

Univerzita Karlova v Praze, Pedagogická fakulta

katedra biologie a enviromentálních studií

Paleoantropologie a evoluční antropologie

Václav Vančata

Praha 2013

Studijní text založený na učebnici stejného názvu. Obrázky, obsah i literaturu lze nalézt ve zmíněné učebnici. Text neprošel závěrečnými korekturami a v žádném případě není volně šiřitelný.

Úvod

Fenomén evoluce primátů

Jak jsem napsal mimo jiné i 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 neandrtálce 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, a v první řadě 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 taxonomie 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 k pravděpodobné a reálné době oddělení lidí a lidoopů o dvacet let dříve než paleoantropologové. Molekulární antropologie však jde dál doslova milovými 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 vzhledem 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 zabývajících 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 pravděpodobné a možné 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 se 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 s to 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 naprosto oprávněné radit africké lidoopy, přinejmenším šimpanze do té samé skupiny jako lidi, tedy do podčeledi *Hominidae*, tribus *Hominini* (viz systematika primátů).

Měli bychom tedy změnit název tohoto procesu na evoluci homininů? I když se k tomuto termínu přiklání většina molekulárních antropologů a genetiků, je to podle mého soudu zatím předčasné. Zařazovat člověka spolu se šimpanzem a gorilou do jednoho subtribu, nebo dokonce do jednoho rodu (např. Wildman et al 2003) 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 předky člověka, ale jeho paralelně se vyvíjejícími příbuznými. 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 prašimpanzi byli nejstarším homininům podobnější 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 dvojjesovitě prohnutá páteř nebo nožní klenba ani neměly adaptivní význam.

Paleoantropologie a evoluční antropologie – formování nového paradigmatu

Paleoantropologie, díky mnoha úspěšným popularizátorům a neméně zdatným badatelům, jako byli prof. Josef Augusta, prof. Karel Absolon, prof. Jan Jelínek a prof. Emanuel Vlček, patří mezi oblíbené české vědecké discipliny. 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 discipliny 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 „axiomů“ a metodologie i obecných metod a předmětu bádání. V mnoha antropologických disciplínách, tradičních i novějších, dochází totiž k radikálním změnám v názorech na evoluci člověka, hominidů i hominoidů, nadčeledí, 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 výzkumy z oboru sociobiologie a evoluční psychologie a dalších disciplin, v neposlední řadě samozřejmě evoluční biologie.

Evoluční vědy a paleovědy vycházejí ze dvou základních zdrojů. Jednak jsou to studie přímých důkazů, fosilií, tedy poznatky paleontologické a studie nepřímých důkazů, nejrozumnější srovnávací studie morfologické, etologické, ekologické, fyziologické a genetické. Jde 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 jde 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 jediné ony nám mohou vymezit reálný rámec a pozadí, ve kterém se konkrétně daná fáze evoluce hominidů odehrávala.

Význam studia primátů pro pochopení evoluce hominidů

Přestože nám paleontologie člověka, paleoantropologie, poskytovala stále 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 poskytly 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 než několik desítek tisíc let. Ať už bude technologický pokrok jakýkoliv, nikdy nebudeme přesně znát DNA u našich starobylých předků, jako jsou třeba australopitéci.

Z tohoto důvodu začali badatelé, kteří se zabývali evolucí člověka a jeho předků, studovat nejbližší příbuzné člověka - primáty. Protože velcí lidoopi - šimpanz, gorila a orangutan - jsou nejbližší našemu rodu *Homo*, stali se právě tito lidoopi největším předmětem studijního 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 obecně sdílený 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 než 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 títo liší od nižších členů stejné skupiny (tedy primátů, pozn. autor) (str. 515).

Je proto pravděpodobné, že Afrika byla dříve osídlena vymřelými lidoopy blízkými příbuznými gorile a šimpanzi; a protože tyto dva druhy jsou nyní člověku nejbližší 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. brachiátoři – podle různých hypotéz velcí nebo malí brachiátoři), anebo 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 otázky z nejčastějších, které si po léta kladli 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 šedesátých letech minulého století 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“, které se tak aktivně účastnil po více než 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 blízkých 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, anebo ve světle, kde je můžeme vidět?“ Mohou data, která máme k dispozici odpovědět na otázky, které si klademe anebo 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 seřazené nebo nejdou správně.

Na tomto místě je třeba zdůraznit, že diskuse, kterou vedli, a do jisté míry stále vedou paleoantropologové s molekulárními biologi 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 Anthrooidea, 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 a 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 „paleovědy“, 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 (sensu Janson, VanSchaik 1996).

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 (Silcox 2007). Nové paradigma jasně prokazuje, že je třeba vždy provést důkladnou srovnávací analýzu a teprve až pak vytvářet fylogenetické modely (Silcox 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 (ze systematického hlediska 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. Problém byl ale v tom, jak na základě stávající neodarwinistické teorie vysvětlit 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. Teorie faunálních obrátů 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 radiací s následným postupným přizpůsobením se novému prostředí prostřednictvím přírodního výběru. 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 (Silcox 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 následně 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 postkraniálním 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 sbližovat své názory ohledně datování nejvýznamnějších událostí v procesu evoluce hominoidů. V otázce vzniku moderních hominoidů i hominidů v zásadě panuje 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 diverzifikace hominoidů na linie lidoopů a hominidů, ale také změny variability, vývoj životní historie a adaptivní strategie v rámci evoluce jednotlivých skupin hominoidů.

Z této úvodní části je zřejmé, 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 totiž vyhnout se 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 (Silcox 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 diskusí, v konkrétních aspektech definice čeledi *Hominidae* se dosahuje stále 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 psychologických 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 nelišil 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, rozdíly v genetickém vybavení jsou téměř zanedbatelné. I když zatím není možné přesně určit, do jaké míry se geneticky podobáme velkým lidoopům, 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 rozdíly, ve skutečnosti průkazem podobnosti velkých lidoopů a člověka.

To pak vedlo k zahrnutí šimpanze a gorily původně podčeledi *Paninae* a čeledi *Pongidae*, do čeledi *Hominidae*. Současné studie však vyvracejí blízkou 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 (Begun 2007).

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 je výroba nástrojů mnohem méně častá, i když teoreticky by mohly nástroje vyrábět stejně jako ostatní lidoopi (srov. Vančatová 2011). Zřejmě výrazně podceňujeme charakter potravy a metabolismu a vlastností z nich vyplývajících, které se projevují v chování i biologii goril. V důsledku delšího trávení se chovají méně dynamicky, avšak zjevně to nijak zásadně neohraničuje jejich potenciál kognitivní a schopnosti mozku obecně. Charakter získávání potravy a jejího trávení se v ekologických podmínkách, kde gorily v současnosti žijí, projevuje mimo jiné i v nižší frekvenci používání nástrojů u goril.

Všechna doposud známá fakta naznačují, že orangutani a afričtí lidoopi se neoddělili už ve středním miocénu, ale později, zřejmě až ke konci miocénu nedlouho před gorilami. To naznačují i některé nové výzkumy miocénních lidoopů, například v Číně, které prokazují fylogenetickou příbuznost některých asijských miocénních lidoopů a evropských dryopitéků (Begun 2007). Základním problémem však je, že zatím nemáme žádné relevantní fosilní pozůstatky bezprostředních předků šimpanzů a goril, zatímco pro předky člověka existuje velké množství fosilních dokladů.

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 miocénních lidoopů. I když ne všechny názory Davida Beguna jsou jednoznačně podloženy fosilními doklady, je patrné, že výsledky studií paleontologických a paleoantropologických 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 paleobiologie.

Faktem je, že vyšší fylogenetické systematické kategorie, které v této knize používám, a to se týká mnohdy už zařazení na úrovni čeledí, nemusí striktně odpovídat klasickým linéovským kategoriím, protože považuji 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 Silcox 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 sexuální dimorfismem. Tuto definici potvrzují i fosilní nálezy hominidů od středního miocénu. Nicméně informace o sexuální 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, calcaneu, 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 případě 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 a má rozsáhlou gyrifikaci. Je relativně velký. Pyramidové dráhy jsou rozvinuté, u lidoopů však končí na úrovni prvních hrudních obratlů. Zrak lze jednoznačně považovat za vedoucí smyslový orgán, sluch má velký význam především z hlediska komunikace. Všechny druhy hominidů mají složitou a 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.

Ontogeneze 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 (období do prořezání prvních zubů stálého chrupu) první končí zhruba ve 4 letech, jedinou výjimkou je anatomicky moderní člověk, u kterého rané dětství končí až v 6 letech.

Ani u samců, ani u samic nelze mluvit o vyhraněné filopatričnosti. Ve všech sociálních strukturách má velmi důležitou roli princip příbuznosti a princip partnerství, například ve formě koalíc 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, avšak 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 linéovským kritériím – pro přesný popis fylogeneze a její srozumitelnost jsme volili přístup, který zčásti vychází z kritérií definovaných PhyloCodem – Silcox 2007)

Řád *Primates* Podřád

***Archiprimates* Infrařád**

Plesiadapiformes

Polořád *Purgatoriina* incertae sedis

čeleď *Purgatoriidae* čeleď

Microsyopidae čeleď

Micromomyidae

Polořád *Plesiadapina* čeleď

Paromomyidae čeleď

Picromomyidae čeleď

Palaechthonidae čeleď

Picrodontidae

Podřád *Primateformes*

Polořád *Plesiadapoida* incertae sedis

čeleď *Carpolestidae* čeleď

Plesiadapidae čeleď

Saxonellidae čeleď *Toliapinidae*

incertae sedis

Infrařád *Euprimates*

Polořád *Strepsirrhina*

Miniřád *Adapiformes* čeleď

Adapidae čeleď

Notharcidae

Podčeleď *Notharctinae*

Podčeleď *Cercamoninae*

(*Protoadapidae*). *Darwinius*

masillae

Miniřád Prosimii Nadčeleď *Loroidea* čeleď *Lorisidae* čeleď *Galagomysidae* Nadčeleď *Lemuroidea* čeleď *Cheirogaleidae* čeleď *Megaladapidae* čeleď *Lemuridae* čeleď *Indriidae* čeleď *Daubentoniidae*

Polořád *Haplorrhina*

Miniřád Tarsiiformes

Nadčeleď Tarsoidea

čeleď Tarsiidae

Nadčeleď *Omomyioidea*

čeleď *Microcheiridae*

čeleď Omomyidae

Podčeleď Anaptomorphinae

Podčeleď Omomyinae Nadčeleď

Eosimioidea incertae sedis

čeleď *Eosimiidae*

Miniřád *Anthropoidea*

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 *Parapithecoidae* čeleď

Parapithecidae

Velkočeleď *Hominidea*

Nadčeleď *Propliopithecoidea* čeleď

Oligopithecidae čeleď

Propliopithecidae.

Nadčeleď *Proconsuloidea* čeleď

Proconsulidae

Nadčeleď *Hominoidea* čeleď

Pliopithecidae

čeleď: *Hylobatidae* - gibbonoviti

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*

Ankarapithecus Anoiapithecus incertae sedis
Tribus *Sivapithecini* Sivapithecus Gigantopithecus
Tribus *Khoratpithecini* Khoratpithecus

Tribus: Pongini – orangutanovití¹

rod Pongo orangutan bornejský - Pongo pygmaeus (Borneo) Orang-utan (Linnaeus, 1760) orangutan sumaterský - Pongo abeli Sumatran Orang-utan

Triby *Khoratpithecini* a *Pongini* je alternativně možné sloučit do jediného tribu *Pongini* a přeřadit jej do podčeledi *Homininae*.

Podčeleď Homininae

Tribus *Gryhopithecini incertae sedis* Gryhopithecus Pierolapithecus

Tribus *Dryopithecini* Dryopithecus Lufengpithecus Dryopithecus incertae sedis

Tribus: Gorilini

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

Tribus *Homimina: Subtribus Panina* Rod *Pan* -šimpanzi

šimpanz učenlivý - Pan troglodytes Chimpanzee, Common Chimpanzee (Blumenbach, 1775) šimpanz čego - P. t. troglodytes šimpanz hornoguinejský - 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 tugenický – Orrorin tugenensis ardipiték starobylý – Ardipithecus/Australopithecus ramidus Archaičtí australopitéci australopiték turkanský - Australopithecus anamensis australopiték afarský - Australopithecus afarensis australopiték středoafričtý - 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 východoafričtý – Australopithecus (Paranthropus) boisei

člověku podobní

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 heidelberský (archaický Homo sapiens) – Homo (sapiens) heidelbergensis

člověk neandrtálský – Homo sapiens neanderthalensis (H. neanderthalensis)

člověk rozumný - Homo sapiens Man (Linnaeus, 1758)

Podčeled' *Homininae* – tribus *Hominini* -velcí lidoopi a lidé

Co se týká skeletu, nacházíme v podčeledi *Homininae* dva různé morfotypy vycházející ze stejného původního morfotypu svrchně miocénních lidoopů. Zástupci subtribu *Hominina* – lidé (v současné době je taxonomie homininů otevřená a rody *Pan* a *Homo*, případně i *Gorilla*, jsou řazeny do tribu *Hominini*) 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 jejích 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 čtyři obratle bederní, 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 subtribu *Panina* a tribu *Pongini* je skelet přizpůsoben jak na šplhání ve stromech tak i na kotníkochoďectví nebo pěš'ochodectví na zemi. U afrických velkých lidoopů (*Panina*) je skelet uzpůsoben ke kotníkochoďectví, ale u šimpanzů a u goril nacházíme podstatné rozdíly způsobené adaptací na jiný typ pohybu – u šimpanzů na velmi dynamickou stromově pozemní lokomoce 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 ne nepodobný rozložení váhy při nordik-walkingu. To vede k tomu, že svalstvo lehčích šimpanzů, zejména bonobů, je podobnější člověku než svalstvo těžkých goril. Gorily však 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 lokomoci, kde jsou končetinami pro lokomoci rozhodujícími 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 i změny v termoregulačních mechanismech, ke 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, stejně jako *Hominina*, výrazné splanchocranium s relativně dlouhými čelistmi ve srovnání se zástupci subtribu *Hominina*. Typické pro velké lidoopy jsou relativně velké klovité špicáky, které jsou u *Hominina* výrazně menší. Lebka tribu *Hominini* se liší od zástupců tribu *Pongini* v řadě znaků, například pozici maxilly a premaxilly, které se u tribu *Hominini* překrývá více než u ponginů. Detailní popis lebek lze nalézt jinde (Vančata 2003 a, b).

