kognitivní a také s hormonální regulací úzce související činnost vegetativního nervstva. Zásadně důležité byly od samého počátku vzniku homininů také změny v systému termoregulace, i když se ještě v žádném případě nejednalo o termoregulaci v lidském slova smyslu a zřejmě ještě nedošlo k výraznější redukci srsti. V této fázi hominizace dochází podle všeho i ke změnám etologickým a sociálním, například to byl nový způsob používání a výroby nástrojů. Nástroje se staly integrální součástí komplexu chování, ovlivňovaly formování sociální struktury a měly již plně adaptivní význam.

- 2) **Etapa rozvoje rodu *Australopithecus* a vzniku rodu *Homo*** – v této fázi hominizace dochází k formování základních lidských biologických, etologických i sociálních vlastností a vytvářejí se také předpoklady ke vzniku lidské kultury. Jak prokazují četné fosilní doklady, v této etapě hominizace dochází k postupnému zvětšování postavy, zvětšování a zejména restrukturalizaci mozku, prodlužují se dolní končetiny, pánev se zkracuje a rozšiřuje a mění se lebka a chrup. Prokazatelně se zmenšují špičáky a zvětšují se stoličky i zuby třenové, postupně se zkracují čelisti a zároveň mohutní mandibula. Na lebce se zmenšuje a především zkracuje obličejová část a zároveň se zvětšuje neurocranium. Ruka má stále pohyblivější palec schopný dokonalé manipulační opozice (precision grip), její manipulační schopnosti se zvětšují a začíná být nepostradatelným orgánem manipulace a poznávání světa. Nástrojová činnost se stává významným adaptivním mechanismem v evoluci homininů. Všechny fosilní doklady ukazují na to, že sociální organizace je ve srovnání s předchozí etapou mnohem rozvinutější a komplexnější. Objevuje se výroba prvních kamenných nástrojů, nejprve občasná (*A. afarensis*) a později systematická. V souvislosti s tím se pravděpodobně výrazně rozvíjela i komunikace. V potravě se podle všeho postupně zvyšuje podíl bílkovin živočišného původu, masa, k jehož získávání jsou stále častěji používány kamenné nástroje. Nástroje jsou podle všeho systematicky využívány i k získávání některých druhů rostlinné stravy, jako jsou kořínky a hlízy.

- 3) **Evoluce rodu *Homo* a vznik druhu *Homo sapiens*** – v průběhu této fáze se dokončuje tělesná přestavba. Z těla australopitéků, které ještě v některých rysech připomínalo lidoopy, se mění na tělo lidského typu. Dochází k podstatnému zvětšení velikosti těla a také progresivnímu zvětšování a přestavbě mozku. Vznikají a dotvářejí se typicky lidské struktury mozku jako jsou *gyrus precentralis*, pyramidové dráhy, Brockovo centrum řeči a sluchové Wernickovo centrum. Dopravuje se také řada důležitých fyziologických a morfologických změn od vytvoření termoregulace a lokomočního aparátu lidského typu, přes změny v reprodukci až po změny trávicího traktu a metabolismu a systému percepce. V této etapě hominizace podle všeho dochází ke ztrátě srsti a vytvářejí se morfologické, fyziologické a neurologické předpoklady pro vznik komunikace lidského typu. Výkonný typ bipední lokomoce vhodný k delším usilovným pochodům a nástroje vhodné k distančnímu, tedy nekontaktnímu, lovu se vyvíjejí spolu s rozvojem nové predační strategie založené na používání nástrojů a rod *Homo*, přesněji *Homo erectus*, vytváří zcela novou, specificky lidskou niku. Jedním ze základních rysů

této etapy hominizace je, že se objevují standardizované kamenné nástroje, u kterých je patrný výrazný rozvoj technologie opracování. Nástroje se v průběhu evoluce rodu *Homo* specializují a vznikají složené nástroje. Vzniká a postupně se vyvíjí sociální organizace lidského typu, artikulovaná řeč, zdobení těla a pohřební rituály. Biologický, etologický, sociální a kulturní vývoj se dovršuje až na konci středního a zejména ve svrchním paleolitu.

Jak je zřejmé z výše uvedeného přehledu, všechny faktory hominizačního procesu působily v dané etapě hominizace jako jeden systém, nelze proto oddělovat biologické a sociální stránky evoluce člověka a jeho předků.

Rozšíření a variabilita druhů *Homo ergaster/erectus*

Homo ergaster/erectus - první skutečný člověk

Homo ergaster/erectus, člověk vzpřímený *sensu lato*, patří mezi nejstarší a také nejdéle se vyvíjející lidské formy. Jeho evoluce probíhala téměř dva miliony let, a v průběhu této doby se v hlavních rysech příliš nezměnil ani morfologicky ani kulturně.

Zvláštní skupinu tvoří nejstarší afro-mediteránní zástupci tohoto druhu, kteří se v některých znacích liší od ostatních mimoafrických a mladších forem *Homo erectus*. Vyznačovali se zejména archaickými znaky na lebce i postkraniálním skeletu a také velmi malou velikostí mozku, která se příliš nelišila od předchozích raných zástupců rodu *Homo*. Z tohoto důvodu jsou také řazeni do samostatného druhu rodu *Homo*, druhu *Homo ergaster*, který je však mnohými badateli považován buď za chronospecies nebo za starobylou variantu *Homo erectus*.

Jedním z typických znaků pro člověka vzpřímeného, a to u obou výše zmíněných druhů, je ztlustění kompakty i masivnosti kostí jako takových. Ztlustění je zvláště patrné na plochých kostech lebky a také na některých dlouhých kostech, například na kosti stehenní. Na lebce mohla kost dosahovat i tloušťky okolo jednoho centimetru.

Tato lidská forma měla ve srovnání s druhem *Homo sapiens* ještě odlišnou stavbu lebky, čelistí a do jisté míry i zubů. *Homo ergaster/erectus* měl výrazné až mohutné nadočnicové valy a charakteristicky zalomený týl s velkou nuchální plochou. V týlní části byl vyvinut takzvaný transversární torus, který vytvářel charakteristické zalomení v týlní oblasti, za nadočnicovým valem byl patrný typický supraorbitální žlábek. Charakteristické je výrazné postorbitální zúžení a dlouhá, většinou dosti nízká mozkovna. Ve střední části se často nacházel specifický zesílený kostní útvar, frontální kýl.

U některých jedinců tohoto druhu, jak ukazují zejména nálezy *Homo erectus* z Asie, nacházíme specificky oploštělé temenní kosti, které vytvářely sagitální kýl a horní část mozkovny tím získávala charakteristickou "střechovitou" podobu. Typický byl také malý *processus mastoideus* (bradavkovitý výběžek). Na tomto místě je třeba zdůraznit, že mnohé z uvedených znaků jsou velmi variabilní, zejména tloušťka kostí a výraznost drsnatin a podobných struktur na lebce. Zdá se, že asijské skupiny *Homo erectus/ergaster* jsou robustnější, ale nízkorostlejší, africko mediteránní jsou pak výrazně variabilnější – v tomto regionu se vyskytovalo obrovské množství forem těchto lidských forem.

Pro člověka vzpřímeného byly charakteristické také široké a ploché nosní kosti a výrazný alveolární prognathismus. *Homo ergaster/erectus* neměl bradu, mandibula byla mohutná, robustní a široká. Na mandibule nacházíme běžně větší počet *foramina mentale* než jeden, který je obvyklý u moderního člověka. Řezáky byly poměrně robustní a směřovaly vpřed, stoličky se zvětšovaly směrem od první ke třetí a měly velkou zubní dutinu, byly tedy taurodontní.

Nejstarší, první skutečně lidské druhy měly většinou relativně malý mozek. Jeho velikost se pohybovala od 600 do 1200 cm² s průměrnou hodnotou necelých 900 cm². Nejstarší formy, zčásti řazené do samostatného druhu *Homo ergaster*, měly mnohem menší mozek než pokročilejší zástupci ze středního pleistocénu. Podle všeho se u tohoto druhu v průběhu evoluce mírně zvětšoval mozek a to zejména u asijských populací.

Dlouhé kosti měly sice v mnoha případech silnou kompaktní kost, ale zároveň byly poměrně štíhlé a dlouhé a měly nepříliš robustní epifyzy. Naneštěstí máme k dispozici jen nevelké množství kostí dolních končetin druhu *Homo erectus*, a to zejména u starších forem

člověka vzpřímeného (Anton et al 2007). Z tohoto důvodu jsou naše informace o stavbě těla tohoto druhu člověka zatím dosti neúplné. Víme, že člověk vzpřímený, respektive jeho nejstarší formy, mohl mít i hruškovitý tvar hrudníku podobný jaký měli australopitéci, a že nelze vyloučit rovněž větší počet, šest, bederních obratlů. Jeho pánev byla ale typicky lidská, i když byla zřejmě relativně vyšší a užší než je tomu u *Homo sapiens*.

Homo ergaster/erectus byl vysoký a štíhlý, jeho tělesná výška se nejčastěji pohybovala od 150 do 185 cm a hmotnost od 60 do 80 kg. Podrobná srovnávací analýza ukázala, že štíhlá postava, a také relativně úzká pánev, mohla být takzvanou "tropickou adaptací", tedy přizpůsobením k horkému, suchému klimatu, ve kterém běžně žijí současné africké populace v oblastech subsaharské a východní Afriky. Mnohé další analýzy i nálezy nejstarších forem člověka vzpřímeného z Dmanisi v Gruzii však tento názor dosti zpochybňují, člověk vzpřímený nemusel být na počátku své evoluce ani vysoký a štíhlý a klimata nemusel být suchá a horká. V průběhu evoluce se u *Homo ergaster/erectus* postava spíše zmenšovala a stávala se robustnější robustnější. Mezi muži a ženami byly zpočátku poměrně velké velikostní rozdíly, ty se postupně zmenšovaly a u nejmladších forem tohoto druhu byly již srovnatelné s pravěkými zástupci pokročilých forem rodu *Homo*.

Homo ergaster – afro-mediterránní varianta člověka vzpřímeného nebo zcela samostatný druh rodu *Homo*?

Nejstarší africké a mediterránní formy člověka vzpřímeného měly řadu zvláštních, často archaických nebo pro mladší formy *Homo erectus* netypických znaků. Z tohoto důvodu jsou rané formy člověka vzpřímeného z tohoto regionu řazeny některými badateli do samostatného druhu, druhu *Homo ergaster*. Pro tuto formu člověka vzpřímeného byly typická například poněkud menší tloušťka kostí, chybění typického střečovitého tvaru horní části mozku a také kratší lebka a mohutným nadočnicovým valem.

Původní popis tohoto druhu, který společně publikovali australský antropolog Colin Groves a význačný český zoolog Vratislav Mazák (viz Mazák 1979), se opíral o analýzu dolních čelistí a zubů. Tento holotyp, **KNM-ER 992**, však nezahrnuje kostru obličeje a neurokranium, a proto je ohledně systematického postavení tohoto lidského druhu stále velká diskuse. Velká část antropologů byla ohledně ustanovení *Homo ergaster* jako samostatného druhu skeptická, a někteří badatelé jsou stále přesvědčení, že se nejedná o samostatný druh rodu *Homo*. Bez ohledu na názory jednotlivých badatelů není však pochyb o tom, že nejstarší formy *Homo erectus*, tedy *Homo ergaster*, se v mnohém výrazně lišily od svých potomků, a ani o tom, že mezi africkými a asijskými zástupci *Homo erectus* existuje mnoho patrných rozdílů. To prokazují například podrobné analýzy přibližně 1,6 milionu let (datování mezi 1,38 – 1,87 m.y.) starého skeletu chlapce z Nariokotome, který vykazuje řadu archaických znaků, které se u pozdějších forem člověka vzpřímeného nevyskytují. Také lebka 1,55 milionu let stará lebka KNM-ER 42700 z Ileret v Keni má řadu archaických znaků a navíc relativně malý mozek. Podobně i podrobné analýzy 1,85 milionu let starých nálezů z Dmanisi ukazují, že u nejstarších zástupců této nesporně lidské skupiny existuje řada velmi archaických znaků, a to nejen na lebce ale zřejmě i na skeletu dolní končetiny.

Právě nálezy z jeskyně Dmanisi v Gruzii dosti významně mění naše názory na fylogenezi *Homo erectus/ergaster* protože ukazují, že *Homo ergaster* (starobylý *Homo erectus*) byl podle všeho skutečně v mnohém odlišný od pozdějšího *Homo erectus*. Z těch nejdůležitějších znaků to je řada velmi starobylých znaků na lebce a čelistech a také neočekávaně malá velikost mozku.

Homo ergaster byl dlouho považován spíše za archaickou formu *Homo erectus* než za samostatný druh. V současné době jsou argumenty o jeho zařazení do samostatného druhu *Homo ergaster* poměrně pádné, protože se u něj většina taxonomických znaků typických pro *Homo erectus* vůbec nevyskytuje. Nicméně vzhledem k velké morfologické variabilitě starobylých nálezů existují i přesvědčivé argumenty, které nepodporují jejich zařazení do samostatného druhu. Faktem je, že druhový status jednotlivých spodně pleistocenních nálezů z oblasti Afriky a západní Asie není vždy jednoznačný, a proto označení *Homo ergaster* budeme chápat spíše jako *chronospecies* (časově starší formu splňující většinu kritérií k zařazení do samostatného druhu) než jako zcela samostatný druh.

Homo ergaster měl vysokou štíhlou postavu. Dosahoval výšky i přes 180 cm a byl podstatně větší než *Homo habilis* a byl zřejmě i vyšší než *Homo erectus sensu stricto*, zejména pokud se jedná o populace *Homo erectus* z Číny. Některé nálezy, například z Dmanisi nebo Ileret obecný názor na vysokorostlost archaických populací *Homo erectus/ergaster* zpochybňují, tito jedinci výškou rozhodně nepřesahovali 170 centimetrů. Také dospělá výška chlapce z Nariokotome je přibližný odhad, závislý na odhadu věku (patologického) jedince a nejistém předpokladu, že charakter růstu byl stejný jako u současného člověka.

Podle všeho měli archaičtí zástupci *H. erectus/ergaster* malý mozek (600 až 900 cm³) a jeho velikost se mohla pohybovat od 500 do 950 cm³. Encefalizační kvocient (relativní velikost mozku vzhledem k velikosti těla) byl jen mírně větší, než předpokládáme u *Homo habilis*. Některé znaky skeletu se výrazně liší od *H. erectus* a mohou připomínat *H. habilis*. Například ve vždy chybí typické zalomení v týlní oblasti a typické střechovité tvarování temenních kostí (to není ale ani u všech nálezů *Homo erectus*) a nadočnicový val je většinou málo výrazný. *Homo ergaster* měl některé znaky připomínající dokonce archaické australopitéky; například šest bederních obratlů a hruškovitý tvar hrudníku.

Nálezy z gruzínské jeskyně Dmanisi (Balter – Gibbons, 2002, Gabunia et al., 2000, Vekua et al., 2002, přidat další obr. XX) staré 1,85 milionu let prokazují, že *Homo ergaster* migroval z Afriky do západní Asie těsně po svém vzniku a měl ještě málo vyspělou kamennou kulturu oldovánského typu (**obr XX**). Někteří badatelé se domnívají, že nálezy z Gruzie reprezentují velmi archaickou formu vzniklou z nejstarších forem *Homo ergaster*, nebo i dříve, a řadí je do nového druhu *Homo georgicus*. Nálezy z této lokality jsou „atypické“ a jasně prokazují, že modely vzniku *Homo ergaster/erectus*, formy rodu *Homo* vzniklé paralelně s *Homo habilis*, které počítaly s tzv. tropickou adaptací s velmi výkonnou chůzí na delší vzdálenosti, jsou zřejmě příliš spekulativní a současné fosilní doklady takový model nepodporují. Nálezy z Dmanisi však podporují názor, že *Homo erectus/ergaster* vznikl nezávisle na druhu *Homo habilis/rudolfensis*.

Nově nalezená lebka *Homo ergaster* z lokality Ileret na východním břehu jezera Turkana Ileret (KNM-ER 42700; Leakey et al. 2003) datovaná asi na 1,6 milionu let a lebka z Olorgesailie (KNM-OL 45500; Potts et al. 2004) stará okolo 1 milionu let, vykazují některé znaky podobné asijským formám *Homo erectus*, ale i některým mladším afro-mediteránním formám tohoto lidského druhu.

Zdá se tedy, že druh *Homo ergaster* bychom měli spíše považovat za platný starobylý druh homininů. Zatím však přesně neznáme jeho variabilitu, která je asi podobně velká jako u jiných archaických forem rodu *Homo*. Nicméně otázka jakou sehrál „*Homo ergaster*“ roli ve fylogenezi rodu *Homo* zůstává stále otevřená, protože se nabízí několik variant, avšak žádná z nich není zatím dostatečně dokumentována fosilními doklady a nejnovější nález z Keni ukazuje, že odpověď rozhodně nebude jednoduchá.

Výroba kamenných nástrojů

Homo erectus byl prvním výrobcem standardizovaných kamenných nástrojů. Nejstarší zástupci tohoto druhu, žijící zhruba od 2 do 1,5 milionu let a většinou řazení do druhu *Homo ergaster*, vyráběli takzvané pokročilé oldovánské nástroje, které byly technologicky jednoduché a velmi podobné nástrojům nalézaným v souvislosti s ranými formami rodu *Homo*. Nástroje tohoto typu nebyly často zhotovovány z nevhodnějších materiálů a měly jen hrubě opracovaný tvar. Přesto tato perkusní technologie jasně předčila nástroje nalezené v souvislosti s *Homo habilis* nebo australopitéky. Tento typ nástrojů nacházíme v tomto období nejen v Africe také na gruzínské spodně pleistocénní lokalitě Dmanisi.

Později, zhruba od 1,4 milionu let, začaly některé populace *Homo ergaster/erectus* používat a vyrábět takzvanou acheulskou industrii (ašelén – lokalita Konzo-Gardula), která měla již poměrně vyspělou technologii výroby a zpravidla byla zhotovována z kvalitnějšího kamenného materiálu. Ašélská industrie byla velmi konzervativní a vyvíjela se spolu s člověkem vzpřímeným i dalšími lidskými druhy s nepatrnými technologickými změnami téměř jeden milion let. Její využívání je evidentně závislé na schopnosti a motivaci získávání dostatečně kvalitního kamenného materiálu, a proto často nacházíme u *Homo erectus* ještě technologicky méně dokonalou pokročilou oldovánskou industrii.

Archeologické analýzy však prokazují, že ašélský typ industrie se, až na výjimky, nevyskytoval ve východní a jihovýchodní Asii, kde člověk používal kamenné industrie velmi podobné pokročilému oldovánu. Výjimku tvoří nálezy pěstních klínů z Bose Basin v jižní Číně staré asi 800 000 let. Archeologové se domnívají, že používání acheulské industrie může souviset s životem v otevřených ekosystémech, kde je nedostatek alternativních materiálů na výrobu nástrojů jako je dřevo, respektive bambus. Ukazuje se, že ani v Africe a mediteránní oblasti se tato moderní industrie nevyskytovala zdaleka u všech populací *Homo ergaster/erectus* a nalézáme ji soustavně až u lidských forem zahrnovaných do skupiny *Homo heidelbergensis*/archaický *Homo sapiens*. Není vyloučeno, že i v tomto regionu hrály ekologické faktory podobnou roli jako ve východní Asii.

Rozšíření a evoluce člověka vzpřímeného (*Homo ergaster/erectus*)

První representanti této skupiny rodu *Homo* se objevili asi před 1,8 – 1,9 milionem let v Africe (Wolpoff 1999). Mezi nejdůležitější nálezy patří lebky a čelisti z východního břehu jezera *Turkana* (lebky - Koobi Fora - **KNM ER 3733**, **KNM ER 3783** a Ileret – **KNM ER 42700**), ze západního břehu tohoto jezera z naleziště *Nariokotome* (**KNM WT 15000**) slavný nález téměř úplného skeletu asi dvanáctiletého chlapce), nálezy z *Olduvaiské rokle* (**OH 9**) v Tanzánii a z etiopských nalezišť *Omo* a *Konzo-Gardula*. Důležité jsou i mladší nálezy z Olduvaiské rokle (**OH 9**, obr. 84) v Tanzánii a z etiopských nalezišť *Bouri-Daka*, *Buia* (Eritrea) a *Konzo-Gardula*. Velmi důležitý je nález z vrstev Busidima Formation v lokalitě **Gona** (stáří 1,4 (- 0,9?) milionu let), který představuje pánev velmi malé ženy (140-150 cm), která vykazovala postupné rozšiřování pánevního kanálu.

Homo erectus (ergaster) začal záhy migrovat z Afriky a okolo 1,85 milionu let se dostává do Gruzie a zřejmě i na Blízký východ, možná i do Indonésie.

Neobyčejný význam pro pochopení evoluce této lidské formy mají nové nálezy *Homo ergaster* z Gruzie, z lokality Dmanisi, kde byly doposud objeveny tři lebky, dvě mandibuly a také kamenné nástroje staré 1,85 milionu let. Lebky mají malý obsah mozkovny (600 až 800 cm³) a celou řadu starobylých znaků. Nálezy postkranialního skeletu dvou jedinců z Dmanisi prokazuje, že *Homo ergaster* migroval do mediteránní oblasti dříve než do ostatních částí světa a jednalo se o velmi archaické formy tohoto druhu.

Lebky z Dmanisi mají vesměs malý mozek, archaickou stavbu lebky, dolní čelisti jsou však velikostně velmi variabilní. Podle zachovalých kostí postkraniálního skeletu můžeme soudit, že byli spíše menší nanejvýš střední postavy (tedy do 170 cm) a nebyli příliš robustní (do 65 kg). Stavba skeletu nohy a distální části tibie lidí z Dmanisi vykazují některé starobylé znaky, které by mohly naznačovat určité rozdíly v lokomoci mezi nejstaršími a mladšími formami *Homo erectus/ergaster*. Specifika kostry nohy a talokrurálního kloubu však nutně neznamenají archaický typ bipedie a za daných ekologických podmínek – život v horském lese – mohou představovat adaptaci skeletu nohy na pohyb v členitém horském prostředí. Lebka **D3444** (Lorikapadze et al 2005) reprezentuje kompletně a dlouhodobě bezzubého jedince, což prokazuje jednak toleranci těchto lidí k handicapovaným jedincům a také to, že si takový jedinec byl schopen nalézat dlouhodobě vhodné potravní zdroje. Mohl se sice zčásti živit morkem a dalšími měkkými částmi těl ulovených zvířat jako vnitřnosti a mozek, ale určitě si musel umět vyhledávat také vhodnou rostlinnou stravu, která byla dostupná v horských lesích, ve kterých tito lidé ve spodním pleistocénu žili.

Homo ergaster/erectus podle všeho migroval do Asie dříve než před jedním milionem let (Rightmire 2001, Wolpoff 1999, Anton et al 2007), patrně v období mezi 1,8 až 1,4 milionu let, jak ukazují nejstarší nálezy z Indonésie, definitivně však kolonizoval Asii asi před jedním milionem let (obr. 88). Nejstarší fosilní důkazy o *Homo erectus* z Číny (obr. 89) pocházejí až z období kolem jednoho milionu let (tab. 2). Pro tyto formy člověka vzpřímeného je typická dlouhá, nízká lebka a velká tloušťka kompakty.

To prokazuje, spolu s poněkud mladšími nástroji z Izraelského naleziště *Ubedyia*, že *Homo erectus*, respektive *Homo ergaster*, migroval do mediteránní oblasti dříve než ostatních částí světa. *Homo erectus* podle všeho migroval do Asie dříve než před jedním milionem let, podle všeho v období mezi 1,7 až 1,4 milionu let jak ukazují nejstarší nálezy z Indonésie, definitivně však kolonizoval Asii asi před 1 milionem let. Nejstarší dobře doložené fosilní důkazy o *Homo erectus* z Číny pocházejí až z období 1,2 – 1,0 milionu let. Pro tyto formy člověka vzpřímeného je typická dlouhá, nízká lebka a velmi tlustá kompakta kostí.

O charakteru a době osídlení Indonésie, a jihovýchodní Asie obecně, se vedou dlouholeté diskuse. Přesné datování nálezů indonéského *Homo erectus* je ale ve většině případů stále sporné, a většina z nich zřejmě nedosahuje většího stáří než jeden milion let. Přinejmenším několik z nich však může být skutečně z mladšího spodního pleistocénu, možná i z vrstev starších než 1,7 milionu let.

I když *Homo erectus* zřejmě migroval do Asie v období starším než jeden milion let, definitivně kolonizoval tento kontinent asi před 1 milionem let. Mezi nejstarší indonéská naleziště patří *Mojokerto* a zvláště pak *Sangiran*, kde byla nalezena řada nových velmi důležitých nálezů druhu *Homo erectus*. Mladší jsou pak slavné nálezy z *Trinilu* a také některá novější naleziště.

Přestože první čínské nálezy *Homo erectus* měly pro objasnění evoluce člověka obrovský význam, zejména nálezy z jeskyně *Zhoukoudian* (*Ču-ku-tien*), ukázalo se, že tyto nálezy nepatří mezi nejstarší zástupce *Homo erectus* v této oblasti. Nejstarší fosilní důkazy o člověku vzpřímeném ve východní Asii pocházející z období okolo jednoho milionu let, z nalezišť *Gonwangling* a *Yuanmou*, byly učiněny až ve druhé polovině minulého století. Jsou tak zhruba stejně staré jako mladší formy *Homo erectus* z Olduvaiské rokle. Pro nejstarší asijské zástupce *Homo erectus* byla typická dlouhá, nízká lebka a velmi tlusté kosti. Většina starých asijských nálezů je však velmi fragmentárních a deformovaných a neposkytuje dostatek informací o morfologii asijských forem *Homo erectus*.

Tabulka – nejdůležitější nálezy člověka vpřimeného *Homo ergaster/erectus*

Naleziště	Region	Datování	Druh
Afrika			
Koobi Fora, East Turkana	Kenya	1,9 - 1,4 mil. let	<i>Homo ergaster</i>
Nariokotome, West Turkana	Kenya	1,6 mil. let	<i>Homo ergaster</i>
Ileret, East Turkana	Kenya	1,54 mil. let	<i>Homo ergaster</i>
Gombore I	Etiopie	1,5 mil. let	? <i>Homo erectus</i>
Omo	Etiopie	1,5 mil. let	? <i>Homo erectus</i>
Olduvai Gorge, Bed II	Tanzánie	1,5 - 1,3 mil. let	<i>Homo ergaster</i>
Konzo-Gardula	Etiopie	1,4 mil. let	???
Gona – Bushidima formation	Etiopie	1,4 mil. let	? <i>Homo erectus</i>
Olduvai Gorge, Bed III	Tanzánie	1,3 mil. let	? <i>Homo erectus</i>
Gombore II	Etiopie	1,2 mil. let	? <i>Homo erectus</i>
Bouri (Lower Dalca Beds)	Etiopie	1,0 mil. let	<i>Homo erectus</i>
Buya	Eritrea	1,0 mil. let	<i>Homo erectus</i>
Olduvai Gorge, Bed IV	Tanzánie	0,9 - 0,7 mil. let	<i>Homo erectus</i>
Ternifine	Alžírsko	0,7 mil. let	<i>Homo erectus</i>
Asie			
Mojokerto	Indonésie	?? 1,8 - 1,2 mil.let	<i>Homo erectus</i>
Sangiran	Indonésie	?? 1,7 mil.let	<i>Homo erectus</i>
Sangiran	Indonésie	1,4 - 1,0 mil. let	<i>Homo erectus</i>
Trinil	Indonésie	1,2 mil. let	<i>Homo erectus</i>
Sangiran	Indonésie	1,0 mil. let	<i>Homo erectus</i>
Hanoman	Indonésie	1,0 mil. let	<i>Homo erectus</i>
Ardjuna	Indonésie	1,0 mil. let	<i>Homo erectus</i>
Gongwangling	Čína	1,0 mil. let	<i>Homo erectus</i>
Luonan	Čína	1,0 mil. let	<i>Homo erectus</i>
Yuanmou	Čína	0,9 mil. let	<i>Homo erectus</i>
Jianshi	Čína	0,8 mil. let	<i>Homo erectus</i>
Západní Asie a Evropa			
Dmanisi	Gruzie	1,83 mil. let	<i>Homo ergaster</i>
Ubeidiya	Palestina	1,4 mil. let	???
Gran Dolina, Atapuerca	Španělsko	800 tis. let	<i>Homo erectus/antecessor</i>

Kolonizace Evropy – *Homo erectus* nebo *Homo sapiens* ?

Poslední byla tímto nejstarším lidským druhem osídlena jižní Evropa, a Blízký východ a to asi před 1 000 000 až 800 000 lety. I když se jedná o významné nálezy, jsou důkazy o osídlení Evropy stále málo úplné a některé z nich podle všeho patří mladším lidským formám, *Homo heidelbergensis*.

Nálezy ze Španělska z jeskyně *Gran Dolina* (jeskynní komplex *Atapuerca*) byly španělskými antropology zařazeny do nového druhu *Homo antecessor*, což ale většina antropologů přijala se značnou skepsí. Jednalo se totiž o velmi fragmentární pozůstatky nedospělého jedince, který zemřel asi před 800 000 lety. I když z tohoto naleziště byla získána řada nových dokladů o nejstarších evropských homininech, stále se většina badatelů domnívá, že se jednalo o mladší formy druhu člověk vzpřímený a nikoliv o nový, výhradně evropský, lidský druh.

Na druhé straně je však třeba zdůraznit, že fosilní doklady z lokality Gran Dolina jsou už dostatečně početné, zahrnují dokonce i jeden částečně zachovalý skelet, aby jednoznačně prokázaly existenci forem podobných druhu *Homo erectus* v jižní Evropě. Vzhledem k tomu, že některé africké nálezy tzv. *Homo erectus* jejichž stáří se pohybuje okolo milionu let (Buia, Bouri – Daka) mají mnoho znaků značně odlišných od klasických forem *Homo erectus*, je nutno znovu zvážit, zda druh *Homo antecessor* nerepresentuje pokročilejší formy člověka vzpřímeného *sensu lato*, které přímo navazují na druh *Homo ergaster*.

Velmi důležitý je rekonstruovaný nález italské lokality **Ceprano**, který byl po důkladné geologické revizi stratigrafie lokality datován jako mnohem mladší než **Gran Dolina** asi 400 tisíc let. Nález z Ceprana prokazuje, že *Homo erectus* sice osídlil některé části jižní Evropy před více jak třičtvrtě milionem let, ale že osídlení Evropy přišlo později, a to mezi 600-700 tisíci lety. Ve starším období žily populace, které by bylo možné klasifikovat jako *Homo erectus sensu lato* také v jižní, východní i severní Africe, v Indii, Číně a Indonézii. Zda to byl opravdu *Homo erectus*, nebo jiný archaický druh rodu *Homo*, a nebo nejstarší zástupci *Homo heidelbergensis*, bude komplikované rozhodnout, jak ukazuje právě případ nálezu z Ceprana.

Neexistují však žádné přímé ani nepřímé důkazy o osídlení kontinentální Evropy ani jedním z těchto starobylých lidských druhů. Tyto lidské formy podle všeho do Evropy, výjimkou některých mediteráních oblastí, nepronikly, stejně jako se jim nepodařilo proniknout do severní a jižní Ameriky a do Austrálie. Zdá se tedy, že skutečná kolonizace Evropy byla mimo adaptační možnosti, a možná i mimo zájem, člověka vzpřímeného a Evropa byla osídlena až pokročilejšími druhy rodu *Homo*.

Potomci člověka vzpřímeného - *Homo heidelbergensis* a archaický *Homo sapiens*

Faktory vzniku nových lidských forem a extinkce *Homo erectus*

V období mezi 700 – 620 tisíci lety (OIS 18 – 16) došlo k ochlazení klimatu s následným oteplením mezi 620 – 565 tisíci lety (OIS 15). V chladném období definitivně mizí veškeré formy *Homo erectus* z oblasti Afriky, Evropy i západní Asie, v teplém období se pak objevují v Africe i v Evropě zcela nové formy člověka, které zpravidla řadíme do druhu *Homo heidelbergensis* nebo, zejména formy mladší 300 tisíc let, do archaických forem *Homo sapiens*.

Jak prokazují současné výzkumy paleoantropologické, archeologické, paleontologické i paleoekologické jednalo se o poměrně vysokorostlé atleticky stavěné populace. Podle stavby těla, zranění, používaných nástrojů i archeologického a paleontologického kontextu se jednalo o první skutečné lovce. Vyráběli již technologicky pokročilejší kamenné nástroje, kompozitní (dvousložkové) nástroje a je prokázána i výroba vysloveně loveckých zbraní, dřevěných oštěpů s hrotem tvrzeným v ohni. Zatímco v Evropě a západní Asii je technologický vývoj pozvolný a vrcholí vznikem mousterského kulturního komplexu, v Africe vidíme v některých regionech doslova k technologickou revoluci (ale roztržštěnou do mnoha center), která je zvláště výrazná v období risského zalednění (300 – 130 tisíc let).

Že se jednalo o přímé předky moderních lidských druhů prokázaly paleogenetické analýzy neandrtálců a anatomicky moderního člověka, protože řada typicky lidských genů, například FOXP2 geny, je pro oba druhy společná, a tudíž vznikla zřejmě už v průběhu evoluce *Homo heidelbergensis*. To prokazuje, že *Homo heidelbergensis* byl nepochybně přímým předkem moderních lidských forem, neandrtálců v Evropě a anatomicky moderního

člověka v Africe. V Asii na východ od Möviovy linie (orientačně - od západní Sibíře a střední Asie na východ) naopak přežívaly populace *Homo erectus*, které v tomto regionu pak žily od počátku svrchního pleistocénu spolu nově příchozími populacemi anatomicky moderního člověka a jinými reliktními lidskými populacemi jako je *Homo floresiensis*.

Evoluce člověka ve středním pleistocénu

V období mezi 700 – 600 tisíci lety se v Africe a Evropě k zásadní změně v evoluci člověka. Objevuje se nová lidská forma, některými autory označovaná jako druh *Homo heidelbergensis*, jinými pak jako rané formy archaického *Homo sapiens*. Tato forma člověka začala zhruba mezi 600 – 650 000 let kolonizovat kontinentální Evropu a západní Asii a pokračovala ve svém vývoji až zhruba do 200 - 150 000 let, kdy se v této oblasti, tedy v Africe, Blízkém východě, západní Asii a Evropě objevily zcela nové lidské formy, neandrtálci a anatomicky moderní člověk.

Na východ od tzv. Möviovy linie, tedy ve střední, jižní a východní Asii se podle všeho dále vyvíjel *Homo erectus*. U asijských populací *Homo erectus* se v průběhu jejich další evoluce dále zvětšoval mozek a snižovala se tělesná výška. O evoluci tohoto druhu člověka ve východní a jihovýchodní Asii máme velmi dobré informace z řady čínských a indonéských středně pleistocénních lokalit.

Homo erectus v Asii

Nejdůležitější informace o tom jaký byl *Homo erectus* v Asii pocházejí čínské lokality **Zhokoudian (Ču-ku-tien)**. Bohužel, většina nálezů lidských kostí z této lokality se ztratila během druhé světové války a zůstaly jen odlitky koster. Výzkumy na této lokalitě pokračovaly i po válce, ale bez výraznějších úspěchů v nalezení lidských zbytků. V každém případě měly středně pleistocénní formy *Homo erectus* podstatně vyšší kapacitu mozku, nižší a robustnější postavu. Co se týká archeologických výzkumů, většinou byla používána technologie pokročilého oldovánu, acheulénská technologie se objevuje zcela výjimečně.

Tyto výzkumy však ukázaly však jeden velmi důležitý fakt. Mnoho metrů vysoká vrstva uhlíku nalezeného v jeskyni byla některými antropology interpretována jako první důkaz systematického používání ohně v lidské evoluci, které mělo souvisle trvat po mnoho tisíc let. Pečlivé vyhodnocení geologie jeskyně takový názor nepodpořilo a ukazuje, že oheň byl používán pouze příležitostně a přetržit+, i když po delší časové období. Nové rekonstrukce lebky čínského člověka vzpřímeného, „sinantropa“, z této lokality, provedené Ianem Tattersalem a Jeffrey Schwartzem z odlitků fragmentů lebky zase ukázaly, že vzhled lebky nebyl zdaleka tak moderní jak ukazovaly starší rekonstrukce a byl velmi podobný dalším klasickým nálezům *Homo erectus* z Asie.

Přesto je i z odlitků lebek z tohoto naleziště, dalších fosilních nálezů z Číny i dalších části jihovýchodní Asie a příslušných paleontologických dokladů zřejmé, že *Homo erectus* prodělal v Asii řadu změn, z nichž nejdůležitější je zvětšování mozku. To je patrné i z nálezů středně pleistocénního člověka z dalších čínských lokalit, jako jsou **Yunxian** a **Hexian**.

Poněkud jiná je situace v Indonésii, kde si člověk vzpřímený zachovává řadu velmi starobylých znaků, jak je patrné například z nálezů lebky z lokality **Sambungmachan**, a tento trend přetrvává až do svrchního pleistocénu, což pak prokazují enigmatické nálezy lebek z **Ngandongu**, které jsou staré pouhých 50 000 let nebo i mladší. Podle některých starších názorů mohly některé čínské nálezy reprezentovat druh *Homo heidelbergensis*, a tito autoři nevylučují, že tento druh pak mohl zpětně osídlit Afriku a Evropu. Současné analýzy však jednoznačně podporují názor, že se jedná buď o přežívající populace *Homo erectus* nebo modernější formy člověka (Bae 2010).

Hypotéza o osídlení Evropy asijskými populacemi *Homo heidelbergensis* je poněkud problematická, a neexistují pro ní žádné dostatečné a přesvědčivé doklady. Naopak poměrně moderně vyhlížející nález lebky člověka z indického naleziště *Narmanda* starý necelých 300 000 let ukazuje spíše na osídlování Asie z Evropy nebo Afriky, i když podle nových hodnocení tohoto nálezu není jeho status jako *Homo heidelbergensis* zdaleka jasný. Naopak není vyloučeno, že některé oblasti střední a východní Asie byly osídleny populacemi *Homo heidelbergensis* nebo velmi starobylými populacemi anatomicky moderního člověka (Bae 2010).

Homo heidelbergensis* – archaický *Homo sapiens sensu lato

Nejstarší prokazatelně nové formy člověka, tedy formy jednoznačně odlišné od *Homo erectus* z biologického i kulturního hlediska, se objevují v Africe mezi 650 – 600 tisíci lety. Podle nejnovějšího datování jednotlivých lokalit lze nalézt tyto lidské formy prakticky ve stejném období (nejstarší je Mauer - 609 tisíc let) také v Evropě. Z mnoha důvodů stále není zcela jasné, zda se jedná o samostatný lidský druh, *Homo heidelbergensis* nebo o archaické, nejstarší formy druhu *Homo sapiens*. V takovém případě by *Homo heidelbergensis* představoval pouze chronospecies, druh ze kterého se později diferencovaly moderní formy rodu *Homo*.

Mnohé naznačuje, že po důkladné a objektivní revizi bude tato skupina fosilního člověka nakonec zahrnovat jak zástupce druhu *Homo heidelbergensis*, tak archaické zástupce druhu *Homo sapiens*, kteří se mohli zformovat ke konci risského zalednění a migrovat mimo Afriku cestou přes pobřeží Arabského poloostrova, jak naznačují některé archeologické výzkumy na pobřeží Perského zálivu (Armitage et al 2011).

Stejně tak je ale možné, že některé z argumentů zastánců teorie multiregionalistů, ale i dalších paleoantropologů, skutečně najdou potřebné paleoantropologické teoretické doklady a potvrdí se, že druh *Homo sapiens* se objevuje již v průběhu svrchního středního pleistocénu, a jednotlivé jeho formy představují pouze variabilitu tohoto druhu. Tak či onak, mnohé napovídá, že evoluce našeho druhu začala mnohem dříve, než jsme předpokládali.

Pro *Homo heidelbergensis*, resp. archaického *Homo sapiens*, je typické výrazné zvětšení mozku oproti člověku vzpřímenému. Výzkumy týmu Glenna Conroye (Conroy, Smith 2007) dokonce ukazují, že jeho již mozek svojí velikostí významně překrývá s dolní hranicí běžné variability moderního člověka, která je cca 1200 cm³. Relativně velký mozek přirozeně ovlivnil i tvar lebky a profilování skeletu obličeje.

U této lidské formy mizí typický výrazně zalomený týl. I když na lebce stále nalézáme více či méně zřetelný zřetelný *torus occipitalis*, je umístěn podstatně níž než u *Homo erectus*. Nadočnicové oblouky jsou některých jedinců ještě mohutné, výrazně prominující, někdy jsou dokonce robustnější než *torus supraorbitalis* u *Homo erectus*, avšak v mnoha případech může být málo výrazný podobný neandrtálcům nebo dokonce starším formám anatomicky moderního člověka. Velkou variabilitu tohoto znaku demonstrují například nálezy ze španělské jeskyně Sima de los Huesos. U této lidské formy nikdy nevytvářejí souvislý nadočnicový val. Nadočnicové partie jsou jasně rozdělené na dvě části, protože glabella již neprominuje vpřed tak jako u většiny nálezů druhu *Homo erectus*, avšak vytváří, podobně jako u pozdějších forem rodu *Homo*, mírnou depresi mezi nadočnicovými oblouky. *Sulcus supraorbitalis* je velmi slabý někdy chybí úplně. Kostí lebky jsou stále poměrně tlusté, ale většinou jsou tenčí ve srovnání s *Homo erectus* a na "tloušťce" se podílí hlavně spongiosa a nikoliv kompaktní kost.

Velikost mozku této lidské formy byla sice již v rámci dolní poloviny variability lidského mozku, ale byla ještě statisticky významně menší než u současného člověka – v průměru 1260 cm³. Existují však prokazatelné velikostní rozdíly mezi ranými formami před

risským zaledněním (1208 cm³), a skupiny mladší žijící v průběhu risského zalednění (mladší 300 tisíc let), která měla mozkovou kapacitu v průměru 1311 cm³.

Kostra končetin i pánev jsou tvarem i proporcemi téměř nerozlišitelné od starších forem druhu *Homo sapiens* a také má, na rozdíl od neandrtálců, mnohé znaky společné s anatomicky moderním člověkem. Diafýzy dlouhých kostí jsou poměrně štíhlé a dlouhé, ale epifýzy jsou, na rozdíl od člověka vzpřímeného, dosti robustní. Kompaktní kost je obvykle poměrně silná, zejména v diafyzální části dlouhých kostí. Rekonstrukce postavy této lidské formy ukazuje, že *Homo heidelbergensis*/archaický *Homo sapiens* byl vysoký a, na rozdíl od *Homo erectus*, měl poměrně robustní stavbu těla. Měli dlouhé, dobře osvalené končetiny a stavbou těla připomínali urostlé desetibojaře, což bylo jistě výhodné jak z hlediska jejich loveckého způsobu života tak i termoregulačně.

Většina badatelů se dnes shoduje, že se jedná o novou lidskou formu, která vznikla v souvislosti s ekologickými změnami, kterým se musel člověk přizpůsobit a podle všeho i se změnami v technologii kamenných nástrojů a změnami v potravní strategii. Možná se jednalo i o jakousi formu lidské "adaptivní radiace" nebo snad lépe kolonizační vlnu, protože tato lidská forma jako první ze zástupců lidského rodu osídlila také větší část kontinentální Evropy.

O tom jaký má tato lidská forma taxonomický status se vedou již mnoho let dlouhé diskuse. Nepochybně byli tito lidé mnohem bližší anatomicky modernímu člověku ve většině znaků než byl *Homo erectus*. Nepochybně byli současnému člověku blízcí geneticky, možná i více než specializovaní neandrtálci. To je také důvodem proč někteří antropologové soudí, že se nejedná o odlišný lidský druh, ale o tzv. rané formy archaického *Homo sapiens*. Jiní trvají na tom, že se musí z různých důvodů, fylogenetických i morfologických, jednat o specifický lidský druh.

Názor, že se jedná o první, archaické, formy druhu *Homo sapiens* se zdá být podložen mnoha přesvědčivými argumenty založenými na přímých i nepřímých fosilních dokladech. Navíc se ukazuje, že mnohé "erektoidní" znaky, jako zalomení týla nebo mohutné nadočnicové oblouky, mají ve skutečnosti odlišnou morfologickou strukturu než měl člověk vzpřímený a i tak se vyskytují ve výrazné podobě pouze u některých lebek, u některých je naopak nenajdeme vůbec. Pravda ale také je, že i *Homo heidelbergensis* pojmáný jako chronospecies, tedy druh starší a předcházející bezprostředně druhu *Homo sapiens*, se také opírá o mnohé přesvědčivé argumenty a fosilní doklady. Záleží na tom, zda jsou rozdíly mezi nejstaršími formami archaického *Homo sapiens sensu stricto* a znaky typickými pro "*Homo heidelbergensis*" skutečně natolik významné, že opravňují vyčlenění samostatného druhu člověka.

Nálezy této lidské formy jsou poměrně hojné, mnohé z nich dobře zachovalé a známe je z řady nalezišť z Afriky a Evropy (Tab XX).

Z afrických nálezů jsou nejdůležitější nálezy několika poměrně dobře zachovalých jedinců, zejména téměř úplné lebky z **Kabwe** (dříve **Broken Hill**) ze Zambie (dříve Rhodesie) a lebky z **Bodo** z Etiopie. Další nálezy jsou buď méně úplné nebo problematické z hlediska jejich datování (např. **Ndutu** z Tanzánie, **Baringo** v Keni a **Elandsfontein** z jižní Afriky). Některé i poměrně staré africké nálezy jsou pak většinou autorů považovány za formy *Homo sapiens* a nikdy za *Homo heidelbergensis* nebo *Homo erectus* (např. **Salé**, **Thomas Quarry**, **Saldanha**, **Eyasi**, viz Tab. XXX)

Mezi nejstarší evropské nálezy patří slavná 609 tisíc let stará čelist z **Maueru** u Heidelbergu v Německu, půl milionu let stará holenní kost z anglické lokality **Boxgrove** a jeden z nejpočetnějších a nejúplnějších nálezů člověka v dějinách paleoantropologie, fosilní skelety z jeskyně **Sima de los Huesos** z jeskyního komplexu Atapuerca ve Španělsku. Dalšími důležitými lokalitami, které poskytly fosilní doklady o této formě člověka, jsou velmi dobře zdokumentovaný a prozkoumaný, ale mnohem mladší, nález skeletu z jeskyně **Arago** ve Francii, velmi dobře zachovalá, leč také velmi špatně datovatelná (v současné době se zdá jako

nejvěrohodnější 450 tisíc let), lebka z řecké jeskyně *Petralona*, a nálezy z východoněmecké lokality *Bilzingsleben* a *Vértöszölös* v Maďarsku. Nálezy ze střední Evropy jsou sice velmi fragmentární, ale jsou doprovázeny početnou kamennou industrií. Nově byla do skupiny *Homo heidelbergensis* zařazena i lebka z italské lokality *Ceprano*, dříve považovaná za samostatný druh *Homo cepranensis* blízký *Homo erectus*.

Analýzy skeletů ze španělského naleziště *Sima de los Huesos* (Atapuerca) však jasně ukazují, že variabilita v rámci populací archaických forem *Homo sapiens* je zjevně nesrovnatelně větší než jsme vůbec kdy byli schopni předpokládat, a proto, podle mého názoru, ztrácí vyčleňování starobyklých a pokročilých forem "Homo heidelbergensis" opodstatnění.

V tomto smyslu má zásadní význam španělské naleziště *Sima de los Huesos* (jeskynní komplex *Atapuerca*), které poskytlo fosilizované zbytky skeletů minimálně 32 jedinců, 9 mužů, 9 žen a 14 s neurčeným pohlavím, z toho jeden poměrně úplný skelet (SH 5 - Elvis).. Z toho bylo 11 jedinců ve věku adolescentů od 13 do 17 let, pět dětí a pouze tři jedinci starší třiceti let. Zpracováno bylo množství paleontologického materiálu a kamenných nástrojů, na jejichž základě je možné rekonstruovat prostředí i způsob života této populace. Naleziště je staré minimálně 500 000 až 550 000 let a jako jedna z mála lokalit nám poskytuje velmi dobré informace o variabilitě středně pleistocenních lidských populací. Populace z Jeskyně kostí (*Sima de los Huesos*) představuje naprosto neočekávanou směs jedinců od typických zástupců archaického *Homo sapiens*, přes jedince nápadně podobné neandertálcům až po jedince s poměrně moderní morfologií.

Analýzy skeletů z naleziště *Sima de los Huesos*, doprovodného materiálu i životního prostředí, poskytla řadu velmi důležitých výsledků, které buď potvrzují některé již dříve formulované hypotézy, nebo nám ukazují *Homo heidelbergensis* v novém světle. Typickým znakem byla poměrně silná kompaktní kost. Lidé z Atapuerky byli poměrně vysokí a měli spíše robustní atletickou stavbu těla, což velmi dobře odpovídalo způsobu života tohoto druhu v Evropě, tedy životu založeném na kontaktním lovu středních a velkých zvířat. Tento způsob lovu prokazují i zranění nalezená na skeletech z této lokality, tedy zranění hlavy a horní části trupu. Nové datování lokality přes 500 000 let prokazuje, že *Homo heidelbergensis* se rozšířil po Evropě velmi rychle a osídlil jí nanejvýš v průběhu 100 000 let.

Někteří badatelé soudí, že lidé z Atapuerky mohli být přímými předky neandrtálců s nimiž údajně sdílejí některé znaky na lebce a například mírně prodlouženou *os pubis*. Jak se ukazuje, tyto znaky jsou pouze součástí přirozené variability této populace, která je ohromná, a jejich podobnost s neandrtálci je v podstatě náhodná daná spíše poměrem velkého splanchocrania a relativně menší mozkovny. Navíc "neandertálské" znaky na lebce mají pouze někteří jedinci, jiní je zcela postrádají nebo mají morfologii typickou pro *Homo heidelbergensis*.

Většina badatelů dnes řadí nálezy z Jeskyně Kostí do skupiny *Homo heidelbergensis*. Pokud vycházíme z předpokladu, že stáří této lokality přesahuje výrazně 500 000 let, pak je pravděpodobné, že Pyrenejský poloostrov byl v poměrně krátké době osídlen nejprve člověkem vzprámeným a posléze archaickým *Homo sapiens*. Znamenalo by to také, že již u prvních forem druhu *Homo sapiens*, nebo jeho bezprostředních předchůdců *Homo heidelbergensis*, se objevuje ve srovnání s člověkem vzprámeným mnohem větší mozek. Mozek, který má sice ještě menší mozkovou kapacitu než moderní člověk, avšak strukturou mozku již od moderního člověka v zásadě neliší.

Stejně jako v případě ostatních nálezů této lidské formy byli i tito lidé z Jeskyně kostí byli výrazně vyšší, než byli neandrtálci, i když mohli být poněkud menší než afričtí zástupci této skupiny, a měli poměrně robustní stavbu těla. Muži dosahovali výšky v průměru 180 cm a

hmotnosti přes 70 kg, rekonstrukce výšky a hmotnosti však ukazuje, že někteří muži mohli být výrazně větší než 180 cm a mohli vážit až 90 kg.

Podrobnější informace o stavbě těla a kostry skeletu trupu a končetin ukazují, že i v tomto případě jedná o podivnou směs starobyklých a moderních znaků, například charakteristická je již zmíněná poměrně silná kompaktní kost, která je u tak fylogeneticky mladých populací neobvyklá. Stavba pánve je sice velmi podobná jako u moderního člověka, ale porodní kanál je užší a zřejmě odpovídá menší mozkovně, která u této lidské formy ještě nedosahuje lidského průměru je ještě asi o 20% menší než u moderních lidských forem – neandrtálců a anatomicky moderního člověka.

Jednotlivé nálezy tzv. přechodových forem druhu *Homo erectus*, dnes vesměs řazených do druhu *Homo heidelbergensis*, nebo archaických forem *Homo sapiens* jsou velmi variabilní, a proto bývají hodnoceny různými autory různě, ať už jako skupina nebo jednotlivé nálezy. Mnohdy není ani jasné jak je přesně nález starý, což je zvláště citelné u lebky z *Petralony*, která již byla zdrojem nejednoho, dokonce i pěstního, sporu. Některé z těchto nálezů jsou určitými badateli považovány za příliš archaické, tedy erektoidní, jiné zase za moderní, tedy zástupce raného archaického *Homo sapiens*.

A tak daný nález byl jednou řazen do skupiny progresivních forem *Homo erectus*, což často činil například prof. Emanuel Vlček, jindy zase do skupiny archaických forem *Homo sapiens*, jak činí mnoho mladších paleoantropologů, jako Alan Bilsborough, Gunther Brauer nebo Glenn Conroy, a všichni multiregionalisté (ovšem pro ty je to *Homo sapiens* už více jak milión let). Mnozí další antropologové, například Bernard Wood, Chris Stringer, Collin Groves, Ian Tattersall a Philip Rightmire dávají přednost začlenění všech těchto středně pleistocénních homininů do druhu *Homo heidelbergensis*.

Důležité je také to jaká zastává daný badatel teoretická východiska pro vznik anatomicky moderního člověka. Tedy zda zastává spíše multiregionální nebo monocentrickou hypotézu afrického původu anatomicky moderního člověka a zda se domnívá, že druhu *Homo sapiens* předcházely nějaké jiné lidské druhy nebo byl přechod k anatomicky modernímu člověku postupný v rámci jednoho velmi přizpůsobivého, ale geneticky již zformovaného druhu.

Zastánci hypotéz afrického původu člověka, jako Gunther Brauer, Chris Stringer nebo Ian Tattersall, se snaží o kompaktní vymezení této skupiny, ať už ji řadí do *Homo heidelbergensis* nebo ji považují za nejstarší zástupce archaického *Homo sapiens*. Multiregionalisté v čele s Milfordem Wolpoffem, zesnulým Janem Jelínkem a Alanem Thornem se naopak poukazují již dvě tři desetiletí na mosaikovitost znaků a přechodný charakter této skupiny a nutnost jejího zařazení do druhu *Homo sapiens*.

Tabulka – Homo erectus, Homo heidelbergensis a ranný archaický Homo sapiens

Naleziště	Region	Datování	Druh
Afrika			
Lainyamok	Tanzánie	700 tis. let	?Homo erectus
Masek, Olduvai Gorge	Tanzánie	600 tis. let	?Homo erectus
Bodo	Etiopie	600 tis. let	Homo heidelbergensis/sapiens
Kabwe (Broken Hill)	Zimbabwe	350 tis. let	Homo heidelbergensis/sapiens
Ndutu	Tanzánie	350 tis. let	Homo heidelbergensis/sapiens
Elandsfontein	Jižní Afrika	350 tis. let	Homo sapiens
Asie			
Sambungmahan	Indonézie	500 tis. let	Homo erectus
Longudong (Jianshi)	Čína	650 tis. let	Homo erectus
Chenjiayao	Čína	650 tis. let	Homo erectus
Zhoukoudian	Čína	600 tis. let	Homo erectus
Yunxian	Čína	450 tis. let	Homo erectus
Zhoukoudian	Čína	400 tis. let	Homo erectus
Yiyuan	Čína	400 tis. let	Homo erectus
Nanjing	Čína	350 tis. let	Homo erectus
Hexian	Čína	350 tis. let	Homo erectus
Jinniushan	Čína	300 tis. let	Homo erectus
Narmanda	Indie	300 - 250 tis. let	?Homo sapiens
Evropa a záp. Asie			
Mauer	Německo	609 tis. let	Homo heidelbergensis/sapiens
Gesher Benot Ya'acov	Palestina	500 tis. let	Homo heidelbergensis/sapiens
Fontana Ranuccio	Itálie	450 tis. let	Homo heidelbergensis/sapiens
Boxgrove	Velká Británie	500 tis. let	Homo heidelbergensis/sapiens
Ceprano	Itálie	400 tis. let	
Bilzingsleben	Německo	400 tis. let	Homo heidelbergensis/sapiens
Vértöszölös	Maďarsko	350 tis. let	Homo heidelbergensis/sapiens
Sima de los Huesos, Atapuerca	Španělsko	500 tis. let	Homo heidelbergensis/sapiens
Arago	Francie	280-450 tis.let	Homo heidelbergensis/sapiens
Swanscombe	Vel. Británie	300 tis. let	?Homo sapiens
Petalona	Řecko	?? 300 tis. let	Homo heidelbergensis/sapiens

Archaický Homo sapiens sensu stricto

Fosilní doklady o existenci mladších forem *Homo heidelbergensis*, mnohými považovaného již za archaickou formu *Homo sapiens*, máme z řady afrických i evropských nalezišť, mimo jiné ze Španělska, Francie, Německa a Velké Británie. První zástupci této skupiny se objevují v Evropě i Africe v období okolo 300 000 let a vývoj této formy člověka trval sto až sto padesát tisíc let.

Vedle dalšího progresivního vývoje a zvětšování mozku, mizí na lebce velká část znaků připomínajících člověka vzpřímeného, takže některé lebky povrchně připomínají svou stavbou pozdější lidské formy, neandertálce. Z tohoto důvodu bývala tato lidská forma dříve označovaná jako preneandertálci nebo anteneandrtálci. Nadočnicové oblouky pokročilých forem archaického *Homo sapiens* jsou obecně mnohem menší a méně nápadné, lebka je celkově gracilnější, vždy chybí transversální occipitální torus a *sulcus supraorbitalis*. Mozkovna je poměrně klenutá v čelních partiích a kosti lebky jsou mnohem tenčí ve srovnání s *Homo erectus* a blíží se tloušce kostí běžné u anatomicky moderního člověka.

Tito lidé měli, stejně jako starší zástupci skupiny “*Homo heidelbergensis*”, rovněž poměrně vysokou postavu a také byli robustnější než člověk vzpřímený. Výška postavy je však menší než u forem před risským zaledněním. Spolu s větší mozkovou kapacitou je pak relativní velikost mozku výrazně větší například ve srovnání s populací ze španělské Jeskyně kostí (Sima de los Huesos). Mohlo to souviset i se ztrátou tzv. tropické adaptace, kterou však můžeme jen těžko považovat za smysluplnou pro populace žijící v Evropě. Je tedy daleko pravděpodobnější, že snížení postavy a další rozvoj mozku byl důležitou adaptací na risskou dobu ledovou, která se projevovala velmi chladnými obdobími a zaledněním v Evropě a obdobími extrémního sucha v Africe.

Dalším důvodem nápadných rozdílů ve stavbě těla mezi *Homo erectus* a pozdějšími lidskými formami mohlo být i to, že pozdější lidské formy byly více adaptovány, jak svědčí archeologické nálezy, k systematickému lovu středních i velkých zvířat za pomoci sofistikovaných nástrojů a prvních specializovaných loveckých zbraní, které byl zřejmě hlavním zdrojem obživy těchto lidí. V tomto smyslu je patrný velký pokrok právě u pokročilých forem archaického *Homo sapiens*.

V souvislosti s pokročilými formami archaického *Homo sapiens* se objevuje zcela nová technologie výroby kamenných nástrojů, takzvaná levalloiská technologie opracování jádra, která znamenala významný technologický posun jak v samotné technologii opracování kamene, tak i v efektivitě zpracování materiálu, protože umožňovala výrobu více nástrojů z jednoho valounu. V Africe se pak ostrůvkovitě objevují ještě pokročilejší technologie, jako je výroba kamenných čepelí, kostěných harpun a háčeků na ryby (McBrearty et al 2000). Musíme si ale uvědomit, že výroba dřevěných loveckých oštěpů jen lehce podhaluje technologické možnosti a typ materiálů, které mohly hrát vedle levalloiské technologie, důležitou inovativní roli i v Evropě. Bohužel takové nástroje ze dřeva či kůže se zachovávají velmi vzácně.

V Africe je celá řada lokalit z tohoto období evoluce člověka. Mezi nejdůležitější africké nálezy patří ze severoafrických lokalit **Salé** a **Sidi Abderaman**, jihoafrických **Florisbad** a **Cave of Hearts**, a pravděpodobně také východoafrické nálezy z **Omo** (pokud nejde již o anatomicky moderního člověka) a **Oluvaiské rokle**. Některé nálezy pokročilých forem archaického *Homo sapiens* z Afriky jsou podle všeho poněkud starší než 300 000 let.

Velmi důležité pak jsou nálezy z Evropy a Blízkého východu, které nám podstatným způsobem napomáhají pochopit evoluci člověka před vznikem moderních lidských forem, neandertálců a anatomicky moderního člověka. Jedním z nejstarších nálezů je patrně lebka z izraelské lokality **Zuttiyeh**, která je stará okolo 300 000 let, anglický nález kostí neurocrania ze **Swanscombe** je pak jen o málo mladší. Dalšími důležitými nálezy jsou již evropské nálezy, jako lebka z německé lokality **Steinheim**, fragmenty lebek z Francie z nalezišť **Biache** a **Mountmaurin** a také nálezy z německého **Erigsdorfu**.

Tabulka – archaický *Homo sapiens* a pozdní formy *Homo erectus*

Naleziště	Region	Datování	Druh
Afrika			
Cave of Hearts	Jižní Afrika	450 tis. let	<i>Homo sapiens</i>
Salé	Maroko	400 tis. let	<i>Homo sapiens</i>
Thomas Quarry	Maroko	400 tis. let	<i>Homo sapiens</i>
Sidi Abderrahman	Maroko	400 tis. let	<i>Homo sapiens</i>
Olduvai Gorge, Ndutu Bed	Tanzánie	300 tis. let	<i>Homo sapiens</i>
Florisbad	Jižní Afrika	250 tis. let	<i>Homo sapiens</i>
Wadi Dagadlé	Súdán	250 tis. let	<i>Homo sapiens</i>
Lake Eyasi	Tanzánie	200 tis. let	<i>Homo sapiens</i>
Kébibat (Rabat)	Maroko	200 tis. let	<i>Homo sapiens</i>
Asie			
Tongzi	Čína	220 tis. let	???
Dali	Čína	200 tis. let	? <i>Homo sapiens</i>
Changyag	Čína	190 tis. let	???
Dingcun	Čína	190 tis. let	???
Chaohu	Čína	190 tis. let	???
Jinniushan	Čína	180 tis. let	???
Xindong	Čína	160 tis. let	???
Maba	Vietnam	130 tis. let	<i>Homo sapiens</i>
Xujiayao	Čína	110 tis. let	???
Ngandong	Indonézie	50 -25 tis. let	? <i>Homo erectus</i>
Evropa a záp. Asie			
Zuttiyeh	Palestina	300 tis. let	<i>Homo sapiens</i>
Steinheim	Německo	250 tis. let	<i>Homo sapiens</i>
Pontnewydd	Velká Británie	220 tis. let	<i>Homo sapiens</i>
Erignsdorf	Německo	200 tis. let	<i>Homo sapiens</i>
Biache	Itálie	190 tis. let	<i>Homo sapiens</i>
Montmaurin	Francie	160 tis. let	<i>Homo sapiens</i>
Lazaret	Francie	160 tis. let	<i>Homo sapiens</i>
Fontéchevade	Francie	160 tis. let	<i>Homo sapiens</i>
Orgnac III	Francie	160 tis. let	<i>Homo sapiens</i>
Prince	Velká Británie	150 tis. let	<i>Homo sapiens</i>
Borgeois-Delaunay, La Chaise	Francie	150 tis. let	<i>Homo sapiens</i>

Systematické zařazení této skupiny je zatím komplikované. Někteří badatelé, jak již bylo zmíněno, považují homininy ze Sima de los Huesos za bezprostřední předchůdce neandrtálců, ale důkazy pro toto tvrzení jsou vratké. Například stavba některých lebek sice připomíná neandertálce, ale jiné lebky se od takového morfotypu podstatně liší. Navíc stavba postavy i většina znaků na lebce, zubech i postkranialním skeletu, jak uvádí například Milford Wolpoff (1999) je velmi podobná jiným známým nálezům pokročilých forem archaického *Homo sapiens*. V současné době jsou lidé ze Sima de los Huesos nejčastěji řazeni do druhu *Homo heidelbergensis*/archaický *Homo sapiens*. Stáří 550 tisíc let Sima de los Huesos (původní datování bylo pouhých 300 – 400 tisíc let) rovněž mluví proti názoru, že by lidé z Jeskyně Kostí, tedy evropský *Homo heidelbergensis*, byli přímí předchůdci neandrtálců.

Po podrobné analýze afrických populací *Homo heidelbergensis*/archaického *Homo sapiens* a jejich kultury Robert Foley došel k závěru, že některé africké lokality se vyčleňují svým biosociálním charakterem z rámce této skupiny a považuje lidské populace z OIS 7 (tedy

z období 240 – 190 tisíc let) za příslušníky specifického lidského druhu – *Homo helmei*. Hlavním důvodem jsou především technologické inovace, které vykazuje jejich kamenná industrie (Type 3 industrie), které byly nalezeny *in situ* jako nástroje doprovázející většinu nalezených fosilních pozůstatků těchto středně paleolitických populací. Mnozí archeologové nepovažují takovou argumentaci za přesvědčivou (srov McBreaty et al 2000 atd) a zejména paleoantropologové nenalezli žádné nové druhově specifické znaky a nepovažují tento druh za validní lidský taxon.

Diferenciace druhu *Homo sapiens* v průběhu risského zalednění – Neandertálci a anatomicky moderní člověk

Vznik moderních lidských forem

Ke konci středního pleistocénu, v období mezi 200 - 150 000 let, se objevují v nejprve v Africe, a posléze také na Blízkém východě a Evropě nové moderní lidské formy. Avšak, jak jsme ukázali v předchozí kapitole, ani na otázku moderních lidských forem není zcela jednotný názor. Důvodem je nejen různé posuzování různých morfologických a genetických znaků neandrtalců, a s tím související rozdílné názory na jejich taxonomický status, ale i rozdílné názory na materiální kulturu a předpokládané biosociální vlastnosti obou skupin.

Proto se přidržíme nejjednoduššího, ekologicky a geneticky nejpodloženějšího, a v současné době také nejpravděpodobnějšího, názoru. Podle tohoto názoru tvoří nové formy druhu *Homo sapiens*, které se definitivně diferencují v období mezi 170 000 až 130 000 lety, na dva jasně odlišné lidské typy lišící se nejen morfologickými a genetickými znaky, stavbou těla a charakterem ontogeneze a regulačního systému, ale také ekologicky. Lišili se také způsobem života vyplývajícím z výše uvedených biologických i ekologických rozdílů.

Ve formování obou populací hrály zásadní fylogenetickou roli dva faktory: 1. Klimatické a ekologické podmínky v průběhu druhé poloviny risského zalednění vyústily v genetickém bottleneck efektu v afrických a také evropských populacích archaických forem člověka. V Africe to byla období obrovského sucha a izolace jednotlivých lidských populací archaického *Homo sapiens*, v Evropě pak extrémní období zalednění a nízkých teplot. Nutnost přizpůsobení se k takto extrémním podmínkám nakonec vedla ke genetickým změnám v evropských forem archaického *Homo sapiens* a následně ke vzniku jediného skutečně specializovaného lidského druhu – *Homo neanderthalensis*. 2. Výbuch supervulkánu Toba před 73 tisíci lety, který, po první vlně extinkce některých skupin savců, byl zřejmě jedním z důležitých faktorů výrazného globálního ochlazení známého jako předposlední glaciální maximum. Tato supererupce tak výrazně ovlivnila životní cykly středních a velkých savců, a bylo dosaženo mezní hranice pro reprodukci, tedy minimálního počtu jedinců nutných pro reprodukci, u řady populací savců. To se projevilo opět jako genetický bottleneck efekt také u neandrtalců i u anatomicky moderního člověka. Vedlo to možná i ke snížení diferenční plodnosti u neandrtalců, které nakonec vyústilo jejich vymřením, a prohloubení biosociálních adaptačních mechanismů u anatomicky moderního člověka.

První formu člověka *sensu stricto* (dříve *Homo sapiens sapiens*, a ještě dříve *Homo sapiens fossilis at sapiens*), která je dnes nazývána **anatomicky moderní člověk** (AMČ nebo AMH), tvořily vysokorostlé nepřilíš robustní populace s poměrně krátkou lebku s méně výrazným lebečním reliéfem, s prokazatelným bradovým výběžkem, dlouhými dolními končetinami a poměrně krátkým trupem. I když tato skupina patřila ke K strategistům, její schopnosti přežít a adaptovat se na nejrůznější podmínky vnějšího prostředí byly vysoké.

Anatomicky moderní člověk vzniká v Africe, a zhruba před 100 tisíci lety začíná postupně kolonizovat jižní a východní Asii a Papuu Novou Guineu a Austrálii, kde se objevuje těsně po skončení předposledního glaciálního maxima.

Druhou formu obvykle nazývanou **neandrtálci** tvořily nízkorostlé populace s extrémně robustní postavou, dlouhým trupem a velmi robustními, nepřilíš dlouhými kostmi končetin, velkým obličejovým skeletem, nízkou dlouhou mozkovnou, a dalšími znaky na lebce i postkranialním skeletu specifickými pouze pro tuto a žádnou jinou lidskou skupinu. Neandrtálci obývali výhradně Evropu a západní Asii a podle většiny paleontologických i

paleoantropologických dokladů se jednalo o vyslovené predátory, kteří lovili velkou a střední zvěř. Neandrtálci měli vynikající termoregulační mechanismy, které jim umožňovaly přežívat velké rychle se střídající teplotní změny tedy extrémně chladné i teplé období, a to bez zvláštních kulturních adaptací.

Obě lidské formy žily pravděpodobně většinou alopatricky, v místech kontaktu pak bychom měli předpokládat parapatrickou koexistenci populací, zejména pak v Evropě v období mezi 40 – 25 tisíci lety. Podrobné analýzy jednotlivých nalezišť i obou skupin jako celku prokazují, že tyto lidské formy byly zcela odlišné ekologicky, behaviorálně i kulturně, avšak jejich kamenná industrie se nemusela podstatně lišit, což platí zejména pro populace starší 40 tisíc let žijících mimo Afriku. Interpretace rozdílnosti obou skupin není však tak jednoduchá, jak by se na první pohled zdálo.

Srovnáváme-li mezi těmito skupinami rozdíly ve stavbě lebek v době definitivního zformování anatomicky moderního člověka a neandrtálců, tedy asi zhruba před 130 - 100 000 lety, jsou mnohem menší než na začátku svrchního paleolitu před 30 000 – 40 000 tisíci lety. Například bradový výběžek byl u nejstarších forem anatomicky moderního člověka méně vyvinutý a v některých případech je pouze naznačen. Některé z lebek prvních zástupců anatomicky moderního člověka z Palestiny mají znaky, které připomínají neandertálce, například v oblasti čelní a týlní. U některých neandrtálců zase existuje tzv. *ossiculum mentale*, které tvoří u anatomicky moderního člověka základ bradového výběžku.

Pokud se ovšem poučíme z variability známé z naleziště *Sima de Los Huesos* (Atapuerca), potom takovou variabilitu znaků na počátku evoluce obou skupin můžeme očekávat spíše než jasně vyhraněné morfotypy.

Co se týká postkraniálního skeletu, nacházíme v této fázi evoluce společných či překryvných znaků jen velmi málo. Neandertálci mají jasně kratší kosti končetin, mohutný soudkovitý hrudník a výrazně robustnější kostry jako celek, zejména v oblasti epifýz dlouhých kostí, měli specificky delší kost stydkou. Někdy bývá poukazováno na výrazné prohnutí diafýzy femuru u neandrtálců, případně tzv. přechodných forem člověka, ale takové prohnutí se běžně vyskytuje u všech forem *Homo sapiens*, a proto prohnutí femuru nemůže být v žádném případě považován za typický neandrtálský znak.

Bohužel zatím máme dostatečné fosilní doklady pouze o evoluci jedné ze skupin, neandrtálců z Evropy a Blízkého východu. O evoluci druhé skupiny, anatomicky moderního člověka, v období 100 000 až 35 000 let toho víme mnohem méně. Použitelné doklady navíc pocházejí z regionů mimo Evropu, mediteránní oblast a Blízký východ, doklady o evoluci anatomicky moderního člověka máme především z jižní a východní Afriky, jihovýchodní Asie a Austrálie.

V období zhruba před 300 000 – 200 000 lety se v Africe začínají objevovat formy člověka (např. *Florisbad*, *Jebel Irhoud*), které mnozí považují za přímé předchůdce anatomicky moderního člověka, nebo za příslušníky druhu *Homo helmei* (McBrearty - Brooks 2000). Hlavní argumenty však nejsou paleoantropologické, ale archeologické. V souvislosti s těmito nálezy byla totiž nalezena modernější kamenná industrie. Vývoj kamenné industrie v Africe je ovšem velmi složitý a velmi progresivní. Například čepelové industrie nacházíme už téměř před 300 000 lety, avšak nevíme přesně jaký lidský typ je vytvořil. Je však velmi pravděpodobné, že tvůrcem těchto nástrojů byl *Homo heidelbergensis*/archaický *Homo sapiens* a nikoliv anatomicky moderní člověk.

Velmi důležité jsou nálezy z Etiopie z lokality **Herto** staré 160 000 let. Tento nález dvou dospělých lebek a jedné dětské lebky zařazený do poddruhu *Homo sapiens indaltu* představuje jakýsi přechod mezi archaickými formami *Homo sapiens* a anatomicky moderním člověkem, nemá však žádné znaky typické pro neandrtálce. V současné době máme poměrně přesvědčivé důkazy, že nejstarší nález možného anatomicky moderního člověka **Omo 1** je starý

195 tisíc let. Je však otázka, zda tento fragmentární nález reprezentuje skutečně anatomicky moderního člověka.

Z hlediska paleoantropologického jsou však jak jedinci **Omo 1** tak i **Herto** považováni za velmi archaické formy anatomicky moderního člověka, takže se zdá pravděpodobné, že první jednoznační representanti moderního *Homo sapiens*, dnes nazývaní anatomicky moderní člověk, dříve například člověk předvěký (*Homo sapiens fossilis*), se objevují v Africe asi před 120 – 150 tisíci lety a posléze v Palestině před 100 – 80 tisíci lety.

V této době se zřejmě dostávají lidské populace i do jižní a jihovýchodní Asie, ale doklady o existenci populací anatomicky moderního člověka z období před předposledním glaciálním maximem (OIS 4) jsou nejasné a je zde i otázka kvality jejich datování. Nicméně některé nálezy z východní Asie nevylučují, že Asie mohla být kolonizována již mezi 70 a 100 tisíci lety a většina populací byla zdecimována výbuchem supervulkánu Toba a následujícím drastickým ochlazením klimatu a extinkcí některých skupin zvířat, které běžně lovíli.

Výbuch supervulkánu Toba před 73 000 let byl pravděpodobně největší sopečnou erupcí od konce prvohor. **The dense rock equivalent** (DRE) tedy objem vulkanického popela vypuštěného do atmosféry byl odhadnut na 800 km³ (Huff et al., 1992), pro srovnání jedna z největších sopečných erupcí známých z historie - výbuch sopky Krakatau před sto lety měl „pouhých“ 15 km³. Tento výbuch měl katastrofický účinek zejména na savčí faunu středního svrchního pleistocénu. Vypočtený genetický bottleneck efekt po výbuchu zahrnoval u tehdy žijících lidských druhů minimálně 20 generací, ale možná i přes 500 generací – podobný ekvivalent platí i u dalších druhů velkých a středních savců – pokud ovšem nevyhynuli. Podle paleontologických analýz se to mohlo týkat řady druhů velkých býložravců i velkých predátorů.

Dá se s velkou pravděpodobností předpokládat, že kromě globálních následků, která se projevila i na lidských populacích obecně, tato ohromná erupce nutně ovlivnila zásadním způsobem lidské populace ve střední, východní a jižní Asii. A právě otázku osídlení Asie lidskými formami znovu rozvířil nález člověka ze střední a jihovýchodní Asie (Bae 2010).

Na přelomu středního a svrchního pleistocénu se objevuje v jižní Evropě, například na v oblasti dnešního Chorvatska (naleziště **Krapina**), další lidská forma zvaná neandertálcí. Neandertálci později poměrně rychle osídlují Blízký východ, Evropu a západní Asii. Pozoruhodné je, že jejich areál byl vždy omezen na výše zmíněnou oblast a neandertálci nikdy nekolonizovali ani Afriku, ani střední, východní a jižní Asii.

Porovnáváme-li rozdíly mezi AMČ a neandertálci, ať už na lebce nebo na postkranialním skeletu, je jasné, že diference obou skupin byla původně alopatrická a musela započít minimálně před 200 tisíci lety, protože *Homo sapiens indaltu* starý 160 tisíc let nemá žádné znaky podobné neandertálcům – předpokládáme, že postkranialní skelet měl proporce podobné AMČ, tak jak je nalézáme například u populace archaického *Homo sapiens* ze Sima de los Huesos.

Právě stáří prvních nálezů neandertálců i AMČ z regionu Afriky a Evropy nás nutně vede k otázce: Co se vlastně v tomto období dělo v Asii? Máme sice určité doklady o osídlení východní a jihovýchodní Asie, ale nikoliv o osídlování jejích dalších částí. Proto každý nález člověka mimo tyto regiony je nanejvýš zajímavý, protože tyto informace nám mohou pomoci objasnit dosud neznámé aspekty evoluce moderních lidských forem.

Prst z jeskyně Dénisova, Altaj – paleogenetika vrhá nové světlo na osídlení Asie

Nález článku prstu nepřilíš starého hominida, 30 až 48 tisíc let není nic světoborného, a jako takový by vědecký svět příliš nevzrušil. Jeden článek lidského prstu nám totiž nemůže poskytnout žádné zásadní informace, navíc datování v jeskyních je velmi obtížné a nejisté. To

ukazují i dlouholeté spory o datování nálezů člověka z jeskyně Mladeč, a to se používaly nejmodernější a drahé metody datování. Avšak když tým Svante Pääba provedl analýzu DNA, přesněji DNA mitochondriální, výsledky byly překvapivé.

Ukázaly, že článek prstu zřejmě patřil lidské bytosti, jejíž předci opustili Afriku možná už před jedním milionem let. Tedy podle našich současných znalostí se nemohlo jednat ani o neandrtálce, ani o anatomicky moderního člověka. Velmi důležité je to, že tito lidé pronikli do střední Asie, tedy do míst, kde bychom daleko spíš očekávali moderní lidské formy, anatomicky moderního člověka nebo možná i neandrtálce. Vždyť anatomicky moderní člověk zamířil před téměř 100 tisíci lety z Afriky právě na východ, takže proč ne do střední Asie.