Lebka subtribu *Hominina* je typická poměrně velkým neurokranium a redukovaných splanchocranium s relativně, ale většinou i krátkými čelistmi. Vnější i vnitřní řezáky mají zhruba stejnou velikost a jsou středně velké nebo malé. Špicáky 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 u velkých lidoopů nalézáme pyramidové dráhy (jsou však kratší a končí v horní oblasti hrudní míchy), je u subtribu *Hominina* pravděpodobný vznik dlouhých pyramidových drah vedoucích až do oblasti bederní páteře již na počátku evoluce této skupiny. Rozvoj mozku indikuje mimo jiné i vysokou pravděpodobnost dalšího rozvoje neverbální i dalších forem komunikace.

Pro tribus *Hominini* je typický poměrně výrazný velikostní, zeměna však tvarový sexuální dimorfismus. Jedním důležitých trendů u *Hominini* byl rozvoj primárních i sekundárních pohlavních znaků, u samců šimpanzů i člověka velká varlata a penis, liší se 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, Vančata, Vančatová 2002, 2007).

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. Bipedie je základní lokomoční adaptací *Hominina*. U obou skupin se vyskytuje časté sezení, eventuálně šplhání, u lidoopů převážně ve stromech, u *Hominina* někdy ve stromech, ale také, a v pozdějších fázích evoluce hlavně, v členitém terénu, jako jsou skály. Horní končetina má při lokomoci u hominů jen omezený význam. 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 lesních a polootevřených savanových 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 menších zvířat, 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 *Hominina* 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 hominů 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 hominů, nebo zjevná ovulace, která se objevila u předků šimpanzů a lidí a u lidí zanikla v souvislosti se vznikem bipedie. Pravděpodobnější je, že skrytá ovulace je u tribu *Hominini* původní a zjevná ovulace šimpanzů se objevuje, stejně jako třeba u gueréz a mangabejů, v souvislosti jejich způsobem života, ekologií a sociální strukturou.

Pro *Hominina* bylo podle všeho typické rozvinuté nástrojové chování, i když pro něj zatím nemáme u nejstarších hominů přímé doklady. V každém případě nejstarší nalezené nástroje, které

patřily lidem, prokazují řádově vyšší schopnosti výroby nástrojů, zejména při výběru materiálu pro zhotovení nástroje, než známe u šimpanzů. 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.

Liší se i systematickostí používání nástrojů. Jak ukazují výzkumy z posledních let, velcí lidoopi mají pro využívání a výrobu nástrojů obrovský potenciál, který však využívají dosti omezeně. To je zapříčiněno jak specifickou biologií lidoopů, kteří jsou mnohem silnější a rychlejší než člověk, tak faktory ekologickými – lidoopi využívají dokonale stromové i pozemní části ekosystémů a tím mají větší pestrost potravních zdrojů.

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 homininů, ať už je definujeme jakkoliv, neexistují žádné doklady, které by vyjasnily „lidoopí“ fázi evoluce této skupiny. Nejstarší nálezy šimpanzů známe až ze středního pleistocénu (McBrearty et al. 2005). Nejarchaičtější solidně paleontologicky dokumentovaný lidský hominin, adripiték, má již dobře rozvinutou bipedii, byť v té nejstarobylejší podobě. Schopnosti pohybu ve stromech jsou, na rozdíl od dvojnohého pohybu, relativně omezené (opatrné šplhání a přemostování – Lovejoy et al. 2009). Ardipiték tedy představuje kmenového *Hominina* (stem *Hominina*) a jen těžko může vyjasnit vznik kontníkochodectví, klíčové lokomoční adaptace afrických hominidů.

To souvisí i s druhým problémem, kterým je postavení rodu *Gorilla* ve fylogenezi hominidů a jeho příbuzností 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, avšak evoluce tohoto rodu byla na šimpanzech a lidech nezávislá od svrchního miocénu. 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 celá řada paralelismů. Navíc mnohé vlastnosti, které považujeme za apomorní, odvozené, jsou vlastně znaky plesiomorfními, které vznikly před objevením se „pokročilých“ skupin, které je však obtížné v nerozvinuté, preadaptační, formě identifikovat. Dalším důvodem nejednoznačné interpretace je i to, že takové znaky *a priori* považujeme, a to z nejrůznějších důvodů, 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 nejpozději ve středním svrchním miocenu, tedy nejpozději před 10 miliony lety (viz *Ankarapithecus*). Prokazuje to i jistá váhavost zařazování dryopitéků (i sivapitéků a gigantopitéků) do čeledi *Hominidae*, přestože 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, ichnofosilie a arterfakty; 2) doklady nepřímé, tedy takové, které získáváme výzkumem současných populací lidí i non-humánních primátů; 3) doklady teoretické, které získáváme teoretickou analýzou nebo metaanalýzou 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 hominidů 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, protože 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, kterých 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 zpracovány, ale úroveň takových statistických programů umožňuje nejzákladnější statistické analýzy. Vedle toho existují i technologicky pokročilá zařízení, například třírozměrné laserové skenery, které jsou schopny popsat fosilní materiál automaticky, některé dokonce umožňují 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 prašnost 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. 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 za pomoci velmi vyspělého hardwaru (velmi rychlé sálové počítače) i sofistikovaného 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 zdaleka nezabývá pouze samotnými hominidy, ale řadou dalších problémů. Pro rekonstrukci ekologických vlastností fosilních primátů je nutné zjistit, v jakém prostředí hominidé žili, jací další živočichové obývali dané ekosystémy, jaký byl rostlinný pokryv, klima 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 delších geologických obdobích. Neméně důležitou 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 v dané lokalitě vyskytovaly.

Základním zákonem stratigrafických a biochronologických metod je zákon superpozice, který ukazuje, 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 ¹⁴C. V současné době se velmi výrazně rozvíjí metoda analýza „krátkověkých“ rostlin, analyzují se například zrnka obilovin nebo trav, které, na rozdíl od analýzy dřeva, poskytují 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 ale je třeba si 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 výrazně zpřesněné biostratigrafické datování. Proto se v současné době stále častěji využívá přímého datování nejen organických zbytků z dané vrstvy, ale také minerálů, eventuálně vhodných hornin z dané vrstvy. Nevýhodou 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 metodu přímého určování stáří zbytků organismů představuje metoda ¹⁴C. Je nejpřesnější v oblasti řádově od stovek do desítek tisíců 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 určitých typů vrstev, například sopečného původu, které se vyskytují v souvrství, tj. buď těsně nad anebo, nejlépe, pod geologickou vrstvou, v níž se daná lokalita nachází.

Metody zkoumání izotopů draslíku a argonu (K/Ar a $^{40}Ar/^{39}Ar$) patří mezi nejznámější a nejpřesnější. 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 diskuse o skutečném stáří nalezené fosílie. Nicméně i tato metoda může být využita jako metoda přímého absolutního datování jako v případě stop homininů ze známého pliocénního východoafrického naleziště v Laetoli (Tanzánie).

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

Vedle toho jsou používány i některé další metody 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 jak paleoantropology, tak archeology. Nemožnost významné kontaminace materiálu je 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 společenstvech živočichů a rostlin, které je obývaly, a také o tehdejších klimatu.

Evoluce neantropoidních primátů

Evoluce nejstarších primátů

Vznik primátů jako evoluční linie

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

Proto byly evolučními biology zavedeny nové fylogenetické kategorie, kmenová skupina (linie – stem lineage) a vrcholová skupina (linie – crown lineage) vycházející z jedné z modifikací kladistických metod (Silcox 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 toho, 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 ardiipitéka a 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 o percepční struktury středního mozku a mezimozku, fyziologické vlastnosti nebo adaptivní mechanismy související s ekologií nejstarších primátů. Není pochyb o tom, že rozvoj nejstarších euprimátů, primátů *sensu stricto*, je úzce svázán s evolucí krytosemenných rostlin a ekosystémů, které vytvořili, zejména pak hmyzími druhy vázanými na tento typ ekosystémů. Jejich předchůdci žili v jiných typech ekosystémů, není však pochyb o tom, že byli stromoví, pravděpodobně všežraví, měli relativně rozvinuté uchopovací schopnosti končetin a systém percepce, který v zásadě odpovídal percepci současných poloopic.

K zásadním změnám došlo i v systematickém zařazení primátů. Primáti jsou řazeni do magnořádu *Euarchontoglires* a velkořádu *Euarchonta* spolu s velkořádem *Glires* kam patří zajícovití a hlodavci. Do velkořádu *Euarchonta* pak patří, vedle řádu *Primates*, řády *Dermoptera* (poletuchy) a *Scandentia* (tany). Zásadní obrat do chápání fylogeneze primátů vneslo podrobné zkoumání nejstarší známé skupiny primátů, kteří se dříve označovali jako archiprimáti, skupiny 11 čeledí paleocénních a eocénních primátů původně řazených do infrařádu *Plesiadapiformes*.

Obr. 1 - Model vzniku primátů v křídě podle R. D. Martina. Tento teoretický model vycházel z předpokladu, že primáti museli vzniknout nejméně o 10 milionů let dříve, než jsou datovány nejstarší fosilní doklady, a že evoluce *Prosimii* a vyšších primátů byla nezávislá prakticky od počátku evoluce primátů. (© Vančata – Anthropos)

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 než 80 miliony lety, tedy zhruba ve střední svrchní křídě (obr. 1). Primáti v tomto období prodělali jednu nebo více adaptivních radiací, které podle všeho souvisely i s rozvojem krytosemenných rostlin a ekosystémů, které vytvářely.

Koncem křídě se primáti rozdělují na dva podřády – *Archiprimates* (infrařád *Plesiadapiformes*) a *Euprimataformes* – představují velmi různorodou polyfyletickou skupinu archaických čeledí primátů. Některé skupiny jsou velmi starobylé, konzervativní a zřejmě nespécializované, jiné pak velmi úspěšné a diverzifikované. Podřád *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 strepsirrhinních primátů – vyšších primátů *sensu lato* (obr. 2).

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

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

- a) Zvětšování očí a očnic, které se uzavírají – tento znak všeobecně uznávaný jako typický a systematicky významný komplex znaků *se objevuje až u euprimátů a podle všeho se vyvíjel paralelně u haplorrhiních a strepsirrhinních 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 poloopic. To je také ve shodě s výskytem *tapetum lucidum* v zadní části oční bulvy a vlhkým „savčím“ rhinariem - nozdrami). U vyšších primátů je tento komplex výhodný pro vývoj stereoskopického trichromatického vidění.
- b) Zvětšování a přestavba mozku, zejména v korových oblastech souvisejících se zrakem – tento znak je typický zase pouze pro euprimáty – studie lebek plesiadapiformních i plesiadapoidních primátů to jednoznačně prokazují.
- c) Zmenšování čichového aparátu a s tím související zkracování čelistí – i tento znak je typický pouze pro euprimáty – u jiné skupiny primátů se taková adaptace nevyskytuje.

5 . *Bulla petrosa* je typický primátí znak, ale jeho existence byla **prokázána pouze u euprimati-morfních 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 (obr. 2).

1. **Znaky charakterizující řád *Primates***: 1. Prodloužený třetí molár se současným zvětšením hypoconulidu; 2. Přítomnost postprotocingula na horních molárech, 3. Prodloužení článků prstů ruky.
2. **Znaky charakterizující infrařád *Euprimatiformes (Plesiadapini, Euprimates)***: 1

Relativně krátké metatarsy, 2. nehet na palci ruky, 3. Přítomnost *bulla petrosa*

1. **Znaky charakterizující polořád *Plesiadapoidea* - nadčeleď *Plesiadapoidea*** – tři archaické moláry, variabilní chrup, chybění uzavřené orbity, velmi úzké dlouhé splanchnocranium s velkou čichovou oblastí, jasné důkazy nehtu pouze na palci ruky možné drápky na dlouhých prstech ruky a prstech nohy.
2. **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 splanchnocranium (*snout*).

Obr. 2 - Hypotéza o charakteru změn v evoluci *Euarchonta*: Euarchontní znaky [Nodus 1: relativně nízké korunky molárů, specifická *bulla tympanica*; Znaky primátů [Nodus 2: zvětšení délky M3 a zvětšený M3 hypoconulid; přítomnost postprotocingula na horních molárech; prodloužené články prstů ruky; Znaky *Euprimataforma* [Nodus 3: relativně krátké metatarsy, nehty na palci ruky; primátí *bulla petrosa*; Znaky *Euprimates* [Nodus 5: prodloužený tarsus; zvětšení *processus peronaeus* na prvním metatarsu; nehty na všech prstech; vpřed směřující orbity s relativně krátkým splanchnocraniem (čelistmi). A, *Eutheria -Asioryctes*; B, *Dermoptera -Elpidophorus* (zuby: B3) a *Cynocephalus* (lebka a postkrania: B2, B1); C, *Scandentia -Ptilocercus*; D, *Primates -Purgatorius* (zuby: D3), *Ignacius* (lebka: D2), and *D. szalayii* (lebka: D1); E, *Plesiadapoidea -Chronolestes* (zuby: E3) a *Carpolestes* (lebka a postkrania: E2, E1); F, *Euprimates -Altanius* (zuby: F3) a *Notharctus* (lebka a postkrania: F2, F1) (© Bloch et al 2007).

Je zjevné, že systematická charakteristika primátů stále není uspokojivá, samozřejmě s výjimkou infrařádu *Euprimates*. Ta je ovšem taxonomicky dosti nestandardní, jedná se o *ad hoc* systematickou kategorii odpovídající kmenové kategorii PhyloCodu. V podstatě jde o sdružení polořádů *Strepsirrhina* a *Haplorrhina*, které se podle molekulární taxonomie oddělily již ve svrchní

křídě (kampánu) 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 systematiky konzistentní skupina, vznikají až koncem křídly.

Problémem ovšem je, že jeden ze žhavých kandidátů na nejstaršího známého primáta (tedy správně reprezentanta 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 nejstarobylejší známé formy primátů.

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

Obr. 3 –Nový model fylogeneze primátů založený na srovnávací analýze všech známých nálezů skeletů paleocenních primátů, srovnávací analýze s recentními primátům nejpříbuznějšími skupinami savců (*Euarhonta*) a molekulárně genetických odhadech pro divergenci jednotlivých skupin euarchontních savců a hlavních linií primátů. Nodus 1 představuje *Euarhonta*; Nodus 2 -*Primates*; Nodus 3 -*Euprimatiformes*; Nodus 4 -*Plesiadapoidea*; Nodus 5 – *Euprimates*. (© Bloch et al 2007).

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

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

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

Infrařád *Plesiadapiformes*

Všechny analýzy prokazují, že infrařád *Plesiadapiformes* v původním pojetí, tedy včetně plesiadapoidů a bez purgatoriidů je skupina jednoznačně polyfyletická (**obr. 3**). Většina čeledí, více či méně specializovaných, vytvářela velmi úspěšnou skupinu starotřetihorních savců. O zařazení plesiadapiformních čeledí do řádu *Primates* se diskutuje již dlouhou dobu, protože vedle mnoha často neobvyklých specializací mají *plesiadapimorfni primáti* (ve smyslu původní polyfyletické skupiny) množství velmi archaických, skutečně starobylých znaků, které spojují jak velmi archaické skupiny, s výjimkou purgatoriů, tak i skupiny příbuzné euprimátům. Jsou to například otevřená orbita a malý mozek s velkým čichovým lalokem. Tomu odpovídá i dlouhý vpřed vyčnívající skelet

splanchnokrania tvořící čumák podobně jako u hmyzožravců nebo hlodavců, archaická stavba basicrania a kostěného ucha a také dráčky, nikoliv nehty, na prstech rukou i nohou. I u nadčeledi *Plesiadapoidea* je totiž prokazatelný nehet, podle dosud dostupných fosilních dokladů, jen na palci ruky.

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

Faktem ale je, že pokud budeme považovat výsledky molekulárně genetických analýz za relevantní, tedy že ke vzniku moderních linií primátů, haplorrhinních a strepsirrhinních primátů došlo zhruba před 80 – 75 miliony lety ve velmi komplikované a relativně velmi rychlé adaptivní radiaci (trvala cca 3 - 5 milionů let) je otázka příbuznosti euprimátů a plesiadapiodů spíše formální. Proto je pro nás daleko důležitější jejich význam pro vysvětlení vzniku adaptací a znaků euprimátů, než samotná míra příbuznosti s liniemi poloopic, nártounů a vyšších primátů. Ostatně další problém je, že mnohé ze znaků v evoluci savců vznikaly paralelně na základě podobného, nebo i shodného, vývojového vzorce daného velmi podobnou strukturou determinujících genetických komplexů, například HOX genů. Toto je důležité předpokládat také pro evoluci jednotlivých linií primátů, kdy mnohé znaky vznikaly zjevně nezávisle.

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

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

Obr. 4 - Rekonstrukce způsobu života a ekosystému plesiadapiformních (*sensu lato*) primátů z pozdního Paleocénu severní Ameriky. Skupinka druhu rodu *Plesiadapis* žere ovoce na stromě, *Ignacius* pojídá exudáty na kmeni stromu. Zástupce rodu *Picrodus* se živí nektarem v koruně keře, *Chiromoide minor* žere semena na zemi a malý zástupce mikrosyopidů loví na zemi hmyz (© Fleagle 1998).

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.

Tab. 1 - Systematika plesiadapoidních primátů

Šystem. skup.	Rod	Perioda	Výskyt	Hmotnost	Zubní vzorec
<i>Plesiadapiformes</i>					
<i>Purgatoriina incertae sedis</i>					
Purgatoriidae	Purgatorius	raný paleocén	N.Am.	80	3.1.4.3
Micromomyidae	Micromomys	pozdní paleocén - raný eocén	N.Am.	10	
	Tinimomys	raný eocén	N.Am.	17	?/1.0.3.3
	Chalicomomys	raný eocén	N.Am.	12	
Microsyopidae	Navajovius	pozdní paleocén - raný eocén	N.Am.	32	?1.3.3/1.1.3.3 or 2.1.2.3
Toliapinidae??	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
Toliapinidae??	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	
	Myrmekomomys	raný eocén	N.Am.	17	
Polořád Plesiadapina					
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	
Palaechthonidae	Palaechton	střední - pozdní paleocén	N.Am.	160	2.1.3.3/2.1.3.3
	Plesiolestes	střední - pozdní paleocén	N.Am.	147-563g	probably 2.1.3.3/2.1.3.3
	Talpoenach	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	
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	
Picromomvidae	Picromomys	raný eocén	N.Am.	10	

Podřád Euprimataformes

Polořád Plesiadapoida

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

Nejznámější a zřejmě i nejlépe prostudovanou čeledí plesiadapoidů je čeleď *Plesiadapidae*. Nejlépe prozkoumaným a také potravně i velikostně nejvíce diverzifikovaným rodem je rod

Plesiadapis. Byla to skupina evolučně i ekologicky velmi úspěšná. Existovalo mnoho různých forem plesiadapidů lišících se velikostí i stupněm specializace. Některé jeho druhy byly velikostí dosti malé, jiné patřily mezi největší známé zástupce této skupiny.

Důležitá je čeleď *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 jde také o skupinu s relativně pokročilými znaky, zejména na postkraniálním skeletu. Tyto znaky zmíněnou skupinu původně řadily do velmi specializovaných skupin plesiadapiformních primátů, ale výzkumy z poslední doby ukazují, že se jedná o skupinu příbuznou euprimátům a důležitou pro pochopení jejich vzniku.

V poslední době byly nalezeny čelisti, lebka a skelet končetin rodu *Carpolestes*, které prokazují určité vazby s euprimáty, zejména podobností stavby skeletu končetin a rozvinutou ucho-povací 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 čeleď *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.

Šystem. skup.	Rod	Perioda	Výskyt	Hmotnost	Zubní vzorec
<i>Plesiadapiformes</i>					
<i>Purgatoriina incertae sedis</i>					
Purgatoriidae	Purgatorius	raný paleocén	N.Am.	80	3.1.4.3
Micromomyidae	Micromomys	pozdní paleocén - raný eocén	N.Am.	10	
	Tinimomys	raný eocén	N.Am.	17	?/1.0.3.3
	Chalicomomys	raný eocén	N.Am.	12	
Microsyopidae	Navajovius	pozdní paleocén - raný eocén	N.Am.	32	?1.3.3/1.1.3.3 or 2.1.2.3
Toliapinidae??	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
Toliapinidae??	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	
	Myrmekomomys	raný eocén	N.Am.	17	
Polořád Plesiadapina					
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	

Polořád Strepsirrhina - miniřád Adapiformes – první nepochybní strepsirrhinní primáti

Nejstarší zástupci euprimátů

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

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

Vznik a obecná charakteristika miniřádu Adapiformes

Postavení adapiformních primátů ve fylogenezi a jejich srovnání s nejstaršími haplorrhinními skupinami

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

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

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

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

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

Přesto je dnes nepochybné, že *Adapoidea* jsou součástí skupiny strepsirrhinních primátů, zatímco *Omomyoidea* reprezentují haplorrhinní primáty. Jsou však obecně příbuzní nártounům

a jejich přímá příbuznost k antropoidním primátům není zcela jednoznačná. V případě fylogeneze antropoidních primátů však stále zůstává mnoho nejasností a některé nové nálezy archaických antropoidů z jihovýchodní Asie mají znaky prokazující možnou příbuznost k adapidům. V případě, že antropoidní primáti vznikli dříve než ve středním eocénu, a vše ukazuje na to, že se strepsirrhinní a haplorrhinní primáti vyvíjeli paralelně přinejmenším od pozdní křídy, je pro některé nálezy obtížné stanovit fylogenetické vztahy, protože obě skupiny ještě nebyly výrazně diferencované. Proto čas od času jsou některé nálezy klasifikovány jako poloopice a později jsou považovány za příbuzné vyšších primátů.

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

Mají totiž některé podobné znaky a rod *Teilhardina* dokonce měl, jako jediný ze zástupců nadčeledi *Omomyoidea*, také čtyři premoláry, tak jako je mají adapoidi. Uvedené podobnosti jsou většinou podle všeho 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 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 postkranálního skeletu, že je třeba obě skupiny řadit do různých polořádů primátů, *Strepsirrhina* (*Adapoidea*) a *Haplorrhina* (miniřád *Tarsiiformes*, nadčeď *Omomyoidea*) a považovat je za málo příbuzné, prakticky nezávisle vzniklé skupiny.

Miniřád Adapiformes

Nadčeď *Adapoidea*

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

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

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

Čeď *Notharctidae* se dělí na dvě biogeograficky poměrně odlišné podčeledi, *Notharctinae* a *Cercamoninae* (*Protoadapidae*).

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

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

Obr. 5 – Rekonstrukce kostry adapoidního strepsirrhinního primáta z rodu *Smilodectes*, čeleď *Adapidae*. **Adapoidea** (typické znaky) – Lebka: malé řezáky a velké špičáky, dlouhé čelisti, malé očníce, *anulus tympanicus*; mnoho střižných lišt na premolárech a molárech; Končetiny: výrazné plošky na nehty na koncovém článku prstů (© Fleagle 1998).

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

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

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

System. skup.	Rod	Perioda	Výskyt	Hmotnost	Zubní vzorec
<i>Plesiadapiformes</i>					
<i>Purgatoriina incertae sedis</i>					
Purgatoriidae	Purgatorius	raný paleocén	N.Am.	80	3.1.4.3
Micromomyidae	Micromomys	pozdní paleocén - raný eocén	N.Am.	10	
	Tinimomys	raný eocén	N.Am.	17	?/1.0.3.3
	Chalicomomys	raný eocén	N.Am.	12	
Microsypidae	Navajovius	pozdní paleocén - raný eocén	N.Am.	32	?1.3.3/1.1.3.3 or 2.1.2.3
Toliapinidae??	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
Toliapinidae??	Avenius	raný eocén	Eur.	8	
	Microsyps	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	
	Myrmekomomys	raný eocén	N.Am.	17	
Polořád Plesiadapina					
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	
	Palaechthonidae	Palaechton	střední - pozdní paleocén	N.Am.	160
	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	
	Picrodontidae	Picrodus	střední - pozdní paleocén	N.Am.	40
	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.		
Infrařád Primatoformes					
Polořád Plesiadapoida incertae sedis					
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.
	Carpodaptus	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.,	75	?/1.0.2.3.

Polořád Haplorrhina

Nadčeleď Omomyoidea

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

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

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

Poměrně velké 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 očníce, navíc dost neprůkazné, samo o sobě není důkazem pro noční způsob života. Další otázkou je, zda se některé ze skupin nesespecializovaly podobně jako mirikiny, tedy nestaly se oportunistickými nočními primáty.

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

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

Paleoekologické analýzy naznačují, že omomyoidé měli jako skupina v průměru menší hmotnost ve srovnání s adapidy, což by ukazovalo na odlišné ekologické adaptace obou eocenních nadčeledí primátů. Podle některých badatelů jsou i tyto rozdíly ve velikosti těla důkazem o primárně nočním způsobu života omomyoidů. To by ovšem předpokládalo, že se obě nadčeledi vyvíjely převážně sympatricky, ve společenstvech, o čemž zatím neexistují žádné přesvědčivé fosilní doklady. Navíc mohl být rozdíl i charakteru potravních zdrojů, například pohyblivý hmyz a malé ovoce na tenkých větvích u omomyoidů, 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 jeho druhů (např. *T. belgica*, *T. asiatica*). Podle současných poznatků byl značně rozšířený a žil před 55 až 50 miliony lety v asijském, evropském a nějpozději i v severoamerickém regionu.

Mezi nelépe prostudované rody patří rody *Tetonius* (**obr. 6**) 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 *Omomys*, *Rooneyia* a *Macrotarsius*, jsou pokročilejší. Někteří autoři soudí, že v průběhu středního eocénu nahradili starobylější anaptomorfíny. Výjimku tvoří spodně eocénní rod *Steinius*, který má velmi archaické anaptomorfínům podobné znaky. *Omomyinae* byly velikostně i ekologicky výrazně diferencovanou skupinou.

System. skup.	rod	časová	oblast	hmotnost	zhrnutí
Plesiadapiformes					
Purgatoriina incertae sedis					
Purgatoriidae	Purgatorius	raný paleocén	N.Am.	80	3.1.4.3
Micromomyidae	Micromomys	pozdní paleocén - raný eocén	N.Am.	10	
	Tinimomys	raný eocén	N.Am.	17	?/1.0.3.3
	Chalicomomys	raný eocén	N.Am.	12	
Microsyopidae	Navajovius	pozdní paleocén - raný eocén	N.Am.	32	?1.3.3/1.1.3.3 or 2.1.2.3
Toliapinidae??	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
Toliapinidae??	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	
	Myrmekomomys	raný eocén	N.Am.	17	
Polořád Plesiadapina					
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	
Palaechthonidae	Palaechton	střední - pozdní paleocén	N.Am.	160	2.1.3.3/2.1.3.3
	Plesiolestes	střední - pozdní paleocén	N.Am.	147-563g	probably 2.1.3.3/2.1.3.3
	Talpoenach	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	
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.		
Infrařád Primatoformes					
Polořád Plesiadapoida incertae sedis					
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	33	

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. Nejstarobylejším rodem této skupiny je rod *Nannopitex*. Mezi nejznámější rody dále patří *Necrolemur* (obr. 6) a *Microchoerus*, který žil ještě ve spodním oligocénu.

Obr. 6 - Lebky dvou zástupců omomyoidních haplorrhinních primátů – rod *Tetonius* (vlevo), rod *Necrolemur* (vpravo), čeleď *Omomyidae* **Omomyoidea** (typické znaky) – Lebka: Velké řezáky a malé špičáky, krátké čelisti, velké ocnice, *tuba auditiva*; Malé druhy – zahrocené hrbolku na molárech, velké fylogeneticky mladší druhy – ploché moláry; Končetiny: prodloužený nárt (© Fleagle 1998).