Jakékoliv další úvahy založené pouze na prvních výsledcích genetické analýzy mitochondriální DNA o možném zařazení tohoto hominina do okruhu druhu *Homo erectus* jsou čistě spekulativní. Totiž stáří je zřejmě menší než nejmladší možné nálezy *Homo erectus* (ty nejmladší z Indonésie se pohybují mezi 100 a 40 tisíci lety). Článek prstu jako takový je naprosto nedostatečný pro jakoukoliv systematickou analýzu a samotná analýza mitochondriální DNA má také své omezení, zejména pro určování systematického postavení daného nálezu. Navíc nemáme nejmenší ponětí, jakou DNA vlastně *Homo erectus* měl.

Kromě toho typ nástrojů, který byl nalezen v této jeskyni ve vrstvách, ve kterých se článek prstu nacházel, je technologicky mnohem pokročilejší, než jakýkoliv z nástrojů, který *Homo erectus* kdy vyráběl a používal. Takový typ nástrojů používal mladší a daleko pokročilejší lidský druh *Homo heidelbergensis*, archaický *Homo sapiens*. Je tedy daleko pravděpodobnější, že prst náležel jedinci přežívající populace *Homo heidelbergensis*, který se podle všeho začal formovat v Africe zhruba před 800 tisíci lety, ale možní předchůdci tohoto druhu se objevují již téměř před jedním milionem let.

Také je nutné si uvědomit, že mitochondriální DNA "nedatuje" samotný vznik nového druhu, ale objevení se reprodukčně izolované populace, ze které pak daný druh vzniká. Někdy se hovoří o takzvaných "zanořených" genech. Podle paleogenetiků může být takové období dlouhé, možná i mnoho desítek tisíc let. Například podle různých genetických laboratoří se oddělení neandrtálců a našich předků odehrálo zhruba v období mezi 750 až 250 tisíci lety, podle toho jaké metody a jaký algoritmus analýzy daná laboratoř využívá. Potom by byla úvaha o tom, že nález mohl patřit do okruhu člověka heidelberského vcelku rozumná.

Tato analýza především prokazuje, že poměrně archaické lidské formy dlouho přežívaly i v drsném prostředí střední Asie. Některé nálezy z Číny prokazují, že archaické formy *Homo sapiens*, eventuálně dosud neznámé varianty *Homo heidelbergensis* mohly existovat ve východní Asii už před 500 tisíci lety (Bae 2010). Dále ukázaly, že genetické analýzy mohou pomoci prokázat migraci a koexistenci více lidských druhů v mladších čtvrtohorách, tedy v období kdy klasická antropologie předpokládala již existenci jediného lidského druhu.

Avšak taková situace je teoreticky přepokládána již delší dobu. Vždyť anatomicky moderní člověk opouští Afriku již před více než 100 tisíci lety, kolonizoval před 70 tisíci lety Papuu Novou Guineu a o deset tisíc let později Austrálii, koexistoval s neandrtálci v Evropě, s *Homo erectus* v Asii a na ostrově Flores s trpasličími archaickými lidmi *Homo floresiensis* (ti, zdá se, obývali ostrov Flores a přilehlé ostrovy možná i 200 tisíc let). To co je důležitým závěrem tohoto výzkumu je skutečnost, že dlouhou dobu mohly přežívat a po jistou dobu koexistovat s moderním člověkem i archaické formy rodu *Homo* a to i v oblastech s drsným klimatem a velkými sezónními výkyvy v teplotách, i v oblastech jako je Altaj ve střední Asii.

***Homo floresiensis* - miniaturizovaný archaický člověk – mýtus, který boří mýty**

Objev *Homo floresiensis*, Hobita z ostrova Flores, způsobil vzrušenou, velmi emocionální debatu ve vědecké komunitě, která pokračuje až do současné doby. V zásadě objevitelé tohoto nálezu tvrdili, že se jedná o nový lidský druh, který žil současně s anatomicky moderním člověkem. Oponenti zase namítali, že se nejspíš jedná o patologickou formu současného člověka, pravděpodobně nějaký typ mikrocefala. Celá diskuze, při které se z počátku nevyužívaly vždy férové argumenty, má ale mnohem hlubší pozadí, než by se na první pohled zdálo. Musíme se totiž vrátit až do 70 let minulého století.

V sedmdesátých letech totiž začali tři relativně mladí, ale již v té době známí, antropologové pracovat nezávisle na koncepci kontinuity a výlučnosti druhu *Homo sapiens*.

Americký antropolog Milford Wolpoff se začal zabývat aplikací ekologické koncepce „jediného druhu“ na evoluci člověka a jeho předků. Začal u našich nejstarších předků, australopitéků, a postupně pokračoval k nejstarším zástupcům rodu *Homo* a modernímu člověku.

Známý český antropolog Jan Jelínek naopak začal u *Homo erectus* a australských skalních maleb. Již na počátku 80tých let přišel s revoluční myšlenkou, že od vzniku rodu *Homo* existoval jen jediný, v čase se vyvíjející a proměňující druh *Homo sapiens*, s několika evolučně různě pokročilými formami, které paleoantropologové obvykle označovaly jako samostatné druhy rodu *Homo*. Jan Jelínek argumentoval, že se vlastně jedná o chronospecies, tedy jakési v sebe přecházející umělé druhy. Tento český badatel vyzdvihoval myšlenku, že existence lidského typu kostry a pokročilé materiální kultury je jakýmsi jednotícím faktorem a základním argumentem pro existenci jediného, říkáme polytypického, druhu *Homo sapiens*.

Australský antropolog Alan Thorn, který se zabýval evolucí člověka v Austrálii a jihovýchodní Asii došel k závěru, že původní australané se v mnoha znacích na kostře i v dalších biologických znacích, a také v oblasti kulturní, dosti podstatně liší od většiny lidských populací, a přesto se s ostatními lidmi kříží a mají plodné děti. Alan Thorn považuje znaky původních australanů za velmi archaické a usuzuje, že i starší lidské populace (ty v současné době představují například původní obyvatelé ostrova Nová Guinea) by se teoreticky mohly křížit s moderním člověkem a tudíž rod *Homo* by skutečně mohl být reprezentován jediným druhem *Homo sapiens*.

V roce 1989 přichází Milford Wolpoff poprvé s teorií multiregionální evoluce člověka, která zdůrazňuje vysokou genetickou kontinuitu v evoluci člověka vznikající neustálým tokem genů mezi jednotlivými regiony, ve kterých se člověk vyvíjel.

V 80tých letech se však objevuje také názor, že moderní člověk vznikl v Africe a se starobylými původními druhy člověka se nekřížil, naopak je postupně biologicky i kulturně vytěsnil. Do extrému tehdy dovedl tuto teorii britský antropolog Chris Stringer, který prokazoval, že o nějakém křížení člověka a ostatních lidských druhů nemůže být vůbec řeč. A tehdy propuká „válka o neandrtálce“.

To opět vyvolalo první bouřlivou a často velmi emocionální diskusi mezi antropology. Byli neandrtálci lidé? Je vůbec možné, aby vedle sebe přežily dva inteligentní druhy člověka? A proč se nekřížili? Obě strany neustále hledaly argumenty, které by podpořily jejich názor, a proto v 90 letech také „angažovaly“ genetiky. Multiregionalisté genetiky populační a zastánci afrického původu moderního člověka zase genetiky molekulární. I když „multiregionalisté“ pálili ze všech sil, prvního sladkého vítězství se dočkali „afričané“.

Genetici totiž prokázali dost podstatné genetické rozdíly mezi moderním člověkem a neandrtálci, které lze přinejmenším chápat tak, že mezi moderním člověkem a neandrtálci nedocházelo k významnějšímu křížení. Naopak je dost pravděpodobné, že v případě moderního člověka a neandrtálců se jednalo o dva různé lidské druhy. To ovšem řada současných analýz jaderné DNA neandrtálců zpochybňuje.

A právě v tomto okamžiku přichází v roce 2004 byl indonéském ostrově Flores objeven nový trpasličí lidský druh popsán jako *Homo floresiensis*. Taková zpráva byla nečekaná i pro antropology, protože žádný ze scénářů evoluce člověka s něčím takovým nepočítal. Navíc stáří pouhých 18 tisíc let bylo dalším překvapením, protože se badatelé domnívali, že v této době existoval již pouze moderní člověk. A tak se odborná i populární periodika naplnily senzačními zprávami o novém trpasličím druhu člověka, který byl díky popularitě filmové ságy Pán prstenů nazván Hobit z ostrova Flores. A zrodil se další mýtus.

Bohužel, a o tom dnes není pochyb, tento tým nebyl na tak významný objev připraven a v publikaci prvních výsledků byla řada chyb a nepřesností. Zaprvé, v honbě za rychlými výsledky, a možná i senzací a zviditelněním týmu, publikoval nekvalitně zpracovaný materiál s velmi povrchní analýzou postavení *Homo floresiensis* v evoluci člověka, kterou pak ukvapeně několikrát změnil. Zadruhé, nezpřístupnil dostatečně tak zásadní nález specialistům, což vzbudilo samozřejmě negativní reakci a řadu dohadů o kvalitě materiálu. Zatřetí, nedohodl se s dostatečně vlivnými indonéskými odborníky, což nakonec vyústilo ve velmi nešťastné uzavření naleziště a znepřístupnění materiálu odborné veřejnosti.

Výsledek byl alarmující. Již zběžná analýza skeletu trupu a končetin ukázala, že se jedná o zbytky nejméně dvou jedinců. Zhodnocení charakteru pánve a končetin bylo zmatené. Rekonstrukce tělesné výšky a váhy byla provedena zcela amatérským způsobem, stejně jako vyhodnocení proporcí těla. Analýza lebky byla také velmi povrchní a zejména byla podhodnocena velikost mozku. Další studie totiž ukázaly, že stavba těla vůbec neodpovídala Hobitovi, ale že „Hobit z Flores“ byl vyšší a mnohem robustnější, takže by mu slušel název „Trpaslík z Flores“.

Podle výpočtů prováděných metodou přizpůsobenou k odhadu výšky a hmotnosti fosilních hominidů, ověřovanou řadu let naším výzkumným týmem, je výška ženy z Flores výrazně podhodnocena (Vančata 2005), předpokládáme výšku 112 – 115 centimetrů a hmotnost zase přeceněna, nejpravděpodobnější hmotnost je mezi 25 a 27 kilogramy.

Také odhad velikosti mozku není bez problémů. Jednak nebyla použita přesná metoda odhadu (objem byl měřen pomocí hořčičných semínek) a jednak deformace lebky zejména v čelní a v oblasti spodiny lebeční naznačují, že odhad 380 cm³ mohl být minimálně o 5 až 10% podhodnocen. Můžeme tedy reálně předpokládat, že objem mozkovny mohl výrazněji přesahovat 400 cm³. Pokud pak vyhodnotíme relativní velikost mozku, pak rozhodně nelze mluvit o podobnosti s australopitéky, ale poměrná velikost mozku praženy z ostrova Flores byla srovnatelná s ostatními zástupci člověka vzpřímeného.

Pochopitelně i tak se jedná o zcela neočekávanou lidskou formu, která navíc představuje jakou si mozaiku znaků velmi starobyklých a znaků poměrně moderních, jako jsou některé znaky na kostře obličeje nebo stavba stehenní kosti. Tam je dokonce úhel nasazení krčku femuru podobný lidem z neolitu nebo mesolitu Evropy.

Největší a nejvášnivější odborné diskuse vzbudila právě lebka a „malinký mozek“. Ukázalo se totiž, že mozek je ve skutečnosti mnohem větší a z 360 kubických centimetrů se zvětšil na více než 400, avšak má velmi zvláštní pro současného člověka netypický tvar. Profesor Henneberg, polský antropolog žijící v Austrálii prohlásil, že se nejedná o nový lidský druh, ale o takzvaného mikrocefala, tedy patologii, která se u současného člověka projevuje „zakrnělou“ lebkou a velmi malým mozkiem. Odborníci se okamžitě rozdělili na „multiregionalisty“, někdy až frenetické zastánce mikrocefalie, a „Afričany“, kteří krok za krokem prokazovali, že se v žádném případě nemůže jednat o mikrocefalii, ale o mozek velmi starobyklého, miniaturizovaného (trpasličího) druhu člověka, jehož předci se do Indonésie dostali už na počátku čtvrtohor, tedy téměř před 2 milióny lety.

A tak na konci roku 2006 a v roce 2010 publikovaly dva nezávislé týmy výsledky rozsáhlých studií, které prokázaly, že ani lebka a ani tvar mozku, neodpovídají žádné dnes

známé formě mikrocefalie. Skelet končetin a trupu také naprosto neodpovídá tomu co známe u této lidské patologie a má navíc celou řadu velmi starobylých znaků, které se u člověka nevyskytují a nebyly popsány ani lékaři u doposud známých patologií. Také analýzy nástrojů ukazují, že se jedná o nástroje, které byly sice vyráběny inteligentními lidskými bytostmi, avšak ne současným člověkem, ale ani lidmi ze skupiny člověka vzpřímeného. A tak končí další mýtus.

Současné výzkumy nám umožňují poměrně dobře rekonstruovat jak žil a jak doopravdy vypadal *Homo floresiensis*. *Homo floresiensis* vznikl minimálně před 100 000 lety, ale spíše mnohem dříve z předka druhu *Homo ergaster*. Bohužel zatím nelze zjistit, jaké měl tento člověk geny, doposud nalezený materiál s rozsáhle degradovanou DNA takovou analýzu neumožňuje. V současné době se na existenci starobylého lidského druhu *Homo floresiensis* shoduje valná většina odborníků. Jediná neshoda panuje v otázce, zda byl tento druh allochtonní, tedy jednalo se o dávného potomka *Homo ergaster*, anebo autochtonní, tedy potomek druhu *Homo erectus*. Vzhledem k neshodám v definici *Homo erectus* je takové rozhodnutí krajně obtížné.

Homo floresiensis byl vlastně trpaslík v Tolkienovském smyslu, který žil na ostrově Flores od 94 do 13 tisíc let a se živil například lovem podobně miniaturizovaných slonů a obřích krys. Velikost mozku proporčně odpovídala raným formám člověka. Samozřejmě mnohé otázky zůstaly otevřené. Byli všichni obyvatelé ostrova Flores miniaturizovaní? Jak moc nám je *Homo floresiensis* geneticky příbuzný a jak velký měl doopravdy mozek. V současné době je popisováno již větší množství nálezů, které umožňují do jisté míry zkoumanou populaci a její proměnlivost. Rozhodně se jednalo o miniaturizovanou lidskou formu, která podle všeho žila na ostrově dlouhodobě, a tudíž lze přepokládat její kontakty s populacemi anatomicky moderního člověka.

Tabulka – Velikost těla a proporce neandertálců a anatomicky moderního člověka (AMČ)

	Výška těla	Hmotnos t	BMI	Roher. index	Femu r	Tibie	Humer us	Radiu s
Neandertálci - muži	166,0	65,2	23,69	1,429	443,0	352,4	311,4	243,9
Neandertálci - ženy	155,3	54,2	22,44	1,446	399,3	310,0	299,0	226,8
Raný anat. moderní člověk- muži	181,9	69,3	20,91	1,150	495,0	429,5	338,3	240,2
Raný anat. moderní člověk- ženy	166,2	53,5	19,30	1,165	441,3	378,5	337,0	253,0
Gravetské populace AMČ- muži	179,0	67,4	21,08	1,181	477,7	403,4	347,0	268,1
Gravetské populace AMČ- ženy	158,3	54,5	22,11	1,401	416,1	361,2	306,4	242,5
Magdalénské populace AMČ-muži	166,5	61,9	21,89	1,319	443,5	379,8	308,8	242,8
Magdalénské populace AMČ-ženy	157,3	52,5	21,21	1,348	416,7	343,9	289,4	236,1
Mesolit-muži	168,8	63,4	21,73	1,292	447,9	372,7	324,9	251,1
Mesolit-ženy	157,5	52,7	21,14	1,342	417,0	349,3	293,8	225,2

Tabulka – Ranné formy anatomicky moderního člověka (AMČ) a neandertálců

Naleziště	Region	Datování	Druh
Afrika			
Omo	Etiopie	150 – 190 tis. let	AMH Homo sapiens
Herto	Etiopie	155 tis. let.	Homo sapiens indaltu – AMH H. s.
Singa	??Etiopie	140 - 150 tis. let	AMH Homo sapiens
Mumba	Tanzánie	110 - 130 tis. let	AMH Homo sapiens
Laetoli	Tanzánie	130 tis. let	AMH Homo sapiens
Jebel Irhoud	Maroko	120 tis. let	AMH Homo sapiens
Klassies River	Jižní Afrika	65 - 90 tis. let	AMH Homo sapiens
Die Kelders 1	Jižní Afrika	65 - 70 tis. let	AMH Homo sapiens
Aduma	Etiopie	80 – 105 tis. let	AMH Homo sapiens
Bouri	Etiopie	80 – 105 tis. let	AMH Homo sapiens
Border Cave	Jižní Afrika	80 tis. let	AMH Homo sapiens
Haua Fteah	??Lybie	45 tis. let	AMH Homo sapiens
Asie			
Lake Mungo	Austrálie	20 – 40 tis. let	AMH Homo sapiens
Evropa a záp. Asie			
Qafseh	Palestina	90 - 100 tis. let	AMH Homo sapiens
Skhul	Palestina	90 - 119 tis. let	AMH Homo sapiens
Krapina	Chorvatsko	130 tis. let	Homo sapiens/neanderthalensis
Saccopastore	Itálie	125 tis. let	Homo sapiens/neanderthalensis
Pech de l'Azé	Francie	100 tis. let	Homo sapiens/neanderthalensis
Tabun	Palestina	120 - 90 tis. let	Homo sapiens/neanderthalensis
Altamura	Itálie	90 tis. let	Homo sapiens/neanderthalensis
Shanidar	Irák	80 tis. let	Homo sapiens/neanderthalensis

Genetický původ neandrtálců a genetické rozdíly mezi neandrtálci a AMČ

V posledních letech přispívá k objasňování evoluce člověka stále více genetika, zejména genetika molekulární. Vedle tradičních genetických oborů se objevují i obory nové jako je paleogenetika. Paleogenetika – obor zabývající se extrakcí a analýzou nukleových kyselin z fosilních tkání, ale nejen fosilizovaných, se zpočátku soustředila výhradně na analýzu mitochondriální DNA, která je daleko resistantnější vůči poškození ve srovnání s jadernou DNA a její analýza je také méně komplikovaná. Bohužel tato DNA nám nemůže odhalit žádné podrobnosti o vlastnostech těla jejich nositelů, soustředí se totiž na ta místa DNA, která mají stabilní tempo mutačních změn, a které je tedy možné použít ke „genetickému datování“ evoluce člověka.

Mt-DNA studie ukazují, že neandrtálci se mohli oddělit od AMČ před 650000 až 170000 lety, tedy možná už na úrovni *Homo heidelbergensis*, možná pokročilejších forem archaického *Homo sapiens*. Musíme si ale uvědomit, že mt-DNA pouze prokazuje izolaci populací, tedy nikoliv vznik nového druhu, ale efektivní izolaci dané populace nebo skupiny populací. Hypotéza „zasunutí“ mt DNA mutací zdůrazňuje, že mutace mt-DNA může velmi výrazně časově předcházet vlastní speciaci, pokud nový druh vůbec vznikne.

Některé genetické studie mt-DNA neandrtálců naznačují, že po erupci supervulkánu Toba mohlo dojít nejen k rozsáhlé genetické restrikci – bottleneck efektu, ale že mohlo dojít i ke genetické izolaci populací neandrtálců. Uvažuje se až o třech skupinách. To se mohlo odrazit i ve schopnostech adaptací a schopnosti reprodukce neandrtálců při změnách klimatu nebo změnách ekologických.

Průlomovou studií byla první publikovaná analýza jaderné DNA neandrtálců z roku 2007 - *The Derived FOXP2 Variant of Modern Humans Was Shared with Neandertals*, která prokázala, že neandrtálci a AMČ mají společný gen pro řeč FOXP2.

Zcela zásadní význam však měla komplexní studie genomu neandrtálců, která měla mimo jiné ukázat, zda jsme se mohli s neandrtálci křížit. Zatímco analýzy mitochondriální DNA ukazovaly, že jsme se s neandrtálci nekřížili, pak předběžná analýza části jaderného genomu neandrtálců způsobila mezi odborníky doslova šok. Za použití genetické brokovnice, takzvaných genetických mikročipů, se podařilo genetikům vystřílet 13,841 neandrtálských „genů“. Jejich sofistikovaná počítačová analýza přesvědčivě ukázala, že zhruba před 100 tisíci lety zřejmě došlo ke genetickému kontaktu mezi liniemi anatomicky moderního člověka a neandrtálců, jinými slovy došlo alespoň k občasnému křížení mezi anatomicky moderním člověkem a neandrtálci. Podle těchto počítačových analýz bylo možné, že moderní člověk získal od neandrtálců přibližně 1 – 4 % společných genů.

Analýza byla prováděna z materiálu získaného ze tří různých jedinců z chorvatského naleziště Vindija a jako srovnávací materiál byly použity analýzy kostí z dalších tří neandrtálců ze Španělska (El Sidron), Německa (Feldhoferova jeskyně – Neanderthal) a z Ruska (Mezimayskaya).

Už tato předběžná analýza jasně prokazuje některá velmi důležitá a neobyčejně zajímavá fakta. Z charakteristik genomu obou skupin vyplývá, že anatomicky moderní člověk a neandrtálci jsou geneticky neuvěřitelně příbuzní a mnohé z „typicky lidských znaků“ vznikly již u předka obou skupin, tedy člověka heidelbergského. Za zmínku stojí zejména gen pro řeč FOXP2. Nových substitucí, typických pro moderní formy člověka, je, ke všeobecnému překvapení, pouze 78.

Srovnávací analýzou DNA fragmentů získaných z kostí neandrtálců s genomem dvou šimpanzů a genomy pěti zástupců geneticky různých populací moderního člověka z Afriky (Sánové a Yorubové z východní Afriky), Evropy (Francouzi) a Asie (Papuánci a hanští Číňané) se zjistilo, jaké z genů jsou neandrtálské. Před tím bylo nutné odstranit všechny geny bakteriální, jak ty které tam byly v době úmrtí, tak i ty které se dostaly do kostí po smrti. A také bylo nutno zjistit, jaké množství DNA lidí moderních obsahují zkoumané kosti neandrtálců, tedy určit stupeň znečištění. To bylo obzvlášť obtížné právě proto, že neandrtálci jsou současnému člověku geneticky velmi podobní. Kupodivu stupeň znečištění lidskou DNA byl velmi malý, méně jak jedno procento.

Výsledky této srovnávací analýzy byly velmi překvapivé. Ze zhruba 60 % zmapovaného genomu neandrtálců a porovnatelných částí genomu anatomicky moderního člověka bylo necelých 80 inovací. Také se ukázalo, že téměř 90 % genomu obou porovnávaných skupin je starobylých, a tudíž tato genetická informace je společná s neandrtálci. Podle všeho se musí jednat o geny zděděné po *Homo heidelbergensis*, který byl společným předkem obou skupin.

Vedle toho však prokazatelně existuje u moderního člověka 1 až 4 % „příměsí“ neandrtálských, tedy v neandrtálské linii nově vzniklých genů. Avšak tato příměs je jednoznačně prokazatelná pouze u lidí z Evropy a Asie, nikoliv u původních Afričanů. Tato „příměs“ se objevila, podle pečlivého vyhodnocení charakteru změn, zhruba před 100 tisíci lety, a případná hybridizace musela proběhnout v relativně časově velmi krátkém úseku. Vzhledem k tomu, že se jde o první analýzu tohoto druhu a navíc práce na genomu neandrtálců stále pokračují, jedná se o velmi přibližný odhad. Studie některých jiných týmů uvažují například o možnosti posílení lidského HLA systému díky hybridizací s neandrtálci.

Neméně zajímavé jsou však výsledky vzniklé porovnáním genomu neandrtálců a anatomicky moderního člověka, které ukazují, které geny se liší a jaký mají charakter u anatomicky moderního člověka. S neandrtálci sdílíme 85% genomu typického pro AMČ. Sdílíme FOXP2 (vývoj jazyka a řeči) a to v moderní „lidské“ formě – tento gen ale vznikl

téměř jistě již u archaických forem *Homo sapiens* - cca před 300000 lety. Význam některých genů objevených u neandrtálců zatím neumíme vysvětlit, avšak velmi důležité je, že dnes již víme, které z genů byly pozitivně selektovány u anatomicky moderního člověka, zatímco u neandrtálců zůstávaly ve starobylé formě.

Rozdíly v genech mezi neandrtálci a anatomicky moderním člověkem bychom mohli shrnout zhruba do čtyř důležitých skupin:

1. První je tvořena geny souvisejícími se zabarvením a funkcí kůže, a tedy mimo jiné i s termoregulačními schopnostmi včetně pocení a vlastnostmi kůže. Víme například, že v zimě se neandrtálci nesměli potit, protože chladu odolávali masivní produkcí tepla ve svalech a pocení by vedlo k velkým tepelným ztrátám a následným omrzlinám.
2. Druhá skupina je tvořena geny, které mají souvislost se schopnostmi poznávání a učení se, které se mohou v lidských populacích projevit jako závažné duševní poruchy nebo vývojové patologie, patří sem geny související s případným vznikem autismu, schizofrenie nebo Downova syndromu.
3. Třetí skupina genů souvisí s lidskou reprodukcí, a patří se například gen ovlivňující pohyblivost spermií. Ta pak může mimo jiné souviset i se zvýšenou sexuální selekcí u anatomicky moderního člověka.
4. Čtvrtá skupina genů pak souvisí s metabolismem a ontogenetickým vývojem. Gen *RUNX2* pak se mimo jiné podílel i na soudkovitém tvaru hrudníku neandrtálců. Některé souvisí s buněčným metabolismem, další například s činností štítné žlázy. Mutace způsobuje u anatomicky moderního člověka syndrom Diabetes 2.

Funkci některých genů zatím neumíme přesně určit. Avšak není pochyb o tom, že právě komplexní genetická změna vedla k prodloužení období dětství u anatomicky moderního člověka, které projevilo i v posunu prořezávání prvních zubů stálého chrupu z původních 4 let (i u neandrtálců a všech starších forem *Homo*) na 6 let u AMČ. Genetické změny vedly nepochybně také ke vzniku specifických somatických i fyziologických vlastností neandrtálců a vzniku jejich vysoké schopnosti adaptací na extrémní podmínky prostředí.

Analýza genomu neandrtálců by nebyla možná bez využití nových technologií a nových velmi pokročilých metodických postupů, které nebyly ještě před několika lety vůbec možné. Zvláště metoda mikročipů, tedy jakési genetické brokovnice, umožnila ze získaného genetického materiálu neandrtálců doslova vysát informace v maximální míře. Tato metodologie však nezahrnuje jen velmi pokročilé biochemické a molekulárně genetické přístroje, ale také neuvěřitelně výkonnou výpočetní techniku. Pro srovnání, mnohem méně náročné genetické analýzy vyžadovaly ještě před několika lety několikaměsíční výpočty, dnes je to otázka maximálně několika desítek hodin.

Nicméně ani tento neobyčejně dokonalý systém neumožňuje skutečnou rekonstrukci genomu neandrtálců. Umožňuje pouze detekovat oddělené geny, ne však celé řetězce DNA. To platí i pro určování pohlaví, které sice můžeme na základě existence nebo neexistence určitého množství genů z mužského Y-chromozomu předpokládat, jistotu však nebudeme mít nikdy, už proto, že téměř 50 procent genů neznáme a asi ještě dlouho znát nebudeme.

Nepochybně ne vše co ukazuje tato studie je dostatečně jasné a jednoznačné. Například veškerý zkoumaný kosterní materiál patří tzv. moderním neandrtálcům z období po předposledním glaciálním maximu, které bylo způsobeno, přinejmenším zčásti, výbuchem indonéskeho supervulkánu Toba před 74 tisíci lety. Tito neandrtálci vznikli z téměř vyhynulých neandrtálských skupin, které prošly jistou morfologickou proměnou (například gracilnější skelet), a jejichž genom byl touto událostí nepochybně poznamenán, alespoň podle evolučních genetiků.

Víme sice, že nejpravděpodobnější oblastí kontaktu byl Blízký východ, ale není zcela jasné, kdy ke kontaktu došlo. Zda před mutacemi, které zapříčinily vznik neandrtálců specializovaných jako predátoři a výhradní masožravci, nebo u jejich bezprostředních předků. Kontakt se pravděpodobně uskutečnil v období mezi 150 až 100 tisíci lety, ale mohlo k němu dojít i dříve. Problém ale je, že u nejstarších forem neandrtálců, například z Krapiny, nebyla analýza genomu prováděná, a není jasné, zda analýza DNA ze 130 tisíc let starých kostí je vůbec v současné době možná.

Ani důvod, proč právě pouze právě Evropané a Asiaté mají lehkou příměs neandrtálských genů není příliš jasný. Možné ale je, že risské (eemské) zalednění, které se v Africe projevilo extrémním suchem, natolik rozdělilo lidské osídlení Afriky, že pouze severní populace mohli přejít do poměrně pohostinné oblasti Blízkého východu a kontaktovat se s jižními populacemi z linie neandrtálců. Tato možnost, byť logická a geneticky i ekologicky poměrně pravděpodobná, si ale vyžádá mnoho dalších genetických i evolučně antropologických a ekologických studií.

Další problém, který souvisí i tím proč se neandrtálské geny zatím projevují jen u Evropanů a Asiátů, pro je i výběr současných lidských populací, protože Francouzi, Sánové (nesprávně Křováci), Afričané z východní Afriky, Papuánci z Nové Guinei a hanští Číňané jsou skutečně reprezentativním vzorkem. Mnozí genetici si myslí, že srovnávací populace je do budoucna nutné podstatně rozšířit. Velmi důležité bude dobře prozkoumat variabilitu lidského genomu, tedy nakolik, pokud vůbec, se mohou rozdílné vlastnosti u anatomicky moderního člověka a neandrtálců překrývat. Tak to je například u bradového výběžku na dolní čelisti, který je sice u současného člověka běžný, ale vyskytuje se i u některých neandrtálců. Vývoj kůstek, ze kterých brada vzniká, je nepochybně dán geneticky, a takový znak se nepochybně v jistém stupni vyskytoval i u neandrtálců. Právě tak i zbarvení pokožky nebylo u neandrtálců zásadně odlišné od některých populací současného člověka. Možná se podobalo více právě Evropanům a Asiátům.

Pokusme se tedy shrnout jaké genetické a regulační mechanismy byly důležité pro evoluci pokročilých druhů rodu *Homo*, neandrtálců a anatomicky moderního člověka.

Dnes víme, že pro evoluční změny ve stavbě kostry i některých částech regulačního systému má zásadní význam systém HOX genů, který řídí růst osového skeletu i skeletu končetin a produkci některých steroidních hormonů. Mutace či změna exprese těchto genů hrály nepochybně roli ve změnách proporcí v průběhu evoluce člověka a jeho předků. Tyto geny jsou přímo nebo nepřímo důležité i pro řadu dalších funkcí lidského těla.

Tak jako u některých arktických lidských populací měl zřejmě ACPI*A gen ovlivňující nárůst svalové hmoty a odolnost ke chladu velký význam i u neandrtálců. Velký význam pro evoluci moderních lidských forem měly geny ovlivňující růst mozkové kůry a činnost mozku, ASPM a MCPH1 microcephalin genů a FOXP2 genu. První dva geny mají vliv na růst mozkové kůry a poslední pak na vývoj řeči a jazyka a zdá se, že jsou oběma skupinám společné – FOX2P gen už byl prokázán.

Při vzniku prvních pokročilých lidských forem, *Homo heidelbergensis*, se uplatňovaly jak geny ovlivňující růst skeletu (HOX) tak růstu mozku (microcephaliny) a příslušné faktory regulační. To se projevilo jak při přestavbě kostry, růstu mozku a i při rozvoji výroby nástrojů a komunikace. Vliv microcephalinů se nejvíce projevil v období mladším 300 000 let, u společného předka neandrtálců a AMČ. V daleko vyšší míře se však tyto geny a regulační mechanismy uplatnily v průběhu risského zalednění, zhruba před 150 tisíci lety, kdy podle všeho došlo k bottleneck efektu a lidské populace se početně snížily na hranici přípustnou pro nutnou reprodukci.

V těchto malých populacích se začaly výrazně uplatňovat genetické mechanismy jako je genetický drift a founder efekt. Výsledkem byl vznik dvou regionálně oddělených lidských

skupin, neandrtálců a anatomicky moderního člověka, ve kterých se začaly uplatňovat jiné genetické a regulační mechanismy.

Pochopitelně změny genetické měly také význam pro změny mnoha regulačních mechanismů v evoluci moderních lidských druhů. Výzkumy metabolických drah a humorálních a protistresových mechanismů mimo jiné prokázaly, že neandrtálci měli jiný metabolismus vápníku. Výzkumy protistresových mechanismů ukázaly, že hladiny steroidních hormonů ovlivňují určité mechanismy chování. Snížená odolnost ke stresu může při dlouhodobém zatížení významně zhoršit zdravotní stav populace i její reprodukční schopnost. Zdá se, že u neandrtálců byla odolnost ke stresu mimořádná, a to i díky evidentně vysoké hladině steroidních hormonů, které ovlivňovaly vznik a obnovování velkého množství svalové tkáně, znaku typického pouze pro neandrtálce. Výzkumy prořezávání zubů a ontogenetických změn skloviny hominidů prokazují, že pouze anatomicky moderní člověk má relativně dlouhé dětství, zatímco všechny ostatní lidské formy, včetně neandrtálců, pohlavně dozrávali minimálně dva roky dříve.

Neandertálci a jejich evoluce

Na přelomu středního a svrchního pleistocénu se objevuje v jižní Evropě, například na v oblasti dnešního Chorvatska (naleziště *Krapina*), další lidská forma zvaná neandertálcí. Neandertálci později poměrně rychle osídlují Blízký východ, Evropu a západní Asii. Pozoruhodné je, že jejich areál byl vždy omezen na výše zmíněnou oblast a neandertálci nikdy nekolonizovali ani Afriku, ani střední, východní a jižní Asii.

Porovnáváme-li rozdíly mezi AMČ a neandertálci, ať už na lebce nebo na postkranialním skeletu, je jasné, že diferenciací obou skupin byla primárně alopatriká a musela započít minimálně před 200 tisíci lety, protože *Homo sapiens indultu* starý 160 tisíc let nemá žádné znaky podobné neandrtálcům – předpokládáme, že postkranialní skelet měl proporce podobné AMČ, tak jak je nalézáme například už u populace archaického *Homo sapiens* ze Sima de los Huesos.

Neandertálci byli dlouho považováni za jakýsi mezistupeň mezi *Homo erectus* a moderním člověkem. Neandrtálci, obvykle řazení do poddruhu *Homo sapiens neanderthalensis* nebo druhu *Homo neanderthalensis*, se od anatomicky moderního člověka, a také od nejmladších forem archaického *Homo sapiens*, lišili v mnoha důležitých znacích. Podle všeho se jednalo o velmi specializovanou a specificky adaptovanou skupinu. Není však zcela jasné zda tyto výrazné odlišnosti adaptivního charakteru mohou prokazovat také reprodukční izolaci neandrtálců od ostatních lidských skupin, tedy druhové odlišení neandrtálců od druhu *Homo sapiens* jak soudí někteří badatelé, například Ian Tattersal and Chris Stringer.

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

Neandrtálci měli ve srovnání s anatomicky moderním člověkem větší zuby s velkými zubními dutinami (tzv. taurodontní chrup), řezáky skloněné vpřed, za poslední stoličkou pak byla charakteristická mezera, které říkáme retromolární prostor. Mandibula je bez výrazného bradového výběžku. Na obou čelistech je patrná alveolární prognatie.

Obličejový skelet byl velký, silně pneumatizovaný. Neandrtálci měli velké očníce, výrazné, avšak nesegmentované nadočnicové oblouky a velmi širokou a velkou *apertura piriformis*. Rozsáhlý skelet obličeje, jeho silná pneumatizace a zvláště morfologie v okolí

apertura piriformis je pro neandrtálce specifická a nevyskytuje se v této podobě u žádné jiné lidské formy.

Mozková neandrtálců byla nízká a dlouhá se specifickým vyboulením v týlní části, zvaným **occipital bun**. Absolutní velikost mozku byla podobná jako u anatomicky moderního člověka, ale lišil se tvar čelního a týlního laloku a také relativní velikost mozku neandrtálců byla, vzhledem k předpokládané vysoké hmotnosti neandrtálců, poněkud menší než u anatomicky moderního člověka.

Kosti končetin neandrtálců byly velmi robustní a krátké. Zvláště robustní pak byly epifyzy dlouhých kostí dolní končetiny. Jeden z typických znaků na kostře trupu a končetin neandrtálců je vysoký počet zhojených poměrně těžkých zranění. Podle Erika Trinkause (Trinkaus, Shipman 1993), který analyzoval kloubní plochy a způsob jejich zatěžování, byli neandrtálci adaptováni na pohyb ve složitém kopcovitém terénu.

Na počátku evoluce neandrtálců došlo velmi pravděpodobně k mutaci HOX genů a začala se uplatňovat funkce ACPI*A genu, která významně ovlivnila nárůst svalové hmoty a odolnost proti chladu. Působení genů ovlivňujících růst mozkové kůry se zřejmě v počátečních fázích významně nelišilo od anatomicky moderního člověka. Vše ukazuje na to, že neandrtálci měli velkou odolnost ke stresu, jak ukazují, mimo jiné, úspěšná zhojení velkých zranění i četná vykloubení článků prstů. Neandrtálci měli zřejmě díky svým genetickým i regulačním zvláštnostem určité specifické a u jiných lidských populací neobvyklé fyziologické adaptace. Soudkovitý hrudník spolu s neobvyklými proporcemi těla a končetin (dlouhý mohutný trup a krátké končetiny s krátkým předloktím a bérce) naznačuje, že fyziologie dýchání mohla být do jisté míry odlišná od anatomicky moderního člověka, a jejich metabolismus byl náročnější na energii. Díky těmto vlastnostem, i díky méně vhodné biomechanice, nebyli neandrtálci zřejmě fyziologicky dostatečně přizpůsobeni k dlouhým usilovným pochodům tak jako anatomicky moderní člověk.

Velmi důležitý byl rozvoj specifické termoregulace u neandrtálců. Obrovské množství svalové hmoty a relativně velký povrch těla jim umožňoval, jak prokázal výzkumný tým London College, velmi efektivní termoregulaci. Díky velké svalové hmotě byli schopni vytvářet velké množství tepla a efektivně odolávat bez zvláštního oblečení teplotám až -20 stupňů Celsia. Zároveň však velký povrch těla s množstvím kapilár na povrchu umožňoval také efektivní termoregulaci bez nutnosti pocení a ztrát vody a solí. Tento specifický termoregulační mechanismus byl, spolu s velkou dynamikou sekrece steroidních hormonů, velmi efektivní pro efektivní adaptaci k relativně rychlým tepelným výkyvům v řádu desítek let.

Takový termoregulační mechanismus zabezpečoval spolu se specifickými strukturami lebky, že se neandrtálci v chladu nepotili, protože pocení ve velkých mrazech by bylo pro neandrtálce nebezpečné. Předpokládáme také, že z tohoto důvodu měli neandrtálci jen málo podkožního tuku, protože větší množství podkožního tuku by produkci tepla zeslabovalo a způsobovalo spouštění produkce potu, což by bylo pro neandrtálce kontraproduktivní, a při velmi nízkých teplotách i fatální.