Dvě nadčeledi nebo dva polořády?

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

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

Obr. 7 - Mapa rozšíření raných antropoidů od paleocénu do eocénu – detaily viz kladogram ve spodní části obrázku. Na obrázku je dobře vidět, že Asijská s Africkou deskou byly v tomto období odděleny velkou plochou oceánů a faunální výměna nebyla již možná. Tedy asijské i africké skupiny haplorrhinních primátů se musely vyvíjet nezávisle. © Jaeger, Marivaux

Vznik a raná evoluce vyšších primátů-miniřád *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 miniřádu *Anthropoidea sensu lato* s jednoznačně antropoidními znaky (tedy „*crown groups*“), vznikli mnohem dříve, než jsme předpokládali. Tedy ne ve středním oligocénu, jak se původně soudilo, ale nejméně o deset milionů let dříve ve středním eocénu. Větší část nejstarších nálezů antropoidních primátů však nepochází z nalezišť v mediteránní oblasti, jak dříve naznačovaly nálezy z Egypta a Arábie, ale z řady lokalit v jihovýchodní Asii (**obr. 7**). Problémem také je, že asijské nálezy jsou relativně početné a poměrně reprezentativní, zatímco nálezy africké jsou nečetné a mnohdy i málo průkazné.

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

Přestože za poslední roky přibýlo 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 mezi badateli vládou velké rozpory, jak tyto morfologické komplexy interpretovat, protože některé podobnosti s adapoidními primáty dokonce vzbuzují pochybnosti, zda všechny z nalezených druhů skutečně náleží do skupiny antropoidních primátů. To ukazují nedávné diskuse o statutu rodu *Pondaugia* z Myanmaru (Ross 2000, Ciochon 2002, atd.). Lze předpokládat, že někteří eocénní primáti z tohoto regionu, původně řazení do antropoidních primátů, mohou být vrcholovou větví eocenních strepsirrhinních primátů, tedy zástupci adapoidů.

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

Jejich 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 Tab. 4). První skupinu tvoří nepochybní zástupci čeledi *Eosimiidae*, a patří do ní rody *Eosimias* a *Bahinia*, jejichž jednotlivé druhy představovaly velmi malé primáty dosahující zhruba velikosti madagaskarských makiů (srovnej Vančata 2003a).

Příbuzným této skupiny je zřejmě i svrchně oligocénní *Phileosimias* z Pakistánu.

Druhou skupinu tvoří poměrně velcí primáti, rody *Pondaugia*, *Amphipithecus* a *Siamopithecus*, kteří dosahovali velikosti středně velkých makaků. Do stejné skupiny patří i nálezy rodu *Bugtipithecus* ze spodně oligocénních vrstev Bugti Hills v Pakistánu. Tato skupina je mnohými autory považována za samostatnou čeleď s velmi nejistým taxonomickým statutem, Vše nasvědčuje tomu, že se nejedná o antropoidní primáty. O tom, že Asie byla spíše doménou neantropoidních primátů, svědčí i fakt, že zde byli popsáni i adapoidní primáti z podčeledi *Hoanghoniinae*, a to konkrétně rody *Hoanghonius* a *Wailekia*, která je však někdy považována za antropoidního primáta. Otázkou je, zda se v případě sporných taxonů nejedná spíše o zástupce tarsiiiformní, 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 starobyklých znaků u nártounů. Proto nártouni a omomyoidea bývají někdy řazeni do společného miniřádu *Tarsiiformes* (Vančata 2003a), který je považován za sesterský taxon miniřádu *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 reprezenty skupiny z tohoto období), *Arsinoea kallimos*, *Catopithecus browni* (obr. 8), *Qatrania wingi*, *Serapia eocaena*, *Proteopithecus sylvie*, které bývají řazeny do tří nepříbuzných 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 možná reprezentuje noční skupinu primátů.

Obr. 8 - Lebka a zuby druhu *Catopithecus browni*, primáta z čeledi *Oligopithecidae* z eocéních vrstev naleziště Fayum v Egyptě. Pravděpodobně se jedná o nejstaršího předchůdce hominoidů, který měl mimo jiné zubní vzorec 2.2.2.3. (© Fleagle 1998).

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 reprezentanta typicky nočních primátů. Navíc výskyt jedné skupiny s nočním způsobem života neznamená, že celá skupina nejstarších afrických antropoidů byla nutně noční.

V poslední době se velmi často diskutuje o příčinách vzniku miniřádu *Anthropoidea* jako takového. Uvažuje se, že antropoidní primáti se od strepsirrhinních oddělili v důsledku vzniku denní predace, například na hmyz. Soudí se, že vedle přechodu na denní způsob života mohlo hrát ve formování antropoidů určitou roli také skákání. Tato hypotéza však může platit pouze za předpokladu, že nejstarší antropoidi žili v ekosystémech tvořených převážně krytosemennými rostlinami s dostatečným množstvím vhodného hmyzu. Pokud by se jejich potravou staly primárně málo pohyblivé formy typu larev, housenek apod., pak taková hypotéza ztrácí opodstatnění a platila by až pro evoluci vrcholových skupin antropoidních primátů. U těch však již prokazatelně existovala i adaptace na kvalitní rostlinnou potravu, byli podle všeho všežraví 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 miniřádu, pak jsou poslední dvě hypotézy analogické. V poslední době se jako jednoznačně nejvěrohodnější jeví hypotéza o zcela nezávislém vzniku antropoidních primátů. Předpokládá 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 strepsirrhinní znaky, které vyšší primáti nemají ani v nejmenším náznaku, a zároveň má některé znaky podobné. Podobné znaky mohly vzniknout jako důsledek podobné adaptace na predaci spojenou se skákáním, a další specifické znaky pak vznikly adaptací na lov v noci.

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

Nadčeď Propiiothecoidea

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

Čeď *Parapithecidae* – slepá větev nebo přímí předci vyšších primátů?

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

Obr. 9 - Rekonstrukce prostředí a fauny raného oligocénu z naleziště Fayum v Egyptě. Nalevo je propiioptekovitý primát, ve středu napravo parapiték. Vpravo lezou po stromech omomyid a pod ním adapoidní primát (© Fleagle 1998).

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 tibia 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 popsané jsou dva rody ze slavného egyptského naleziště Fayum (obr. 9), rody *Apidium* a *Parapithecus*.

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

V poslední době byla popsána řada nových nálezů rodu *Parapithecus*, dokonce jedna prakticky úplná lebka. *Parapithecus* měl kratší obličej než *Apidium*, a lišil se od apidia i v dalších znacích. Rod *Qatrania* je také poměrně dobře popsaný 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 Hominidea 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. Někteří autoři řadí nejstarší čeleď *Oligopithecidae* i mladší čeleď *Propliopithecidae* do stejné nadčeledi *Propliopithecoidea*, popřípadě *Hominoidea*, avšak eocénní oligopitéci mají některé velmi starobylé znaky, a proto někteří autoři toto zařazení zpochybňují.

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

Čeleď Oligopithecidae

Zástupci čeledi *Oligopithecidae*, rody *Catopithecus* (obr. 8) a *Oligopithecus*, pocházejí ze svrchního eocénu nalezišť v Egyptě (Fayum, viz. obr. 9) a Ománu. Jejich chrup je jak morfologicky, tak proporčně podobný spíše 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 fylogenetického pokračování.

Názor na oligopitéky podstatným způsobem změnil až nálezy jejich lebek. Lebka, dobře známá a popsána v případě rodu *Catopithecus*, má mnohem modernější rysy než nacházíme běžně u poloopic. V řadě znaků však ještě připomíná spíše parapitéky nebo dokonce širokonosé opice než katarhiní primáty. Nové analýzy však ukazují, že mnohé znaky na chrupu i lebce naznačují jistou příbuznost mladším a pokročilejším propliopitékům. Samostatnou otázkou je taxonomický status rodu *Proteopithecus*, který byl dříve řazen do čeledi *Oligopithecidae*. Tento rod má však nejméně 7 důležitých znaků na zubech, které jsou jasně příbuzné eocénnímu rodu *Eosimias*, ale zároveň některé znaky poměrně podobné širokonosým opicím. Do čeledi *Eosimiidae* nemůže být zařazen vzhledem k mnoha synapomorfniím antropoidním znakům, širokonosým opicím podobné znaky zase velmi zpochybňují jeho zařazení do čeledi *Oligopithecidae*. Někdy je řazen do samostatné čeledi *Proteopithecidae*, která je některými autory považována za skupinu blízce příbuznou širokonosým primátům.

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					
Spíše Prosimii	Amphipithecus	Střední - pozdní eocén	Burma, Myanmar	8600	2.1.3.3/2.1.3.3
Spíše Prosimii	Pondaugia	Střední - pozdní eocén	Burma, Myanmar	7000	2.1.3.3/2.1.3.3
Spíše Prosimii	Siamopithecus	Pozdní eocén	Thailand	6800	2.1.3.3/2.1.3.3

Parapithecoidea

Parapithecidae					
	Serafa	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

Hominidea

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. 4 - Systematika miniřádu Antropoidea – eocenní a oliocenní zástupci

,

Vznik platyrrhinních primátů

O počátečních fázích evoluce platyrrhinních primátů víme velmi málo a i to málo je spekulativní, protože nám schází fosilní doklady o evoluci platyrrhinních primátů. V případě rodu *Proteopithecus* by se mohlo podle některých badatelů jednat o pravděpodobného předka platyrrhinních opic, tedy příslušníka podřádu *Platyrrhina*, možná i příbuzného čeledi *Callithricidae*. Původ platyrrhinních opic je však stále nejasný (Fleagle 1998, Ross 2000, etc.) a nejstarší známé rody *Branisella* a *Szalotavus* (Tab. 5) staré 26 milionu let mají nejasné fylogenetické postavení. A tak se objevil i názor, že k adaptivní radiaci širokonosých opic nedošlo až po kolonizaci jižní Ameriky v oligocénu, ale 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.

Šystem. skup.	Rod	Perioda	Výskyt	Hmotnost	Zubní vzorec
<i>Plesiadapiformes</i>					
<i>Purgatoriina incertae sedis</i>					
Purgatoriidae	Purgatorius	raný paleocén	N.Am.	80	3.1.4.3
Micromomyidae	Micromomys	pozdní paleocén - raný eocén	N.Am.	10	
	Tinimomys	raný eocén	N.Am.	17	?/1.0.3.3
	Chalicomomys	raný eocén	N.Am.	12	
Microsyopidae	Navajovius	pozdní paleocén - raný eocén	N.Am.	32	?1.3.3/1.1.3.3 or 2.1.2.3
Toliapinidae??	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
Toliapinidae??	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	
	Myrmekomomys	raný eocén	N.Am.	17	
Polořád Plesiadapina					
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	
Palaechthonidae	Palaechton	střední - pozdní paleocén	N.Am.	160	2.1.3.3/2.1.3.3
	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	
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	

Tab. 5 - Systematika platyrrhinních anthropoidů – nadčeleď Ceboidea

Čeleď Propliopithecidae

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

Typický je například tvar prvních premolárů a zejména morfologie dolní stoličky s pěti hrbolky uspořádané do struktury podobné takzvanému Y- vzoru, charakteristické pro všechny zástupce velkočeledi *Hominidea*. Horní premoláry mají dva hrboly, stoličky jsou široké a čtvercovité a mají zřetelné, pro lidoopy typické lingvální cingulum. Je však třeba zdůraznit, že morfologie zubů

všech propliopitékovitých primátů, a to zejména pětihrbolová morfologie dolních molárů, je velmi archaická a je pravděpodobné, že se z takových zubů mohl vyvinout jak chrup miocénních lidoopů tak bilofodontní chrup úzkonosých opic (Vančata 2003 a, c). Na to, zda morfologie zubů opravňuje jejich zařazení skupiny do velkočeledi *Hominidea*, 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 čeleď *Oligopithecidae*.

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

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

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

Některé nalezené části skeletu končetin a trupu prokazují, že *Aegyptopithecus* byl větší než *Propliopithecus*. Oba rody žily v lesních ekosystémech (**obr. 10**) a všechny znaky 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, 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 příbuznou 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 vznikly v rámci oligocénní adaptivní radiace nejstarších vrcholových hominoidů.

Obr. 10. - Tři zástupci antropoidních primátů v jejich prostředí, jak bylo rekonstruováno ze středně oligocénních vrstev naleziště Fayum v Egyptě: nahoře zástupci čeledi *Propliopithecidae* – *Aegyptopithecus zexis* (nahoře nalevo) a *Propliopithecus chirobates* (nahoře vpravo); dole parapiithecid *Apidium phiomense* **Ve středu obrázku**: Rekonstrukce skeletu druhu *Aegyptopithecus zeuxis* – nalezené části skeletu jsou zobrazeny černě, lebky jsou známy mnohem lépe, bylo nalezeno několik téměř úplných lebek (© Fleagle 1998).

Evoluce antropoidních primátů v Miocénu

Evoluce předků hominidů v miocénu a vznik čeledi Hominidae

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

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

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

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

Prvním důvodem je to, že paleoantropologové neměli, a do jisté míry stále nemají, zcela jasno, jaké vlastnosti by skupina reprezentující nejstarší hominidy měla mít, respektive ve kterých morfologických komplexech by tyto znaky měly být nejlépe rozpoznatelné. Někteří badatelé tak sledují morfologii zubů, jiní morfologii obličejového skeletu a neurokrania, další pak 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 popsaných 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 byly doslova protikladné scénáře fylogeneze primátů v miocénu. V současné době je situace podstatně příznivější, i když některé dosti značné rozdíly v názorech, například na postavení prokonsuloidních lidoopů, stále přetrvávají. Z tohoto důvodu se budeme držet především faktů, na kterých se větší část odborníků shoduje, a které vytvářejí určitý logický celek.

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

Základní trendy v evoluci hominoidů

Vedle mikroevolučních procesů, například přírodního výběru, se ve fylogenezi organismů významně uplatňují také různé makroevoluční procesy (Vančata 2003 a, c). V 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 *Hominoidea* - tribus *Afropithecini*. Tyto morfologicky dosti odlišné skupiny byly dříve řazeny do společné čeledi *Proconsulidae*.