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

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

Studie zubního plaku (kamene) tvrdí (Henry et al 2010), že neandrtálci jedli také rostliny, ovoce (fíky), zrní, luštěniny a další a dokonce rostlinné produkty i vařili. Podrobnější pohled na výsledky však ukazuje, že zmíněná studie má na první pohled mnoho slabín. Navíc nejsou žádné přímé důkazy *in situ* o ani o rostlinách, které neandrtálci mohli pojídat, a ani o tom, že by neandrtálci pravidelně, tedy každodenně používali oheň, natož že by vařili.

Je fakt, že neandrtálci oheň používali, jak prokazují archeologické studie některých nalezišť ze středního a svrchního pleistocénu, ale podle těchto studií používali oheň méně pravidelně než AMČ, a hlavním účelem bylo zřejmě teplo, občasná tepelná úprava masa a odhánění predátorů. Nemáme žádné doklady o možných sofistikovanějších tepelných úpravách potravy, navíc syrové maso obsahuje některé důležité živiny a může být dokonce i stravitelnější než maso tepelně upravované. Neexistuje přesná systematika škrobových zrněk a fytolitů, takže přítomnost těchto elementů v zubním plaku nedává jednoznačné informace o tom, které konkrétní rostliny neandrtálci jedli a proč je jedli. Mohly být významným zdrojem potravy, mohly být požívány jako digestiva nebo mohli určité rostliny pojídat kvůli chybějících vitamínům a minerálům.

Nevíme jak, kdy a proč se škrobová zrnka a fytolity dostala do plaku, možné to bylo i *post mortem*. Nevíme přesně odkud se škrobová zrnka a fytolity vzaly – mohla se do potravy dostat náhodou, nebo mohly být součástí jiné potravy – např. obsah střev zabitých zvířat. Nevíme, zda množství těchto elementů obsažené v plaku představuje paleobotanicky reprezentativní vzorek – *ad absurdum* – mohla se to tam dostat náhodou a výjimečně.

Rostliny, tak jak je popisují autoři, by pravděpodobně neměly dostatečnou nutriční hodnotu, zůstává rovněž otázka, zda a jaké rostliny jedli mimo sezónu produkce rostlin o kterých se studie zmiňuje. Výnosnost takových divokých rostlin, kromě ovoce, není nijak velká, a navíc hrozilo zbytečné riziko napadení predátory. Rostliny mohly být používány jako digestiva (viz šimpanzi), neandrtálci mohli jíst z různých důvodů také natrávený obsah střev – střeva mohla být eventuálně upravována na ohni.

Základním problémem dosavadních výzkumů zubního plaku je, že byli zkoumáni jedinci z marginálních regionů po glaciálním maximu, a to jedinci, kteří byli pro populaci neandrtálců netypičtí (Shanidar byli nemocní, jak prokazují zdeformované klouby; Spy – žena a nedospělý jedinec). Navíc vzorek zkoumaných jedinců byl velmi omezený jako takový – výskyt zubního kamene nebyl testován na jiných populacích neandrtálců. Z výzkumů zubního plaku tedy vyplývá, že nemůžeme vyloučit pravidelnější požívání některých rostlin, ale ty v žádném případě nemohly tvořit celosezónní základ potravy neandrtálců.

Navíc je otázkou jak by dopadl výzkum populací starších 70tisíc let, protože musíme předpokládat, že erupce supervulkánu Toba nutně musela velmi omezit potravní zdroje přeživších lidských populací, a mohl vést u neandrtálců i občasné konzumaci rostlinné stravy v období nedostatku. Podobně v teplých interglaciálech mohly některé rostliny, například ořechy, zčásti nahrazovat červené maso nebo vhodně doplňovat potravu. Obecně je třeba předpokládat, že strava neandrtálců musela být jiná v období krutého zalednění a jiná v teplých obdobích. Z toho plyne, že i potravní strategie a způsob lovu se mohly u skupin žijících v různých klimatických podmínkách dosti významně lišit.

Předpokládanému způsobu života i potravní adaptivní strategii odpovídají i zrekonstruované ekologické vlastnosti neandertálců. Předpokládá se, že neandertálci žili převážně stacionárně na jednom místě, nejčastěji v jeskyních nebo pod skalními převisy, případně v obydlích postavených například ze zvířecích kostí (například na Ukrajině), a že se z těchto stacionárních táborů vydávali na hvězdicové výpravy. Paleoekologické rekonstrukce

naznačují, že se živili většinou lovem velké a střední zvěře a doplňkovým sběrem, v teplejších periodách byly potravní zdroje rozmanitější (viz výše).

Z ekologického hlediska byli neandrtálci predátoři, kteří lovili, a to poměrně riskantním způsobem, středně velkou a velkou kořist. Někteří badatelé soudí, že tomu odpovídala i specifická adaptace řezáků, které podle nich sloužily k přidržování předmětů, například kůže nebo masa při jejich zpracovávání kamennými nástroji, případně jiných manipulacích. Jisté je, že neandrtálci byli závislí na vysokém denním příjmu kvalitního netučného červeného masa a způsob jejich života byl velmi podobný způsobu života predátorů lovicích středně velkou a velkou zvěř. Nelze nevézt v úvahu i fakt, že vzhledem k předpokládaným vysokým hladinám steroidních hormonů mohl být riskantní způsob lovu výhodný z hlediska snižování agresivity ve skupině, podobnou roli plní v současných populacích sport (vynikající analýzu tohoto fenomenu najdeme v knize Terry Prattcheta – Nevídaní akademikové, Tallpress 2011).

Všechny vlastnosti neandrtálců, jejich extrémně vysoký poměr svalové hmoty vůči ostatním tkáním těla, v kombinaci s nízkorostlou a robustní postavou, i genetické a fyziologické charakteristiky ukazují na to, že neandrtálci byli jediným skutečně biologicky specializovaným lidským druhem. Samozřejmě je potřeba brát důsledně v úvahu paleoekologické analýzy, že takový ekologický profil byl typický pro neandrtálské populace v průběhu glaciálů a v nepříznivých podmínkách obecně. Adaptivní strategie mohla být variabilnější podle konkrétních klimatických a ekologických podmínek. V interglaciálech mohli neandrtálci například lovit častěji a to i menší kořist a čerstvými a žít se masem z čerstvých mršin větších saveců doplňovat jí i vhodnou rostlinnou stravou, ať už měla charakter digestivní nebo obsahovala vhodné minerály a vitamíny. Proto je nezbytné začít se zabývat výzkumem konkrétních populací v konkrétních podmínkách. K tomu by mohl významně přispět i výzkum zubního kamene neandrtálců.

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

Někteří badatelé (například Chris Stringer, Ian Tattersall, Colin Groves a Bernard Wood) soudí, že neandrtálci byli morfologicky i geneticky tak odlišní, že je třeba je řadit do druhu *Homo neanderthalensis*, část badatelů se však stále přiklání k názoru, že jde o morfologicky vyhraněný poddruh druhu *Homo sapiens*. I když byli neandrtálci skutečně specializovaní, není tuto otázku lehké rozhodnout. Současné genetické studie mt-DNA ukazují, že populace byly dlouhodobě izolované, ale výzkumy jaderné DNA neandrtálců ukazují na reálnou možnost hybridizace, což by možnost existence neandrtálců jako samostatného druhu značně oslabovalo.

Neandrtálci a anatomicky moderní člověk mohli žít vedle sebe spíše výjimečně, například v Palestině. Anatomicky moderní osídlil Evropu a západní Asii asi až před 39 – 30 tisíci lety, zatímco neandrtálci v období mezi 30 000 tisíci a 25 000 lety definitivně vymírají. Některé studie stratigrafie nalezišť ale naznačují, že koexistence obou lidských forem mohla být častější a v některých regionech také dlouhodobější.

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

Jak už jsme se zmínili, že předposlední glaciál s velmi nepříznivými klimatickými podmínkami způsobil, že většina prvních neandertálských populací nepřežila a genetické vlastnosti a posléze i fenotyp neandertálců ovlivnil takzvaný *bottleneck effect*. Podobný efekt lze předpokládat i v průběhu předposledního glaciálního maxima tedy před cca 68 tisíci lety. Jinými slovy z populačně genetického hlediska se minimálně dvakrát výrazně změnila frekvence alel neandertálců, a to způsobem, který neodpovídá změnám v panmiktické populaci, ale změnám v malých reprodukčně poměrně izolovaných populacích. Nepochybně se projevil genetický drift, founder efekt a jiné genetické změny typické pro malé inbrední populace. Paleoantropologové také nalézají některé rozdíly mezi populacemi neandertálců před předposledním glaciálním maximem (resp. před erupcí supervulkánu Toba) a po něm a to, podle některých názorů, rozdíly nejen biologické ale také kulturní.

Z důležitých nálezů ze staršího období evoluce neandertálců stojí za zmínku velmi reprezentativní nálezy skeletů neandertálců z Izraele, **Kebara** a **Amud**, a také klasické evropské nálezy, jako jsou **La Chapelle** a **Le Moustier** z Francie, **Feldhofer Cave** (Neanderthal) z Německa, **Bañolas** ze Španělska, **Combe Grenal** z Itálie a v neposlední řadě jeskyně **Šipka** a **Kůlna** z České republiky. Podle všeho sem patří také obtížně datovatelná naleziště **Gánovce** a **Šala** ze Slovenska a **Spy** v Belgii. Důležité jsou i nálezy západoasijské; nález tibie v **Teshik Tash** ze střední Asie a dětského hrobu v **Kiik Koba** z Uzbekistánu.

Právě v souvislosti s tímto dětským hrobem a pohřby v jeskyni **Shanidar** v Iránu se diskutuje, zda neandertálci pohřbívali své mrtvé a zda vůbec měli nějakou kulturu *sensu stricto*. Argumenty pro i proti jsou zatím nepřilíš přesvědčivé, avšak tvrzení, že neandertálci byli zcela akulturní je velmi nepravděpodobné, což vyplývá také z řady nepřímých důkazů.

Tabulka – Nálezy pokročilých, klasických a pozdních neandertálců

Naleziště	Region	Datování	Druh
Blízký Východ, záp. Asie			
Tabun	Palestina	80 tis. let	Homo sapiens/neanderthalensis
Kebara	Palestina	60 tis. let	Homo sapiens/neanderthalensis
Amud	Palestina	50 tis. let	Homo sapiens/neanderthalensis
Shanidar	Irák	45 tis. let	Homo sapiens/neanderthalensis
Teshik Tash	Uzbekistán	???	Homo sapiens/neanderthalensis
Evropa			
Régardou	Francie	70 tis. let	Homo sapiens/neanderthalensis
Mt. Circeo 3	Itálie	70 tis. let	Homo sapiens/neanderthalensis
La Ferrasie	Francie	70 tis. let	Homo sapiens/neanderthalensis
Combe Grenal	Francie	60 tis. let	Homo sapiens/neanderthalensis
Mt. Circeo (Guattari)	Itálie	55 tis. let	Homo sapiens/neanderthalensis
La Chapelle	Francie	55 tis. let	Homo sapiens/neanderthalensis
Feldhofer Cave (Neanderthal)	Německo	???	Homo sapiens/neanderthalensis
Spy	Belgie	???	Homo sapiens/neanderthalensis
Banolas	Španělsko	45 tis. let	Homo sapiens/neanderthalensis
Bacho Kiro	Bulharsko	43 tis. let	Homo sapiens/neanderthalensis
Vindija	Chorvatsko	42 tis. let	Homo sapiens/neanderthalensis
Kůlna	ČR	41 tis. let	Homo sapiens/neanderthalensis
Le Moustier	Francie	40 tis. let	Homo sapiens/neanderthalensis
St. Cesaire	Francie	37 tis. let	Homo sapiens/neanderthalensis
La Quina	Francie	35 tis. let	Homo sapiens/neanderthalensis
Vindija	Chorvatsko	28 tis. let	Homo sapiens/neanderthalensis
Zafarraya	Španělsko	28 tis. let	Homo sapiens/neanderthalensis
Gibraltar	Španělsko	? 30 tis. let	Homo sapiens/neanderthalensis
Kiik Koba	Ukrajina, Krym	???	Homo sapiens/neanderthalensis

Šipka	ČR	???	Homo sapiens/neanderthalensis
Šala	SR	???	Homo sapiens/neanderthalensis
Gánovce	SR	???	Homo sapiens/neanderthalensis

Zajímavé jsou z tohoto hlediska pozdní neandrtálské populace, také proto, že u nich můžeme nalézt některé "moderní" znaky. Ty sice nejsou podle všeho důkazem hybridizace nebo příbuznosti neandrtálců a anatomicky moderního člověka, ale jsou důkazem, že i neandrtálci se v průběhu středního paleolitu vyvíjeli, a v některých ohledech se nemůžeme vyloučit paralelní vývoj znaků podobných u neandrtálců a AMČ, například díky gracilizaci lebky u neandrtálců.

Někteří pozdní zástupci neandrtálců mají navíc čepelovou industrii velmi podobnou jako měl anatomicky moderní člověk. Z nejdůležitějších nálezů je na prvním místě třeba zmínit francouzské naleziště *St. Césaire*, které prokazuje, že neandrtálci používali čepelovou kulturu před příchodem anatomicky moderního člověka do Evropy. Znamé je i naleziště pozdních neandrtálců z *La Quina* z Francie, které je datované asi na 35 000 let. Důležité jsou i balkánské nálezy, chorvatská *Vindija* a bulharské *Bacho Kiro*, jejichž stáří je zřejmě menší než 30 000 let. To prokazuje, že obě lidské skupiny žily v Evropě po jistou dobu současně. Podobný význam mají i některé mladé nálezy z Yberského poloostrova, *Zafarraya* a slavný nále z *Gibraltaru*, který reprezentuje vůbec první vědecky popsany nále z neandrtálců, paradoxně také jednu z posledních přežívajících populací.

Neandrtálci mizí z marginálních oblastí Evropy nepozději před 25 tisíci lety, tedy v období rozkvětu anatomicky moderního člověka v gravetském období.

Důvody proč neandrtálci vymřeli se snaží objasnit tři hypotézy.

1. Teorie pomalejší reprodukční rychlosti – předpokládá, že neandrtálci měli menší diferenční plodnost, například způsobenou výbuchem supervulkánu Toba;

2. Teorie ekologického vytěsnění – přímé ekologické vytěsnění je nepravděpodobné, protože neandrtálci žili parapatricky nebo i alopatricky s AMČ, pravděpodobnější bylo nepřímé vytěsnění spojené s nižší efektivitou lovu neandrtálců a následným poklesem reprodukční rychlosti;

3. Teorie vícefaktorové - jsou nejpravděpodobnější, protože je zřejmé, že neandrtálci se kompeticí s AMČ postupně dostávali do marginálních ekosystémů. S nedostatkem lovné zvěře v méně příznivém prostředí se mohli projevit i fyziologické následky jako je horší tepelná adaptace a snížená odolnost ke stresu a následující zpomalující se reprodukce. Tomu by napovídala i zjevná expanze gravetských populací člověka s velmi efektivními prostředky lovu výrazně snižujícími možnost eventuálního zranění a predčního risku.

Anatomicky moderní člověk

Lidem, kteří se již ve stavbě těla v podstatných rysech nelišili od současných lidských populací a žili ve svrchním paleolitu se dříve nejčastěji říkalo kromaňonci podle slavného francouzského naleziště *Cro-magnon*. Dnes se ovšem ukazuje, že tento název je do jisté míry zavádějící a regionální, mimo jiné i proto, že tato forma vznikla již před více jak 150 000 lety a anatomicky moderní člověk vznikl v Africe a na Blízkém východě a kolonizoval nejprve jihovýchodní Asii a Austrálii a teprve až pak Evropu. A tak se pro ně po určitých diskuzích všeobecně ujal název **anatomicky moderní člověk** (AMČ, anatomically modern humans – AMH).

Faktory podmiňující vznik a formování AMČ

Pro vznik a formování anatomicky moderního člověka byly specifické geneticky podmíněné vlastnosti, které známe pouze u tohoto lidského druhu.

U anatomicky moderního člověka se začalo ve zvýšené míře uplatňovat působení genů ovlivňujících růst a restrukturalizaci kůry mozkové a kvalitu jazyka a řeči (ASPM a MCPH1 microcephalin genů a FOXP2 genu). Prodloužení pohlavního zrání a změn v růstu a ontogenezi bylo úzce spojeno s některými mutacemi v komplexu HOX genů a také se změnou mechanismů regulačních. Jednou ze zásadních změn bylo výrazné prodloužení rané postnatální ontogeneze a posunutí začátku staršího dětství ze na 6 let z původních 4 let, hranice typické pro *Homo heidelbergensis*, *Homo neanderthalensis* i všechny ostatní hominidy. Prodloužení dětství znamenalo prodloužení periody využitelné k učení a rozvoji komunikace. Významně se rozvíjely protistresové regulační mechanismy, které se stávaly stále více propojené s chováním a sociální strukturou a později zřejmě i s kulturou.

Komplex genetických a regulačních změn, který nám stále detailněji objasňují paleogenetické výzkumy, definitivně přeměnil anatomicky moderního člověka v důsledně biosociální bytost. Faktory biologické, sociální i kulturní se staly navzájem propojené prostřednictvím humorálního systému, činnosti mozku a percepce, chování a typicky lidské komunikace, která významně ovlivnila jak procesy učení u dětí tak i vytváření sociálních sítí a lidské sociální organizace. Integrované propojování biologických, biosociálních a sociokulturních prvků v evoluci anatomicky moderního člověka umožňovalo moderním lidem efektivně a aktivně se přizpůsobovat k nejrůznějším typům prostředí i stresům bez dalších biologických specializací. Proto přežíval mnohem úspěšněji než ostatní lidské formy, které definitivně mizí na konci pleistocénu.

Morfologické charakteristiky a nejdůležitější nálezy starobyklých forem AMČ

Anatomicky moderní člověk měl lebku i zuby dosti podobné dnešnímu člověku, byl vysoký a nepřilíš robustní a stavbou těla i končetin se na první pohled velmi výrazně odlišoval od neandertálců. Spolu se vznikem anatomicky moderního člověka jsou často spojovány jeho specifické a od ostatních lidských forem odlišné kulturní a behaviorální charakteristiky. Tyto rozdíly se však v plné míře projevují až mnohem později v období zhruba před 50 000 – 30 000 lety (OIS 3), kdy se anatomicky moderní člověk dostává do Evropy a kdy také definitivně kolonizuje Austrálii.

První doklady o vzniku anatomicky moderního člověka pocházejí z Afriky z období mezi 195 – 150 tisíci lety a patří se již zmiňované nálezy lebek z lokalit Omo a Herto v Etiopii. Tyto lebky však mají ještě řadu archaických znaků, a proto pro pochopení evoluce člověka jsou důležitější nálezy z období 150 – 60 tisíc let, které již beze zbytku splňují kritéria pro anatomicky moderního člověka (Trinkaus 2005). Jsou to jihoafrické nálezy *Die Kelders Cave*, *Equus Cave*, *Border Cave*, *Klasies River* a také *Florisbad*, východoafrické nálezy *Omo*, *Ngaloba* a *Eliye Spring* a také severoafrická fosilní naleziště *Rabat* a *Jebel Irhoud*. Větší část z těchto nálezů je starších 100 000 let.

Zcela zásadní význam mají pak nálezy několika skeletů z lokalit *Qafseh* a *Skhul* v Palestině, jejichž stáří se pohybuje okolo 100 000, a které jasně prokazují koexistenci dvou zcela odlišných lidských typů již před 100 000 lety. Tyto nálezy anatomicky moderního člověka prokazují paralelní vývoj obou skupin v rozdílných biogeografických regionech po dobu nejméně 70 000 let. Okolo morfologických charakteristik populací raného anatomicky moderního člověka probíhá rozsáhlá diskuse.

Není pochyb o tom, že u těchto nálezů persistují některé archaické, ale nikoliv neandertálské, znaky. Proto se také diskutuje o možné příbuznosti středně paleolitického nálezu *Zuttiyeh* z Palestiny a nálezů z *Qafseh* a *Skhul*. Podobně je diskutována možná

příbuznost populace ze *Sima de los Huesos* a raných neandertálců. Jak jsme se již několikrát zmínili v předchozích částech, ta je ale problematická protože některé znaky těchto středně paleolitických lidí jsou naopak blízké ranému anatomicky modernímu člověku.

Rozšíření AMČ po výbuchu supervulkánu Toba

Předpokládá se, že anatomicky moderní člověk kolonizoval nejprve oblast zvanou Sahul, Austrálii, Tasmánii a Novou Guineu, a to asi před 50 – 60 tisíci lety, a teprve potom Evropu. O tomto prvním kolonizačním pokusu anatomicky moderního člověka se vedou v odborných kruzích rozsáhlé diskuse. Nejstarší datování lidské přítomnosti v Austrálii je okolo 62 000 let, mnozí odborníci jsou ale ohledně tak vysokého stáří skeptičtí.

Naštěstí máme ale řadu jiných dokladů, absolutně datovaných kamenných industrií, které jasně potvrzují, že anatomicky moderní člověk kolonizoval poprvé Austrálii před více než 50 000 lety. Mnoho badatelů však také zdůrazňuje, že v období mezi 30 000 až 40 000 lety, stejně jako v Evropě, se objevuje poněkud jiný typ anatomicky moderního člověka, který má mimo jiné také velmi pokročilé výtvarné umění a velmi pokročilou kamennou technologii a podle všeho i jiný způsob života. Po období prudkého expanzivního rozvoje se kulturní a podle všeho i biologický vývoj v Austrálii jakoby konservuje a, budeme-li parafrázovat některé kulturní antropology, zastavuje se v době kamenné. Není vyloučeno, že osídlení Austrálie bude ještě komplikovanější, než jsme mysleli, genetici totiž předpokládají 3 – 15 vln osídlení tohoto kontinentu. V každém případě je rozumné předpokládat vícenásobnou prehistorickou kolonizaci Austrálie, protože ke dvěma již zmíněným migračním vlnám musíme přičíst i třetí a to je osídlení Tasmánie, jejíž obyvatelé se od Australanů téměř jistě dosti podstatně odlišovali.

Soudě podle analýz sociální struktury, technologie a kultury prvních obyvatel Austrálie, evoluce člověka v Austrálii se dala spíše cestou netechnologických adaptací. Původní obyvatelé Austrálie mají dokonce některá velmi efektivní fyziologická přizpůsobení k místnímu suchému klimatu s vysokými denními teplotami a poměrně nízkými teplotami v noci. Například mohou snižovat v noci svoji tělesnou teplotu, to je známo pouze u některých skupin jihoafrických Sánů, a také mají nižší denní potřebu tekutin. Mají také neobvykle dobře vyvinutou perцепci, zrak, sluch a dokonce i čich. Bylo prokázáno, že mají neobyčejně dobře rozvinutou vizuální paměť, která jim slouží k perfektní orientaci v terénu, stopování zvěře a hledání zdrojů pitné vody. Tyto vlastnosti jsou samozřejmě výrazně posilovány pravidelným "denním tréninkem" od útlého mládí. Tyto vlastnosti nepochybně vyžaduje jejich způsob života v poměrně drsných podmínkách australského buše.

Podle současných odborníků byla však zásadním momentem pro další evoluci člověka kolonizace Evropy a Asie, a nikoliv Austrálie, jejíž původní obyvatelé byli po většinu času izolováni od ostatních lidských populací.

AMČ ve svrchním paleolitu Evropy

Osídlení Evropy neznamenal pouze přítomnost nové biologické formy člověka, ale zároveň i prudký vzestup nové technologie opracování kamene, takzvaných čepelových industrií, a nových typů nástrojů, výraznou změnu způsobu života a v neposlední řadě expansivní rozvoj nových technologií a umění.

Mladší formy anatomicky moderního člověka vykazovaly řadu rozdílů ve srovnání s ranými formami této lidské skupiny. Byli dlouholebí a měli vyboulení v týlní části lebky, nazývané **hemi-bun**, které však, podle názorů odborníků jako Erika Trinkause, Chrise Stringera nebo Vladimíra Sládka, nijak nesouvisí s podobným útvarem u neandertálců. Také relativně výrazné nadočnicové oblouky se morfologicky liší od neandertálců. Skládají se totiž ze dvou částí, arcus superciliaris a arcus supraorbitalis tak jako u moderního člověka. Zuby i

čelisti jsou prakticky neodlišitelné od některých současných lidských populací, jsou poměrně krátké i když jsou ještě robustnější má současný člověk. Zuby mají malé dutiny, vyskytují se tři moláry, ale mezi posledním molárem a mandibulou nikdy není vytvořen retromolární prostor.

Postkraniační skelet je také velmi podobný modernímu člověku, avšak u nejstarších, aurignackých a gravetských populací najedeme také řadu strukturálních rozdílů, zejména na ženských skeletech. Obecně vzato je pánev těchto dvou skupin vyšší a užší, dlouhé kosti jsou robustnější než u současného člověka, zejména v oblasti epifýz. Diafýza femuru je v mnoha případech výrazně prohnutá a velmi dlouhá. Dalším typickým znakem jsou dlouhá předloktí a berce. U mladších, magdalénských populací jsou tyto znaky méně výrazné. Typický je výrazný pohlavní dimorfismus v morfologii a především ve stavbě těla, který je podle všeho nejvýraznější u tzv. kromaňonců - lovců mamutů, tedy podle dnešního názvosloví gravetských populací anatomicky moderního člověka.

Svrchně paleolitický člověk (viz Tabulka X) měl poměrně velkou tělesnou výšku. Vysocí byli zejména muži, kteří mohli dosahovat až výšky okolo dvou metrů, ale kteří byli, a rozdíl od žen, zároveň poměrně štíhlí. Ženy byly sice vyšší než ženy neolitické nebo neandertálské, ale byli výrazně menší a často (zhruba ve dvou třetinách) také mnohem robustnější než muži. Tento rys pohlavních rozdílů se u mladších svrchně paleolitických populací již neobjevuje.

Pokročilý anatomicky moderní člověk, který měl již všechny atributy současného člověka (např. umění a pohřbívání, sofistikované zpracovávání nekamenných materiálů ve výrobě nástrojů a zbraní, budování obydlí a zařízení na tepelné zpracování potravy atd.), osídlil Evropu asi před 35 tisíci lety.

Stejně jako v Austrálii, také v Evropě se spolu s anatomicky moderním člověkem objevuje velmi vyspělé umění a zcela nové ekologické strategie založené na vyspělých zbraních, migrační lovecké strategii a dokonalé znalosti prostředí a etologie zvířat. Hluboké znalosti etologie lovené zvěře i predátorů prokazuje právě svrchně paleolitické umění, jak keramika tak i později skalní malby. Společně s anatomicky moderním člověkem se objevuje také nová komplexní technologie využívající různé materiály, o níž mnozí odborníci soudí, že právě ona je velmi důležitým ukazatelem technologických a nepřímo i kulturních rozdílů mezi nimi a neandertálci.

Jeden z významných, a možná i klíčových, argumentů zastánců afrického původu anatomicky moderního člověka (tzv. monocentrických teorií) ve prospěch mnohem větší technologické vyspělosti mladopaleolitického anatomicky moderního člověka je to, že anatomicky moderní člověk měl, na rozdíl od neandertálců, velmi vyspělou čepelovou industrii.

Současné archeologické studie ale prokázaly, že tento právě tento argument je dosti diskutabilní, protože podobnou industrii čepelovou industrii, chatelperonian a szeletian, nepochybně používali také evropští neandertálci, a to i před příchodem anatomicky moderního člověka, kromaňonců, do Evropy. Faktem ale také je, že existují i prokazatelné technologické rozdíly v materiální kultuře mezi svrchně paleolitickým anatomicky moderním člověkem a neandertálci. Neandertálci nepoužívali běžně kostěné nástroje a ani nástroje modulární, které se hojně vyskytují u kromaňonců, stejně jako nepoužívali vrhače oštěpů a ani luky a šípy.

Diskuse na téma čepelových industrií u obou skupin stále pokračuje a musíme počkat na důkazy, zda čepelové industrie vznikly paralelně u obou skupin, nebo zda ji jedna ze skupin přejala. Není bez zajímavosti, že i na počátku vývoje neandertálců a anatomicky moderního člověka měly obě skupiny také velmi podobnou industrii levaloazského typu. To, že paralelní původ této technologie u obou skupin je reálně možný prokazují výzkumy středního paleolitu v Africe, kde se čepelové industrie objevují v několika centrech nezávisle, a jejich tvůrcem byl předchůdce obou moderních lidských forem, *Homo heidelbergensis*. Faktem je, že pro biology, antropology i paleoantropology je daleko důležitější daleko vyšší komplexnost kultury

anatomicky moderního člověka zahrnující cílenou výměnu materiálu, což signalizuje podstatně vyspělejší sociální síť než měli neandrtálci závislí na lovu větších zvířat (Gamble 1993).

Anatomicky moderní člověk se vyvíjel ve svrchním paleolitu v Evropě a v mediteránní oblasti ve třech základních etapách, které lze rozeznat jak v biologických, tak i ekologických a kulturních charakteristikách této lidské formy.

- 1) **Etapa aurignacká** – tato etapa zahrnuje evoluci mladopaleolitického člověka v období od 39 do 31 tisíc let (Higham et al 2011, Trinkaus 2005). Nálezů z tohoto období je poměrně málo a často jsou fragmentární. Na lebce i postkraniálním skeletu jsou podle některých badatelů patrné některé archaické znaky, které údajně prokazují fylogenetické vazby případně hybridizaci neandertálců a anatomicky moderního člověka. Většina těchto znaků je dosti sporná, některé zase ukazují podobnost určitých partií na lebce, ale nijak neprokazují příbuznost či hybridizaci neandertálců a anatomicky moderního člověka. Soudě podle nečetných nálezů postkraniálního skeletu, lidé z aurignackého období byli podobní pozdějším lidem z gravetienu. Nálezy jsou obvykle v kontextu se starobylou čepelovou industrií, aurignacienem. Někteří badatelé se na základě nálezů starších čepelových industrií, bohunicienem a szeletienem, domnívali, že anatomicky moderní člověk mohl proniknout dříve, již před 40 000 lety (Higham et al 2011, Trinkaus 2005). Spíše se však soudí, že výrobcem těchto industrií byli neandertálci, pro což svědčí jak jejich typologie, tak i lokality. Nejdůležitější nálezy z tohoto období pochází z Moravy z lokality **Mladeč**. Důležité jsou i další nálezy z Čech **Svatý Prokop**, nálezy z Anglie z naleziště **Statten**, a již klasické nálezy z Francie z lokality **Aurignac** a z lokality **Abri Pataud**. Vůbec nejstaršími nespornými nálezy anatomicky moderního člověka, který patřil do evropského aurignackého období jsou 35 tisíc let staré nálezy z rumunské jeskyne Pesteru cu Oase (**Oase 1, 2, 3**). Předběžné výsledky nového datování významných lokalit pomocí termoluminiscence a pokročilých radiokarbonových metod ukazují, že osídlení Evropy mohlo být starší než se většinou předpokládalo, a to možná i více jak 40 tisíc let.
- 2) **Etapa gravetská** – je mnohem lépe prozkoumaná a existuje větší množství fosilních dokladů o evoluci a variabilitě této skupiny z relativně velkého množství gravetských lokalit z celé Evropy (Tab. XXX). Gravetští lovci, někdy nazývaní také kromaňonci žili po celé Evropě a v mediteránní oblasti v období od 30 tisíc let až do 19 tisíc let, tedy až do doby kdy poslední doba ledová dosáhla svého maxima. Díky novým nálezům, například z Dolních Věstonic, a novým analýzám kosterního i archeologického materiálu se názory na tuto skupinu, se průběhu osmdesátých a devadesátých let minulého století výrazně změnily. Lebka gravetských lovců je, až na některé specifické znaky (hemi-bun, výraznější nadočnicové obouky, a některé další) v mnohém velmi podobná dnešnímu člověku. Analýza rozsáhlé kolekce postkraniálního skeletu nám poskytla také odpovědi na to, jak kromaňonci žili a jak vypadala stavba jejich těla. Dnes víme, že gravetští muži byli vysocí a poměrně štíhlí, zatímco gravetské ženy byly mnohem menší a často velmi robustní. Robustičita jejich těla mohla dosahovat téměř hodnot robusticity neandertálských žen, samozřejmě se ale výrazně lišily ve všech podstatných morfologických charakteristikách (viz Tabulka XXX), a také proporce jejich těla byly typické pro anatomicky moderního člověka. Nalézáme však také ženy malé a štíhlé. Oba typy žen byly překvapivě zpodobněné jako sošky, venuše, což by mohlo znamenat, že

tyto sošky nerepresentovaly kult matky, ale byly uměleckým ztvárněním tehdy žijících žen. Gravetští lidé, nazývaní také lovci mamutů, lovili sice velkou zvěř, ale lov tohoto typu kořisti byl nepochybně omezen na poměrně krátkou sezónu nebo byl občasný. O typu lovné zvěře gravetských lovců, a jejich potravní strategii obecně, se v poslední době rozsáhle diskutuje. Ukázalo se totiž, že kromaňonci překvapivě často lovili také malá zvířata jako lumíky a zajíce. Měli rozsáhlou sadu kamenných a kostěných nástrojů. K lovu používali oštěpy, které vrhali za pomoci takzvaných vrhačů oštěpů dodávajících vrženému oštěpu pozoruhodnou průraznost a také délku několikanásobně prodlužující délku klasického vrhu. Objevily se určité doklady o tom, že gravetští lovci mohli používat také luk a šípy. Tito lidé již znali keramiku, ze které již vyráběli například sošky. Zdá se, že také uměli tkát jednoduché látky. Podle všeho si kromaňonci také šili šaty a zhotovovali boty. Produkovali pozoruhodné sošky zvířat a stylizovaných žen, venuše, které byly vyráběny z pálené hlíny. Zajímavý byl také jejich způsob života. Žili v dočasných táborech, které vytvářely jakýsi řetězec, ve kterém se v průběhu sezóny kromaňonci přemísťovali. Pozoruhodné je, že tyto tábory jsou například v Pavlovských vrších prakticky ve stejné nadmořské výšce. V období gravetienu již také kvetl výměnný obchod. Do střední Evropy byly občas importovány pazourkové valouny ze severu, mušle z oblasti středozemního moře a zřejmě i sůl z nalezišť na území dnešního Rakouska a možná i Polska. Nové analýzy také prokazují, že přemětem obchodu byly i polotovary pazourkových nástrojů, které byly produkovány například v některých osadách v oblasti jižního Polska, ve které byly bohaté zdroje pazourku. Předmětem "vývozu" mohla být například mamutovina nebo kožešiny. Jak prokázala řada odkrytých hrobů, tito lidé si již nepochybně zdobili tělo a používali ozdoby z lasturek a zubů. Gravetští lidé prokazatelně pohřbívali význačné jedince a do hrobů přidávali předměty, možná i artefakty (ozdoby). Mezi nejdůležitější lokality poskytující skelety i materiální kulturu patří moravské lokality. Mezi nejznámější naleziště patří samozřejmě *Dolní Věstonice*, odkud známe hroby pěti jedinců s téměř kompletními kostrami (DV-3, DV-13, DV-14, DV-16 a patologický skelet DV-15) a řadu dalších nálezů lidských kostí i velké množství nástrojů a dalších archeologických i paleontologických dokladů. Ještě bohatší kolekce skelerů byla nalezena v *Předmostí* u Přerova (více jak 20 jedinců), ale materiál byl téměř úplně zničen na konci druhé světové války. Mezi další významné moravské lokality patří *Pavlov* a *Brno*. Ze zahraničních nálezů je velmi významný nález dvou hrobů tří jedinců ze *Sungiru* v Rusku (bohatě zdobené hroby dospělého muže SU-1 a chlapce a dívky SU-2 a SU-3) a klasické francouzské lokality jako *Cro-Magnon*, *La Rochette* a *Grotte de Enfans*. Důležitá je také italská lokalita *Barma Grande*, která poskytla skelety tří mužů jejichž tělesná výška dosahovala okolo dvou metrů. V poslední době byl objeven v lokalitě *Lagar Velho* v Portugalsku dětský skelet, o kterém se Erik Trinkaus a někteří další odborníci domnívají, že reprezentuje hybrida mezi posledními neandrtálci a gravetským člověkem. Portugalští archeologové snášejí další a další důkazy o hybridních znacích dětského skeletu z Lagar Velho, většina z nich ale není příliš přesvědčivá. Je třeba ale zdůraznit, že prokázat existenci hybrida anatomicky moderního člověka a neandertálce nade vše pochybnost je prakticky nemožné, přesto se však většina specialistů dnes spíše přiklání k názoru, že jde o skelet gravetského dítěte, možná dívky, což by vysvětlovalo například poměrně robustní epifyzy kostí končetin.

Tabulka XXX – nejvýznamější aurignacké a gravetské lokality v Evropě

Nález	Věk (tis.)	Země
Aurignacién		
Oase 1	35,0	Rumunsko
Kostěnki nečíslované	32,6	Rusko
Mladeč	31,0	ČR
Svatý Prokop	32,0	ČR
Kent's Cavern - Stetten	31,0	U.K.
Aurignac	32,0	Francie
Muierii 1	31,0	Rumunsko
Koněprusy-Zlatý Kůň	32,0 – nově 13,0	ČR
Gravetién		
Cro-Magnon	28,0	Francie
Mezimajskaja (dětský skelet)	29,0	Rusko
Grotte des Enfants	28,0	Francie
Paderbourne	27,4	Francie
Předmostí	26,5	ČR
Pavlov	26,0	ČR
Dolní Věstonice - trojhrob	26,6	ČR
Paviland 1	26,0	U.K.
Dolní Věstonice - západní svah	25,6	ČR
Baoussse de Torre	25,0	Francie
Combe Capelle	25	Francie
Caviglione	25,0	Itálie
Barma Grande	25	Itálie
Cussac 1	25	Francie
Lagar Velho (??hybridní jedinec)	25,0	Portugalsko
Willendorf 1	24,2	Rakousko
La Rochette	24,0	Francie
Brno 2	24,0	ČR
Sungir 1, 2 a 3	23,0, 24,0	Rusko
Paglicci	23,5	Itálie
Arene Candide IP	23,5	Itálie
Dolní Věstonice 35	22,9	ČR
Kostěnký 4	21,0	Rusko
Abri Pataud	20,6	Francie

- 3) **Etapa magdalénská** – představuje závěrečnou etapu evoluce svrchně paleolitického člověka mezi posledním glaciálem a holocénem. Magdalénští lovci byli menší, muži byli robustní, ženy mnohem menší a gracilnější. O této etapě evoluce člověka máme méně informací než o gravetienu, a to také proto, že většina nálezů pochází z Francie a přilehlých mediteránních oblastí nebo z východní Evropy. Víme, že u magdalénských lovců dochází ke změně lovecké strategie, přecházejí na středně velkou kořist, jako jsou sobi, jeleni a ojedinele i koně (solutrénská kultura, která ve Francii předchází magdalenien). K výrobě nástrojů využívali magdalenští lovci, vedle pazourku, rohovců, jaspisů a dalších, mnohem více kostí a parohů jako materiálu. V jejich nástrojovém vybavení se objevují modulární nástroje a zbraně, typické byly například harpuny s kostěnými hroty. Charakteristickým rysem magdalenců je výtvarné umění, například skalní malby. I když dnes

známe skalní malby i z doby gravetiénu, z Pyrenejí, Francie a Uralu, tento druh umění se výrazně rozvíjí především v období po posledním glaciálu. Nálezy magdalenců ze střední a východní Evropy jsou velmi vzácné a obvykle mladší než 15 000 let. Z antropologického hlediska jsou vedle francouzských a italských (Tabulka XXX) nejvýznamnější nálezy z německého *Oberkasselu* a ruských lokalit *Kostěny* a *Markina Gora*.

Tabulka XXX – nejvýznamější magdalénské a epipaleolitické lokality v Evropě

Nález	Věk (tis.)	Země
Magdalenien		
<i>Saint Germain-la-Riviere</i>	14,5	Francie
<i>Kostěny - Markina Gora</i>	14,0	Rusko
<i>Jebel Sahaba</i>	13,0	
<i>Koněprusy-Zlatý Kůň</i>	13,0	ČR
<i>Le Placard</i>	12,5	Francie
<i>Bruniquel</i>	12,0	Francie
<i>Cap Blanc</i>	12,0	Francie
<i>Oberkassel</i>	12,0	Německo
<i>Chancelade</i>	12,0	Francie
<i>Laugerie Basse</i>	12,0	Francie
<i>La Madeleine</i>	12,0	Francie
<i>Bichon</i>	11,7	Francie
<i>Arene Candide</i>	11,4	Itálie
<i>Romito</i>	11,2	Itálie
<i>San Teodoro</i>	11,0	Itálie
<i>Continenza</i>	10,2	Itálie
<i>Verzier</i>	10,2	
<i>Parabita</i>	10,0	Francie
<i>Grotte des Enfants</i>	10,0	Francie
<i>Farincourt</i>	10,0	Francie

Monocentrické a multiregionální teorie vzniku anatomicky moderního člověka

Problematikou vzniku anatomicky moderního člověka, a způsobem jakým osídlil Evropu, se zabývá řada teorií a hypotéz. Jsou to teorie monocentrické na straně jedné (jako je teorie afrického původu *Out of Africa* Gunthera Brauera, teorie vytěsnění Chrise Stringega a asimilační teorie Freda Smithe a Erika Trinkause, a na straně druhé teorie multiregionální, jejímiž autory jsou Američan Milford Wolpoff, Australan Alan Thorn a Čech Jan Jelínek. Tyto teorie jsou často prezentovány jako teorie zásadně protikladné. Dnes je situace poněkud jiná. Nesmiřitelné rozdíly mezi oběma tábory existovaly možná v minulosti, ale v současné době tomu tak rozhodně není. Obě skupiny badatelů totiž v průběhu času musely přijmout alespoň některé z rozumných argumentů opačné strany a oba přístupy se krok za krokem sblíží.

Základní rozdíl mezi oběma teoriemi je dvojitý, a ani jeden z těchto rozdílů není ve skutečnosti v zásadním vzájemném rozporu.

První rozdíl spočívá v tom, že teorie monocentrické předpokládají vznik anatomicky moderního člověka v Africe a jeho následné rozšíření do zbylých částí světa spojené se zachováním základní genetické výbavy původní populace, zatímco teorie multiregionální předpokládá spolu se vznikem člověka v Africe regionální kontinuitu vývoje v jednotlivých oblastech a globální charakter evoluce člověka, který je umožněn neustálým tokem genů mezi jednotlivými regiony, s tím, že každá z fylogeneticky starších forem přispívá geneticky, byť jen nepatrně, formě fylogeneticky nové. Výzkumy genomu neandrtálců a anatomicky moderního člověka nevyklučují ani jednu z teorií, i když teorie afrického původu je o mnoho věrohodnější, představit si globální tok genů v paleolitu je z ekologického hlediska prakticky nemožné. Jiná otázka jsou regionální toky genů. Jak ukazují současné paleogenetické výzkumy, regionální kontakty vyloučit nemůžeme (viz kapitola o genetice neandrtálců).

Druhý rozdíl je v charakteru integrace genetických teorií a molekulárně genetických studií evoluce člověka. Monocentristé vycházeli převážně z molekulárně genetických studií mt-DNA, které "stopují" původ anatomicky moderního člověka až k počátkům jeho vzniku a hledají stupeň odlišností mezi anatomicky moderním člověkem a neandrtálci. Někdy se tento přístup nazývá, ne zcela správně, hypotéza Černé Evy nebo mitochondriální Evy. Tento přístup se však v posledních letech mění, protože molekulární genetici v posledních letech analyzují stále častěji i jadernou DNA prehistorických populací a tyto výsledky ukazují, že původní názor na absolutní genetickou izolaci obou forem moderního člověka, tedy neandrtálců a AMČ, je příliš zjednodušující. Multiregionální teorie pak staví především na populačně genetických studiích a na analýze přesnosti a variability molekulárně biologických metod. To samo o sobě není nijak na škodu, kdyby některé modely nepředpokládaly „globální tok genů“ bez ohledu na současné poznatky ekologie, paleoekologie a dalších paleověd. Není náhodou, že mezi výrazné odpůrce *Homo floresiensis* jako samostatného lidského druhu patřili právě multiregionalisté.

Obě teorie, a to bez ohledu na jejich zaměření, výrazně přispěly k pochopení genetických aspektů evoluce člověka, zároveň ale také prokázaly, že oba tábory chápou genetické výzkumy poněkud zjednodušeně a jednostranně.

Genetické metody, byť jsou stimulující a velmi důležité, mají totiž pro tak starý fosilní materiál značná omezení. Například německý tým, který jako první na světě "rozšifroval" geny neandrtálců z *Feldhofer Cave*, prohlašoval, že byli jediní na světě, kteří byli schopni analýzu tak staré DNA provést. Vzhledem k základnímu principu experimentální biologie, tedy možnosti přesného opakování experimentu jiným týmem, bylo nutné na analýzy staré DNA po jistou dobu pohlížet s velkou opatrností. Význam paleogenetiky jako oboru, který bude schopen poskytovat standardní informace, se prokázal, když se jinému genetickému týmu podařila analýza DNA dětského skeletu z ruské svrchně paleolitické lokality *Mezimajskaja*. To prokázalo, že analýza DNA neandrtálců a dalších paleolitických nálezů je možná a reálná.

V kapitole věnované genetice neandrtálců a AMČ jsme ukázali, že v mnoha ohledech pokládají paleoantropologové, archeologové a evoluční antropologové za důležitější zkoumat fragmentární nálezy nebo vytvářet spekulativní teorie než se snažit o integrativní celostní analýzu s důsledným respektováním poznatků paleověd a experimentálních oborů.

Výzkum moderních populací hominidů často naráží na naše zatím stále nedostatečné znalosti mezipopulační a vnitropopulační variability jednotlivých alel a jejich variability z hlediska průkaznosti sledování evolučních procesů. To se projevuje i v nejpopulárnějších analýzách DNA fosilních nálezů, mitochondriální DNA, kde největším problémem zůstává "kalibrace" mitochondriálních hodin, na které se zatím genetici úplně neshodli. Mnozí genetici, kteří se zabývají analýzami DNA současných a historických lidských populací, jsou k výsledkům analýz takto staré DNA poměrně skeptičtí a zatím nepovažují je za příliš relevantní. Důvodem je i to, že nejsme schopni, a asi ani dlouho ještě nebudeme, analyzovat jadernou

DNA ve skutečných sekvencích, tak jak existovala v původním živém organismu, a samotná mt-DNA nám nikdy neobjasní, jaké byly konkrétní biologické vlastnosti fosilních lidských populací.

Z tohoto důvodu je nutno považovat molekulárně genetické důkazy pro monocentrické teorie za důkazy, které mají evidentní teoretické i experimentální omezení, a tudíž i omezenou průkazní hodnotu. První dvě monocentrické teorie (*Out of Africa, Replacement*) zdůrazňují africký původ anatomicky moderního člověka, který postupně neandrtálce vytěsnil, buď ekologicky, a to úplně a rychle, nebo ekologicky a zčásti, v místech hybridizačních zón, také geneticky. Problém je jednak v tom, že v některých částech Evropy neandertálci evidentně ještě poměrně dlouhou dobu přežívali, a také v tom, že u žádné ze známých svrchně paleolitických populací nenacházíme přesvědčivé stopy po hybridizaci. Vlastně jedinými solidními důkazy o možné, byť regionálně i rozsahem omezené, hybridizaci jsou studie jaderné DNA neandrtálců a prehistorických populací AMČ.

Jedinou výjimkou přímého důkazu o hybridizaci obou lidských forem by mohl být nález dítěte z portugalského naleziště *Lagar de Velho* starý asi 25 000 let, které má podle amerického antropologa Erika Trikause některé znaky prokazující hybridizaci. Mnozí odborníci se však staví k tomuto nálezu velice skepticky, protože vůbec neznáme variabilitu dětských skeletů svrchně paleolitického člověka. Navíc gravetské ženy měly často velmi robustní epifyzy, takže nelze ani vyloučit, že se jedná o nález gravetského děvčete.

Monocentrické teorie se vedle morfologických srovnávacích studií, většinou lebek z Afriky, Blízkého východu a Evropy, opírají o molekulárně genetické studie. Jednak to jsou studie, které se pokoušejí zrekonstruovat dobu rozdělení neandrtálců a anatomicky moderního člověka. Tyto studie, zdá se, většinou potvrzují dobu rozdělení okolo 150 až 200 tisíc let, což poměrně dobře odpovídá také fosilním dokladům. Podobně i molekulárně genetické studie zabývající se stupněm rozdílů mezi oběma druhy ukazují, že tyto rozdíly jsou podstatně větší, než jsou rozdíly mezi jakýmkoliv dvěma lidskými populacemi. Podle některých názorů se kvalita těchto rozdílů údajně blíží stupni rozdílů mezi současným člověkem a šimpanzi.

To vedlo, spolu s existencí některých odlišných morfologických komplexů, některé badatele k jednoznačnému zařazení neandrtálců do samostatného staronového druhu *Homo neanderthalensis*. Tento přístup je dosti problematický jak metodicky, jak jsme již zmínili rekonstrukce paleolitických vzorků jaderné DNA hybridizací obou populací *de facto* nevylučuje, tak věcně. Nelze předem vyloučit možnost genetických kontaktů a následné hybridizace mezi neandertálci a anatomicky moderním člověkem. Také existuje řada společných vlastností, jak správně poukazují jak multiregionalisté, a tak i výsledky srovnávací analýzy genomu neandrtálců a AMČ, svědčí spíše o rozdílech na úrovni poddruhové než rozdílech na úrovni druhové. Faktem však je, že mnohé z genetických znaků jsou znaky symplesiomorfni, archaické znaky společné oběma skupinám sdílených s jejich předkem, a je otázka, zda takové znaky podporují poddruhový nebo druhový status.

Samozřejmě budoucí paleogenetické studie mohou prokázat nízkou imunitní kompatibilitu obou skupin a tím prokázat významné reprodukční omezení, a tím podpořit samostatnost druhu *Homo neanderthalensis*. Jeden z dalších pádných argumentů pro druhový statut neandrtálců, je to, že žili spolu s AMČ alopatricky nebo parapatricky (zaujímalí jiné niky na částečně se překrývajících areálech) a prostě se reálně nekřížili.

Multiregionální teorie zdůrazňuje kontinuitu regionálního vývoje a neustálý tok genů mezi jednotlivými regiony, přičemž nepopírá význam vývoje anatomicky moderního člověka v Africe. Zastánci této teorie se opírají o přítomnost některých starobylých znaků na skeletech nejstarších forem anatomicky moderního člověka a také *Homo erectus* a archaického *Homo sapiens*. Bylo ale prokázáno, že valná většina těchto znaků jsou buď starobylé znaky společné

oběma skupinám jako dědictví po společných předcích, čili symplesiomorfních, nebo se jedná o znaky vzniklé paralelně, homoplasie, a často i o znaky analogické, podobné vzniklé odlišně z jiných morfologických základů (například occipital bun u neandertálců a hemi-bun u anatomicky moderního člověka).

Druhým, daleko závažnějším argumentem jsou analýzy populačně genetické a kritická analýza molekulárně biologických metod. Multiregionalisté poukazují na fakt, že během předposledního zalednění byla populace neandertálců doslova zdecimována velmi nepříznivými podmínkami a z hlediska genetického došlo k takzvanému bottleneck efektu. Jeho výsledkem bylo, že nemůžeme přesně zkalibrovat změny v mitochondriální DNA a také zrekonstruovat genetické změny a jejich tempo. Tato tvrzení také opírají o velmi rozsáhlou a pečlivou analýzu molekulárně genetických studií, kdy prokazují značnou variabilitu výsledků molekulárně genetických studií a tím také jejich omezenou výpovědní hodnotu.

Pravda ale také je, že se multiregionalisté snaží v některých případech kritizovat výsledky molekulární genetiky za každou cenu, aniž by vzali v úvahu, že některé výsledky jsou dost přesvědčivé nebo se jedná o pilotní studie, kde skutečně nelze ještě očekávat krystalickou čistotu metod a ani velkou přesnost výsledků. Současné paleogenetické studie jaderné i mt-DNA jsou však metodicky i metodologicky na vysoké úrovni a těžko je možné považovat za irelevantní.

Poslední z teorií o původu AMČ je teorie asimilační, kterou formulovali v podstatě nezávisle příslušníci opačných táborů, Erik Trinkaus (monocentrista) a Fred Smith ("umírněný" multiregionalista). Byť patří do skupiny teorií monocentrických, představuje jakýsi přijatelný kompromis, sňatek z rozumu, mezi oběma teoriemi. Asimilační teorie předpokládá sice *explicitě* africký původ anatomicky moderního člověka, ale také předpokládá, že vedle reálných migrací a kolonizačních procesů se část procesu odehrávala pouze na úrovni genetické a "moderní" geny prostě vytěsnily geny neandertálské.

Tato hypotéza má ale dvě zjevné slabiny. Zaprvé obě lidské formy měly velmi odlišné ekologické parametry a masivní hybridizace mezi oběma skupinami není ekologicky příliš pravděpodobná. Za druhé si lze jen těžko představit pohyb genů bez přemísťování jedinců, zvláště jedná-li se o tak ekologicky, ale i geneticky, odlišné skupiny. Navíc, důkazy o jakékoliv rozsáhlejší hybridizaci jsou, velmi mírně řečeno, dosti problematické a velmi obtížně prokazatelné.

Je třeba podotknout, že zatímco monocentrické teorie mají poměrně solidní základ ve fosilních dokladech, teorie multiregionální staví více na populačně genetických modelech a spekulacích než na reálných fosilních dokladech. Musíme ale také teoriím multiregionálním přiznat, že najít ve fosilním materiálu přesvědčivý příklad hybridizace anebo výměny genů je krajně obtížné, a proto jsou v "důkazním řízení" oproti teoriím monocentrickým značně znevýhodněny. Multiregionalisté v poslední době zvláště zdůrazňují problematiku východní Asie a kolonizaci Austrálie což je sice velice inspirativní, ale k řešení vztahu neandertálců a anatomicky moderního člověka v Evropě to přispívá jen okrajově.

Evoluční trendy na přechodu od svrchního pleistocénu a holocénu

V průběhu svrchního paleolitu došlo ještě k některým změnám v biologických charakteristikách svrchně paleolitického a epi-paleolitického člověka, a tak skutečně moderně vyhlížející člověk s novým využitím technologií změněnými ekologickými parametry se objevuje až na počátku mladší doby kamenné v období od 12 do 8 tisíc lety.

Charakteristické jsou také mnohé morfologické změny, tak jak je můžeme pozorovat na skeletech nalezených v tomto období. Lebka se stala gracilnější, zejména v čelních a týlních

partiích, u obou pohlaví se zmenšila postava, muži se stali robustnější a ženy drobnější. Tento proces započal podle všeho již mnohem dříve než v neolitu a to zřejmě po skončení posledního glaciálu před 18 tisíci lety v magdalénském období a skončil až v průběhu neolitu. V této době také začínají v evoluci člověka převažovat aspekty biosociální a sociokulturní evoluce. Začíná formování prvních lidských etnických skupin v současném slova smyslu.

Pro pochopení tohoto procesu má velký význam analýza natufiánského období na Blízkém východě a období epipaleolitu a mesolitu v Evropě, které představují jakési přechodné období mezi pozdní lovecko-sběračskou fází evoluce člověka a nejstarší fází raného zemědělství.

Jednou ze základních příčin post-paleolitické evoluce anatomicky moderního člověka jsou změny v základních ekologických parametrech lidských populací. Jsou to například zmenšení teritoria a menší mobilita post-paleolitických populací, změna potravní strategie směrem k orientaci na lokální potravní zdroje a na protodomestikaci rostlin i živočichů, vznik endogamních societ a přechod k extenzivním formám reprodukce spojených s vyšší natalitou i mortalitou. Neméně důležitý je také rozvoj výroby modulárních nástrojů, keramiky a tkanin a také jejich výrazné uplatnění při získávání a uskladňování potravy.

V tomto evolučním procesu se často, a to dosti nešťasně, zdůrazňuje takzvaná mesolitická fáze evoluce člověka. Všechny moderní archeologické i paleoantropologické analýzy však prokázaly, že mesolitický člověk se omezuje pouze na některé regiony Evropy. Rozhodně se nejedná o přechodovou fázi mezi lovci a sběrači a ranými zemědělci, ale o specializované lovecko sběračské populace, které mohly v Evropě vzniknout a poměrně dlouho persistovat pouze díky velmi výhodným ekologickým podmínkám v určitých regionech v raném holocénu Evropy, například v severním Polsku a Rusku, Dánsku a Skandinávii. Mnozí soudí, že mezolitické populace jsou jakýmsi evolučním ekvivalentem natufiánských populací v mediteránní oblasti Blízkého východu a severní Afriky.

V této době docházelo k významným evolučním změnám právě v oblasti mediteránní. Po krátkém období epi-paleolitu se objevují populace s potravní strategií v níž se existují vedle lovecko-sběračských prvků také určité náznaky prvního zemědělství, například protodomestikace. Jsou to například již zmíněné populace s natufiánskou kulturou z Blízkého východu a severní Afriky. Typická je velká variabilita v potravní strategii těchto populací, některé mají v podstatě lovecko-sběračskou strategii, jiné pak rozvíjejí poměrně intenzivně protodomestikaci.

Po tomto relativně krátkém "přechodném" období se objevují na Blízkém Východě, zejména na území dnešního Turecka a Iráku, první zemědělské populace. Zemědělství vzniká v tomto regionu mnohem dříve než v Evropě a to asi ve stejné době kdy se v Evropě objevuje mesolit tedy asi před 10 000 lety. První neolitické zemědělci, lidé s lineární keramikou, osídlují ostrůvkovitě Evropu asi před 7 až 8 tisíci lety a žili zde, podle současných názorů, po jistou dobu společně s lovecko sběračskými populacemi (Bogucki 1999, Kruk, Milisauskas 1999).

O příčinách vzniku a charakteru raného zemědělství v Evropě, tedy o období neolitu (mladší doby kamenné) se vedou mezi odborníky rozsáhlé diskuse. Jedni badatelé tvrdí, že hlavní příčinou objevení se neolitu v Evropě byly migrační vlny ranných zemědělců z různých oblastí jižní Evropy, nebo dokonce z Blízkého Východu. Jiní tvrdí, že vznik raného zemědělství v Evropě byl ovlivněn především importem "know-how" a technologie, který přejala místní populace.

Na tomto místě je potřeba zdůraznit, že ekologické podmínky některých období raného holocénu Evropy, a to platí právě pro dobu příchodu prvních neolitických populací, byly neobyčejně příznivé jak pro lovce a sběrače, tak pro rané zemědělce. Předpokládáme až o 70 % vyšší srážky, o několik stupňů vyšší průměrnou roční teplotu a poměrně mírné zimy. To by vysvětlovalo i některé specifické rysy ekologie prvních evropských zemědělců, totiž kombinaci

pěstování plodin a zeleniny a sběru divoce rostoucích rostlin spojenou s poměrně významnými prvky pastevečství a příležitostného lovu.

V každém případě se rané zemědělství jako nová adaptivní strategie velmi výrazně projevilo ve zřetelných změnách biologických vlastností tehdejších populací. Ranní zemědělci byli podstatně menší než lovci a sběrači, měli odlišné proporce těla a gracilnější skelet než například lidé s mesolitickou nebo natufiánskou kulturou. Rovněž měli podstatně vyšší porodnost ale také vyšší dětskou úmrtnost, i úmrtnost dospělých, ve srovnání s výše zmíněnými lidskými skupinami. Dá se odůvodněně předpokládat také urychlení ontogeneze a rychlejší pohlavní dozrávání, kratší dobu pro odstav kojenců a zkrácení doby mezi jednotlivými graviditami.

Biologické a genetické změny, ke kterým nutně došlo při osvojení nové, zemědělské adaptivní strategie, se fixovaly působením přírodního výběru a to prostřednictvím diferencované plodnosti. Ženy, které porodily více plodných potomků postupně geneticky "vytěsňovaly" ženy s menším množstvím potomků. Linie žen s předpoklady pro rození většího počtu dětí se staly pro muže atraktivnější, protože zabezpečovaly dlouhodobé přežití skupiny i v extrémních podmínkách, jako jsou neúroda či epidemie, později i válečné konflikty. V tomto procesu mohla hrát podpůrnou roli i ideologie a religie, například kult bohyně matky. Ranně zemědělské neolitické populace se svými biologickými parametry také významně lišili od populací, kde byl primárním ekologickým rysem chov domácích zvířat a pastevečství a vyšší mobilita populací.

Titó ranní zemědělci, kteří běžně obývali již před 8 000 lety například otevřenější ekosystémy východní Evropy byli stavbou těla i způsobem života v mnohém velmi podobní původním mesolitickým obyvatelům Evropy. Representanti pasteveckých neolitických populací, například lid se šňůrovou keramikou, se ve střední Evropě objevují až o 3 000 let později než se objevil v Evropě východní. Někteří archeologové hovoří o tomto období jako o tzv. neolitické krizi, podle všeho však šlo o přirozený vývoj, který odpovídal tehdejšímu ekologickým podmínkám střední a západní Evropy.

Současné studie navíc potvrzují, že charakter populace a reprodukce i typ ekonomie, včetně charakteristických rysů raného zemědělství, výrazně ovlivňovaly ekologické podmínky daného regionu. Navíc ranní zemědělci zjevně preferovali pouze určité typy ekosystémů, jiným se zjevně vyhýbali. Jaké byly konkrétní příčiny těchto procesů se můžeme jen dohadovat. Nepochybně to byly příčiny ekologické, tedy vhodnost ekosystémů pro obdělávání půdy, ale mnozí archeologové uvažují i o možnosti konfliktů s původními obyvateli, lovecko-sběračskými populacemi.

Velmi zajímavé pak je, že se v Evropě poměrně brzo objevují také skupiny neolitických zemědělců, které se specializovaly především na dopravu a obchod (Bogucki 1999, Kruk Milisauskas, 1999). To by ukazovalo, že jednotlivé ranně zemědělské populace mezi sebou neměly mnoho přímých kontaktů a možná i to, že již v tomto období docházelo k určité výrobní specializaci a produkci jistých zemědělských "přebytků". Prokazatelně docházelo například k výměně kamenných surovin a dalších produktů.

Etnogeneze a sociokulturní evoluce

Definice etnických skupin – staré a současné názory

Lidská etnická skupina (starší výrazy - lidské plemeno, lidská rasa) bylo jednou z nejdiskutovanějších a nejkontroverznějších kategorií 20. století. Starší pojetí lidských plemen (ras) předpokládalo, že se jedná o skupiny lidí s porovnatelnými či podobnými somatickými znaky, které vznikaly působením přírodního výběru na počátku vzniku plemene (rasy) a dále se rozvíjely přizpůsobováním dané skupiny k určitým podmínkám životního prostředí. Po určité době se tyto znaky přestaly měnit, začaly se stabilizovat a vnitřně diferencovat a vznikly tak etnické skupiny tzv. velké rasy. Podle tehdejších názorů tak vnikly vymezené skupiny lidských populací, které měly určité biologické, kulturní a psychologické rysy.

Na dobu kdy velké rasy vznikly, a kolik jich vlastně doopravdy bylo, nenašli vědci nikdy přesnou odpověď. Několik desetiletí existoval mezi antropology jistý konsensus ve smyslu existence tří základních intuitivně definovaných velkých ras, indoevropské (europoidní) obývající Evropu, severní Afriku a západní a jižní Asii, mongoloidní, obývající střední a východní Asii a možná i Ameriku a negroidní, která obývala Afriku. V přesných definicích jednotlivých skupin však existovala řada různých interpretací, například v zařazení amerických Indiánů a Australanů.

Bohužel se také ukázalo, že přesné vymezení rasových skupin je vědecky velmi vratké a povrchní. Pokusy o taxonomické vymezení rasy vždy vyústily v množství výjimek a nedefinovatelných skupin, a tím ztrácely jakýkoliv praktický význam. Naopak čím komplexnější byla definice, tím se zároveň stávala vágnější a umožňovala často i protichůdné interpretace. Vzhledem ke snadné manipulaci s definicemi je klasická teorie ras snadno zneužitelná pro politické nebo ideologické účely (pseudovědecké teorie hitlerovských antropologů, severoamerických rasistů nebo ideologů kulturní revoluce, atd.). Navíc se ukázalo, že jakákoliv přijatelná definice lidské rasy je z řady důvodů, biologických i kulturních, prakticky nemožná.

Prvním problémem se stala definice genetická. Genetici totiž prokázali (např. v teorii klínů rozptylu genetických znaků), že určitá populace sice může být do jisté míry definována, frekvencí určitých alel, ale tato frekvence se směrem od centra "zředíuje", a použijeme-li jinou genovou sekvenci, výsledek je zcela jiný. Problémy také vyplývají z toho, že mnohé populace migrovaly přes rozsáhlá území, jiné pak prodělaly genetické krize, například již zmíněný "bottleneck effect". Ten například mohly způsobit v Evropě morové rány či jiné pandemické choroby nebo 30. letá válka.

Navíc velmi podobné kombinace genů, například vyjádřené krevními skupinami, se mohou vyskytovat i u nepříbuzných skupin. Podrobná analýza barvy kůže a tvaru a barvy vlasů, kterou provedla Nina Jablonsky s kolegy zase ukázala, že lidé žijících v podobných klimatických podmínkách mají podobnou barvu kůže, a někdy i podobné vlasy, a zřejmě i řadu jiných podobných somatických znaků.

Molekulárně genetické studie zase ukazují, že ani dobré velké rasy nejsou homogenní a u některých skupin, jako jsou Baskové, Etruskové nebo Abcházcí, vůbec nevíme odkud přišly a s kým jsou příbuzné. Klasickým příkladem pak je například diskuse o původu "amerických" Indiánů, kdy se vědci domnívají, že jde o skupinu, která přišla v jedné, dvou nebo i více vlnách z Asie, nebo částečně z Asie, částečně z jiných kontinentů. Podobně je tomu v případě osídlení Austrálie. Ostatně i Evropa byla výrazně ovlivněna migracemi ze západní a jihozápadní Asie a Indického subkontinentu. Dalším zásadním problémem je velmi obtížné odlišení autochtonnosti

a heterochtonosti mnoha „klasických“ populací, například neolitické populace ve střední Evropě, Keltové, Slované a v neposlední řadě skupiny severoamerických Indiánů.

Z tohoto důvodu se ukazuje jako výhodné zavedení nového pojmu, lidská etnická skupina, který se soustředí na to jak reálně definovat určitou relativně homogenní skupinu lidí. Pro definici lidské etnické skupiny jsou důležitá dvě hlavní kritéria.

Prvním kritériem je vznik a formování určité etnické skupiny a její proměny, po stránce biologické, kulturní, lingvistické a další. Těmito problémy se zabývají fyzická a evoluční antropologie (například problematika entnogeneze), genetika, archeologie a historické vědy, lingvistika a zčásti i kulturní a sociální antropologie.

Druhým kritériem je kulturní a demografická diferenciacie, psychologie, etnicita a další, kterými se zabývá etnografie, kulturní a sociální antropologie, demografie, pedagogika a také populační i molekulární genetika (například projekt Genographic), atd. I když lze v daném etniku nalézt řadu společných biologických znaků, a některé etnické skupiny jsou poměrně konsistentně charakterizovány i biologickými vlastnostmi, hlavním kritériem je kritérium kulturní a individuální. Tento trend ve vymezení etnických skupin je výrazně posilován globalizačními trendy. Jako určitá negativní reakce na toto přirozené a zákonité vymezení etnických skupin je zesílený nacionalismus, který zdůrazňuje biologické, biosociální a regionální kulturní trendy spojené s jistou xenofobií a izolacionismem.

Sociokulturní evoluce – co je to sapientace?

Evoluce sociokulturní je moderní fyzickou, kulturní i sociální antropologií a archeologií chápána jako nedílná součást evoluce člověka. Jedná se zejména o evoluci aspektů biosociálních, sociálních, demografických, psychických a samozřejmě všech aspektů kulturních od materiální kultury až po duchovní kulturu a literaturu.

Mnohé z těchto vlastností se intenzivně vyvíjejí již od počátku evoluce člověka, například materiální kultura, komunikace, sociální vztahy, reprodukce a její zvyklosti, atd. Další jsou také poměrně staré a vyvíjejí se již od svrchního a někdy dokonce již středního paleolitu. Jsou to například stavění obydlí, používání ohně k jiným účelům než tepelné úpravě potravy a ochraně skupiny, uchovávání potravin, výroba keramických předmětů a látek, obchod, umění, náboženství a léčitelství.

Jiné, jako je například psané písmo, moderní sociální struktura a domestikace rostlin a živočichů jsou relativně velmi mladé, avšak předpoklady pro existenci těchto lidských atributů se vyvíjely desetitisíce let.

Sociokulturní evoluce logicky nabyla největšího významu až v době, kdy se začaly rozvíjet lidské etnické skupiny, které se započaly biologicky, kulturně i sociálně a ekonomicky diferencovat. V tomto smyslu je naprosto nezbytné pojímat sociokulturní evoluci jako regionální fenomén v čase. Technologie i kultury se rozvíjely v různých regionech různým tempem a technologie i ideologie, včetně náboženství měla v různých regionech různý charakter.

Předpokládáme téměř s jistotou, že anatomicky moderní člověk měl již v době svého vzniku ve středním pleistocénu artikulovanou řeč, i když podle některých názorů mohla existovat i u neandertálců a dokonce i u *Homo heidelbergensis*, protože obě zmíněné skupiny k tomu měly genetické předpoklady. Otázka artikulované lidské řeči a jejího významu je předmětem rozsáhlých diskusí již téměř sto let. Důležitým problémem pro interpretaci tohoto aspektu lidské evoluce je, že sice můžeme říci, že například neandrtálci měli předpoklady pro používání lidské řeči, ale nemůžeme prokázat, zda ji skutečně používali.

Dalším a neméně důležitým problémem je, že lingvisté, psychologové a kulturní antropologové stále nemohou s určitostí říci, zda je způsob řeči dnešního člověka, tedy artikulované řeč, jediným způsobem efektivní komunikace, nezbytný například pro sdělování technologických znalostí. Někteří například soudí, že taková starobylá řeč nemusela být založena na systému souhlásek a samohlásek, ale na jiném principu. Poukazují například na znakovou řeč hluchoněmých nebo jiné neverbální typy komunikace nebo na možnost kombinace celé škály zvuků, mimiky a pohybů, která je možná podstatou komunikace u šimpanzů.

Moderní výzkumy ale také ukazují, že podobné charakteristiky sociální struktury a chování, i společné sociokulturní trendy obecně, lze nalézt i mezi zcela odlišnými a zcela nepříbuznými etnickými skupinami. Dnes je také zřejmé, že na sociokulturní evoluci se prokazatelně podílí i faktory ekologické a biologické. Nepochybně to byly i faktory reprodukční, faktory potravní a faktory životního prostředí, jako je klimatické, charakter vegetace a možnosti jejího využívání.

V průběhu celé evoluce druhu *Homo sapiens*, byl rozvoj materiální kultury významně ovlivněn vznikem nových technologií a materiálů, což se v mnoha případech odehrálo dlouho před tím, než tato znalost získala všeobecné praktické uplatnění. Například důležitými předpoklady pro domestikaci živočichů a rostlin a pro rané zemědělství byl například vznik čepelové technologie a modulárních technologií s mikrolitickými čepelkami, vynález vrhače oštěpů a luku, vynález keramiky a tkaní látek a protodomestikace některých zvířat a rostlin. Toto všechno však bylo člověkem objeveno již ve svrchním, nebo dokonce středním, paleolitu. Neméně důležitým aspektem evoluce člověka v raném holocénu, například u natufiánských kultur Blízkého východu, byla také stavba stálých obydlí, budov, z trvanlivějších materiálů, případně i různých typů osad a počínající domestikace některých rostlin a živočichů.

Neolit, diferenciacie lidských populací, domestikace a formování antropoeosystémů

V průběhu období mladší doby kamenné, neolitu, dochází k řadě významných změn jak v populační struktuře a ekologii lidských populací, které můžeme označit jako změnu v adaptivní strategii, tak změny v ovlivňování okolního světa a vytváření antropoeosystémů, které pak můžeme zahrnout pod změny technologické.

V neolitu došlo k objevu tavby kovů, například mědi, objevuje se domestikace živočichů a plodin, vznikají dlouhodobé stacionární osady spojené s usedlým způsobem života, některé populace se specializovaly na chov zvířat, pastevectví. Velmi důležité bylo tzv. sekundární využívání zvířat, například mléka a tažné síly zvířat. Neméně důležitý byl také objev nových metod skladování a konzervování potravin.

I když lze na základě archeologických dokladů předpokládat, že obchod vznikl podle všeho už ve svrchním paleolitu, jeho skutečný rozvoj je možno zaznamenat až v neolitu, kdy se zřejmě některé skupiny začínají specializovat na produkci a její výměnu.

Neolitické populace se začínají výrazně diferencovat, což se například projevuje v rozrůznění kulturním. Na počátku raného zemědělství převládaly v Evropě jasně populace lidu s lineární kulturou, na něž navazovaly populace lidu s lengyelskou kulturou, na konci neolitu pak vedle sebe existovaly populace zemědělské, pastevecko zemědělské i pastevecké s různými typy kultur.

Ve střední Evropě to byl například lid nálevkovitých pohárů / bádenské kultury, lid zvoncovitých pohárů a lid šňůrové keramiky. Lze předpokládat také vyšší migraci a výraznější

obchodní, kulturní i technologickou výměnu. Stále větší roli hrál kov, zpočátku měď, později pak bronz. Kovové ozdoby se objevují již ve starším neolitu.

Pro další rozvoj bylo důležité objevení metalurgie bronzů a přechodu od kamenných, pázourkových nebo obsidiánových, nástrojů k nástrojům bronzovým a dále i k železným. Primární, svrchně paleolitická sociální struktura, tak jak ji známe i u dnešních lovců a sběračů, měla v zásadě egalitářský charakter. Hierarchie ve skupině se vytvářela průběžně a účelově – např. při lovu nebo boji, neměla stabilní strukturu a mezi skupinami nebyly žádné dlouhodobé hierarchické vztahy. Výjimkou zřejmě byli pouze šamani, kouzelníci a léčitelé.

Je možno předpokládat vznik náboženství *sensu stricto*. V prvních fázích byla zřejmě ideologie skupiny velmi těsně spojena s religii a nutně v sobě zahrnovala i řadu doporučení, které měly bezprostřední význam z hlediska ekologického a reprodukčního. Proto byl mezi prvními náboženstvími kult matky a kult země, tedy dvou faktorů naprosto nezbytných z hlediska dlouhodobého přežití skupiny. Význam těchto faktorů je o to větší uvědomíme-li si, že ranní zemědělci byli ještě v nezanedbatelné míře závislí na lovu a sběru divokých rostlin. V takové situaci bylo přežití skupiny v případě menší úrody přímo závislé na výnosnosti přírodních potravních zdrojů a přiměřené velikosti populace.

Se snižováním velikosti teritoria a zvyšováním sedentárního způsobu života se skupiny postupně začínají zmenšovat, atomizovat, čímž vznikají sociologické základy pro vznik jednoduchých rodinných klanů.

Ty se začínají plně rozvíjet v neolitu a jejich vývoj mimo jiné souvisel i s domestikací a především se změnou adaptivní strategie zemědělců, tedy vytvářením stabilizovaných potravních zdrojů, intenzivnější reprodukcí s vyšší natalitou i mortalitou. Modely dalšího rozvoje zemědělců zdůrazňují různé ekologické, demografické a sociální aspekty. Podle charakteru osad raných zemědělců můžeme usuzovat, že skupiny byly poměrně malé, velikost skupiny se obvykle pohybovala v rámci několika desítek jedinců, a byly organizovány s největší pravděpodobností na rodinném základě. To bylo předpokladem pro vytváření vyšších celků spojovaných zřejmě na matrilineárním základě (matriarchát), tedy vytváření matriarchálních rodinných klanů.

Kult matky, který byl prokázán u mnoha ranně zemědělských populací například v Turecku, podporuje hypotézu o existenci tohoto typu sociální struktury u neolitických zemědělců, tedy sociální struktury kde ženy hrály vždy významnou nebo i rozhodující roli v societě. Taková sociální struktura byla možná i jednou z příčin předpokládané nižší agresivity nejstarších zemědělců ve střední a západní Evropě.

Vznik moderní sociální organizace a kořeny civilizace

V průběhu dalšího vývoje lidských populací se v některých regionech klanová sociální struktura se dále rozvíjí, jednotlivé klany vytvářejí dlouhodobá spojení a osady, které mezi sebou začínají soutěžit. Vznikají vládnoucí elity, které dále upevňují svoje postavení v hierarchii.

Tím se začínají jednotlivé osady diferencovat a zvětšovat se, prohlubuje se také diferenciace společenská. Některé z osad získávají významné společenské a/nebo ekonomické postavení, jiné z osad zásobují ostatní určitým specializovaným materiálem, ale dostávají se "pod ochranu" některých ekonomicky či vojensky silných osad. Vytváří se dlouhodobý hierarchický systém uvnitř i vně skupiny, skupiny se začínají specializovat, například na produkci potravy, výrobu nástrojů nebo dopravu.

Tato diferenciacie se začíná výrazně projevovat spolu s rozšiřováním metalurgie, tedy v době bronzové. Začínají vznikat první města a také první státy, vytvořené většinou jako tzv. městské státy.

Základním sociálním systémem se stává systém kmenový a dále systém kmenových svazů. V další fázi pak v některých oblastech světa vznikají první státní útvary, například v Mezopotámii, a v této době, tedy asi před 5 a 5,5 tisíci lety, se také objevuje první písmo a jsou položeny základy ke vzniku literatury.

Kolonizace světa v průběhu evoluce hominidů

Obecné předpoklady kolonizace světa člověkem

Stejně jako i u jiných skupin živočichů, také fylogeneze homininů měla určitý obecný evolučně-ekologický rámeček. Paleontologické a paleobiogeografické studie ukazují, že zástupci subtribu *Hominina* se v určitých relativně přesně definovaných fázích postupně rozšířili z centra vzniku, podle všeho východní Afriky, a osídlili nejprve celou subsaharskou Afriku, později některé další oblasti až lidé, resp. druh *Homo sapiens*, postupně osídlili všechny kontinenty a kolonizovali většinu pro člověka biologicky a biosociálně přijatelných ekosystémů. Podrobnější pohled jasně ukazuje, že z ekologického hlediska člověk nejprve kolonizoval ty regiony, které byly ekologicky nejvhodnější a teprve později oblasti méně příznivé.