Podle mnoha badatelů, například Terry Harrisona a Davida Beguna (srov. Begun 2007), nejsou obě skupiny příliš příbuzné a prokonsuloidi ve skutečnosti představují skupinu archaických úzkonosých primátů. Laura MacLatchy (2004) například poukazuje na mnohé významné rozdíly mezi oběma skupinami, a to jak ve stavbě lebky a zubů, tak ve stavbě postkraniálního 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 *Hominidea*.

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

Obr. 11 -Pro hominoidy charakteristická pětihrbolková morfologie dolních molárů, tzv. Y-vzor neboli dryovzor: M – metakonid, P – protokonid, E – entokonid, H – hypokonid, Hl – hypokonulid (© Mazák 1979).

Základní charakteristiky velkočeledi *Hominidea*

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 starobylých. V tomto ohledu mají prokonsulovití mnohem více archaických, hominidům nepodobných, znaků. 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 nadčeď.

Horní vnitřní řezáky jsou výrazně větší než řezáky vnější, dolní řezáky jsou vesměs vysoké a většinou i dosti úzké. Špičáky jsou velké a sexuálně dimorfické, horní špičák je „ostřen“ prvním dolním premolárem. Horní premoláry jsou široké a bikuspidální, druhý dolní premolár má molárům podobný tvar (semimolární forma). Horní moláry mají čtvercový průřez, velký hypokonus a výrazné lingvální cingulum. Dolní moláry pak mají pět hrbolků charakteristicky uspořádaných do takzvaného dryo-vzoru, nebo Y-vzoru (obr. 10). Přes všechny starobylé znaky se toto morfologické uspořádání liší od oligocénních hominoidů, propliopitéků, a má všechny základní charakteristiky typické pro moderní hominoidy, včetně čeledi *Hominidae*. Morfologie ukazuje, že v potravě většiny druhů převládaly plody a jiné měkké části rostlin.

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

Pro většinu rodů nadčeledi *Proconsuloidea* jsou charakteristické také nevýrazné nadočnicové partie. Morfologie *regio frontalis* je u této skupiny velmi variabilní. Vnější kostěný zvukovod je plně vyvinutý. Mozek je relativně větší než u oligocénních lidoopů, je však stále ještě poměrně malý s některými archaickými znaky. Podobá se velikostí, v mnohém i tvarem, mozku současných úzkonosých opic. Mozeček spodně miocénních lidoopů 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 nespécializované stromové kvadrupedy. Stavba těla se daleko víc podobala nespécializovaným opicím než lidoopům. Prokonsulovití však měli ve srovnání s jakýmkoliv druhem opic relativně delší končetiny a kratší trup. Analýza kloubů končetin však ukazuje, že u některých druhů, možná dokonce i rodů, lze předpokládat zvýšený výskyt šplhání, případně zavěšování, u jiných zase vyšší výskyt pozemní lokomoce. Je téměř jisté, že žádný ze zástupců velkočeledi *Hominidea* již neměl ocas. Nejstarší hominoidi měli na postkranálním skeletu řadu moderních znaků, například znaky prokazující častou vertikální pozici trupu a šplhání. Středně miocénní a mladší hominoidi již měli morfologii v mnoha rysech podobnou moderním lidoopům. Znamená to, že také v morfologii kostry trupu a končetin prokonsuloidů a hominoidů existují zásadní odlišnosti. I když jsou fosilní nálezy kostí trupu a končetin poměrně vzácné a kostry jsou neúplné, je jasné, že mezi oběma skupinami miocénních lidoopů existují zásadní rozdíly na lebce zubech i postkranálním skeletu.

Terry Harrison se 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. Jak je

zřejmě z předchozí části, máme stále více dokladů pro významné odlišnosti mezi bývalými triby *Proconsulini* a *Afropithecini*, a proto je nejkorektnější, podle všech dostupných fosilních dokladů, tyto skupiny fosilních lidoopů řadit do odlišných nadčeledí (**obr. 12**).

Obr. 12 - Zjednodušené schéma evoluce hominoidů – původ gibbonovitých je stále nejasný – spojení s prokonsuly je však problematické, jinou archaickou skupinu velkočeledi Hominoidea však zatím neznáme. Dnes se předpokládá vznik sivapitéků až z pokročilejších hominoidů, nikoliv přímo z afropitéků (© Vančata – Anthropos).

Evoluce nadčeledi Cercopithecoidea

První zástupci nadčeledi *Cercopithecoidea* se objevují na počátku miocénu. Nejstarším

Šystem. skup.	Rod	Perioda	Výskyt	Hmotnost	Zubní vzorec
<i>Plesiadapiformes</i>					
<i>Purgatoriina incertae sedis</i>					
Purgatoriidae	Purgatorius	raný paleocén	N.Am.	80	3.1.4.3
Micromomyidae	Micromomys	pozdní paleocén - raný eocén	N.Am.	10	
	Tinimomys	raný eocén	N.Am.	17	?/1.0.3.3
	Chalicomomys	raný eocén	N.Am.	12	
Microsyopidae	Navajovius	pozdní paleocén - raný eocén	N.Am.	32	?1.3.3/1.1.3.3 or 2.1.2.3
Toliapinidae??	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
Toliapinidae??	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	
	Myrmekomomys	raný eocén	N.Am.	17	
Polořád Plesiadapina					
Paromomyidae	Paromomys	střední paleocén	N.Am.	210	2.1.3.3/2.1.3.3
	Ignacius	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	
Palaechthonidae	Palaechton	střední - pozdní paleocén	N.Am.	160	2.1.3.3/2.1.3.3
	Plesiolestes	střední - pozdní paleocén	N.Am.	147-563g	probably 2.1.3.3/2.1.3.3
	Talpoenach	střední paleocén	N.Am.	300	probably 2.1.3.3/2.1.3.3

kočkodanovitým primátem je rod *Victoriapithecus* pocházející z keňské lokality Maboko starý 18 milionů let. Viktoriapitéci mají velké množství archaických znaků a jsou řazeni do samostatné čeledi *Victoriapithecidae*. Moderní skupiny kočkodanovitých (Tab. 6) vznikají až ke konci miocénu. Jako

první se objevuje zhruba před 10 miliony lety severoafrický rod *Lybiapithecus*, řazený do podčeledi *Colobinae*. Nejstarším dobře doloženým zástupcem podčeledi *Cercopithecinae* je rod *Macaca*, který se objevuje v mediteránní oblasti ke konci miocénu. Na samém konci miocénu se pak vznikají další rody guerézovitých opic, nejznámější jsou rody *Mesopithecus* a *Dolichopithecus* z Evropy a Asie a africké rody *Colobus* a *Paracolobus*. Kočkodanovité opice se začaly bouřlivě rozvíjet v průběhu pliocénu a ve starším pleistocénu. Kromě dodnes žijících rodů, jako je *Papio* a *Theropithecus*, je třeba zmínit rod *Parapapio*, který je považován za předka mangabejů, a poměrně velký rod *Procynocephalus*, blízkého příbuzného makaků. Objevují se i obří formy kočkodanovitých jako rod *Dinopithecus* a *Simopithecus*, které v průběhu pleistocénu vymírají.

Tab. 6 - Systematika fosilních opic – nadčeled' Cercopithecidea Nejstarší bezocasí Hominidea

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

Nadčeled' Proconsuloidea

Nejstarší nálezy prokonsuloidů pocházejí ze staršího miocénu a jsou to 20 milionů let staré nálezy rodu *Proconsul* (**obr. 13**) z východní Afriky. Zástupci nadčeledi *Proconsuloidea* žili převážně ve spodním miocénu tedy zhruba od 20 do 17 milionů let. Mladší nálezy, například rod *Simiolus*, jsou systematicky sporné, ale některé ze středně a svrchně miocénních 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 70kg u druhu *Proconsul major*. Tato velikostní variabilita není jen mezirodová, ale i vnitrorodová, jak ukazují nálezy rodu *Proconsul*. Nejmenší z nich, druh *Proconsul heseloni*, byl jen o málo větší než gibbon siamang, *Proconsul africanus* a *P. nyanzee* byli o něco menší než samice šimpanzů a *Proconsul major* pak dosahoval téměř velikosti gorilí samice.

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

Obr. 13 - Rekonstrukce skeletu druhu *Proconconsul heseloni* (tmavě zbarvené části znamenají známé a popsané části skeletu tohoto druhu – později byla nalezena také pánev). Velmi dobře je patrná velmi archaická, opicím podobná kvadrupední stavba postkranálního skeletu; všichni starobylí hominoidi měli však ve srovnání s opicemi delší končetiny a kratší trup. Na lebce je nápadné zkosení obličejové části, nadočnicové valy jsou velmi malé (© Conroy 1997).

Nadčeled' *Hominoidea*

Čeled' *Afropithecidae* incertae sedis

Jak ukázaly nové analýzy a nové nálezy má skupina afropitékovitých repretujících hominoidů, tribus *Afropithecini*, některé specifické, hominidům podobné znaky na chrupu, které ve své kombinaci vytváří zvláštní mosaiku znaků starobylých 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* (**obr. 15**). Proto je jejich systematické zařazení stále předmětem diskuse, ale nejvhodnější bude jejich předběžné zařazení do samostatné čeledi *Afropithecidae*.

Obr. 14 -Rekonstrukce komunity fosilních spodně miocenních lidoopů z ostrova Rusigna v Keni z miocenních vrstev starých asi 18 milionů let: *Proconsul heseloni* (nahore vlevo); *Dendropithecus macinesi* (nahore vpravo); *Limnopithecus legelet* (uprostřed – chybná rekonstrukce – neměl ocas !!!); *Proconsul nyanzae* (dole na zemi) (© Fleagle 1998).

Postkranialní 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 pavíánů nebo šimpanzů.

Obr. 15 - Vlevo: Lebka afropitecina druhu *Afropithecus turkanensis* – dobře patrné je velmi archaická stavba obličejové části, chybění nadočnicových valů a moderně stavěné krátké a robustní premoláry a moláry (© Conroy 1997). Vpravo: femury rodu *Morotopithecus* (archiv autora).

Na základě výše uvedených znaků řadí Milford Wolpoff (1999) afropitéky dokonce již do čeledi *Hominidae*, a předpokládá, že *Afropithecini* nejsou s prokonsuly příbuzní. Podobný názor zastává, jak už jsme zmínili dříve, také Terry Harrison, který právě díky právě díky charakteru morfologie afropitéků dokonce považuje prokonsulovité primáty za zcela nepřibuzné moderním primátům a považuje je za přímé potomky oligocenních úzkonosých primátů. Většina paleoantropologů (Begun 2007) však afropitéky považuje za hominoidy široce ancestrální pro čeled' *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 morfologie afropitéka a morotopitéka bývá mnoha autory nadsazována. Ukazuje se však, že v každém případě se prokonsulovití a afropitékovití lidoopi liší v mnoha důležitých znacích, a tudíž se jedná o dvě fylogeneticky jasně odlišné skupiny (Benefit, McCrossin 2000, 2002, Begun 2007).

Čeled' *Afropithecidae* a jejich význam pro evoluci hominidů

Afropitéci (Tab. 7) by mohli být vhodnými kandidáty na prapředky hominidů za předpokladu, že budeme schopni vysvětlit mosaiku jejich odvozených, relativně moderních, znaků a znaků velmi starobylých, do jisté míry připomínajících oligocenní hominoidní primáty (propliopitéky). O těchto znacích se v odborných kruzích diskutuje. Mezi výrazné znaky naznačujícími možné příbuzenství s hominidy patří 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 morfologie 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 milionů let starý rod *Afropithecus* (*Heliopithecus*) (obr. 15). Velmi rozmanitá je středně miocénní skupina, kterou označujeme jako pokročilé afropitéky, kam patří rody *Equatorius* (*Kenyapithecus africanus*), případně *Nacholapithecus* (*Kenyapithecus africanus*) a jihoafrický středně miocénní rod *Otavipithecus*. Archaičtí afropitéci patří mezi vůbec nejstarší známé rody miocénních hominoidů. Pokročilí afropitéci pak žili mezi 16–13 miliony let na území dnešní západní a jižní Afriky v pozdním spodním miocénu a v celém miocénu středním.

Archaičtí afropitéci mají ještě řadu velmi starobylých znaků na lebce, zejména v oblasti čelní a poměrně malý mozek. Typické je nízké ustupující čelo a, přinejmenším u rodu *Afropithecus* (obr. 15), výrazná *crista sagittalis*. I když patří starobylí afropitéci mezi největší miocénní hominoidy, podobnost čelní partie afropitéka a egyptopitéka je nápadná, což prokazuje blízkou příbuznost nadčeledi *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 London College, 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 kvadrupední. 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* by měl být považován za validní samostatný rod čeledi *Afropithecidae* představující nejmenší afropitéky.

Obr. 16 -Vlevo: Fragменты maxily a mandibuly druhu *Kenyapithecus wickeri*, který byl v minulosti považován za africký druh rodu *Ramapithecus*. Již v osmdesátých letech však řada badatelů prokázala (srov. Fleagle 1998), že ramapitékus je ve skutečnosti polytypický rod, který je tvořen nejméně dvěma málo příbuznými rody *Kenyapithecus* a *Sivapithecus*, které nejsou nijak blízce příbuzné s hominidy. V tomto ohledu je *Sivapithecus* ještě méně příbuzný hominidům než je *Kenyapithecus* (© Szalay – Delson 1979). Vpravo: poměrně úplná kostra rodu *Equatorius*, rodu ze skupiny afropitéků, který je podle některých názorů blízký kenapitékům, a mohl by představovat předky hominidů (archiv autora).