Zdá se, že směr rozšiřování homininů mohly určovat také globální ekologické a klimatické podmínky. Například Robert Foley (1995 a, b) soudí, že za určitých podmínek, zejména kdy jsou ekosystémy stabilizované a klimata se výrazně nemění, převládala migrace východo-západní, v pomínek méně stabilních pak migrace severo-jihní. Na podobných základech se mohla rozvíjet také kolonizace Austrálie ve svrchním středním paleolitu, kolonizace tundrového pásu ve svrchním paleolitu, a případně i kolonizace severní a jižní Ameriky.

V kolonizaci světa člověkem hrály nepochybně stále důležitější úlohu aspekty biosociální a kulturní. Chování, přizpůsobivá sociální struktura a kultura, zejména kultura materiální, se staly nesmírně efektivními adaptivními mechanismy, které umožnily člověku postupné osídlení takových ekosystémů, které byly pro všechny ostatní primáty, a také většinu savců, zcela nedostupné.

Osídlování světa jako ekologický proces

Chris Gamble (1995, 2007) upozorňuje, že při analýze postupného osídlování světa člověkem je třeba velmi důsledně rozlišovat mezi vlnami migračními a mezi kolonizací nových regionů. Podle jeho názoru u homininů předcházely kolonizaci vždy (*spíše však ve většině případů, pozn. autor*) určité migrační vlny, které byly jakýmsi ekologickým testováním ekosystémů před samotnou kolonizací.

Migrace byla v evoluci homininů jednorázovou událostí, a tudíž fosilní doklady mají diskontinuální, nahodilý charakter a pocházejí z odděleného časového horizontu. Bylo to přemístění určité části populace, z původního areálu rozšíření do jiného, přičemž areály se ekologicky příliš nelišily. Délka jednotlivých migrací, které se poprvé objevily a u člověka vzpřímeného, byla různá, ale migrace mohla podle všeho proběhnout i na vzdálenost několika tisíc kilometrů. Migrační vlny mohly být také počátkem kolonizace nových regionů a ekosystémů.

Disperze lidské skupiny se potom projevuje jejím postupným rozšiřováním do nových, většinou sousedních regionů. Je to proces menšího ekologického rozsahu, při němž určitá forma rodu *Homo* pronikala do všech dostupných sousedních ekosystémů, a případně i nově obsazuje ekosystémy dříve člověkem neobývané. Disperze je jedním ze základních ekologických mechanismů procesu kolonizace. U člověka však zřejmě hrála z ekologického hlediska méně důležitou roli než migrace, i proto, že adaptace prostřednictvím kultury a

chování a také zvyšující se hustota lidských populací zvyšovala výrazně teritorialitu a konkurenceschopnost sousedních lidských populací.

Vlastní kolonizace světa je u člověka dlouhotrvající proces velkého ekologického rozsahu, zpravidla dochází k osídlení jednotlivých kontinentů nebo velkých ekologicky a klimaticky podobných regionů. Často jsou osídlovány nové, dříve neobývaných areály. Klasickým příkladem je osídlení Austrálie, kde byl člověk jediným placentálním savcem. Ke kolonizaci kontinentů docházelo většinou při dočasné absenci biogeografických bariér (tyto události často souvisely s glaciály a interglaciály), ale často ale na základě behaviorálních, ekologických a technologických změn v evoluci člověka.

Na základě podrobných analýz vymezuje Chris Gamble (1995) v procesu kolonizace světa člověkem takzvané fáze pionýrské, většinou migrační, případně dispersní, které mají spíše dočasný charakter, a fáze vlastní kolonizace, které mají dlouhodobý charakter. I když lze v mnohém s Gamblem souhlasit, fylogeneze hominidů byla přece jen složitější a probíhala regionálně. To situaci sice komplikuje, ale nijak nevyklučuje vytvoření modelu kolonizace světa člověkem a jeho předky. Na tomto místě je třeba zdůraznit, že mnohé události jsou jasně svázány s technologickými inovacemi a změnami v chování, které jsou dnes již poměrně dobře dokumentovány ať už doklady přímými, paleoantropologickými, paleontologickými, paleoekologickými i archeologickými, tak doklady nepřímými, které nám poskytly studie ekologie a chování primátů a člověka.

Historie kolonizace světa člověkem a jeho předky

Historii kolonizace světa člověkem a jeho předky lze rozdělit zhruba do sedmi základních fází (viz Schéma XX). Každou z těchto fází lze poměrně jednoznačně vymezit, ale přesto zůstává při jejich podrobnější analýze řada otevřených otázek a vznikají také otázky nové. Tyto otázky vznikají ze dvou důvodů.

Prvním důvodem je, že jakákoliv fylogenetická a ekologická rekonstrukce nutně vyžaduje určitá zjednodušení, která se mohou ukázat v souvislosti s novými nálezy jako nepřesná nebo dokonce zavádějící. Podobně mohou ovlivňovat tyto fylogenetické rekonstrukce také studie paleoekologické, paleobiogeografické a paleoklimatologické, a v poslední řadě také interpretace archeologických nálezů a kamenných industrií.

Druhou otázkou je datování nálezů, které je na mnoha nalezištích velmi komplikované a datování takových nalezišť se čas od času mění v řádech statisíců let. Velmi důležité je také zavádění nových technik absolutního datování a paleontologické srovnávací analýzy jednotlivých nalezišť z hlediska fauny, flóry i rekonstrukce ekosystémů a klimatických podmínek. V současné době „vstupují“ do datování migrací i studie genetické, které se snaží rekonstruovat migrační dráhy i postup kolonizace jednotlivých částí kontinentů a jejich postupnou kolonizaci. Zdá se, že studie genetické budou mít v mnoha ohledech rozhodující roli, protože jsou méně kontroverzní než studie etnické, archeologie nebo lingvistické.

Fáze ranných hominidů

V první fázi, která se dotýkala především předchůdců rodu *Homo*, znamenala především osídlení subsaharské Afriky. Tuto fázi kolonizace lze rozdělit na tři části. V období mezi šesti až 4,5 miliony let se hominini postupně rozšířili v oblasti východní Afriky. Mezi 4,5 až 2,6 miliónu let australopitéci postupně kolonizují další části subsaharské Afriky, a to zejména Afriku jižní a do jisté míry i střední. I když se jedná o skupinu druhově rozrůzněnou, jednotlivé druhy jsou dosti podobné, morfologicky i ekologicky.

Předpokládá se, že tito australopitéci obývali spíše polootevřené ekosystémy, lesostepi a galeriové pralesy. V období mezi 2,6 a 1,7 milionu let, tedy v průběhu spodního pleistocénu, dochází ve skupině homininů k výrazné diferenciaci a tato skupina se štěpí na tři ekologicky velmi rozdílné skupiny. Skupina zahrnující první formy rodu *Homo*, ve které je poprvé systematicky využívána materiální kultura, objevují se nové formy chování a zvyšuje se podíl živočišné stravy v potravě a dvě skupiny australopitéků - specializovaných robustních australopitéků a nespécializovaných druhů australopitéků s některými člověku podobnými znaky.

Všechny tři skupiny hominidů existovaly vedle sebe v subsaharské Africe, možná i sympatricky. Robustní australopitéci a lidé žili vedle sebe po dobu téměř jednoho milionu let. U obou těchto skupin se projevují některé společné trendy, které napovídají, že obě skupiny využívaly svoje ekologické niky typicky hominidním způsobem a zároveň existují jasné důkazy o ekologické diferenciaci obou skupin.

U zástupců rodu *Homo* se do jisté míry zvětšuje mozek a velikost těla, a také vyrábějí kamenné nástroje. U robustních australopitéků se také relativně mírně zvětšuje mozek a čelisti a zuby a předpokládá se výroba nástrojů, možná i kamenných. U dalších skupin australopitéků se ale mozek příliš nespécializuje a zuby se naopak zmenšují. U všech skupin homininů z tohoto období se výrazně zmenšily špičky. To by ukazovalo, že v kolonizaci Afriky homininy měly významnou roli komplexní chování a adaptibilní sociální struktura, využívání učení a zlepšené paměti a také určité prodloužení dětství, periody důležité pro rozvoj učení a kognitivních schopností.

Rozšíření starobylých forem rodu *Homo* – pionýrská fáze

Tato fáze kolonizace světa byla velmi důležitá, protože poprvé došlo k rozšíření homininů, přesněji rodu *Homo*, mimo Afriku. Zcela nepochybně souvisí tato fáze se změnami v ekologii a chování rodu *Homo* a také se změnami v technologii výroby kamenných nástrojů. Bohužel, doklady o této fázi kolonizace světa jsou dosti kusé, a jejich jednoznačná interpretace je velmi obtížná. Pionýrská fáze rozšíření starobylých forem rodu *Homo* začala ke konci spodního pleistocénu zhruba před 1,9 miliony lety, v době kdy se objevuje člověk vzpřímený (*Homo ergaster/erectus*). Konec tohoto období je dost těžko stanovit, ale nejspíš je to někdy mezi jedním milionem a třičtvrtě milionem let, nejsou vyloučeny ani regionální rozdíly. První fáze, africká, je spojená se vznikem nové perkusní kamenné technologie, pokročilým oldováním.

Zhruba okolo 1,85 – 1,7 milionu let se začínají objevovat populace *Homo ergaster/erectus* mimo Afriku. O něco později, asi před 1,4 milionu let, se v Africe objevuje nová progresivní technologie opracování kamene, ašelénská kultura. Kromě přilehlých oblastí západní Asie se *Homo erectus* objevuje v Indonésii a o něco později v jižní Číně. Datování těchto nalezišť se pohybuje od 1,5 milionu do 900 000 let, nejstarší naleziště v Číně svým stářím zřejmě nepřesahují jeden milion let. Tyto populace člověka vzpřímeného mají vesměs kamennou industrii typu pokročilého oldovátu.

Poněkud jiná je situace v západní Asii. Nálezy z Palestiny (Ubedyia) a zejména z gruzínského naleziště Dmanisi jsou poněkud starší, 1,6 – 1,4 milionu let, a indikují poněkud pokročilejší typ kamenné kultury, i když kamenná kultura z Dmanisi byla výrazně primitivnější a zásadně se lišila od kultury ašelénské. Zvláště důležité jsou nálezy dost kompletních lebek a dvou neúplných koster z Gruzie, které ukazují podivnou směs znaků typických pro *Homo ergaster*, a dokonce i znaků archaických, do jisté míry podobné raným formám rodu *Homo*.

Analýza nálezů ukazuje, že v pionýrské fázi došlo přinejmenším ke dvěma nezávislým migracím. První severojižní směrem do jižních oblastí západní Asie a oblasti Kavkazu, kterou

lze předpokládat na počátku vzniku *Homo erectus*, a druhou, poněkud pozdější, západovýchodní do jihovýchodní Asie. Lze předpokládat i dvě další migrační vlny, obě okolo jednoho milionu let, a to do jižní Číny z oblasti Indonézie a do mediteránní oblasti, severní Afriky a jižní Evropy ze subsaharské Afriky. Není vyloučeno, že kromě první migrační a vlny z Afriky a následné kolonizace jihovýchodní Asie, se další vývoj v tomto regionu odehrával nezávisle.

Rozšíření starobylých forem rodu Homo – kolonizační fáze I. – vznik Homo sapiens

V období okolo 800 000 let se začínají populace *Homo erectus* objevovat v areálech severně od jejich dosavadního rozšíření, zejména v jižní Evropě, severní Africe a západní Asii a také ve střední Číně. V obou regionech dochází k progresivnímu vývoji spojenému se zvětšováním mozku a zlepšováním technologie. Zde však shodné rysy kolonizačního procesu v obou regionech končí.

V oblasti jihovýchodní Asie je proces kolonizace spojen s poměrně konzervativním vývojem, který v zásadě zachovával všechny evolučně-ekologické charakteristiky, tak jak je známe u *Homo erectus*. Situace v Africe, mediteránní oblasti a západní Asii. V tomto regionu se v před 650 – 600 tisíci lety (konec OIS 16 a OIS 15) objevují nové progresivní lidské formy, které reprezentují první skutečně lidský druh rodu *Homo*, *Homo heidelbergensis*/archaický *Homo sapiens*. Ty se pak ve svrchním středním pleistocénu v průběhu risského zalednění mohly dostat i do centrální a východní Asie. Podle některých názorů byla Asie osídlena až takzvanými pokročilými formami archaického typu, poddruhu, druhu *Homo sapiens* (Boa 2010).

Tento lidský druh pak postupně kolonizuje západní Asii a severní Afriku a okolo 500 000 let pak jižní, západní a střední Evropu. Jako poslední byl podle všeho zhruba před 300 000 lety kolonizován rannými formami *Homo sapiens* indický subkontinent. Ekologické analýzy ukazují, že v této fázi kolonizace nabyl na významu lov, který však zatím nebyl specializovaný. Přestože v průběhu této fáze kolonizace světa dochází k významným změnám v biologii a ekologii lidských populací, a také zřejmě ke zvyšování komplexity chování a komunikace, kamenná industrie se podstatně nemění.

V západním regionu, tedy Africe a mediteránní oblasti Evropy se jedná o různé varianty ašelénské kultury, v jihovýchodní Asii pak zůstává málo pokročilá perkusní kamenná technologie – pokročilý oldován. Někteří archeologové se domnívají, že v tomto regionu byla větší část nástrojů zhotovována z jiných materiálů například ze dřeva.

Rozšíření starobylých forem rodu Homo – kolonizační fáze II. – rozvoj Homo sapiens

V období mezi 360 000 až 250 000 lety (OIS 10 – 8) dochází k dalšímu zlomu v kolonizaci světa. Tento zlom je spojen jak se změnami biologickými, ekologickými i kulturními. Objevují se lidské populace, které jsou již velmi blízké příslušníkům druhu *Homo sapiens*. Tato skupina se pak mění a vznikají nesporné moderní lidské formy, jejichž vývoj dále úspěšně pokračuje, ale je podle všeho výrazně ovlivněn výbuchem supervulkánu Toba a následným předposledním glaciálním maximem. Zhruba od 60 000 let začíná pionýrská fáze kolonizace světa za Móviiovou linií a pak kolem 40 000 let pionýrská fáze kolonizace Evropy AMČ. Od konce risského zalednění se archaické formy *Homo sapiens* diferencují na dvě biologicky i ekologicky jasně odlišné lidské formy; neandertálce, kteří obývají Evropu, západní Asii a Blízký východ a anatomicky moderního člověka, který v tomto období obýval Afriku, Blízký Východ a nakonec i jihovýchodní Asii. Obě formy žijí v počátečních fázích své evoluce převážně alopatricky.

Zdá se, že do jihovýchodní Asie pronikly až tyto modernější formy člověka, jak lze usuzovat na základě některých nálezů archaického *Homo sapiens* z Číny a Vietnamu. Řada těchto nálezů však nemá jednoznačnou interpretaci, a odborníci je kladou do různých fylogenetických skupin (Boa 2010). A tak lze na stejný nález ze svrchního pleistocénu Asie najít různé, často rozporuplné interpretace.

Jednou z nejdůležitějších změn jsou změny kulturní a technologické, konkrétně se jedná o vznik nové daleko pokročilejší technologie opracování kamene, takzvanou levaloazskou technologii. Obecně je nejznámější kulturou, která tuto technologii reprezentuje, takzvaná mousterská kultura. Je to již velmi pokročilá forma levaloazské technologie, která plně využívá technik retuše, avšak dostatečně robustní a trvanlivá ve srovnání s čepelovými industriemi. Pro ekologii těchto populací je typická počínající specializace, například přímořské populace v jižní Evropě a jižní Africe, populace specializující se na lov určitého typu zvěře, například koní, atd.

Zatímco eurasijské neandertálci se podle všeho ekologicky specializovali a zůstávali prakticky ve stejném areálu, anatomicky moderní člověk zahájil zhruba před 60 000 lety novou fázi kolonizace, nebo snad rozsáhlé migrace, a pronikl na indonéské ostrovy a do Austrálie. Podle současných analýz se zdá pravděpodobné, že definitivní kolonizace Austrálie proběhla daleko později, zhruba v době, kdy anatomicky moderní člověk kolonizoval Evropu, tedy před 35 000 lety.

Rozšíření anatomicky moderního člověka – pionýrská fáze

V tomto relativně krátkém období, které začalo po skončení předposledního glaciálu, tedy asi před 60 000 lety a skončilo mezi 40 000 až 30 000 lety, dochází k výrazným změnám jak ve skupině neandertálců, tak u anatomicky moderního člověka. V Evropě a přilehlých oblastech se objevují takzvaní klasičtí neandertálci, kteří se však s postupem času mění. Skelet se stává postupně gracilnější, objevují se některé rysy připomínající anatomicky moderního člověka.

Některé z neandertálských populací si na konci pionýrské fáze osvojují zcela nové progresivní čepelové industrie. Některé nálezy naznačují i existenci některých rysů duchovní kultury, pohřbívání, elementy výtvarného či muzikálního umění. O tom jací byli neandertálci a proč kolonizovali pouze Evropu, západní Asii a Blízký Východ se vedou dlouhé a vášnivé diskuze. Jisté je, že limitujícím faktorem nebyl primárně anatomicky moderní člověk, který významnějším způsobem mohl ovlivnit neandertálce až těsně před extinkcí této skupiny. Anatomicky moderní člověk pak prodělal bouřlivý vývoj v jihovýchodní Asii, kde na konci pionýrské fáze definitivně kolonizoval Austrálii, podle některých názorů pronikl i do americké části Beringie.

Bohužel je fosilních dokladů o posledním období pionýrské fáze poměrně málo, takže mnohé závěry o možných migracích v tomto období jsou spíše spekulativní než dobře podložené paleoantropologickými a archeologickými doklady. Víme ale s naprostou jistotou, že v posledních částech pionýrské fáze rozšíření anatomicky moderního člověka jasně vítězí moderní čepelová industrie, objevuje se umění a prvky náboženství. Proto můžeme téměř s jistotou říci, že motorem další kolonizace světa se staly změny v technologii, chování, rozvoji kognitivních schopností a učení i sociální struktury a kultury tehdejších populací anatomicky moderního člověka.

Rozšíření anatomicky moderního člověka – kolonizační fáze I. – "kulturní revoluce"

V období zhruba od 40 - 35 tisíc let dochází k expanzivnímu vývoji anatomicky moderního člověka, který v průběhu následujících 20 000 let kolonizoval většinu člověku dostupných ekosystémů v tropickém, subtropickém i mírném a arktickém pásu. Anatomicky moderní člověk také definitivně kolonizoval Evropu, Asii a severní a jižní Ameriku a to včetně jejich subarktických pásem. Populace pokročilého anatomicky moderního člověka, které zahájily globální kolonizaci světa, se od předchozích lidských forem velmi výrazně lišily ve většině důležitých znaků.

Svrchně paleolitictí lidé byli vysocí a poměrně štíhlí, zjevně velmi dobře přizpůsobení k pochodům na dlouhé vzdálenosti. Některé skupiny měly neobvyklý pohlavní dimorfismus, ženy byly výrazně menší a velmi robustní. Byli velmi dobří lovci, kteří k lovu používali řadu nových zbraní a zařízení, například vrhače oštěpů, harpuny, luky a šípy a pasti.

Velmi nápadný je rozvoj jejich materiální kultury, čepelových industrií, a používání nekamenných materiálů, například kostí. Za skutečně typický znak je možno považovat neobyčejný rozvoj umění, kreseb, rytin i soch. Umění se rozvíjí na všech kontinentech, přidává se k němu i velmi pokročilý desing nástrojů, který dokonale využívá vlastností materiálu, kamene, kostí i dřeva. Velmi pravděpodobně byla velká pozornost věnována vlastnímu vzhledu těla a oděvu, máme doklady o zdobení těla a oděvů.

V průběhu kolonizace světa pokročilým anatomicky moderním člověkem se objevují velmi významné inovace a prosazují se i nové objevy. Vedle již zmíněného vrhače oštěpů, a zřejmě i luku a šípů, keramika, výroba obleků, bot a čepic, ozdoby ze zubů a škebliček v neposlední řadě se uvažuje o domestikaci nebo protodomestikaci některých živočichů a rostlin. Velmi podstatným způsobem se mění také sociální struktura a chování, objevují se první náboženství, rituálů a běžné jsou také obřadné pohřby. Všechny tyto prvky se v průběhu svrchního paleolitu a s postupem kolonizace světa dále rozvíjejí. Podle analýz DNA psích plemen začala domestikace psů možná už před 100 tisíci lety a domestikovaný pes typu husky mohl být již součástí života některých lidských populací po desetitisíce let.

Kolonizace světa podle všeho proběhla ve dvou vlnách. V první vlně, která začala v období po 35 000 let a trvala až do 19 000 let, byla definitivně osídlena Austrálie, Evropa a převážná část jižní a centrální Asie, a přinejmenším západní část Sibiře. O osídlení východní Sibiře, Beringie a severní a jižní Ameriky se vede řada sporů. Některé doklady naznačují, že v toto období mohla zasáhnout území severní a dokonce i jižní Ameriky rozsáhlá migrační, pokud ne dokonce kolonizační vlna. Většina genetických studií ukazuje na dřívější osídlení Ameriky než ukazují většina fosilních dokladů i nalezené nástroje a další artefakty.

Bohužel archeologické a antropologické doklady osídlení severní a jižní Ameriky v období před posledním glaciálním maximem nejsou příliš přesvědčivé. Je ale třeba vzít v úvahu obrovské zalednění severní Ameriky v průběhu posledního glaciálního maxima, následné katastrofické tání, což je faktor, který mohl většinu případných fosilních dokladů i artefaktů zničit. Podobně jako zalednění, také vznik obrovských pralesních ploch v jižní Americe mohl velmi negativně ovlivnit případné nálezy pocházející z doby starší 20 tisíc let. Mnozí archeologové připouštějí, že doklady o osídlení Beringie, tedy Aljašky, případně severní Kanady, v tomto období jsou daleko přesvědčivější. To by ukazovalo, že východní Sibiř a Beringie mohly být kolonizovány ve dvou vlnách.

První vlna se zastavila na severu Ameriky, nemůžeme vyloučit případné menší migrace dále na jih podél pobřeží, které se těžko nalézají, a teprve druhá vlna, tedy evropským magdalencům podobné populace s kloviskou kulturou, pak definitivně kolonizovala severní Ameriku. Kolonizace střední a jižní Ameriky zahrnuje dodnes řada nejasností. Některé archeologické nálezy naznačují, že do jižní Ameriky mohly proniknout části populace, které se pokusily osídlit mezi 30 000 – 20 000 lety severní Ameriku.

Podle jiných názorů bylo součástí druhé migrační vlny několik kulturně i biologicky rozdílných lidských skupin, z nichž některé osídlily severní jiné pak jižní části severní a celou střední Ameriky a další pak jižní Ameriku. Existují i exotické názory, podle nichž byla jižní Amerika osídlena z Oceánie nebo Afriky. Výzkumy původních obyvatel Ameriky potvrzují jejich etnickou různorodost a to jak rozdíly mezi populacemi obyvatel jižní a severní Ameriky tak i v rámci jednotlivých kontinentů.

Rozdíly mezi kanadskými a aljašskými Indiány a inuitskými skupinami mohou sloužit jako typický příklad bio-etnické diversity v severní Americe, právě tak jako rozdíly mezi andskými Indiány a Patagonci v Americe jižní. Podle toho co víme v současné době je nejpravděpodobnější, že definitivní kolonizace Ameriky proběhla až po vrcholu posledního zalednění, kdy dochází k důležitým změnám i v rámci Evropy a Asie.

V této době jsou postupně osídlovány i severní části kontinentů a ke konci tohoto období, tedy zhruba před 12 000 – 10 000 lety se začínají měnit, mění se a zefektivňuje typická lovecko-sběračská strategie, a objevují se první mesolitické a protozemědělské populace. Typickým znakem této fáze kolonizace je rozvoj a zefektivnění výroby nástrojů včetně keramiky, rozvoj technologií a umění, rozvoj komunikace, vytváření prvních permanentních osad, výrazný rozvoj obchodu.

Rozšíření anatomicky moderního člověka – kolonizační fáze II. – změna adaptivní strategie

Poslední kolonizační fáze úzce souvisí se vznikem nové adaptivní strategie části lidských populací, vznikem a rozvojem zemědělství. Tuto fázi bychom mohli označit jako rekolonizace světa, i když je dnes zřejmé, že zemědělství vzniklo nezávisle přinejmenším ve třech částech světa, na Blízkém Východu, v jihovýchodní Asii a ve střední a jižních částech severní Ameriky. Uvažuje se ale také o některých oblastech v Africe, například Zimbabwe, indickém subkontinentu a jižní Americe.

Poprvé se však zemědělské populace objevily na území Turecka a v Iráku. Odtud se pak rozšiřují do mediteránních oblastí, Evropy a přinejmenším části Afriky a možná i do Indie. Poslední výzkumy ukazují, že zemědělství mohlo vzniknout téměř současně také v oblasti jihovýchodní Asie a Číně.

Zemědělské populace postupně kolonizují všechny vhodné ekosystémy, výrazným způsobem je ovlivňují vytvářením prvních antropoekosystémů a vytlačováním původních lovecko-sběračských populací do jiných pro zemědělství méně vhodných ekosystémů. V mnoha případech však buď lokální populace postupně geneticky asimilovaly příchozí populaci s novými technologiemi, jak to zřejmě bylo na území střední Evropy, nebo prostě novou technologii přejali.

Jako poslední pak osídlují různé typy lidských populací ostrovy v otevřených oceánech a také tropické pralesy. V tomto období se prudce rozvíjejí technologie jako je zpracování kovů, domestikace rostlin a živočichů, rozvíjí se obchod a osadnictví, vznikají první města a civilizační centra. Pomocí dalších kolonizačních vln a rozvoje dopravy, pozemní i mořské, se mění rozsáhlá území na všech kontinentech.

Původní lovecko-sběračské populace přinejmenším zčásti přebírají zemědělskou strategii nebo jsou postupně vytlačovány do marginálních oblastí nevhodných pro zemědělství, tak jako to bylo v případě Sánů v Africe. Nové ekologické studie ukazují, že hortikulturní nebo ranně zemědělské populace mohly velmi podstatně ovlivnit původní tropické pralesy, ale při tom nijak významně nenarušily ekosystémy v dané oblasti.

V některých ekologicky méně příznivých oblastech se intenzivně rozvíjí pastevectví a vznikají nomádské populace, které pak ovládají rozsáhlé oblasti střední a jihozápadní Asie a

severní Afriky. Projevují se první rozsáhlé změny ekosystémů zapříčiněné zásahy člověka do přírody, například pouštní ekosystémy jako důsledek neuváženého vyčerpávání ekosystémů zemědělstvím a prudkým růstem zemědělských populací. Většina těchto ekologických problémů se objevuje v ranně historickém období, kdy se výrazně zvyšuje hustota zalidnění dané oblasti. Jako dobrý příklad nám může posloužit například vývoje Sahary od semiaridního ekosystému, kde se vyskytovaly běžně i několik set let staré stromy k ekosystému vysloveně aridnímu, který se začíná formovat v období vývoje Egyptské říše. Podobně se projevuje masivní kácení stromů na stavbu lodí v oblasti Blízkého východu a nerozumná exploatace ekosystémů v oblasti řeckého poloostrova a Malé Asie.

Za poslední kolonizační vlnu je možno považovat rekolonizaci Ameriky, Austrálie a Oceánie evropskými populacemi ve středověku a na počátku novověku.

Použitá a doporučená literatura

- Aguirre E., Carbonell E., (2001). Early Human Expansions into Eurasia: The Atapuerca Evidence. *Quaternary International*, 75: 11–18.
- Aiello L. C., Collard M. (2001). Our Newest Oldest Ancestor? *Nature*, 410: 526–527.
- Aiello L. C., Dean C., (1990). *An Introduction to Human Evolutionary Anatomy*. San Diego, London: Academic Press.
- Alemseged Z., Spoor F., Kimbel W. H., Bobe R., Geraads D., Reed D., Wynn J. G., (2006). A juvenile early hominin skeleton from Dikika, Ethiopia. *Nature*, 443: 296 – 301.
- Ambrose S. H., (1998). Late Pleistocene human population bottlenecks, volcanic winter, and differentiation of modern humans. *Journal of Human Evolution*, 34: 623–651.
- Ambrose S. H., (2001). Paleolithic Technology and Human Evolution. *Science*, 291: 1748 – 1753.
- Ambrose S. H. (1998). Late Pleistocene Human Population Bottleneck, Volcanic Winter and Differentiation of Modern Humans. *Journal of Human Evolution*, 34: 623–651.
- Antón S. C., Spoor, F., Fellmann, C. D., Swisher III, C.C. (2007). Defining *Homo erectus*: Size Considered. In: Henke, Winfried; Tattersall, Ian, Hardt Thorolf, Eds., *Handbook of Paleoanthropology, Vol III:Phylogeny of Hominids*, pp. 1655 - 1694. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York.
- Antón S. C., (2007). Climatic Influences on the Evolution of Early *Homo*? *Folia Primatol.*, 78: 365–388.
- Antón S. M., 2003. Natural History of *Homo erectus*. *Yb. Phys. Anthrop.*, 46: 126 – 170
- Argue D., Donlon D., Groves C., Wright R., (2006). *Homo floresiensis*: Microcephalic, pygmoid, Australopithecus, or *Homo*? *Journal of Human Evolution*, 51: 360-374.
- Argue D., Morwood M. J., Sutikna T., Jatmiko, Saptomo E.W., (2009). *Homo floresiensis*: a cladistic analysis. *Journal of Human Evolution*, 57: 623-639.
- Armitage S. J., Jasim S. A., Marks A. E., Parker A. G., Usik V. I., Uerpmann H.-P., (2011). The Southern Route “Out of Africa”: Evidence for an Early Expansion of Modern Humans into Arabia. *Science*, 331: 453 – 456.
- Arsuaga J. L., Lorenzo C., Carretero J. M., Garcia A., Martínez I., Garcia N., Bermudez de Castro J.-M., Carbonell E., (1999) A Complete Human Pelvis from the Middle Pleistocene of Spain. *Nature*, 339: 255–258.
- Arsuaga, J. L., Martínez, I., Garcia, A., Lorenzo, C. (1997). The Sima de los Huesos Crania (Sierra de Atapuerca, Spain): A Comparative Study. *Journal of Human Evolution*, 33: 219–281.
- Augustí, J., (2007). The Biotic Environments of the Late Miocene Hominids. In: Henke, Winfried; Tattersall, Ian, Hardt Thorolf, Eds., *Handbook of Paleoanthropology, Vol II:Primate Evolution and Human Origins*, pp.c979 – 1010. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York.
- Baab K. L., McNulty K. P., (2009). Size, shape, and asymmetry in fossil hominins: the status of the LB1 cranium based on 3D morphometric analyses, *Journal of Human Evolution* 57: 608-622.
- Bae C. J., (2010). The Late Middle Pleistocene Hominin Fossil Record of Eastern Asia: Synthesis and Review. *Yrb. Phys. Anthrop.*, 53:75–93.
- Balter M., Gibbons A., (2002). Were ‘Little People’ the First to Venture Out of Africa? *Science*, 297: 26–27.
- Balter V., Laurent S., (2006). Diet and behavior of the Saint-Ce’saire Neanderthal inferred from biogeochemical data inversion. *Journal of Human Evolution*, 51: 329 – 338.
- Banks W. E., d’Errico F., Peterson A. T., Kageyama M., Sima A., Sánchez-Goni M.-F. (2008). Neanderthal Extinction by Competitive Exclusion. *PLoS ONE*, 3(12): e3972.
- Bar-Yosef O., (2004). EatWhat isThere:Huntingand Gathering intheWorld of Neanderthals and their Neighbours. *Int. J. Osteoarchaeol.*, 14: 333–342.

- Begun, D. (2007) Fossil Record of Miocene Hominoids In: Henke, Winfried; Tattersall, Ian, Hardt Thorolf, Eds., *Handbook of Paleoanthropology, Vol II: Primate Evolution and Human Origins*, pp. 921 - 978. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York.
- Benefit B. R., McCrossin M. L. (1995). Miocene Hominoids and Hominid Origins. *Annual Review of Anthropology*, 24: 237–256.
- Beneš, Jan (1993): *Člověk*. Praha: Mladá fronta.
- Berger L. R., de Ruiter D. J., Churchill S. E., Schmid P., Carlson K. J., Dirks P. H. G. M., Kibii J. M., (2010). Australopithecus sediba: A New Species of Homo-Like Australopithecine from South Africa. *Science*, 328: 195-204
- Bilsborough A., (1995). *Human Evolution*. London: Blackie Academic and Professional.
- Bilsborough A., (2000). Chronology, Variability and Evolution in Homo erectus. *Variability and Evolution*, 8: 5–30.
- Bloch J. I., Boyer D. M. (2007). New Skeletons of Paleocene-Eocene Plesiadapiformes: A Diversity of Arboreal Positional Behaviors in Early Primates. In: Ravosa, Matthew J., Dagosto, Marian, eds. *Primate Origins: Adaptations and Evolution*, pp. 535 - 581. Springer Science+Business Media, LLC
- Bloch J. I., Boyer D. M., (2002). Grasping Primate Origins. *Science*, 298: 1606 – 1610.
- Bloch J. I., Silcox M. T., (2006). Cranial anatomy of the Paleocene plesiadapiform *Carpolestes simpsoni* (Mammalia, Primates) using ultra high-resolution X-ray computed tomography, and the relationships of plesiadapiforms to Euprimates. *Journal of Human Evolution*, 50: 1 - 35
- Bloch, J. I., Silcox M.T., Boyer, D. M., Sargis E. J., (2007). New Paleocene skeletons and the relationship of plesiadapiforms to crown-clade primates. *PNAS*, 104: 1159–1164.
- Boesch C., Boesch-Achermann H. (2000). *The Chimpanzees of the Tai Forest: Behavioural Ecology and Evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- Boesch-Achermann H., Boesch, C., (1994). Hominization in the Rainforest: The Chimpanzee's Piece of the Puzzle. *Evolutionary Anthropology*, 3: 9–16.
- Bogucki P., (1999). *The Origins of Human Society*. Oxford: Blackwell Publishers.
- Bräuer G., (2007). Origin of Modern Humans. In: Henke, Winfried; Tattersall, Ian, Hardt Thorolf, Eds., *Handbook of Paleoanthropology, Vol III: Phylogeny of Hominids*, pp. 1749 - 1780. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York.
- Bräuer G., (1989). The Evolution of Modern Humans: A Comparison of the African and Non-African Evidence. In: Mellars, P. –Stringer, C. B., ed., *The Human Revolution: Behavioural and Biological Perspectives on the Origins of Modern Humans*. Edinburgh: Edinburgh University Press: 123–154.
- Bridges P. S., (1995). Skeletal Biology and Behavior in Ancient Humans. *Evolutionary Anthropology*, 4: 112–120.
- Briggs A., Good J. M., Green R.E., Krause J., Maricic T., Stenzel U., Lalueza-Fox C., P. Rudan, Brajković D., Kučan Ž., Gušić I., Schmitz R., Doronichev V.B., Golovanova L.V., de la Rasilla M., Fortea J., Rosas A., Pääbo S., (2009). Targeted retrieval and analysis of five Neandertal mtDNA genomes. *Science*, 325: 318-321.
- Brown P., Sutikna T., Morwood M. J., Soejono R. P., Jatmiko, Wayhu Saptomo E., Rokus Awe Due, (2004). A new small-bodied hominin from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia. *Nature*, 431: 1055 – 1061.
- Brown P., Tomoko M., (2009). Liang Bua Homo floresiensis mandibles and mandibular teeth: a contribution to the comparative morphology of a new hominin species. *Journal of Human Evolution*, 57: 571-596.
- Bruner E., Manzi G., Holloway R., (2006). Krapina and Saccopastore: Endocranial Morphology in the Pre-Würmian Europeans. *Periodicum Biologorum*, 108: 433–441.
- Brunet M., Guy, M., Pilbeam D., Hassane Taisso Mackaye H. T., Likius A., Aouanta D., Beauvilain A., Blondel C., Bocherens H., Boisserie J. R., De Bonis L., Coppens Y., Dejax, J., Denys C., Doringuerq P., Eisenmann V., Fanone G., Fronty P., Geraads D., Lehmann T., Lihoreau F.,

- Louchart, A., Mahamat, A., Merceron, G., Mouchelin, G., Otero, O., Pelaez Campomanes, P., Ponce De Leon, M., Rage, J.-C., Sapanet, M., Schuster, M., Sudre, J., Tassy, P., Valentin, X., Vignaud, P., Viriot, L., Zazzo, A., Zollikofer C. (2002). A New Hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature*, 418: 145–151.
- Burbano H. A., Hodges E., Green R.E., Briggs A.W., Krause J., Meyer M., Good J.M., Maricic T., P.L.F. Johnson, Z. Xuan, M. Rooks, A. Bhattacharjee, L. Brizuela, F.W. Albert, M. de la Rasilla, J. Fortea, A. Rosas, M. Lachmann, G.J. Hannon, S. Pääbo, (2010). Targeted investigation of the Neandertal genome by array-based sequence capture. *Science*, 328: 723-725.
- Burch E. S., Ellanna L. J. (1994). *Key Issues in Hunter-Gatherer Research*. Oxford, Providence: Oxford University Press.
- Butler D., (2001). The Battle of Tugen Hills. *Nature*, 410: 508–509.
- Caird R., Foley R. A., (1994). *Apeman*. London: Boxtree Publications.
- Carlson K. J., Stout D., Jashashvili T., de Ruiter D. J., Tafforeau P, Carlson K, Berger L. R., (2011). The Endocast of MH1, *Australopithecus sediba*. *Science*, 333: 1402-1407.
- Carnieri E., (2006). Who Killed the Neanderthals? *Human Evolution*, 21: 337–340.
- Carto S. L., Weaver A. J., Hetherington R., Lam Y., Wiebe E. C., (2009). Out of Africa and into an ice age: on the role of global climate change in the late Pleistocene migration of early modern humans out of Africa. *Journal of Human Evolution*, 56: 87-218.
- Cerling T. E., Wynn J. G., Andanje S. A., Bird M. I., Kimutai Korir D., Levin N. E., Mace W., Macharia A. N., Quade J., Remien C. H., (2011). Woody cover and hominin environments in the past 6 million years. *Nature*, 476: 51–56.
- Cerling T. E., Levin N. E., Quade, J., Wynn, J. G., Fox, D. L., Kingston, J. D., Klein, R. E., Brown, F. H., (2010). Comment on the Paleoenvironment of *Ardipithecus ramidus*. *Science*, 328: 1105d
- Clarke R. J., (1998). First Ever Discovery of a Well-Preserved Skull and Associated Skeleton of *Australopithecus*. *South African Journal of Science*, 94: 460–463.
- Collard M, Wood B.A., (2007). Defining the Genus *Homo*. In: Henke, Winfried; Tattersall, Ian, Hardt Thorolf, Eds., *Handbook of Paleoanthropology, Vol III: Phylogeny of Hominids*, pp. 1575 - 1610. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York.
- Conroy G. C., (1990). *Primate Evolution*. New York: W. W. Norton and Company.
- Conroy G. C., (1997): *Reconstructing Human Origins*. New York: W. W. Norton and Company.
- Conroy G. C., Smith R. J., (2007). The size of scalable brain components in the human evolutionary lineage: with a comment on the paradox of *Homo floresiensis*. *Homo*, 58:1-12.
- Conroy G. C., Weber G. W., Seidler H., Recheis W., Zur Nedden D., Haile Mariam J., (2000). Endocranial Capacity of the Body Cranium Determined from Three-Dimensional Computed Tomography. *American Journal of Physical Anthropology*, 113: 111–118.
- Conroy G. C., Weber G. W., Seidler H., Tobias P. V., Kane A., Brundsen B., (1998). Endocranial Capacity in an Early Hominid Cranium from Sterkfontein, South Africa. *Science*, 280: 1730–1731.
- D'Amore G., Frederic P., Vančata V. (2001): Process of Encephalization in Hominid Evolution: Preliminary Results of Biostatistic Analysis of Brain Size Phylogenetic Changes. *Anthropologie*, 39: 223–234.
- Day M. H., (1986). *Guide to Fossil Man*. Fourth Edition. Chicago: University of Chicago Press.
- de Waal F. B. M., (1991). *Peacemaking among Primates*. London: Penguins Books.
- de Waal, F. B. M., ed., (2001). *Tree of Origin: What Primate Behaviour Can Tell Us about Human Social Evolution*. Cambridge (Massachusetts), London: Harvard University Press.
- Dean F., Hildebolt C., Smith K., Morwood M. J., Sutikna T., Brown P., Jatmiko, Wayhu Saptomo E., Brundsen B., Prior F., (2006). The Brain of LB1, *Homo floresiensis*. *Science*, 308: 242 – 245.
- Dean F., Hildebolt C., Smith K., Morwood M.J., Sutikna T., Jatmiko, Wayhu Saptomo E., Prior F., (2009). LB1's virtual endocast, microcephaly, and hominin brain evolution, *Journal of Human Evolution* 57: 597-607.