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. Kamenem úrazu je, že je někteří primatologové považovali za potenciální předky pokročilejších, svrchně miocénních hominoidů, dryopitéků, a jiní se domnívali, že jde o pokročilé formy prokonsulovitých primátů. Třetí skupina je potom považuje za hominoidní skupinu blízce příbuznou hominidům, což je sice dobře podložený názor, ale obtížně interpretovatelný z hlediska systematického a fylogenetického, zvláště když víme, že okolo 16 milionů let 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* (**obr. 16**). Jedná se zčásti o nově objevené a popsané druhy a dokonce rody ze staršího středního miocénu, zčásti se ale jedná o fosilní materiál zařazovaný do rodu *Kenyapithecus*, většinou pak do druhu *Kenyapithecus africanus*, nikdy ale do druhu *Kenyapithecus wickeri*. Nálezy obou zmíněných rodů byly dříve považovány za druhy rodu *Ramapithecus*. Systematicky významné morfologické rozdíly mezi jednotlivými rody pokročilých afropitéků nejsou jednoznačné, a proto nemůžeme vyloučit, že později popsáný rod *Nacholapithecus* je pouze dalším druhem rodu *Equatorius*, nebo dokonce nebo dokonce všechny rody můžeme řadit do jediného rodu *Kenyapithecus*. To je ale velmi problematická varianta, protože rodový název *Kenyapithecus* musí být rezervován pouze pro středně 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 postkranálního skeletu, zejména zadních končetin, s počínající diferenciací funkce předních a zadních končetin. Přesto však na skeletu rodu *Equatorius* stále převládají znaky typické pro nespécializované 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 někteří badatelé nabádají k opatrnosti v interpretaci jeho systematického i fylogenetického postavení. Tato skupina paleoantropologů totiž zdůrazňuje tři fakta.

Zprvé, diferenciace funkce končetin mohla existovat už u nejstaršího rodu této skupiny, morotopitéka, a proto ji těžko můžeme považovat za jednoznačně progresivní znak. Za druhé, v morfologii rodu *Equatorius* se zachovalo, například ve srovnání s kenyapitékem, příliš mnoho archaických znaků než abychom ho mohli považovat za reprezentanta přechodové skupiny. Za třetí, doposud není dostatek přesvědčivých důkazů pro vytvoření nového rodu, ergo se nedá diskutovat ani o jeho specifickém fylogenetickém postavení.

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

Fylogeneze afropitéků je nicméně slučitelná s paleobiogeografickými modely evoluce hominoidů. Nejpravděpodobnější interpretace fylogeneze této skupiny je, že některé z forem archaických afropitéků typu *Afropithecus/Heliopithecus* migrovala na konci spodního miocénu do Evropy, zřejmě východní cestou přes oblast dnešního Turecka a Balkánu, kde vznikli první zástupci čeledi *Hominidae* například rod *Griphopithecus*. V Africe se pak vyvíjely jejich mladší formy, pokročilí afropitéci, a v Evropě vznikli nejstarší zástupci hominoidů – dryopitéci.

Fylogenetický původ dalších dvou nehominidních 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.

Nehominidní hominoidní čeledi - *Pliopithecidae* a *Oreopithecidae*

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

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

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

Podle všeho tato skupina vznikla ve spodním miocénu, ale její fylogenetický původ je dost nejasný. John Fleagle (1998) se například domnívá, že tato skupina mohla vzniknout přímo odštěpením z propliopitéků. Jiní badatelé zase soudí, že pliopitéci vznikli až v rámci první adaptivní radiace prokonsulovitých primátů na přelomu oligocénu a miocénu, tedy někdy mezi 18 až 26 miliony lety. Podrobná analýza 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 nadčeď velkočeledi *Hominidea* - nadčeď *Pliopithecoidea*.

Čeď *Oreopithecidae*

Zvláštní pozornost je v poslední době věnována čeledi *Oreopithecidae* reprezentovanou jediným známým rodem *Oreopithecus*. Tato čeď byla dlouhou dobu považována za velmi specializovanou a starobylou 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 starobylých znaků vedle znaků specifických a specializovaných, se můžeme domnívat, že šlo o fylogeneticky starobylou skupinu specializovanou na méně kvalitní potravu s adaptací na život v bažinatých ekosystémech nebo jejich bezprostředním okolí.

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

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

Hominoidea, Euhominoidea (Vančata)

Proconsuloidea (Harrison), miocéní lidoopi

Proconsuloidea	Rod	Perioda	Výskyt	Hmotnost	Zubní vzorec
Proconsulidae					
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
Hominoidea					
Afropithecidae					
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
	Otavipithecus	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

	Plesiopithecus	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
Hominidae					
	Kenyapithecus	střední - pozdní miocén	Africa	27000-41000g	2.1.2.3/2.1.2.3
	Pierolapithecus	střední - pozdní miocén	Europe		2.1.2.3/2.1.2.3
	Anoiapithecus	střední - pozdní miocén	Europe		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
	Chororapithecus	pozdní miocén	Europe		2.1.2.3/2.1.2.3
	Nakalipithecus	pozdní miocén	Europe		2.1.2.3/2.1.2.3

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

Mnozí badatelé ale stále považují oreopitéky za zcela specifickou skupinu svrchně miocénních hominoidů, u které se mohly mnohé znaky podobné dryopitékům vyvinout paralelně. Většina paleoantropologů a paleoprimateologů se dnes shoduje v tom, že oreopitéci nejsou archaickou skupinou, jejíž vývoj probíhal zcela odděleně od ostatních hominoidů, ale že se jedná

o specializovanou skupinu lidoopů, která podle všeho vznikla na konci spodního miocénu.

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

Čeď 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 nálezů ukazuje, že neexistují přesvědčivé doklady o tom, že hominidé vznikli v Africe.

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

Kenyapithecus podle všeho žil v lesostepních ekosystémech. Vzhledem k existenci jak řady archaických znaků, tak méně rozvinutého komplexu znaků hominidních, ale také z hlediska paleobiogeografického je otázka systematického zařazení kenyapitéků stále otevřená. Buď je možno je řadit do samostatné čeledi *Kenyapithecidae* a nebo do čeledi *Hominidae* a samostatné africké podčeledi *Kenayapithecinae*. V každém případě středně miocénních afrických kenyapitéků šlo o biogeograficky izolovanou skupinu afrických lidoopů, která v průběhu středního miocénu vyhybnula 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 ze spodně-středně miocénních lokalit v Evropě. Jeho přímými předchůdci mohli být předci kenyapitéků, kteří migrovali z Afriky na konci svrchního miocénu. V období okolo 16 milionů let se v Turecku také objevují nálezy hominidů představující nejstarší zástupce rodu *Kenyapithecus* (*K. kazili* – Keley et al. 2008). I tento fakt výrazně podporuje hypotézu o evropském původu hominidů, už proto, že další nálezy hominidů z Evropy jsou starší než nálezy kenyapitéků z Afriky.

Zdá se tedy, že kenyapitéci *sensu stricto* mají všechny atributy nezbytné pro jejich definitivní zařazení do 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. Izolaci kenyapitéků potvrzují nálezy 11,9 milionů let starého druhu *Anoiapithecus brevirostris*, který byl nalezen ve Španělsku. Tento evropský lidoop má některé homoplasické znaky

(paralelně vzniklé) podobné kenaypitékům.

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

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

O možném výskytu dryopitékovitých primátů v Africe vedou biogeografové a paleoekologové seriózní diskuse, protože o vývoji dryopitékovitých v Africe máme jen velmi kusé informace. Scházejí totiž jakékoliv významnější 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 čelistí. Většina badatelů zdůrazňuje, že převažují znaky archaické a že by se spíše mohlo jednat o přežívající archaickou skupinu afrických afropitékovitých nebo dokonce prokonsulovitých lidoopů (Begun 2007).

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

Někteří paleoekologové však poukazují na to, že se evoluce všech primárně pralesních druhů přesunula do jiných regionů, například do západní Afriky, kde však byly a jsou mnohem horší podmínky pro zachování fosilního materiálu. Lze tedy spekulativně také přepokládat, že miocenní lidoopi v Africe nevymřeli, 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 by výrazně méně úspěšná než v již výše zmíněných regionech (Evropě a Turecku), kde se odehrávala podstatná část adaptivních radiací této skupiny, které byly přinejmenším dvě. První souvisela s kolonizací Asie a druhá s rekolonizací Afriky.

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

Nejstarší zástupci podčeledi *Homininae* – trocha historie

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

To vedlo mnohé významné badatele k usilovnému a jednostrannému hledání „typicky“ hominidních znaků na straně jedné, ale k podceňování znaků archaických a také kontextu, ve kterém se progresivní znak nacházel, na straně druhé. Vznikly mnohé pozoruhodné teorie hominizace 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, bylo chybné.

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

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

V rozsáhlé revizi miocénních lidoopů pak američtí paleoantropologové Elwyn Simons a David Pilbeam (Simons, Pilbeam 1965) rozdělili celou skupinu miocénních lidoopů na dva rody, lidoopí rod *Proconsul* a hominidní rod *Ramapithecus*. Rekonstrukce čelistí ramapitéků dokonce naznačovala, že čelisti jsou relativně krátké a špičáky malé, tedy plně se shodovaly s tehdy předpokládanými znaky nejstarších hominidů. Mnozí badatelé předpokládali na základě těchto znaků u ramapitéků také bipedii. Již počátkem sedmdesátých let upozornil britský 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 raného 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 blízce příbuzný africkým a především západoasijským kenyapitékům, a to jak morfologií zubů, tak i stavbou postkraniálního skeletu. Jak na zubech, tak na doposud známých kostech postkraniálního skeletu grifopitéků je možno ještě nalézt řadu starobylých znaků. *Griphopithecus* je tedy podle všeho přímým dokladem o adaptivní radiaci dryopitéků ve spodním středním miocénu Afriky a jejich následné kolonizaci evropského regionu.

Velmi důležitý je nález poměrně úplné kostry druhu *Pierolapithecus catalaunicus*, který pocházející ze španělského Katalánska (Begun 2007). *Pierolapithecus* je středně miocénní lidoop starý téměř 13 milionů let s kombinací starobylých a velmi moderních znaků na lebce a zvláště pak na postkraniálním skeletu, který je prokazatelně přizpůsoben k lokomoci se vzpřímeným trupem, tedy k 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, některé znaky na lebce jsou dokonce podobné orangutanům, tedy *Pierolapithecus*

by mohl být prapředkem orangutanů.. 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. Pro tuto skupinu je typické množství apomorfních znaků, které se vyskytovaly pouze u asijských hominidů. U asijských sivapitéků se totiž vyvinulo několik specifických morfologických komplexů, které je podle některých názorů spojují s orangutany (Begun 2007). Podle jiných názorů vytvářejí sivapitéci 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. Většina badatelů soudí, že se nejedná o skupinu blíže příbuznou africkým hominidům. Podrobné analýzy ukazují, že blízká příbuznost sivapitéků k orangutanům je dosti problematická, nicméně existují některé znaky na lebce a zubech, které jsou společné orangutanům i sivapitékům (Begun 2007).

Pro asijské sivapitéky (obr. 17), kam řadíme rody *Sivapithecus* (případně i rod *Ramapithecus*) a *Gigantopithecus*, je typická velmi silná sklovina a chybějící cingulum. Vnitřní horní řezáky jsou výrazně větší než vnější, 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 lidoopy 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, což je patrné zejména na jejich zubech a čelistech.

Obr. 17 -Rekonstrukce obličejové části lebky asijského dryopitékovitého lidoopa rodu *Sivapithecus* (vpravo) asvrchně miocénního evropského lidoopa rodu *Ouranopithecus* z Řecka. Sivapitékus má poměrně úzkou tvář a velké vysoké očníce a v některých morfologických znacích se podobá dnešním orangutanům. *Ouranopithecus* má velmi širokou gorile podobnou tvář s poměrně malými okrouhlými očníci. V obou případech je však srovnání s recentními lidoopy zavádějící, protože u obou rodů stále převažují starobylé znaky nad moderními, a to zejména u sivapitéka (archiv autora).

Podobnosti sivapitéků k orangutanům jsou velmi problematické, zvláště proto, že mnohé znaky sivapitéků jsou založeny na charakteristikách jedné značně fragmentární a nekompletní lebky. Ani podobnosti morfologie premaxily sivapitéků a orangutanů, 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 disproportionálnímu zvětšování premolárů a zejména molárů u svrchně miocénních sivapitéků (srov. Begun 2007).

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

Ani molekulárně biologická data příliš nepodporují vznik orangutanů ze sivapitéků, protože v období svrchního miocénu, tedy před 10–8 miliony lety, kdy se předpokládá oddělení orangutanů od ostatních hominidů, byli sivapitéci už příliš specializovaní, což by znamenalo, že by orangutani museli vzniknout o něco dříve. Středně miocenní 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 miocenní kandidáty na příbuzné orangutanů, rod *Ankarapithecus* z Turecka a rod *Lufengpithecus* z Číny.

Nejstarší hominini a diferenciacie ponginů a homininů

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

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

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

z asijských dryopitékovitých lidoopů hovoří i fakt, že orangutan žil ještě ve svrchním pleistocénu po celé východní a jihovýchodní Asii.

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

Předci afrických homininů

Přestože dnes není pochyb o tom, že evropští dryopitéci patří mezi nejbližší příbuzné nejstarších afrických homininů, velkých lidoopů i lidí, rekonstrukce vzniku homininů je daleko obtížnější než rekonstrukce vzniku orangutanů. Hlavním důvodem je to, že zatímco doklady o evoluci subtribu *Hominina*, tedy naší lidské linie, jsou poměrně uspokojivé, v případě afrických lidoopů prakticky nemáme ani jeden 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 lidoopů a lidí, resp. předpokládanému oddělení gorily od linie šimpanzů a člověka, ale jsou natolik fragmentární, že jen těžko lze z tak neúplných fosilních dokladů vyvodit, jak vlastně vypadali skuteční předci afrických homininů.

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

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

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

Vždyť balkánské rody *Ouranopithecus* (obr. 17) a *Graecopithecus*, kteří jsou některými svými morfologickými charakteristikami (např. stavba obličeje) africkým lidoopům velmi podobní, pocházeli ještě ze svrchního miocénu a v mnoha jiných znacích se stále podobali svým nejbližším příbuzným, dryopitékům. Nálezy svrchně miocénních 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 svrchního, a že u nich došlo k výrazné druhové i funkční diferenciaci. Paleoekologové soudí, že na přelomu středního a spodního miocénu byla Evropa souvisle pokryta lesy, což bylo zřejmě jedním z důležitých faktorů vedoucích k rychlé a úspěšné kolonizaci Evropy nejstaršími hominidy a pliopitéky. V průběhu spodního miocénu pak došlo v důsledku klimatických změn, například ochlazení, k ústupu lesních ekosystémů z horských regionů, čímž došlo k rozdělení lesního pásma na menší lesní útvary podle největších horských masívů, jako jsou Pyreneje, Alpy, Karpaty, atd. To zřejmě způsobilo výraznější ekologickou i reprodukční izolaci jednotlivých populací a jejich speciací a specializací. Mohl to být i jeden z důležitých faktorů, který napomohl adaptivní radiaci lidoopů a následné kolonizaci Asie hominoidními lidoopy a rekolonizaci Afriky archaickými hominidy.