- Dean F., Hildebolt C., Smith K., Morwood M. J., Sutikna T., Jatmiko, Wayhu Saptomo E., Prior F., (2006). Response to Comment on "The Brain of LB1, *Homo floresiensis*. *Science*, 312: 999c.
- Drozdová E., (1998). Ein neuer Fund paläolithischer Kinderzähne aus Dolní Věstonice. Tschechische Republik. *Homo*, 49 (Supplement): 420.
- Drozdová E., (2001). Zhodnocení znovuobjeveného fragmentu lidské dolní čelisti č. 21 z Předmostí u Přerova. *Archeologické rozhledy*, 53: 452–460.
- Drozdová E., (2002). A Rediscovered Fragment of a Human Mandible from Předmostí u Přerova (Czech Republic): Předmostí 21. *Bulletin et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, n. s., t. 14: 1–17.
- Edey M. A., Johanson D. C., (1990). *Blueprints: Solving the Mystery of Evolution*. New York: Penguin (USA).
- Evans P. D., Mekel-Bobrov N., Vallender E. J., Hudson R. R., Lahn B. T., (2006). Evidence that the adaptive allele of the brain size gene microcephalin introgressed into *Homo sapiens* from an archaic *Homo* lineage. *PNAS*. 103:18178 – 18183.
- Fagan, B. M., (1989). *People of the Earth: An Introduction to the World Prehistory*. Sixth Edition. Glenview, Boston, London: Scott, Foresman and Company.
- Falk D., Hildebolt C., Smith K., Jungers W., Larson S., Morwood M., Sutikna T, Jatmiko, Wahyu Saptomo E., Prior F., (2009). The Type Specimen (LB1) of *Homo floresiensis* Did Not Have Laron Syndrome. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 140:52–63
- Finlayson C., (2004). *Neanderthals and Modern Humans: An Ecological and Evolutionary Perspective*. Cambridge University Press, New York.
- Fleagle, John G. (1998): *Primate Adaptation and Evolution*. Second Edition. London: Academic Press, Inc.
- Foley R., Lahr M. M., (2003). On stony ground: Lithic technology, human evolution, and the emergence of culture. *Evolutionary Anthropology*, 12: 109–122.
- Foley R. A., (1987). *Another Unique Species. Patterns in Human Evolutionary Ecology*. Harlow: Longman Scientific and Technical.
- Foley R. A., (1995a). *Humans before Humanity: An Evolutionary Perspective*. Oxford: Blackwells Publishers.
- Foley R. A., (1995b). The Adaptive Legacy of Human Evolution: A Search for the Environment of Evolutionary Adaptedness. *Evolutionary Anthropology*, 4: 194–203.
- Foley R. A., (1996). Evolution of Social Behaviour Patterns in Primates and Man. *Proceedings of the British Academy*, 88: 95–117.
- Franzen J. L., Gingerich, P. D., Habersetzer, J., Hurum, J. H., von Koenigswald, W, Holly Smith, B. (2009). Complete Primate Skeleton from the Middle Eocene of Messel in Germany: Morphology and Paleobiology. *Plos One*, 4: 1 – 27.
- Fruyer D. W., (1980). Sexual Dimorphism and Cultural Evolution in the Late Pleistocene and Holocene of Europe. *Journal of Human Evolution*, 9: 399–415.
- Fruyer D. W., (1981). Body Size, Weapon Use and Natural Selection in the Upper Paleolithic and Mesolithic Europe. *American Anthropologist*, 83: 57–73.
- Fruyer D. W., Wolpoff M. H., (1985). Sexual Dimorphism. *Annual Review of Anthropology*, 14: 429–473.
- Fridrich J., (1997). *Staropaleolitické osídlení Čech*. Praha: Archeologický ústav Akademie věd České republiky v Praze.
- Froehle A. W., Churchill S. E., (2009). Energetic Competition Between Neandertals and Anatomically Modern Humans. *PaleoAnthropology*, 2009: 96–116.
- Gabunia L., Vekua A., Lordkipanidze D., Swisher III C. C., Ferring R., Justus A., Nioradze M., Tvalchrelidze M., Antón S. C., Bosinski G., Joris O., de Lumley M-A., Majsuradze G., Mouskhelishvil, A., (2000). Earliest Pleistocene Hominid Cranial Remains from Dmanisi, Republic of Georgia: Taxonomy, Geological Setting, and Age. *Science*, 288: 1019–1025.

- Gamble C. S., (2007). *Origins and Revolutions Human Identity in Earliest Prehistory*. Cambridge University Press, The Edinburgh Building, Cambridge.
- Gamble, C. S., (1986). *The Paleolithic Settlement of Europe*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Gamble C. S. (1993; 1995). *Timewalkers: The Prehistory of Global Colonization*. Harmondsworth: Penguin.
- Gathorne-Hardy F.J., Harcourt-Smith W.E.H., (2003). The super-eruption of Toba, did it cause a human bottleneck? *Journal of Human Evolution*, 45: 227–230.
- Gebo, D. L. (2004). A Shrew-Sized Origin for Primates. *Yrb. Phys. Anthrop.*, 47:40 – 62.
- Gebo, D. L., Dagosto, M., Beard, K. Ch., Tao Qi, Jingwen Wang, (2000). The oldest known anthropoid postcranial fossils and the early evolution of higher primates. *Nature*, 404: 276 – 278.
- Godinot, M. (2007). Primate Origins: A Reappraisal of Historical Data Favoring Tupaiid Affinities. In: Ravosa, Matthew J., Dagosto, Marian, eds. *Primate Origins: Adaptations and Evolution*, pp. 83 - 142 . Springer Science+Business Media, LLC
- Gómez-Olivencia A., Eaves-Johnson K. L., Franciscus R. G., Miguel Carretero J., Arsuaga J. L., (2009). Kebara 2: new insights regarding the most complete Neandertal thorax. *Journal of Human Evolution*, 57: 75–90.
- Gordon A. D., Nevell L., Wood B., (2009). The Homo floresiensis cranium (LB1): Size, scaling, and early Homo affinities. *PNAS*, 105: 4650–4655.
- Green, R. E., Krause J., Briggs A.W., Maricic T., Stenzel U., Kircher M., Patterson N., Li H., Zhai W., M.H.-Y. Fritz, N. F. Hansen, E. Y. Durand, A.-S. Malaspinas, J.D. Jensen, T. Marques-Bonet, C. Alkan, K. Prüfer, M. Meyer, H.A. Burbano, J.M. Good, R. Schultz, A. Aximu-Petri, A. Butthof, B. Höber, B. Höffner, M. Siegemund, A. Weihmann, C. Nusbaum, E.S. Lander, C. Russ, N. Novod, J. Affourtit, M. Egholm, C. Verna, P. Rudan, D. Brajković, Ž. Kučan, I. Gušić, V.B. Doronichev, L.V. Golovanova, C. Lalueza-Fox, M. de la Rasilla, J. Fortea, A. Rosas, R.W. Schmitz, P.L.F. Johnson, E.E. Eichler, D. Falush, E. Birney, J.C. Mullikin, M. Slatkin, R. Nielsen, J. Kelso, M. Lachmann, D. Reich and S. Pääbo, (2010). A draft sequence of the Neandertal genome. *Science*, 328: 710-722.
- Green, R. E., Malaspinas A.-S., Krause J., Briggs A.W., Johnson P.L.F., Uhler C., Meyer M., Good J.M., Maricic T., U. Stenzel, K. Prüfer, M. Siebauer, H.A. Burbano, M. Ronan, J.M. Rothberg, M. Egholm, P. Rudan, D. Brajković, Ž. Kučan, I. Gušić, M. Wikström, L. Laakkonen, J. Kelso, M. Slatkin and S. Pääbo, (2008). A complete Neandertal mitochondrial genome sequence determined by high-throughput sequencing. *Cell*, 134: 416-426.
- Grine F. E., Fleagle J. G., Leakey R. E., (Eds.), (2008). *The First Humans - Origin and Early Evolution of the Genus Homo*. Springer, Science+Business Media B.V.
- Grün R., (2006). Direct Dating of Human Fossils. *Yrb. Phys. Anthrop.*, 49: 2 – 48.
- Guatelli-Steinberg D., (2009). Recent Studies of Dental Development in Neandertals: Implications for Neandertal Life Histories. *Evolutionary Anthropology*, 18:9–20
- Gunnell, G. F., Miller, E. R., (2001). Origin of Anthropeida: Dental Evidence and Recognition of Early Anthropoids in the Fossil Record, With Comments on the Asian Anthropoid Radiation. *Am. J. Phys. Anthrop.*, 114:177–191
- Gunz P., Harvati K., (2007). The Neanderthal “chignon”: Variation, integration, and homology. *Journal of Human Evolution*, 52: 262 - 274.
- Haile-Selassie Y., Latimer B. M., Alene M., Deino A. L., Gibert L., Melillo S. M., Saylor B. Z., Scott G. R., Lovejoy C. O., (2010). An early Australopithecus afarensis postcranium from Woranso-Mille, Ethiopia. *PNAS*, 107: 12121-12126.
- Haile-Selassie Y., Latimer B. M., Alene M., Deino A. L., Gibert L., Melillo S. M., Saylor B. Z., Scott G. R., Lovejoy C. O., (2010). An early Australopithecus afarensis postcranium from Woranso-Mille, Ethiopia. *PNAS*, 107: 12121-12126
- Haile-Selassie Y., (2001): Late Miocene Hominids from the Middle Awash, Ethiopia. *Nature*, 412: 178–181.

- Hamrick M. W., (2001). Primate origins: evolutionary change in digital ray patterning and segmentation. *Journal of Human Evolution*, 40, 339–351
- Harris J., Leakey M., ed., (2001). *Lothagam: The Dawn of Humanity in Eastern Africa*. New York: Columbia University Press.
- Harrison T., (2011). Hominins from the Upper Laetolil and Upper Ndolanya Beds, Laetoli. In: T. Harrison (ed.), *Paleontology and Geology of Laetoli: Human Evolution in Context. Volume 2: Fossil Hominins and the Associated Fauna, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*, pp. 141 – 188. Springer Science+Business Media B.V.
- Harvati K., Frost S. R., McNult K. P., (2004). Neanderthal taxonomy reconsidered: Implications of 3D primate models of intra- and interspecific differences. *PNAS*, 101: 1147–1152.
- Harvati K., (2007). Neanderthals and their Contemporaries. In: Henke, Winfried; Tattersall, Ian, Hardt Thorolf, Eds., *Handbook of Paleoanthropology, Vol III: Phylogeny of Hominids*, pp. 1717- 1748. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York.
- Hawks J., (2011). No Brain Expansion in *Australopithecus boisei*. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 146:155–160.
- Hawks J. D., Wolpoff, M. H. (2001a). The Four Faces of Eve: Hypothesis Compatibility and Human Origins. *Quaternary International*, 75: 41–50.
- Hawks J. D., Wolpoff M. H., (2001b). The Accretion Model of Neanderthal Evolution. *Evolution*, 55, č. 7: 1474–1485.
- Heesy C. P., Ross, C. F., Demes, B., (2007). Oculomotor Stability and the Functions of the Postorbital Bar and Septum. In: Ravosa, Matthew J., Dagosto, Marian, eds. *Primate Origins: Adaptations and Evolution*, pp. 257 - 284. Springer Science+Business Media, LLC
- Henry A. G., Brooks A. S., Piperno D. R., (2011). Microfossils in calculus demonstrate consumption of plants and cooked foods in Neanderthal diets (Shanidar III, Iraq; Spy I and II, Belgium). *PNAS*, 108: 486-491.
- Heteren, van, A. H. (2008). *Homo floresiensis* as an island form. *Palarch's Journal of Vertebrate Palaeontology*, 5: 1-19.
- Higham T., Jacobi R., Basell L., Bronk Ramsey C., Chiotti L., Nespoulet R., (2011). Precision dating of the Palaeolithic: A new radiocarbon chronology for the AbriPataud (France), a key Aurignacian sequence. *Journal of Human Evolution*, 61: 549-563
- Hill A., (2002). Paleoanthropological Research in the Tugen Hills, Kenya. *Journal of Human Evolution*, 42: 1–10.
- Hoffecker J. F., (2011). The Early Upper Paleolithic of Eastern Europe Reconsidered. *Evolutionary Anthropology*, 20: 24–39.
- Holliday T. W., Franciscus R. G., (2009). Body size and its consequences: Allometry and the lower limb length of Liang Bua 1 (*Homo floresiensis*), *Journal of Human Evolution*, 57: 223-228.
- Holt B. M., Formicola V., (2008). Hunters of the Ice Age: The Biology of Upper Paleolithic People. *Yearbook of Physical Anthropology*, 51:70–99.
- Hublin J. J., (2009). The origin of Neandertals. *PNAS*, 106: 16022–16027.
- Churchill S. E., (1999). Cold adaptation, heterochrony, and neandertals. *Evolutionary Anthropology*, 7: 46–60.
- Jacob T., Indriati E., Soejono R. P., Hsu K., Frayer D. W., Eckhardt R. B., Kuperavage A. J., Thorne A., Henneberg M., (2006). Pygmoid Australomelanesian *Homo sapiens* skeletal remains from Liang Bua, Flores: Population affinities and pathological abnormalities. *PNAS*, 103: 13421–13426.
- Jaeger J.-J., Beard K. C., Chaimanee Y., Salem M., Benammi M., Hlal O., Coster P., Bilal A. A., Dourine P., Schuster M., Valentin X., Marandat B., Marivaux L., Métais E., Hammuda O., Brunet M., (2010). Late middle Eocene epoch of Libya yields earliest known radiation of African anthropoids. *Nature*, 467: 1095 – 1098.

- Janson C., van Schaik C., (1993). Ecological Risk Aversion in Juvenile Primates: Slow and Steady Wins the Race. In: Periera, M. E., Fairbanks, L. A., ed., *Juvenile Primates: Life History, Development and Behaviour*. Oxford: Oxford University Press: 57–74.
- Jean-Jacques Jaeger, J-J., Marivaux, L. (2005). Shaking the Earliest Branches of Anthropoid Primate Evolution. *Science*, 310: 244 – 245.
- Jelínek J., (1977), *Velký obrazový atlas pravěkého člověka*. Praha: Artia.
- Johanson D. C., Edey M. A., (1981), *Lucy: The Beginnings of Humankind*. New York: Simon and Schuster.
- Johanson D. C., Edey, M. A. (1990): *Lucy: The Beginnings of Humankind*. New York: Touchstone Books.
- Johanson D. C., Edgar B. (1996). *From Lucy to Language*. New York: Simon and Schuster; Johannesburg: University of Witwatersrand Press.
- Johanson D. C., Shreeve J., (1989). *Lucy's Child: The Discovery of a Human Ancestor*. New York: Early Man Publishing, Inc.
- Jones S., Martin R., Pilbeam D. (1995). *The Cambridge Encyclopedia of Human Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Jungers W. L., Larson S. G., Harcourt-Smith W., Morwood M. J., Sutikna T., Rokhus Due Awe, Djubiantono T., (2009). Descriptions of the lower limb skeleton of Homo floresiensis. *Journal of Human Evolution*, 57: 538-554.
- Kappelman J., Swisher III C. C., Fleagle J. G., Yirga S., Brown T. M., Feseha M., (1996). Age of Australopithecus afarensis from Fejej, Ethiopia. *Journal of Human Evolution*, 30: 139–146.
- Katerina Harvati, Terry Harrison (Eds.), (2006). *Neanderthals Revisited: New Approaches and Perspectives*. Springer, Dordrecht.
- Kay R. F., Ross C, Williams, B. A., (1997). Anthropoid Origins. *Science*, 275: 797 – 804.
- Kibii J. M., Churchill S. E., Schmid P., Carlson K. J., Reed N. D., de Ruiter D. J., Berger L. R., (2011). A Partial Pelvis of Australopithecus sediba. *Science*, 333: 1407-1411.
- Kimbel W. H., Delezene L. K., (2009). “Lucy” Redux: A Review of Research on Australopithecus afarensis. *Yearb. Of Physical Anthropology* 52:2 – 48.
- Kimbel W. H. (2007). The Species and Diversity of Australopiths. In: Henke, Winfried; Tattersall, Ian, Hardt Thorolf, Eds., *Handbook of Paleoanthropology, Vol III: Phylogeny of Hominids*, pp. 1539 - 1574 .Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York.
- Kivell T. L., Kibii J. M., Churchill S. E., Schmid P., Berger L. R., (2011). Australopithecus sediba Hand Demonstrates Mosaic Evolution of Locomotor and Manipulative Abilities. *Science*, 333: 1411-1417.
- Klein R. G., (1989). *The Human Career: Human Biological and Cultural Origins*. Chicago: University of Chicago Press.
- Klíma B., (1983). *Dolní Věstonice, tábořiště lovců mamutů*. Praha: Academia.
- Klíma, B., (1987). Mladopaleolitický trojhrob v Dolních Věstonicích. *Archeologické rozhledy*, 39: 353–357.
- Klíma, B., (1990). *Lovci mamutů z Předmostí*. Praha: Academia.
- Knussman R., (1988). *Anthropologie: Handbuch der vergleichenden Biologie des Menschen. Band I: Wesen und Methoden der Anthropologie*. Stuttgart, New York: Gustav Fischer Verlag.
- Köhler M., Moya-Sola S., Alba D. M., (2001). Cranial Reconstruction of Dryopithecus. *American Journal of Physical Anthropology*, 115: 284–288.
- Kozłowski J. K., Kozłowski S. K., (1975). *Pradzieje Europy od XL do IV tys. p. n. e.* Warszawa: Państwowe Wydawnictwo Naukowe.
- Krause J., Briggs A. W., Kircher M., Maricic T., Zwyns N., Derevianko A., Pääbo S., (2010). A complete mtDNA genome of an early modern human from Kostenki, Russia. *Current Biology*, 20: 231-236.

- Krause J., Fu Q., Good J. M., Viola B., Shunkov M.V., Derevianko A.P., Pääbo S., (2010). The complete mitochondrial DNA genome of an unknown hominin from southern Siberia. *Nature*, 464: 894-897.
- Krause J., Unger T., Noçon A., Malaspinas A.-S., Kolokotronis S.- O., Stiller M., Soibelzon L., Spriggs H., Dear P. H., Briggs A. W., Bray S. C. E., O'Brien S. J., Rabeder G., Matheus P., Cooper A., Slatkin M., Pääbo S., Hofreiter M., (2008). Mitochondrial genomes reveal an explosive radiation of extinct and extant bears near the Miocene-Pliocene boundary. *BMC Evolutionary Biology*, 8: 220.
- Kroll E. M., Price T. D., (1991). *The Interpretation of Archaeological Spatial Patterning*. New York, London: Plenum.
- Kruk J., Milisauskas S. (1999). *The Rise and Fall of Neolithic Societies (Rozkwit i upadek społeczeństw rolniczych neolitu)*. Kraków: Instytut Archeologii i Etnografii PAN.
- Kunimatsu Y., Nakatsukas M., Sawada Y., Sakai T., Hyodo M., Hyodo H., Itaya T., Nakaya H., Saegusa H., Mazurier A., Saneyoshi M., Tsujikawa H., Yamamoto A, Mbua E., (2007). A new Late Miocene great ape from Kenya and its implications for the origins of African great apes and humus. *PNAS*, 104: 19220–19225
- Lague M. R., (2002). Another Look at Shape Variation in the Distal Femur of Australopithecus afarensis: Implications for Taxonomic and Functional Diversity at Hadar. *Journal of Human Evolution*, 42: 609–626.
- Lahr M. M., Foley R. A., (1998). Towards a Theory of Modern Human Origins: Geography, Demography and Diversity in Recent Human Evolution. *Yearbook of Physical Anthropology*, 41: 137–176.
- Larson S. G., Jungers W. L., Tocheri M.W., Orr C.M., Morwood M. J., Sutikna T., Rokhus Due Awe, Djubiantono T., (2009). Descriptions of the upper limb skeleton of *Homo floresiensis*, *Journal of Human Evolution*, 57: 555-570.
- Leakey L. S. B., (1934). *Adam's Ancestors*. London: Methuen & Co.
- Leakey L. S. B., (1971). *The Stone Age Cultures of Kenya Colony*. Peter Cass Publication.
- Leakey L. S. B., (1974). *By the Evidence: Memoirs, 1932–1951*. New York: Harcourt Brace Jovanovich.
- Leakey L. S. B., (1980). *Adam's Ancestors the Evolution of Man and His Culture*. Peter Smith Publication.
- Leakey L. S. B., (1981). *Progress and Evolution of Man in Africa*. Oxford: Oxford University Press.
- Leakey L. S. B., ed., (1976). *Fossil Vertebrates of Africa*. London, New York. Academic Press.
- Leakey M. D., (1971). *Olduvai Gorge: Volume 3*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Leakey M. D., (1984). *Disclosing the Past*. New York: Doubleday.
- Leakey M. D., Roe, D., (1995). *Olduvai Gorge: Volume 5, Excavations in Beds III, IV and the Mask Beds*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Leakey M. D., Leakey, R. E., ed. (1993): *The Fossil Hominids and an Introduction to Their Context, 1968–1974 (Koobi Fora Research Project, Vol. 1)*. Oxford: Oxford University Press.
- Leakey M. G., Spoor F., Brown F., Gathogo P. N., Kiarie C., Leakey L. N. et al. (2001): New Hominin Genus from Eastern Africa Shows Diverse Middle Pliocene Lineages. *Nature*, 410: 433–440.
- Leakey R. E. (1978). *People of the Lake: Mankind and Its Beginnings*. New York: Doubleday.
- Leakey R. E. (1981). *The Making of Mankind*. New York: Doubleday.
- Leakey R. E. (1982). *Human Origins*. New York: E. P. Dutton.
- Leakey R. E. (1982). *The Illustrated Origin of Species (by Charles Darwin)*. New York: Hill and Wang Publication.
- Leakey R. E. (1994). *The Origin of Humankind*. New York: BasicBooks.
- Leakey R. E., Lewin R., (1984). *Lidé od jezera*. Praha: Mladá fronta.
- Leakey R. E., Lewin, R., (1986). *Origins*. New York: E. P. Dutton.

- Leakey R. E., Lewin, R. (1991). *Origins: What New Discoveries Reveal About the Emergence of Our Species and Its Possible Future*. New York: E. P. Dutton.
- Leakey R. E., Lewin R., (1993). *Origins Reconsidered: In Search of What Makes Us Human*. New York: Doubleday.
- Leakey R. E., Lewin R., (1996). *The Sixth Extinction: Patterns of Life and the Future of Humankind*. New York: Anchor Books.
- Leigh S. R., (1995). Ontogeny and the Evolution of Body Size Dimorphism in Primates. *Anthropologie*, 33: 17–28.
- Leroi-Gourhan A. (1971). *Préhistoire de l'art occidental*. Paris: Mazenod.
- Lewin R., Johanson D. C., (1989). *In the Age of Mankind: A Smithsonian Book of Human Evolution*. Washington D. C.: Smithsonian Institution Press.
- Lieberman D. E., (2001). Another Face in Our Family Tree. *Nature*, 410: 419–420.
- Lieberman D. E., Wood B. A., Pilbeam, D. R., (1996). Homoplasmy and Early Homo: An Analysis of the Evolutionary Relationships of *H. habilis* Sensu Stricto and *H. rudolfensis*. *Journal of Human Evolution*, 30: 97–120.
- Louchart A., Wesselman H., Blumenschine R. J., Hlusko L. J., Njau J. K., Black M. T., Asnake M, White T. D., (2009). Taphonomic, Avian, and Small-Vertebrate Indicators of *Ardipithecus ramidus* Habitat. *Science*. 326: 66, 66e1-66e4.
- Lovejoy C. O, Simpson S. W., White T. D., A. Berhane, Suwa G., (2009). Careful Climbing in the Miocene: The Forelimbs of *Ardipithecus ramidus* and Humans Are Primitive. *Science*, 326: 70, 70e1-70e8.
- Lovejoy C. O., (2009). Reexamining Human Origins in Light of *Ardipithecus ramidus*. *Science*, 326: 74, 74e1-74e8.
- Lovejoy C. O., Latimer B., Suwa G., Asfaw B., White T. D., (2009). Combining Prehension and Propulsion: The Foot of *Ardipithecus ramidus*. *Science*, 326: 72, 72e1-72e8.
- Lovejoy C. O., Suwa G., Simpson S. W., Matternes J. H., White T. D., (2009). The Great Divides: *Ardipithecus ramidus* Reveals the Postcrania of Our Last Common Ancestors with African Apes. *Science*, 326: 73, 100-106.
- Lovejoy C. O., Suwa G., Spurlock L., Asfaw B., White T. D., (2009). The Pelvis and Femur of *Ardipithecus ramidus*: The Emergence of Upright Walking. *Science* 326: 71, 71e1-71e6.
- Malina J., Malinová, R., (1992). *Vzpomínky na minulost*. Brno: Masarykova univerzita v Brně.
- Malina J., Vašíček Z., (1990). *Archaeology Yesterday and Today: The Development of Archaeology in the Sciences and Humanities*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Marean C. W., Assefa Z., (1999). Zooarcheological evidence for the faunal exploitation behavior of Neandertals and early modern humans? *Evolutionary Anthropology*, 8: 22–37.
- Marks, J., (1994). *Human Biodiversity: Genes, Races, and History*. New York: Aldan de Gruyter.
- Marshack A., (1992). *The Roots of Civilization*. Second Edition. New York: McGraw-Hill.
- Martin R. D., MacLarnon A. M., Phillips J. L., Dobyms W. B. (2006). Flores Hominid: New Species or Microcephalic Dwarf ? *The Anatomical Record*, Part A 288A:1123–1145.
- Martin R. D., MacLarnon A. M., Phillips J. L., Dussubieux L., Williams P. R., Dobyms W. B., (2006). Comment on “The Brain of LB1, *Homo floresiensis*”. *Science*, 312: 999b.
- Matiegka, J., (1938). *Homo předměstensis: Fosilní člověk z Předměstí na Moravě. II. Ostatní části kostrové*. Praha: Česká akademie věd a umění.
- Mazák, V., (1979). *Jak vznikl člověk: Sága rodu Homo*. Praha: Práce.
- McBrearty S., Jablonski N. G. (2005). First fossil chimpanzee. *Nature*, 437: 105 - 108.
- McBrearty S., Brooks A. S., (2000). The Revolution that Wasn't: A New Interpretation of the Origin of Modern Human Behavior. *Journal of Human Evolution*, 39: 453–563.
- McGrew W. C., (1992). *Chimpanzee Material Culture: Implications for Human Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.

- McGrew W. C., Marchant L. F., Nishida T., (1996). *Great Ape Societies*. Cambridge: Cambridge University Press.
- McHenry H. M. (1992). How Big Were Early Hominids. *Evolutionary Anthropology*, 1: 15–20.
- Mellars P., Stringer Ch., ed., (1989). *The Human Revolution*. Princeton: Princeton University Press.
- Miller E. R., Gunnell G. F., Martin R. D., (2005). Deep Time and the Search for Anthropoid Origins. *Yearbook of Physical Anthropology*, 48: 60–95
- Mirazón Lahr M., Foley R., (2004). Human evolution writ small. *Nature*, 431: 1043 – 1044.
- Mithen S. J., (1996). *The Prehistory of the Mind*. London: Thames and Hudson.
- Moore M. W., Sutikna T., Jatmiko, Morwood M. J., Brumm A., (2009). Continuities in stone flaking technology at Liang Bua, Flores, Indonesia, *Journal of Human Evolution*, 57: 503-526.
- Morwood M. J., Brown P., Jatmiko, Sutikna T., Wahyu Saptomo E., Westaway K. E., Rokus Awe Due, Roberts R. G., Maeda T., Wasisto S., Djubiantono T., (2005). Further evidence for small-bodied hominins from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia. *Nature*, 437: 1012 – 1017.
- Morwood M. J., Jungers W. L., (2009). Conclusions: implications of the Liang Bua excavations for hominin evolution and biogeography. *Journal of Human Evolution*, 57: 640-648.
- Morwood M. J., Sutikna T., Saptomo E. W., Jatmiko, Hobbs D. R., Westaway K. E., (2009). Preface: research at Liang Bua, Flores, Indonesia, *Journal of Human Evolution*, 57: 437-449.
- Mounier A., Marchal F., Condemi S., (2009). Is *Homo heidelbergensis* a distinct species? New insight on the Mauer mandible. *Journal of Human Evolution*, 56: 219-246.
- Nielsen-Marsh C. M., Richards M. P., Hauschik P. V., Thomas-Oates J. E., Trinkaus E., Pettitt P. B., Karavanič I., Poinar H., Collins M. J., (2005). Osteocalcin protein sequences of Neanderthals and modern primates. *PNAS*, 102: 4409–4413.
- Nitecki, M. H., Nitecki, D. V., ed., (1994). *Origins of Anatomically Modern Humans*. New York, London: Plenum.
- Novotný, V., (1994). Pánev a sexuální dimorfismus lovců z Dolních Věstonic. *Časopis Národního musea, Přírodní vědy*, 159: 152–163.
- Otte, M., ed.(1988–1989): *L'Homme de Néandertal*, Vols. 1–8. ERAUL 28–35. Liège: Université de Liège.
- Pickering R., Dirks P. H. G. M., Jinnah Z., de Ruiter D. J., Churchill S. E., Herries A. I. R., Woodhead J. D., Hellstrom J. C., Berger L. R., (2011). Australopithecus sediba at 1.977 Ma and Implications for the Origins of the Genus Homo. *Science*, 333: 1421-1423.
- Piontek J., Vančata V., (2002). Transition to agriculture in Europe: Evolutionary trends in body size and body shape. In: P. Bennike, E. Bodzsar, Ch. Susane (eds), *Ecological aspects of past Human Settlements in Europe*. Biennial Books of EAA, Vol. 2, , pp. 61 – 92. Eötvös Univeristy Press, Budapest.
- Piontek J., (1999). Patterns of Adaptive Strategy in the Upper Paleolithic and Post-Paleolithic Populations: Evidence from Central Europe. In: Ullrich, H., ed., *Hominid Evolution: Lifestyles and Survival Strategies*. Gelsenkirchen /Schwelm: Edition Archaea: 187–204.
- Piontek J., Marciniak A., (1990a). *Struktura antropologiczna a kulturowe strategie adaptacyjnej populacji neolitycznych w Europie środkowej*. Poznań: Wydawnictwo naukowe UAM.
- Piontek J., Marciniak A., (1990b). *Biocultural Perspectives on Ecology of the Prehistoric Population from Central Europe*. Warszawa: Wydawnictwo SGGW-AR.
- Piontek J., Vančata V., (2002). Transition to Agriculture in Europe: Evolutionary Trends in Body Size and Body Shape. In: Bennike, P., Bodzsar, E., Susane, Ch., ed., *Ecological Aspects of Past Human Settlements in Europe*. Biennial Books of EAA, Vol. 2, pp. 61–92.. Budapest: Eötvös University Press.
- Plavcan J. M., van Schaik, C. P., (1997). Interpreting Hominid Behavior on the Basis of Sexual Dimorphism. *Journal of Human Evolution*, 32: 345–374.
- Pleiner R., Rybová A., (1978). *Pravěké dějiny Čech*. Academia, Praha.

- Ponce de León M. S., Golovanova Lubov, Doronichev V., Romanova G., Akazawa T., Kondo O., Ishida H., Zollikofer C. P. E., (2008). Neanderthal brain size at birth provides insights into the evolution of human life history. *PNAS*, 105: 13764–13768.
- Preuss, T. M., (2007). Evolutionary Specializations of Primate Brain Systems. In: Ravosa, Matthew J., Dagosto, Marian, eds. *Primate Origins: Adaptations and Evolution*, pp. 625 - 666 . Springer Science+Business Media, LLC
- Prost J. H., (1965). A Definitional System for the Classification of Primate Locomotion. *American Anthropologist*, 67: 1198–1214.
- Radović J., Smith F. H., Trinkaus E., Wolpoff M. H., (1988). *The Krapina Hominids: An Illustrated Catalog of the Skeletal Collection*. Zagreb: Mladost Publishing House.
- Rae T. C., Koppe T., Stringer C. B., (2011). The Neanderthal face is not cold adapter. *Journal of Human Evolution*, 60: 234 – 239.
- Ramirez Rozzi F. V., Bermudez de Castro J. M., (2004). Surprisingly rapid growth in Neanderthals. *Nature*, 428: 936 - 939.
- Rasmussen D. T., (2007). Fossil Record of the Primates from the Paleocene to the Oligocene. In: Henke, Winfried; Tattersall, Ian, Hardt Thorolf, Eds., *Handbook of Paleoanthropology, Vol II: Primate Evolution and Human Origins*, pp. 889 - 920. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York.
- Ravosa M. J., Savakova, D. G., (2004). Euprimate origins: the eyes have it. *Journal of Human Evolution*, 46: 357–364
- Ravosa, M. J., Savakova, D. G., Johnson, K. R., Hylander, W. L. (2007). Primate Origins and the Function of the Circumorbital Region: What's Load Got to Do with It?. In: Ravosa, Matthew J., Dagosto, Marian, eds. *Primate Origins: Adaptations and Evolution*, pp. 285 - 327 . Springer Science+Business Media, LLC
- Reich D., Green R. E., Kircher M., Krause J., Patterson N., Durand E.Y., Viola B., Briggs A.W., Stenzel U., P.L.F. Johnson, T. Maricic, J.M. Good, T. Marques-Bonet, C. Alkan, Q. Fu, S. Mallick, H. Li, M. Meyer, E. E. Eichler, M. Stoneking, M. Richards, S. Talamo, M.V. Shunkov, A.P. Derevianko, J.-J. Hublin, J. Kelso, M. Slatkin and S. Pääbo, (2010). Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia. *Nature*, 468: 1053-60.
- Rightmire, G. P. (1996): The Human Cranium from Bodo, Ethiopia: Evidence for Speciation in the Middle Pleistocene? *Journal of Human Evolution*, 31: 21–39.
- Rightmire G. P., (1998). Evidence from Facial Morphology for Similarity of Asian and African Representatives of *Homo erectus*. *American Journal of Physical Anthropology*, 106: 61–85.
- Rightmire G. P., (2001). Patterns of Hominid Evolution and Dispersal in the Middle Pleistocene. *Quaternary International*, 75: 77–84.
- Rightmire G. P., (2007). Later Middle Pleistocene *Homo*. In: Henke, Winfried; Tattersall, Ian, Hardt Thorolf, Eds., *Handbook of Paleoanthropology, Vol III: Phylogeny of Hominids*, pp. 1695 - 1716. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York.
- Richards M. P., Trinkaus E., (2009). Isotopic evidence for the diets of European Neanderthals and early modern humans. *PNAS*, 106: 16034–16039.
- Richmond B. G., Aiello L. C., Wood B. A., (2002). Early hominin limb proportions. *Journal of Human Evolution*, 43: 529–548.
- Roebroeks W., Mussi M., Svoboda J., Fennema K., ed. (2000): *Hunters of the Golden Age*. Leiden: University of Leiden.
- Roebroeks W., van Kolfschoten T., ed. (1995): *The Earliest Occupation of Europe*. Leiden: University of Leiden.
- Roebroeks W., Villa P., (2011). On the earliest evidence for habitual use of fire in Europe. *PNAS* 2011: 1018116108v1-201018116.
- Rosas, A., (2000). Human Evolution in the Last Million Years: The Atapuerca Evidence. *Acta Anthropologica Sinica*, 19 (Supplement): 47–56.

- Rosas A., (2001). Occurrence of Neanderthal Features in Mandibles from the Atapuerca-SH Site. *American Journal of Physical Anthropology*, 114: 74–91.
- Rosas, A., Bastir, M., Martínez-Maza, C., Bermúdez de Castro, J.-M., (2002). Sexual Dimorphism in the Atapuerca-SH hominids: The Evidence from the Mandibles. *Journal of Human Evolution*, 42: 451–474.
- Ross C. F., (2000). Into the Light: The Origin of Anthropoidea. *Annu. Rev. Anthropol.*, 29:147–94.
- Ross C. F., Hall M. I., Heesy C. P., (2007). Were Basal Primates Nocturnal? Evidence From Eye and Orbit Shape. In: Ravosa, Matthew J., Dagosto, Marian, eds. *Primate Origins: Adaptations and Evolution*, pp. 233 - 256. Springer Science+Business Media, LLC.
- Rougier H., Milota S., Rodrigo R., Gherase M., Sarcină L., Moldovan O., Zilhão J., Constantin S., Franciscus G. R., Zollikofer C. P. E., Ponce de León M., Trinkaus E., (2007). Peștera cu Oase 2 and the cranial morphology of early modern Europeans. *PNAS*, 104: 1165–1170.
- Rowe N., (1996). *The Pictorial Guide to the Living Primates*. New York: Pogonias Press.
- Ruff C., (2010). Body size and body shape in early hominins – implications of the Gona Pelvis. *Journal of Human Evolution*, 58: 166–178.
- Ruff C. B., Trinkaus E., Holliday T. F., (1997). Body Mass and Encephalisation in Pleistocene Homo. *Nature*, 387: 173–175. (Database *supp.xls* „Body Mass and Encephalization in Pleistocene Homo“; C. B. Ruff, Corresponding Author; ms #R 10108 HG/jw.)
- Sargis E. J., (2002). Primate Origins Nailed. *Science*, 298: 1564 – 1565.
- Sargis, E. J. (2007). The Postcranial Morphology of *Ptilocercus lowii* (Scandentia, Tupaiidae) and its Implications for Primate Supraordinal Relationships In: Ravosa, Matthew J., Dagosto, Marian, eds. *Primate Origins: Adaptations and Evolution*, pp. 51 - 82 . Springer Science+Business Media, LLC
- Sarmiento, E. E. (2010). Comment on the Paleobiology and Classification of *Ardipithecus ramidus*. *Science*, 328: 1105b
- Senut B., Coppens Y., ed., (1991). Origines de la Bipédie chez les Hominidés (Cahiers de Paléanthropologie). Paris: C. N. R. S.: 143–158.
- Senut B., Pickford M., Gommery D., Mein P., Cheboi C., Coppens Y., (2001). First Hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya). *Comptes Rendus des Seances de l'Academie des Sciences (Paris)*, 332: 137–144.
- Shea B. T., (1990). Dynamic Morphology: Growth, Life History, and Ecology in Primate Evolution. In: Rousseau, Jean de, ed., *Primate Life History and Evolution*. New York: Wiley-Liss: 325–352.
- Shea, B. T. (1995). Ontogenetic Scaling and Size Correction in the Comparative Study of Primate Adaptations. *Anthropologie*, 33: 1–16.
- Shipman P., (2008). Separating “us” from “them”: Neanderthal and modern human behavior. *PNAS*, 105: 14241–14242.
- Shoshani J., Groves C. P., Simons E. L., Gunnell, G. F., (1996). Primate Phylogeny: Morphological vs Molecular Results. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 5: 102–154.
- Shreeve J., (1995). *The Neandertal Enigma: Solving the Mystery of Human Origins*. New York: William Morrow.
- Schrenk F., Kullmer O., Bromage T., (2007). The Earliest Putative Homo Fossils. In: Henke, Winfried; Tattersall, Ian, Hardt Thorolf, Eds., *Handbook of Paleoanthropology, Vol III: Phylogeny of Hominids*, pp. 1611 - 1632 .Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York.
- Schutkowski H., (2007). *Human Ecology: Biocultural Adaptations in Human Communities*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- Schwartz J. H., Tattersall I., (2002). *The Human Fossil Record, Vol. 1: Terminology, and Craniodental Morphology of Genus Homo (Europe)*. New York: John Wiley & Sons.
- Schwartz J. H., Tattersall I., 2003). *The Human Fossil Record, Vol. 2: Craniodental Morphology of Genus Homo (Africa and Asia)*. New York: John Wiley & Sons.