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

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

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

3D rekonstrukce lebek dryopitéků dokonce prokázaly, že tito miocénní lidoopi měli neurocranium už dost podobné moderním lidoopům, a také že dryopitéci měli relativně velký mozek, mezi 300 a 340 cm³. 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 (obr. 18), nesvědčí to o nějaké blízké příbuznosti s orangutany, ale spíš o možném stromovém způsobu života u některých dryopitéků spojeným se zvýšenou mírou šplhání. Jiné druhy dryopitéků však mají skelet přizpůsobený spíše k univerzálnímu stromově pozemnímu způsobu lokomoce podobně, jak jej známe u šimpanzů (Begun 2007).

Oba doposud nejlépe popsané druhy dryopitéků se zřejmě lišily adaptacemi lokomočního

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

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

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

Mezi možné příbuzné nejstarších předků člověka patří i poslední evropský zástupce dryopitékovitých, řecký lidoop *Ouranopithecus* (obr. 17) (někdy se uvádí jeho synonymum *Graecopithecus*). Rekonstrukce skeletu obličejové části prokázala, že tento lidoop se jak morfologií zubů, tak morfologií čelistí, a zejména stavbou obličejové části velmi podobá hominidům. Stavbou obličejové části, čelistí a morfologií řezáků a špičáků připomíná africké lidoopy, stavbou premolárů a molárů pak zase nejstarší hominini 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 miocénních hominoidů, prof. Todda Rae z London College, je však třeba podobnost obličejové části rodů *Ouranopithecus* a *Gorilla* chápat pouze jako určité vnější 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 hominina 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.

Obr. 18 -Vlevo: skelet druhu *Dryopithecus (Hispanopithecus) laietanus*. Typická je velmi dlouhá horní končetina a značně velký skelet ruky – stavba skeletu zřejmě odpovídala výrazně stromové lokomoční adaptaci tohoto druhu. Vpravo: Třírozměrná rekonstrukce lebky rodu *Dryopithecus*, k níž byly použity především nálezy dryopitéků z Maďarska. Tato rekonstrukce prokazuje, že lebka dryopitéka měla již řadu znaků dosti podobných hominidům, a to včetně velikosti mozku, která byla s hominidy srovnatelná (© Kohler et al. 2001).

Tab. 8 - Druhá systematika miocénních zástupců velkořádu Hominidea

System. skup.	Rod	Perioda	m.y. Výskyt	Locality	Hmotnost	Zubní vzorec
<i>Plesiadapiformes</i>						
<i>Purgatoriina incertae sedis</i>						
Purgatoriidae	Purgatorius	raný paleocén		N.Am.	80	3.1.4.3
Micromomyida	Micromomys	Perioda	Perioda	Výskyt	Hmotnost	Zubní vzorec
		pozdní paleocén - raný eocén		N.Am.	10	
<i>Plesiadapiformes</i>						
<i>Purgatoriina incertae sedis</i>						
Purgatoriidae	Purgatorius	raný paleocén		N.Am.	80	3.1.4.3
Micromomyida	Micromomys	pozdní paleocén - raný eocén		N.Am.	25	
	Niptomomys	raný eocén		N.Am.	35	?/1.1.3.3
	Uintamomys	raný eocén		N.Am.	45	17
	Chalicomomys	střední - pozdní eocén		N.Am.	12	8
	Avenius	raný eocén		N.Am. Eur.	12	8
Microsyopidae	Navayovius	pozdní paleocén - raný eocén		N.Am.	433-32	?/1.3.3/1.0.3.3
	Microsyops	eocén		N.Am.	1817g	2.1.2.3
Toliapinidae??	Berruvius	pozdní paleocén - raný eocén		N.Am. Eur.	350	25
	Arctodontomys	raný eocén		N.Am.	350	25
	Niptomomys	raný eocén		N.Am.	2015	35
	Craseops	pozdní eocén		N.Am.	2015	35
	Uintasorex	střední - pozdní eocén		N.Am.	45	17
Toliapinidae??	Metadelphus	raný eocén		N.Am. Eur.	2721	8
	Avenius	raný eocén		N.Am. Eur.	2721	8
	Myruekonomys	raný eocén		N.Am.	17	433-
	Microsyops	eocén		N.Am.	1817g	2.1.3.3/1.0.3.3
	Arctodontomys	raný eocén		N.Am.	350	25

Proconsuloidea

System. skup.	Rod	Perioda	Výskyt	Hmotnost	Zubní vzorec
<i>Plesiadapiformes</i>					
<i>Purgatoriina incertae sedis</i>					
Purgatoriidae	Purgatorius	raný paleocén		N.Am.	80
Micromomyida	Micromomys	pozdní paleocén - raný eocén		N.Am.	10
System. skup.	Rod	Perioda	Výskyt	Hmotnost	Zubní vzorec
	Niptomomys	raný eocén		N.Am.	17
	Chalicomomys	raný eocén		N.Am.	12
<i>Plesiadapiformes</i>					
					2.1.2.3
Toliapinidae??	Berruvius	pozdní paleocén - raný eocén		Eur.	25
	Niptomomys	raný eocén		N.Am.	35
	Uintasorex	střední - pozdní eocén		N.Am.	45
Toliapinidae??	Avenius	raný eocén		Eur.	8
	Microsyops	eocén		N.Am.	433-1817g
	Arctodontomys	raný eocén		N.Am.	350
	Craseops	pozdní eocén		N.Am.	2015

Proconsulidae

Hominoidea
Afropithecidae

Oreopithecidae

incertae sedis

Šystem. skup.	Rod	Perioda	Výskyt	Hmotnost	Zubní vzorec
<i>Plesiadapiformes</i>					
<i>Purgatoriina incertae sedis</i>					
Purgatoriidae	Purgatorius	raný paleocén	N.Am.	80	3.1.4.3
Micromomyidae	Micromomys	pozdní paleocén - raný eocén	N.Am.	10	
	Tinimomys	raný eocén	N.Am.	17	?/1.0.3.3
	Chalicomomys	raný eocén	N.Am.	12	
Microsyopidae	Navajovius	pozdní paleocén - raný eocén	N.Am.	32	?1.3.3/1.1.3.3 or 2.1.2.3
Toliapinidae??	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
Toliapinidae??	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	
	Myrmekomomys	raný eocén	N.Am.	17	
Polořád Plesiadapina					
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	
Palaechthonidae	Palaechton	střední - pozdní paleocén	N.Am.	160	2.1.3.3/2.1.3.3
	Plesiolestes	střední - pozdní paleocén	N.Am.	147-563g	probably 2.1.3.3/2.1.3.3
	Talpoenach	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	
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.		
Infrařád Primatoformes					
Polořád Plesiadapoida incertae sedis					
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	

Tab. 8 - (pokr.) Druhá systematika miocénních zástupců velkořádu Hominea

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 diverzifikace afrických lidoopů a homininů. Jedním z důsledků tohoto procesu byly 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 homininů

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

Dnešní lidoopi mají specializovaný kvadrupední způsob lokomoce, který jim umožňuje neobyčejně rychlý pohyb po zemi s vysokou schopností manévrovat, ale zároveň i velmi efektivní pohyb ve stromech. Předpokládáme, že takový pohyb se vyvinul už u předků šimpanzů, snad i u předků goril. To jim umožňovalo dobře využívat potravních zdrojů z obou pater lesních ekosystémů. Zároveň to však svázalo existenci této skupiny lidoopů, afrických šimpanzů a goril, s životem v různých typech stromových ekosystémů od pralesů až po suché lesostepi. Je ale také třeba zdůraznit, že adaptivní potenciál šimpanzů ukazuje, že předci dnešních afrických lidoopů (srov. Výzkumy šimpanzů v senegalské lokalitě Fongoli) mohli dlouhodobě přežívat i v poměrně nepříznivých aridních podmínkách.

Jak prokazují morfologické znaky skeletu všech doposud známých druhů 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 postkranálního skeletu, ale také ve tvaru báze lební, 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 s sebou samozřejmě přineslo mimo jiné i nutnost restrukturalizace a postupného zvětšování mozku a důležité změny v životní historii (zejména ve vývoji sociální struktury, reprodukce a ontogeneze) hominidů.

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 raných hominidů. Můžeme předpokládat, že nejbližší předci hominidů 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 postkranálního skeletu *rrorina* a analýza skeletu ardiopitéků a lebky sahelantropa, kteří mají na postkranálním skeletu adaptace na bipedii v její nejstarobylejší podobě, tedy málo výkonnou bipední lokomoci spojenou s částečně zachovanými schopnostmi pohybovat se ve stromech. Stavba báze lební i pánve však potvrzují, že u této skupiny hominidů jasně převažovala lokomoce s vertikální polohou trupu.

Můžeme tedy oprávněně předpokládat, že i archaičtí hominini podle možností a potřeby šplhali na stromy, už jen proto, že stromy jsou zdrojem dobře stravitelné potravy s vysokým obsahem energetických látek, jako jsou cukry, tuky a proteiny. Nepochybně mohli hominini využívat stromy jako ochranu před velkými pozemními predátory a také jako vhodné a bezpečné místo ke spánku. Současně je ale třeba zdůraznit, že bipedie nevznikla bezdůvodně a nutně musela hrát už u raných hominidů důležitou roli, potravní i sociální. Paleoekologické analýzy ukazují, že i stále se rozšiřující otevřenější ekosystémy mohly hominidům 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 hominini 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 hominidů mohly děti začít samostatně chodit nejdříve za půl roku, a i tak ještě nebyly schopny 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 postkraniálního 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 ardiopitěka 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 nepřeberné 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 nijak nepřipomínají lidskou párovou strukturu. V inovované verzi (Lovejoy 2009) pak Lovejoy tvrdí, že *Ardipithecus* 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!!!), tato hypotéza je silně spekulativní a zčásti 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 riziku (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 ardiopitéků a také jednoho druhu australopitéků (*A. sediba*). Bohužel, takové znaky nacházíme až u *Hominina* 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 Morisem a E. Morgainovou. 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 otevřenějších typech lesních ekosystémů, 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 psovité šelmy, možnost uštknutí jedovatými vodními hady, vodním hmyzem, atd.

Mnohé z teorií přepokládaly u nejstarších homininů existenci vlastností, které nade vše pochybnost vznikaly až mnohem později, až v dalším průběhu evoluce lidských homininů, 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 homininů objevilo charakteristické lidské dvojesovité prohnutí páteře, podélná a příčná klenba nožní, protože ke vzniku moderního lidského způsobu života zbývalo ještě několik miliónů 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 miocénních homininů, jak naznačují vlastnosti skeletu oreopitéků.

Další významnou překážkou pro zodpovězení této otázky je i to, že u skutečně prvních zástupců subtribu *Hominina* nemůžeme mít nikdy jistotu, zda je budeme vůbec kdy schopni identifikovat, a proto nemůžeme komplex znaků typický pro nejstarší homininy jednoznačně vymežit. To prokazují první analýzy skeletu ororina a ardiopitéka – 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 hominidi skutečně žili.

Je očividné, že v případě stavby těla, a tím i odpovídajících rysech skeletu nejstarších homininů, se jednalo o mozaiku znaků podobných jiným homininům (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 hominizacním procesu, zmíníme na tomto místě jen ty nejdůležitější aspekty možných příčin vzniku bipedie.

Zprvée, 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 je 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 homininů, 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 vyložené bipedních zástupců rodu *Homo*. Přesto však případná vyšší energetická náročnost bipedie raných hominina nebyla na překážku selekci bipedie, a to i vzhledem k tomu, že bipedie zatím sloužila k přemístování 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 u homininů byl podle všeho spojen nejvíc 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 který v neposlední řadě nepřinášel zbytečné riziko ani dospělým, ani dětem, u kterých ještě nebyla vyvinuta výkonná bipedie.

Bipedie musela vzniknout v ekosystémech, ve kterých nebyl extrémně vysoký predační 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 hominina (sahelantropa i ardiopitéka) byla prakticky stejně velká jako u šimpanzů. Musíme však předpokládat restrukturalizaci mozku

přínejmenším 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 hominina 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 prodlužování 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 dolních končetin je prokazatelné u arditopitěka a nepřímě 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 šplhání (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 sezonní 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 predáčnickému riziku. Výsledkem tohoto procesu pak byla 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, jak ji známe nebo předpokládáme u nejstarších hominina.

Evoluce afrických lidoopů

Bohužel, o evoluci afrických lidoopů můžeme říci jen velmi málo, a i to málo 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 arborealita 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 ardiditéka pocházejícího z roku 1994 (**obr. 19**). Hlavním důvodem těchto diskusí 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 miocenních lidoopů a jiné až u rodu *Homo*, a také to, že nálezy nejstarších homininů vykazují překvapivě archaické znaky, které jsme u nejstarších homininů nepředpokládali.

Obr. 19 - Skelet druhu *Ardipithecus ramidus*. Jedná se o poměrně úplný, ale velmi fragmentární skelet, který po rekonstrukci prokazuje, že ardiditéci byli vedle bipedie přizpůsobeni také k pohybu ve stromech. O tom svědčí stavba těla, kostra ruky i nohy s mírně zahnutými prsty i relativně úzká a vysoká pánev, ne nepodobná africkým lidoopům (© White at al. 2009).

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 hominina jsou stále nepříliš hojné a vesměs pocházejí z východní, případně i střední Afriky z období před 7–5 miliony let. Nejdůležitější jsou poměrně úplné nálezy rodu *Ardipithecus* z Hadaru v Etiopii z období mezi 5,8 až 4,4 milonů let, a více než 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 patří také zlomky čelistí z nalezišť Lothagam a Tabarin a dětský humerus z lokality Magabet. Tyto nálezy odpovídají stářím přelomu miocenu a pliocenu tedy 5,5–5,0 milionu let. Zmíněné nálezy nebyly zatím přiřazeny k žádnému taxonu, je však nejpravděpodobnější, že se jednalo o ardiditéky.