- Silcox M. T., (2007). Primate Taxonomy, Plesiadapiforms, and Approaches to Primate Origins. In: Ravosa, Matthew J., Dagosto, Marian, eds. *Primate Origins: Adaptations and Evolution*, pp. 143 - 178. Springer Science+Business Media, LLC
- Silcox M. T., Sargis, E. J., Bloch J. I., Boyer, D. M., (2007). Primate Origins and Supraordinal Relationships: Morphological Evidence In: Henke, Winfried; Tattersall, Ian, Hardt Thorolf, Eds., *Handbook of Paleoanthropology, Vol II: Primate Evolution and Human Origins*, pp. 831 - 860. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York.
- Simpson S. W., Quade J., Levin N. E., Butler R., Dupont-Nivet G., Everett M., Semaw S., (2008). A Female Homo erectus Pelvis from Gona, Ethiopia. *Science*, 322 :1089-1092.
- Singleton M., (2000). A Phylogenetic Position of *Otavipithecus namibiensis*. *Journal of Human Evolution*, 38: 537–573.
- Sládek V., (1997): DNA neandertálce. Ztratili jsme příbuzného? *Vesmír*, 76: 568–569.
- Sládek V., (1999): O původu anatomicky moderního člověka (*H. sapiens sapiens*): Přehled teorií a modelů. *Archeologický ústav AV ČR v Brně, Přehled výzkumů*, 39 (1995–1996): 35–45.
- Sládek V., (2000). *Hominid Evolution in Central Europe during Upper Pleistocene: Origin of Anatomically Modern Humans*. Ph.D. Theses. Bordeaux: L'Université de Bordeaux 1.
- Sládek V., Svoboda J., Škrdla P., (1997). Hledání počátků moderního člověka. *Vesmír*, 76: 559–569.
- Sládek V., Trinkaus E., Hillson S. W., Holliday T. W., (2000). *The People of the Pavlovian: Skeletal Catalogue and Osteometrics of the Gravettian Fossil Hominids from Dolní Věstonice and Pavlov*. Dolní Věstonice Studies 5. Brno: Archeologický ústav Akademie věd České republiky v Brně.
- Slimak L., Svendsen J. I., Mangerud J., Plisson H., Presthus Heggen H., Brugère A., Pavlov P. Y., (2011). Late Mousterian Persistence near the Arctic Circle. *Science*, 332: 841 – 845.
- Smith S. L., Harold F. B., (1997). A Paradigm's Worth of Difference? Understanding the Impasse Over Modern Human Origins. *Yearbook of Physical Anthropology*, 40: 113–138.
- Soffer, O., (1985). *The Upper Paleolithic of the Central Russian Plain*. Orlando: Academic Press.
- Soffer O., Gamble, C., ed., (1990). *The World at 18.000 B. P.* London: Unwin Hyman.
- Soffer O., Praslov, N. D., ed. (1993): *From Kostenki to Clovis*. New York, London: Plenum.
- Soligo C., Martin R. D., (2006). Adaptive origins of primates revisited. *Journal of Human Evolution*, 50: 414 – 430.
- Soligo C., Will, O. A., Tavaré, S., Marshall, C. R., Martin, R. D. (2007). New Light on the Dates of Primate Origins and Divergence. In: Ravosa, Matthew J., Dagosto, Marian, eds., *Primate Origins: Adaptations and Evolution*, pp. 29 - 50 . Springer Science+Business Media, LLC
- Springer M. S., Murphy W. J., Eizirik E., Madsen, O., Scally, M., Douady, C. J., Teeling, E. C., Stanhope, M. J., de Jong, W. W., O'Brien, S. J., (2007). A Molecular Classification for the Living Orders of Placental Mammals and the Phylogenetic Placement of Primates. In: Ravosa, Matthew J., Dagosto, Marian, eds., *Primate Origins: Adaptations and Evolution*, pp. 1 - 28. Springer Science+Business Media, LLC
- Stewart J. R., (2004). Neanderthal^Modern Human Competition? A Comparison between the Mammals Associated with Middle and Upper Palaeolithic Industries in Europe during OIS 3. *Int. J. Osteoarchaeol.*, 14: 178–189.
- Stloukal M. a kolektiv, (1999). *Anthropologie: Příručka pro studium kostry*. Praha: Národní museum.
- Straus L. G., (1992). *Iberia before the Iberians: The Stone Age Prehistory of Cantabrian Spain*. Albuquerque: University of New Mexico Press.
- Straus L. G. (1995). The Upper Paleolithic Europe: An Overview. *Evolutionary Anthropology*, 4: 4–16.
- Stringer C. B., (1989). Documenting the Origin of Modern Humans. In: Trinkaus, Erik, ed., *The Emergence of Modern Humans: Biocultural Adaptations in the Later Pleistocene*. Cambridge: Cambridge University Press: 67–96.
- Stringer C. B., (1990). The Emergence of Modern Humans. *Scientific American* (December): 68–74.

- Stringer C. B., (1992). Replacement, Continuity, and the Origin of Homo sapiens. In: Bräuer, G., Smith, F. H., ed., *Continuity or Replacement? Controversies in Homo sapiens Evolution*, pp. 9–24. Balkema: Rotterdam
- Stringer C. B., (1995). The Evolution and Dispersal of Later Pleistocene Human Populations. In: Vrba, E., Denton, G. H., Partridge, T. C., Burckle, L. H., ed., *Paleoclimate and Evolution with Special Reference to Human Origins*. New Haven: Yale University Press: 524–531.
- Stringer C., Gamble C., ed., (1993). *In Search of the Neanderthals*. London: Thames and Hudson.
- Suwa G., Asfaw B., Kono R. T., Kubo D., Lovejoy C. O., White T. D., (2009). The *Ardipithecus ramidus* Skull and Its Implications for Hominid Origins. *Science*, 326: 68, 68e1-68e7.
- Suwa G., Kono R. T., Katoh S., Asfaw B., Beyene Y., (2007). A new species of great ape from the late Miocene epoch in Ethiopia. *Nature*, 448: 921 – 924.
- Suwa G., Kono R. T., Simpson S. W., Asfaw B., Lovejoy C. O., White T. D., (2009). Paleobiological Implications of the *Ardipithecus ramidus* Dentition. *Science*, 326: 69, 94-99.
- Svoboda J., (1988). A New Male Burial from Dolní Věstonice. *Journal of Human Evolution*, 16: 827–830.
- Svoboda J., (1991). Dolní Věstonice II, Western Slope. *Études et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège*, 54: 1–60.
- Svoboda J., (1999). *Čas lovců: Dějiny paleolitu, zvláště na Moravě*. Brno: Archeologický ústav Akademie věd České republiky v Brně.
- Svoboda J., (2000). Paleolit a mezolit: Lovecko-sběračská společnost a její proměny. In: Malina, Jaroslav, ed., *Panoráma biologické a sociokulturní antropologie: Modulové učební texty pro studenty antropologie a „příbuzných“ oborů*, 1. svazek. Brno: Nadace Universitas Masarykiana, Masarykova univerzita, Nakladatelství a vydavatelství NAUMA.
- Svoboda J., (2002). Paleolit a mezolit: Myšlení, symbolismus a umění. In: Malina, Jaroslav, ed., *Panoráma biologické a sociokulturní antropologie: Modulové učební texty pro studenty antropologie a „příbuzných“ oborů*, 6. svazek. Brno: Nadace Universitas Masarykiana, Masarykova univerzita, Nakladatelství a vydavatelství NAUMA.
- Svoboda J., (2003). Paleolit a mezolit: Pohřební ritus. In: Malina, Jaroslav, ed., *Panoráma biologické a sociokulturní antropologie: Modulové učební texty pro studenty antropologie a „příbuzných“ oborů*, 6. svazek. Brno: Nadace Universitas Masarykiana, Masarykova univerzita, Nakladatelství a vydavatelství NAUMA.
- Svoboda, Jiří, Czudek, T., Havlíček, P., Ložek, V., Macoun, J., Přichystal, A., Svobodová, H., Vlček, E. (1994): *Paleolit Moravy a Slezska*. Brno: Archeologický ústav Akademie věd České republiky v Brně.
- Svoboda J., ed., (1996). *Paleolithic in the Middle Danube Region*. Brno: Archeologický ústav Akademie věd České republiky v Brně.
- Svoboda, J., ed., (1997). *Pavlov I, Northwest*. Brno: Archeologický ústav Akademie věd České republiky v Brně.
- Svoboda J., Ložek V., Vlček E., (1996). *Hunters between East and West: The Paleolithic of Moravia*. New York, London: Plenum.
- Szalay F. S., Delson E., (1979). *Evolutionary History of the Primates*. New York: Academic Press.
- Tattersall I., (2008). *The World from Beginnings to 4000 bc*. Oxford University Press, Inc., Oxford
- Tattersall I., (2006). Neanderthal Skeletal Structure and the Place of Homo neanderthalensis in European Hominid Phylogeny. *Human Evolution*, 21: 269–274.
- Tattersall I., (2009). Human origins: Out of Africa. PNAS 106: 16018–16021.
- Tattersall I., (2007). Homo ergaster and its contemporaries. In: Henke, Winfried; Tattersall, Ian, Hardt Thorolf, Eds., *Handbook of Paleoanthropology, Vol III: Phylogeny of Hominids*, pp. 1633 - 1654. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York.
- Tattersall I., (1982). *The Primates of Madagascar*. New York: Columbia University Press.

- Tattersall I., (1993). *The Human Odyssey: Four Million Years of Human Evolution*. New York: Prentice Hall.
- Tattersall I., (1995a). *The Fossil Trail: How We Know What We Think We Know about Human Evolution*. Oxford, New York: Oxford University Press.
- Tattersall I., (1995b). *The Last Neanderthal: The Rise, Success and Mysterious Extinction of Our Closest Human Relatives*. New York: Macmillan Publishing.
- Tattersall I., (1998). *Becoming Human: Evolution and Human Uniqueness*. New York: Harcourt Brace.
- Tattersall I., (2002). *The Monkey in the Mirror: Essays on the Science of What Makes Us Human*. New York: Harcourt Brace.
- Tattersall I., Johanson D. C., (2001). *The Human Odyssey: Four Million Years of Human Evolution*. iUniverse.com.
- Tattersall I., Schwartz J. H., (2000). *Extinct Humans*. Boulder (Colorado): Westview Press.
- Teschler-Nicola M., (2006). *Early Modern Humans at the Moravian Gate: The Mladeč Caves and their Remains*. Springer Verlag, Wien.
- Thorn A. G., Wolpoff M. H., (2003). Multiregional Evolution of Humans. *Scientific American*, 13(2): 46-53.
- Tobias P. V., (1971). *The Brain in Hominid Evolution*. New York: Columbia University Press.
- Tobias, P. V., (1991). *Olduvai Gorge Volume 4: The Skulls, Endocasts and Teeth of Homo habilis*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Trinkaus E., (1983). *The Shanidar Neandertals*. New York: Academic Press.
- Trinkaus E., (1989). Issues Concerning Human Emergence in the Later Pleistocene. In: Trinkaus, Erik, ed., *The Emergence of Modern Humans: Biocultural Adaptations in the Later Pleistocene*. Cambridge: Cambridge University Press: 1–17.
- Trinkaus E., (2005). Early Modern Humans. *Annu. Rev. Anthropol.* 34: 207–30.
- Trinkaus E., Jelínek J., (1997). Human Remains from the Moravian Gravettian: The Dolní Věstonice 3 Postcrania. *Journal of Human Evolution*, 33: 33–82.
- Trinkaus E., Shipman P., (1993) *The Neandertals: Changing the Image of Mankind*. New York: Alfred A. Knopf Publishers.
- Trinkaus E., Svoboda J., West D. L., Sládek V., Hillson S. W., Drozdová E., Fišáková M., (2000): Human Remains from the Moravian Gravettian: Morphology and Taphonomy of Isolated Elements from the Dolní Věstonice II Site. *Journal of Archaeological Science*, 27: 1115–1132.
- Uhlíř M., (2007). *Jak jsme se stali lidmi*. Dokořán, Praha.
- Valoch K., (1996). *Le paléolithique en Tchéquie et en Slovaquie*. Grenoble: J. Millen.
- van den Bergh G. D., Meijer H. J. M., Rokhus Due Awe, Morwood M. J., Szabó K., van den Hoek Ostende L. W., Sutikna T., Saptomo E. W., Piper P. J., Dobney K. M., (2009). The Liang Bua faunal remains: a 95.0 k.yr. sequence from Flores, East Indonesia, *Journal of Human Evolution*, 57: 527-537.
- Vančata V., (1996). Major Patterns of Early Hominid Evolution: Body Size, Proportions, Encephalisation and Sexual Dimorphism. *Anthropologie*, 34: 11–26.
- Vančata V., (2003). Sexual Dimorphism in Body Size and Shape in Pavlovian Upper Paleolithic Group: A population approach. *Anthropologie*, 41/3: 213-240.
- Vančata V., (1991a). Adaptive Radiation in Higher Primate Evolution. In: Seth, P. K., Seth, S., ed., *Perspectives in Primate Biology IV*. New Delhi: Tomorrows & Today's Publishers: 43–54.
- Vančata V., (1991b). Evolution of Higher Primate Femur and Tibia: Adaptive Morphological Patterns and Phylogenetic Diversity. *Human Evolution*, 6: 1–47.
- Vančata V., (1993). Evolution of Hominid Femur and Tibia: A Morphometric Approach to the Evolutionary Research in Anthropology. *Human Evolution*, 8, č. 2: 65–79.

- Vančata V., (1995). New Estimates of Femoral Length in Early Hominids. *Anthropologie*, 32: 269–272.
- Vančata V., (1997). *Velikost a tvar těla jako ukazatel významných evolučních a ekologických změn ve fylogenezi hominoidů*. Nепublikovaná habilitační práce. Brno: Přírodovědecká fakulta Masarykovy univerzity v Brně.
- Vančata V., (2002a). Honba za chybějícím článkem končí. *Lidové noviny*, 13. 7. 2002 (Věda), 21.
- Vančata V., (2002b). Fylogeneze člověka a jeho předků. In: Švecová, Milada a kolektiv, *Nové směry v biologických oborech a jejich speciálních didaktikách*, s. 47 - 84. Praha: Karolinum,.
- Vančata V., (2003a). *Primatologie, Díl 1, Evoluce, ekologie a chování primátů, Prosimii a Platyrrhina*. Praha: Nakladatelství Pedagogické fakulty Univerzity Karlovy v Praze.
- Vančata V., (2003b). *Primatologie, Díl 2, Catarrhina, opice a lidoopi*. Praha: Nakladatelství Pedagogické fakulty Univerzity Karlovy v Praze.
- Vančata V., (2003). *Paleoantropologie: Stručný přehled fylogeneze hominidů*. Nadace Universitas Masarykiana, Masarykova Univerzita v Brně, Edice Scientia: Panoráma biologické a sociokulturní antropologie. Nakladatelství a vydavatelství Nauma v Brně, Brno.
- Vančata V., (2003): Sexual Dimorphism in Body Size and Shape in Pavlovian Upper Paleolithic Group: A population approach. *Anthropologie* 41/3: 213-240. Piontek J., Vančata V., 2004: Two models of the adaptive strategy of the Neolithic populations in Central Europe (early pastoral and agricultural) and their biological consequence. In: A. Koško, M. Smyt (eds.), *Nomadizm a pastoralizm w miedzyrzeczu Wisly i Dniepru (neolit, eneolit i opoka brazu)*, pp. 255 – 268. Wydawnictwo Poznańskie, Poznan.
- Vančata V., 2005: A preliminary analysis of long bone measurements of Homo floresiensis: Bone robusticity, body size, proportions and encephalisation. *Antropologie*, 42(2-3): 273 – 282.
- Vančata V., Charvátová M., (2001). Post-Paleolithic Homo sapiens evolution in Central Europe: Changes in body size and proportions in the Neolithic and early Bronze age. *Anthropologie*, 39: 133 – 152.
- Vančata V., Vančatová M., (2002): Sexualita primátů. In: Malina, Jaroslav, ed., *Panoráma biologické a sociokulturní antropologie: Modulové učební texty pro studenty antropologie a „příbuzných“ oborů*, 10. svazek. Brno: Nadace Universitas Masarykiana, Masarykova univerzita, Nakladatelství a vydavatelství NAUMA.
- Vančata V., (2003). Paleoantropologické milénium - stále více, stále hlouběji a stále více otázek než odpovědí. In: V. Sládek, P. Galeta & V. Blažek, Eds., *Evoluce člověka a antropologie recentních populací. BIOLOGICKÁ ANTROPOLOGIE: Sborník (Sborník příspěvků 21. Světového kongresu SVU v Plzni) 1*, pp. 7-20. Nakladatelství ZČU, Plzeň.
- Vančata V., (1988). Ecological Aspects of Skeletal Sexual Dimorphism in Microevolution of Homo sapiens. *Anthropologie*, 26: 83–92.
- Vančata V., (1989). Mikroevoluce Homo sapiens, morfologická analýza femuru a tibie. *Časopis Národního musea, Přírodní vědy*, 155: 205–206.
- Vančatová M., (2011). Nástrojové chování vyšších primátů: od manipulačních aktivit k používání nástrojů. Doktorská disertační práce. Ústav antropologie PřF MU, Brno
- Vekua A., Lordkipanidze, D., Rightmire, G. P., Agusti, J., Ferring, R., Maisuradze, G., Mouskhelishvili, A., Nioradze, M., Ponce de Leon, M., Tappen, M., Tvalchrelidze, M., Zollikofer, C. (2002): A New Skull of Early Homo from Dmanisi, Georgia. *Science*, 297: 85–89.
- Villmoare B. A., Kimbel W. H., (2011). CT-based study of internal structure of the anterior pillar in extinct hominins and its implications for the phylogeny of robust Australopithecus. *PNAS*, 108: 16200-16205.
- Vlček E., (1992). *Die Mammutjäger von Dolní Věstonice. Archäologie und Museum*. Heft 022. Liestal: Baselland
- Vlček, E., (1994). Lovci mamutů z Dolních Věstonic. *Časopis Národního musea, Přírodní vědy*, 159: 3–64.

- Vrba E. S., (2007). Role of Environmental Stimuli in Hominid Origins. In: Henke, Winfried; Tattersall, Ian, Hardt Thorolf, Eds., *Handbook of Paleoanthropology, Vol III: Phylogeny of Hominids*, pp. 1441- 1482 .Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York.
- Walker A. C., Leakey R. E., (1993). *The Nariokotome Homo erectus Skeleton*. Cambridge (Massachusetts): Harvard University Press.
- Walker A. C., Shipman, P., (1996). *The Wisdom of the Bones*. New York: Alfred E. Knopf.
- Wang Q., Tobias P. V. (2001). An Old Species and a New Frontier: Some Thoughts on the Taxonomy of *Homo erectus*. *Przegląd Antropologiczny*, 64: 9–20.
- Ward C. V., Leakey M. G., Walker A., (2001). Morphology of *Australopithecus anamensis* from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. *Journal of Human Evolution*, 41: 255–368.
- Weaver T. D., (2009). The meaning of Neandertal skeletal morphology. *PNAS*, 105: 16028–16033.
- Weinstein K. J., (2008). Thoracic morphology in Near Eastern Neandertals and early modern humans compared with recent modern humans from high and low altitudes. *Journal of Human Evolution*, 54: 287 – 295.
- White T. D., Ambrose S. H., Suwa G., Su D. F., DeGusta D., Bernor R. L., Boisserie J.-R., Brunet M., Delson E., Frost S., Garcia N., Giaourtsakis I. X., Haile-Selassie Y., Howell F. C., Lehmann T., Likius A., Pehlevan C., Saegusa H., Semperebon G, Teaford M., Vrba E., (2009). Macrovertebrate Paleontology and the Pliocene Habitat of *Ardipithecus ramidus*. *Science*, 326: 67, 87-93.
- White T. D., Ambrose S. H., Suwa G., WoldeGabriel G., (2010). Response to Comment on the Paleoenvironment of *Ardipithecus ramidus*. *Science*, 328: 1105e
- White T. D., Asfaw B, Beyene Y., Haile-Selassie Y., Lovejoy C. O., Suwa G., WoldeGabriel G., (2009). *Ardipithecus ramidus* and the Paleobiology of Early Hominids. *Science* 326: 64, 75-86.
- White T. D., Suwa G., Lovejoy C. O., (2010). Response to Comment on the Paleobiology and Classification of *Ardipithecus ramidus*. *Science*, 328: 1105c
- White T. D., Suwa G., Asfaw B., (1994). *Australopithecus ramidus*, a New Species of Hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature*, 371: 306–312.
- Whiten A., Goodall J., McGrew W. C., Nishida T., Reynolds V., Sugiyama Y., Tutin C. E. G., Wrangham, R. W., Boesch C., (1999). Cultures in Chimpanzees. *Nature*, 399: 682–685.
- Wildman D. E., Uddin M., Liu G., Grossman L. I., Goodman M., (2003). Implications of natural selection in shaping 99.4% nonsynonymous DNA identity between humans and chimpanzees: Enlarging genus *Homo*. *PNAS*, 100: 7181–7188.
- Wilson A. C., (1993). *O lidské přirozenosti*. Praha: Nakladatelství Lidové noviny.
- WoldeGabriel G., Ambrose S. H., Barboni D., Bonnefille R., Bremond L., Currie B., DeGusta D., Hart W. K., Murray A. M., Renne P. R., Jolly-Saad M. C., Stewart K. M., White T. D., (2009). The Geological, Isotopic, Botanical, Invertebrate, and Lower Vertebrate Surroundings of *Ardipithecus ramidus*. *Science*, 326: 65, 65e1-65e5.
- Wolpoff M. H., (2009). How Neandertals Inform Human Variation. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 139: 91–102.
- Wolpoff M. H., Hawks J., Caspari R., (2000). Multiregional, Not Multiple Origins. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 112:129–136.
- Wolpoff M. H., (1999). *Paleoanthropology*. Second Edition. Boston: McGraw-Hill.
- Wolpoff M. H., Caspari R., (1997). *Race and Human Evolution*. New York: Simon and Schuster.
- Wolpoff, M. H., Caspari R., (2000). The Many Species of Humanity. *Przegląd Antropologiczny*, 63: 3–17.
- Wolpoff, M. H., Hawks J., Frayer D. W., Hunley K., (2001). Modern Human Ancestry at the Peripheries: A Test of the Replacement Theory. *Science*, 291: 293–297.
- Wolpoff M. H., Senut B., Pickford M., Hawks J., (2002). Sahelanthropus or ‘Sahelpithecus’? *Nature*, 419: 581–582.

- Wong K., (2000). Who Were the Neanderthals? *Scientific American*, 282: 98-107 (Updated 2003 pp. 29 - 37).
- Wong K., (2006). The Littlest Human. *Scientific American*, 16, 48 – 57.
- Wood B. A., (1991). *Koobi Fora Research Project, Volume 4: Hominid Cranial Remains*. Oxford: Clarendon Press.
- Wood B. A., (1992): Origin and Evolution of the Genus Homo. *Nature*, 355: 122–130.
- Wood B. A., (2002). Hominid Revelations from Chad. *Nature*, 418: 133–135.
- Wood B. A., Brooks, A. (1999): We Are What We Ate. *Nature*, 400: 219–220.
- Wrangham R. W., McGrew W. C., de Waal F. B. M., Heltne P. G., ed., (1994). *Chimpanzee Cultures*. Cambridge (Massachusetts): Harvard University Press.
- Yi, S., Li, W.-H., (2007). Episodic Molecular Evolution of Some Protein Hormones in Primates and Its Implications for Primate Adaptation. In: Ravosa, Matthew J., Dagosto, Marian, eds. *Primate Origins: Adaptations and Evolution*, pp. 739 - 774. Springer Science+Business Media, LLC
- Zipfel B., DeSilva J. M., Kidd R. S., Carlson K. J., Churchill S. E., Berger L. R., (2011). The Foot and Ankle of Australopithecus sediba. *Science*, 333: 1417-1420.
- Zischler H., (2007). Molecular Evidence on Primate Origins and Evolution. In: Henke, Winfried; Tattersall, Ian, Hardt Thorolf , Eds., *Handbook of Paleoanthropology, Vol II: Primate Evolution and Human Origins*, pp. 861. - 888. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York.

Webové stránky:

http://en.wikipedia.org/wiki/Toba_catastrophe_theory

www.nature.com/Nature, ADDITIONAL Nature PRESS RELEASE VOL. 418 NO. 6894 DATED 11 JULY 2002. (2002).

www.ucm.es/info/paleo/ata/english/sites/y-sima/h-sima.htm, Atapuerca a World Heritage, Sites, Sima de los Huesos, Homiminds (2002). (Webová stránka naleziště Atapuerca.)

<http://www.talkorigins.org/faqs/homs/index.html>, Fossil Hominids the Evidence for Human Evolution. (Vynikající stručný přehled, včetně rozsáhlé argumentace proti kreacionismu, pravidelně obnovováno.)

<http://www.neanderthal-modern.com/index.html>, Neanderthals and Modern Humans: A Regional Guide. (Znameníť stránka věnovaná tematice neandertálců a moderního člověka.)

<http://www.becominghuman.org/>, Becoming Humans. (Vynikající multimediální stránka o původu hominidů.)

<http://www-personal.une.edu.au/~pbrown3/palaeo.html>, Peter Brown's Australian and Asian Paleoanthropology. (Vynikající webová stránka s tematikou Asie a Austrálie.)

<http://www.talkorigins.org>, The Talk. Origins Archive (Vše o evoluci.)

<http://www.unipv.it/webbio/dfpaleoa.htm>, D. Formenti links, Paleoanthropology (Zřejmě nejlepší vyhledávací webové stránky, které umožňují najít téměř vše, co se týká evoluce člověka a evoluční antropologie včetně obrázků a videa.)

<http://www.talkorigins.org/faqs/homs/links.html>, Paleoanthropology Links (Užitečné adresy s tematikou evoluce člověka.)

Výkladový rejstřík důležitějších jmen a pojmů

(Všechna důležitá hesla – Antropologický slovník – Ústav antropologie PřF MU v Brně)

Online verze – pdf verze ke stažení:

<http://is.muni.cz/do/1431/UAntrBiol/el/antropos/index.html>

Systematika fosilních primátů

Tab. XXX Systematika pořádu Plesiadapiformes

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

Tab. XXX Systematika podřádu Adapiformes – nadčeleď Adapoidea

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

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

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

Tab. XXX Systematika podřádu Antropoidea – eocenní a oliocenní zástupci

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

Tab. XXX Systematika podřádu Antropoidea – nadčeleď Hominoidea - miocén

Hominoidea, Euhominoidea (Vančata)

Proconsuloidea (Harrison), miocén apes

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

Tab. XXX Systematika fosilních opic – nadčeleď Ceboidea

Syst. skup.	Rod	Geologické období	Region	Hmotnost	Zubní vzorec
Cebidae					
<i>Aotinae</i>	Tremacebus	raný miocén	Argentina	1800	2.1.3.3/2.1.3.3
	Aotus	střední miocén - současnost	Colombia, south Am.	1000	2.1.3.3/2.1.3.3
<i>Cebinae</i>	Dolichocebus	raný miocén	Argentina	2700	2.1.3.3/2.1.3.3
	Chilecebus	raný miocén	Chile	1000	2.1.3.3/2.1.3.3
	Neosaimiri	střední - pozdní miocén	Colombia	840	2.1.3.3/2.1.3.3
	Laventiana	střední - pozdní miocén	Colombia	800	2.1.3.3/2.1.3.3
Atelidae					
<i>Pitheciinae</i>	Soriacebus	raný - střední miocén	Argentina	600-2000g	2.1.3.3/2.1.3.3
	Carlocebus	raný - střední miocén	Argentina	2000-3500g	2.1.3.3/2.1.3.3
	Homunculus	raný - střední miocén	Argentina	2700	2.1.3.3/2.1.3.3
	Cebupithecia	střední - pozdní miocén	Colombia	2200	2.1.3.3/2.1.3.3
	Nuciraptor	střední - pozdní miocén	Colombia	2000	2.1.3.3/2.1.3.3
	Propithecia	střední miocén	Argentina	1600	2.1.3.3/2.1.3.3
<i>Atelinae</i>	Stirtonia	střední - pozdní miocén	Colombia	5800-10000g	2.1.3.3/2.1.3.3
	Protopithecus	pleistocén	Brazil	23500	2.1.3.3/2.1.3.3
	Caipora	pleistocén	Brazil	24000	2.1.3.3/2.1.3.3
Callitrichidae					
<i>Callitrichinae</i>	Micodon	střední - pozdní miocén	Colombia		?2.1.3.3/2.1.3.3
	Patasola	střední - pozdní miocén	Colombia	1000	?2.1.3.3/2.1.3.3
	Lagonimico	střední - pozdní miocén	Colombia	1300	?2.1.3.3/2.1.3.3
incertae sedis					
<i>incertae sedis</i>	Branisella	pozdní oligocén	Bolivia	1000	?2.1.3.3/2.1.3.3
	Szalatavus	pozdní oligocén	Bolivia	550	?2.1.3.3/2.1.3.3
	Mohanamico	střední - pozdní miocén	Colombia	1000	2.1.3.3/2.1.3.3
	Paralouatta	pleistocén	Cuba		2.1.3.3/2.1.3.3
	Xenothrix	současnost	Jamaica		2.1.3.3/2.1.3.3
	Antillothrix	současnost	Dominican Republic		2.1.3.3/2.1.3.3

Tab. XXX Systematika fosilních opic – nadčeleď Cercopithecoidea

Syst. skup.	Rod	Geologické období	Region	Hmotnost	Zubní vzorec
Victoriapithecidae					
<i>Victoriapithecinae</i>	Prohylobates	raný miocén	North and East Africa	7000-25000g	2.1.2.3/2.1.2.3
	Victoriapithecus	? raný - střední miocén	Kenya	7000	2.1.2.3/2.1.2.3
	Victoriapithecus	? raný - střední miocén	Uganda, Kenya	3.3-4.1ml/2.4-3.1f	
Cercopithecoidea					
<i>Cercopithecoinae</i>	Macaca	nejsvrchnější miocén - současnost	North Africa, Eur.,Asia	9500-14000g	2.1.2.3/2.1.2.3
	Procynocephalus	pliocén	Asia	22500	2.1.2.3/2.1.2.3
	Paradolichocephalus	pliocén	Europe	23000-35000g	2.1.2.3/2.1.2.3
	Papio	Plio-pleistocén - současnost	Africa		2.1.2.3/2.1.2.3
	Dinopithecus	pleistocén	Africa	77000	2.1.2.3/2.1.2.3
	Cercocebus	Plio-pleistocén	Africa		2.1.2.3/2.1.2.3
	Parapapio	pozdní miocén - raný pleistocén	Africa	17000-30000g	2.1.2.3/2.1.2.3
	Gorgopithecus	pleistocén	south Africa	41000	2.1.2.3/2.1.2.3
	Theropithecus	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
	Cercopithecus	pliocén - současnost	Africa		
<i>Colobinae</i>	Mesopithecus	pozdní miocén - raný pliocén	Europe, w. Asia	5000-8000g	2.1.2.3/2.1.2.3
	Dolichopithecus	pliocén	Europe	18000	2.1.2.3/2.1.2.3
	Semnopithecus	pozdní miocén - současnost	Asia	8000	2.1.2.3/2.1.2.3
	Presbytis	pleistocén - současnost	Asia	7000	2.1.2.3/2.1.2.3
	Trachypithecus	pleistocén	Asia	7000	2.1.2.3/2.1.2.3
	Rhinopithecus	pleistocén - současnost	Asia	15000	2.1.2.3/2.1.2.3
	Colobus	pozdní miocén - současnost	Africa	16000	2.1.2.3/2.1.2.3
	Lybiapithecus	pozdní miocén - pliocén	north Africa	8400	2.1.2.3/2.1.2.3
	Microcolobus	pozdní miocén	Africa	4000	2.1.2.3/2.1.2.3
	Cercopithecooides	pliocén	Africa	33000	2.1.2.3/2.1.2.3
	Paracolobus	Plio-pleistocén	Africa	35000	2.1.2.3/2.1.2.3
	Rhinocolobus	Plio-pleistocén	Africa	21000	2.1.2.3/2.1.2.3

Tab. XXX Druhová systematika miocenních hominoidů

Rod	druh	Perioda	m.y.	Výskyt	Locality	Hmotnost
Proconsulidae						
tribus Proconsulini						
Proconsul	africanus	raný miocén	20	Africa, w. Kenya	Koru, Legetet ?	27400
Proconsul	heseloni	raný miocén	19 - 16	Africa, Kenya	Rusigna Island, Legetet	17000
Proconsul	nyanzae	raný miocén	19 - 16	Africa, Kenya	Rusigna Island, Mfwangano, Legetet, Karungu	28000
Proconsul	major	raný miocén	20 - 18	Africa, Kenya, Uganda	Songhor w.K.,, ?Losidok, Moruarot, Kirimun n.K., K., Napak, U.	50000
Rangwapithecus	gordoni	raný miocén	18.5-16.0	Africa, Kenya	Rusigna Island, Songhor, Mfwangano	15000
Limnopithecus	legetet	raný miocén	18.5-16.0	Africa, Kenya	Rusigna Island, Songhor, Bukwa, Napak, Koru, Ombo	5500
Limnopithecus	evansi	raný miocén	16.0-14.5	Africa, Kenya	Maboko Island	
Dendropithecus	macinesi	raný miocén	19-16	Africa, Kenya	Legetet, Songhor, Rusigna Island, Mfwangano, Karungu, Koro	9000
Simiolus	enjiessi	raný miocén	18-17	Africa, Kenya	Kalodirr	7000
Simiolus	leakeyorum	střední miocén	16-14.5	Africa, Kenya	Maboko Island	
Micropithecus	clarki	raný miocén	20 - 18	Africa, Kenya, Uganda	Koru, K., Napak, U.	3500
Kalepithecus	songhorensis	raný miocén	19.0-18.0	Africa, Kenya	Songhor, Legetet	
Kamoyapithecus	hamiltoni	latest oligocén	23	Africa, northern Kenya	Lothidok	
Dionysopithecus	shuangouensis	?raný miocén	? 19-16	Asia, China	very similar to Micropithecus	3300
Platydontopithecus	janghuaiensis	?raný miocén		Asia		15000
tribus Afropithecini						
Afropithecus	turkanensis	raný-? střední miocén	(20)18-17	Africa, Kenya	Kalodirr, Buluk, K.,	50000
Afropithecus	leakey	raný-? střední miocén	17	Africa, ??	??	50000
A. (Heliopithecus)	sp.	raný-? střední miocén	17	Saudi Arabia	Ad Dabtyiah, Sa.Ar.	50000
Morotopithecus	bischopi	raný miocén	20,4	Africa, Uganda	Moroto	40000
Otavipithecus	namibiensis	pozdní miocén	13	Africa, Namibia	Berg Aukas	17500
Equatorius (Kenyapithecus)	africanus	střední miocén	16	Africa, Kenya	Maboko, Majiwa, Kaloma (Maboko form.)	27000-41000g
Equatorius	africanus	střední miocén	16	Africa, central Kenya	Kipsaromon (Tugen Hills, Muruyur form.), Maboko, Nachola ??	27000
Nacholapithecus	kerioi	střední miocén	15	Africa, Kenya	Nachola	
Kenyapithecus sp. ???	KNM-BG 35250	střední miocén	15	Africa, Kenya	Nachola	
Oreopithecidae						
Mabokopithecus	clarki	střední miocén	16.0-14.5	Africa, Kenya	Maboko Island	10000
Nyanzapithecus	vancouveringi	raný miocén	18.5-16.0	Africa, Kenya	Rusigna Island	9500
Nyanzapithecus	pickfordi	střední miocén	16.0-14.5	Africa, Kenya	Maboko Island	
Oreopithecus	bambolii	pozdní miocén	10-8	Europe, Italy	Monte Bambolii	30000
incertae sedis						
Turkanapithecus	kalakolensis	raný miocén	18-17	Africa, Kenya	Kalodirr	10000

Tab. XXX Druhová systematika miocenních hominoidů (pokračování)

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

Historie kolonizace světa člověkem a jeho předky

5 miliónů - 2 milióny let	Raní hominidé nejstarší hominidé a Australopitéci, první formy rodu Homo <i>sub-saharská Afrika</i>
2 milióny - 1 milión let	Starobylé formy rodu Homo - pionýrská fáze Homo ergaster, Homo erectus <i>sub-saharská Afrika, Mediteránní oblast, jižní Ázie</i> základním regionem je Afrika, občasné migrace do Ásie
1 milión let - 300 000 let	Starobylé formy rodu Homo - kolonizační fáze I. - vznik Homo sapiens Homo erectus, Homo heidelbergensis archaické formy Homo sapiens, raní "neandrtálci" <i>Afrika, Evropa, Ázie</i>
300 000 let - 60 000 let	Starobylé formy rodu Homo - kolonizační fáze II. - rozvoj Homo sapiens archaické formy Homo sapiens, pokročilí "neandrtálci" <i>Afrika, Evropa, Ázie</i>
60 000 let - 40 000 let	moderní Homo sapiens - pionýrská fáze klasičtí "neandrtálci", archaické formy a anatomicky moderní Homo sapiens <i>Afrika, Evropa, Ázie</i>
40 000 let - 10 000 let	moderní Homo sapiens - kolonizační fáze I. - "kulturní revoluce" anatomicky moderní Homo sapiens, počátek raného zemědělství <i>Afrika, Evropa a Ázie, včetně chladného vnitrozemí, Austrálie, Amerika</i>
10 000 let - 1500 let	moderní Homo sapiens - kolonizační fáze II. - změna adaptivní strategie technologická revoluce, základní změny v ekologických parametrech osady, domestikace, makrozásahy do ekosytémů-vypalování lesů, zavlažování <i>osídlení periferních oblastí - Arktida, oceány, tropický deštný prales, pouště</i>