Šest milionů let starý nález hominida z Tugen Hills (*Orrorin tugenensis*) reprezentuje nepochybně jednoho z nejstarších zástupců podčeledi *Homininae*, a zároveň je i nálezem nejvíce kontroverzním. V současné době jsou nálezy opočlověka tugenického předmětem rozsáhlých diskusí. Někteří badatelé stále vyjadřují pochybnosti o správnosti jeho přímého zařazení do podčeledi *Homininae*, který obhajují jeho objevitelé, zdá se však, že jeho homininní zařazení je oprávněné.

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 hominina 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 milionů let, který byl zařazen do nového rodu a druhu *Sahelanthropus tchadensis* (**obr. 20**). Sahelantrop je nejstarší známý zástupce hominina s podivuhodnou mozaikou znaků podobných lidoopům, znaků šimpanzích, znaků relativně moderních, homininních, 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 spojnici 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 ardipitéků se podle všeho příliš nelišila od sahelantropa, protože po 3D rekonstrukci jsou tvar, stavba i velikost zubů u obou druhů velmi podobné (**obr. 21**). A zuby ardipitéků jsou také poměrně malé. Lebka sahelantropa je ovšem značně zdeformovaná a její tvar je i po 3D počítačové rekonstrukci stále jen rekonstrukcí ze značně deformovaného tvaru původního. To platí ještě více pro počítačovou rekonstrukci fragmentární lebky ardipitéků. 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 jako na nerekonstruované silně zdeformované lebce.

Obr. 20 - *Sahelanthropus tchadensis* – lebka z poloprofilu – nápadný je obrovský nadočnicový val a poměrně vertikálně stavěný obličej. Tento snímek byl ale zhotoven ve velmi pečlivě vybrané poloze, aby nebyly patrné značné deformace nalezené lebky (© www.nature.com)

Trojrozměrná CT rekonstrukce potvrzuje homininní status sahelantropa (obr. 21) a potvrzuje také předpokládanou „bipední“ pozici velkého týlního otvoru v centrální části báze lebni. Důležitý je také relevantní odhad velikosti mozku sahelantropa, který se nachází 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 lebni, 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 nejstarším nálezem potenciálního zástupce subtribu *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. Ten byl přiřazen k novému druhu *Orrorin tugenensis*. Jeho stáří je odhadováno zhruba na 6 milionů let.

Obr. 21 - Porovnání lebek ardipitéka (*nahoře*) a sahelantropa (*dole*). Lebky vykazují mnoho společných rysů ve stavbě obličejového skeletu i neurocrania, které je typicky dlouhé a nízké (© White et al. 2009, Zollikoffer et al. 2005).

Ani tento nález však není bez problémů a jeho homininní status je některými odborníky z řady důvodů zpochybňován, mimo jiné pro některé šimpanzům podobné znaky na zubech. Po ohlášení nálezu a jeho bombastické prezentaci v nejrůznějších médiích (vlastní odborná publikace se objevila až více než rok po ohlášení nálezu v médiích) měli mnozí badatelé k tomuto nálezu různé výhrady nebo přinejmenším rezervovaný postoj. Například ho považovali za poněkud mladší nebo špatně

datovatelný, anebo obecně problematický z hlediska jeho kontroverzních morfologických charakteristik. K pochybnostem přispěl i fakty málo podložený spekulativní názor autorů, že by se mohlo jednat o přímého předka rodu *Homo*. Vědecká publikace nálezu opočlověka tugenského v odborném tisku a následná diskuse potvrdila stáří i korektnost nálezu, 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 žádné skutečně jenoznačné důvody, proč považovat ororina za prokazatelného striktního *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 postkraniálního skeletu. Tedy vznik samotné bipedie, i kdyby se u ororina nakonec prokázala, ještě nutně neznamená jednoznačnou příslušnost k *Hominina*, 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 tugenského zůstává rozhodnutí, zda je možno považovat ororina za 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, který je ze všech starobyklých homininů bezkonkurenčně nejlépe doložený 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 ardidipitéků. Ještě starší forma ardidipitéka, 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 ardidipitéků, *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 ardidipitéků - 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 ardidipitéků, *A. r. kaddaba*.

Nálezy z Mille v Etiopii jsou naopak o něco mladší než původní nálezy *Ardipithecus ramidus*, tedy jsou datované o něco více než 4 miliony let a představují nejspíš přežívající formu ardidipitéků. Protože nemáme žádné nálezy postkraniálního skeletu z tohoto naleziště, nelze zcela vyloučit, že se nejedná o ardidipitéka, ale o nějakou přechodovou formu k australopitékům, nebo formu blízkou archaickému *Australopithecus anamensis*. Nové analýzy skeletu *A. ramidus* však ukazují, že to je málo pravděpodobné.

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

Nálezy ardidipitéků 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 (obr. 21). Má poměrně vertikálně stavěnou obličejovou část skeletu, poměrně dlouhou a nízkou mozkovnu, stejně jako sahelantrop. Velikost mozku ardidipitéka 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 obličejové ardidipitéka existují ještě velmi archaické znaky podobné miocénním hominidům.

Analýzy zubů ardidipitéků také prokazují, že *hominina* měli od samého počátku své evoluce již jasně redukované, i když stále viditelně přečnívající špičáky. Vedle toho ale nacházíme u ardidipitéka 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 *hominina*, včetně archaických australopitéků zásadně neměnily, což je v ostrém kontrastu k evoluci skeletu postkraniálního, kde se u australopitéků velmi výrazně projevuje adaptace na rozvíjející se *homininí* bipedii a specializaci na převážně pozemní způsob života.

Nanejvýš zajímavé jsou funkční a biomechanické analýzy skeletu ardidipitéka (obr. 20). Morfologické analýzy skeletu ardidipitéka, a také ororina, totiž ukazují, že *Ardipithecus ramidus* i *Orrorin tugenensis*, a zřejmě i všichni další nejstarší *hominina*, byli již přinejmenším v nezákladnějších charakteristikách přizpůsobeni k dvojnohé chůzi. Vedle znaků skeletu ardidipitéků, 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 stále relativně dlouhá a znaky na ruce ukazují na poměrně 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, i jisté uchopovací schopnosti, což dokumentuje částečně zachovaná, byť již ne výrazná, schopnost odtahovat (abdukovat) palec na noze. Tento adaptivní komplex prokazuje, že ardidipitéci museli mít lokomoci dosti odlišnou od dnešních šimpanzů. Toto překvapivě potvrzuje názor Prosta (Prost 1965), který vytvořil alternativní model vzniku bipedie založeného na stromovém pohybu výrazně odlišném od lokomoce žijících lidoopů. Z toho vyplývá, že lokomoce ardidipitéků nebyla kvadrupední, ale antipronográdní, a nutně zahrnovala

výrazný podíl bipedie zřejmě spolu s opatrným šplháním, přemostováním a sezením.

O bipedii ar dipitéka jasně svědčí také poloha týlního otvoru, který je posunutý vpřed, například ve srovnání se šimpanzem, a nachází se tak ve středu basikrania. Existenci bipedie u ar dipitéků podporují také stavba skeletu nohy i ruky a dalších částí postkraniálního skeletu. Dolní končetina byla již prodloužená, poměr délky končetin je proporčně odlišný od pozdějších homininů, protože ar dipitéci měli, podobně jako ororin, relativně dlouhou a masivní horní končetinu. Bohužel není zachován hrbol patní, který by prozrazoval stupeň rozvoje bipedie. Na femuru se však 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 hominině se rozvíjející soustavě gluteálních svalů, jejichž funkce byla 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 ar dipitéka i ororina dostatečně výkonná, ale zřejmě se nepodobala dvojnohé chůzi žádného ze žijících primátů. Objevitel ar dipitéka, americký antropolog Tim White, použil následující bonmot: *Chůze ar dipitéka se nejspíše podobala nějakému mimozemšťanovi, kterého můžeme vidět v barech ve filmech Hvězdné války*. Nové nálezy ar dipitéků 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 ar dipitéků z různých lokalit, které umožňují rámcově srovnávat také velikost postavy a způsob lokomoce ar dipitéků. 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 ar dipitéků, navíc byla v rozporu i s přechozími analýzami, které předpokládaly, že ar dipitéci 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 samce orangutana, mnohem více než u obézních nebo výrazně svalnatých lidí. Je to dokonce i v rozporu s názory samotných autorů (Lovejoy 2009), že ar dipitéci byli drobní a měli nevýrazný sexuální dimorfismus. Přepočtené údaje (Vančata in prep) 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 ar dipitéků by měly být stále předmětem diskuse – nová rekonstrukce stavby těla a proporcí končetin ar dipitéka (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 ar dipitéci nebyli přímou součástí evoluce člověka, a že prvním skutečně homininím předkem člověka, rodu *Homo*, byli až australopitéci. Nové nálezy ar dipitéků však spíše potvrzují hypotézu, že se jedná o skutečně nejstarší známé hominininy, kteří mohli být v okruhu předků australopitéků, i když ar dipitéci sami nemuseli být přímými předchůdci australopitéků.

Přestože někteří badatelé zůstávají ohledně významu ar dipitéků pro evoluci hominina skeptičtí, není pochyb o tom, že tento druh hominina je klíčový pro pochopení počátku celého hominizáčního procesu, a to bez ohledu na to, že byl ar dipitékus přímou součástí linie *hominina*

nebo nebyl.

Přes všechny nové a důležité poznatky však ještě zůstává mnoho nezodpovězených otázek. Jednou z nejdůležitějších je otázka, zda ardiopitéci 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 hominidé mají řadu společných rysů, a je téměř jisté, že se v základních charakteristikách podobali, měli poměrně velkou velikost mozku, odpovídající zhruba relativní velikosti mozku archaických australopitéků, byli relativně malí a nepříliš robustní. Bipédie byla nepříliš výkonná, jednak díky relativně dlouhým horním končetinám a zatím na bipedii méně adaptovanou pánev a stehenní kost a také 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 homininní dvojnohou chůzi. Nemůžeme tak vyloučit, že australopitéci vznikli mnohem dříve, než si myslíme. Vždyť před 4,2 miliony let již žilo několik plně bipedních druhů australopitéků ve východní i jižní Africe.

Evoluce raných homininů - australopitéci

Vznik a fylogeneze australopitéků

Vznik australopitéků

Otázka vlastního vzniku australopitéků je stále otevřená. Jisté je, že explicitní adaptace na bipedii spojené se zásadní přestavbou postkraniálního skeletu australopitéků není kompatibilní s morfologií skeletu ar dipitéků. Samozřejmě nemůžeme vyloučit, že *Ardipithecus (ramidus) kaddaba*, tedy nejstarší forma ar dipitéků, nemohl být blízký předkům australopitéků, ale znamenalo by to, že část populace ar dipitéků 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 hominina s morfologií postkraniálního 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 homininů, 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 častěji 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 hominina jen vzdáleně. Je samozřejmě korektní připustit i možnost, že některé z těchto znaků jsou homoplasie, tedy znaky vzniklé paralelně. Jiné komplexy znaků pak podle všeho reprezentovaly adaptace typické pouze pro rané 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 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 znaky 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 femuru 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 pliocénních 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 častějšímu využívání stromového patra ekosystémů. U mladších skupin australopitéků má skelet nohy i ruky modernější charakter morfologie, který prokazuje, že pokročilí 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, jak je tomu třeba u ororina. Tito australopitéci neměli nijak velký mozek. Jejich mozek se relativní velikostí výrazně nelišil od archaických homininů nebo šimpanzů, a podle všeho se jeho relativní velikost příliš neodlišovala 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 nasvěd-

čuje tomu, že archaičtí australopitéci vznikli rozsáhlou adaptivní radiací zhruba před 4,5 miliony let, tedy v období kdy žijí poslední zástupci archaických homininů - ardiopitéci.

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 v ničem nepodobá archaickým homininům nebo africkým lidoopům. Tato skupina, jak se ukazuje, zahrnuje dva typy australopitéků.

První 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 s předchůdci rodu *Homo*, v rámci adaptivní radiace homininů ve středním pliocénu.

Shrneme-li, pak podle současných poznatků se australopitéci 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 poskraniálního 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 Sterkfontain a fragmenty lebky a postkraniálních kostí z naleziště Sterkfontain - Jacovec v jižní Africe (**Obr 22**). Velmi důležitý je i nález postkraniálního skeletu vysokého jedince (cca 155 cm) z Woranso-Mille v Etiopii.

Typickými znaky této skupiny byly prognátní obličej a dlouhé čelisti, mírně přečnívající špičáky, často se vyskytující diastéma, a také středně velké premoláry i moláry, relativně zvětšené ve srovnání s ardipitéky (**Obr 23**). 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. Tyto znaky existovaly v různých proporcích se znaky pokročilými, typicky homininými. Obličejový skelet byl poměrně robustní a skosený vpřed, 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 existovaly 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. Otázkou je, 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 jak poměrně dlouhá stehenní kost, tak 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 nevyklučují, že určité morfologické znaky naznačují, že by předkem australopitéků mohl být i nespecializovaný kotníkochoodec. Analýzy skeletu trupu i končetin ardipitéka 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 (obr. 22). 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.

Obr. 22 - Femury *Australopithecus sp.* z jihoafrického naleziště **Sterkfontain – Jacovec** staré 4,2 milionu let. Tyto femury, i další části skeletu, mají znaky prokazující rozvinutou bipedii a jednoznačně pozemní způsob života (archiv autora).

Obr. 24 - **Vlevo:** Základní adaptace postkraniálního skeletu archaických australopitéků na bipední lokomoci. **Vpravo:** Základní starobylé znaky postkraniálního skeletu archaických australopitéků, které mohly souviset s jejich stromovými aktivitami (© Hulačová, Telecká - podle Conroy1997).

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 nepřiliš 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.

Obr. 23 -Schematické zobrazení maxilly (vlevo) a mandibuly (vpravo) archaických australopitéků. Dobře jsou patrné poměrně velké špičáky a dlouhé čelisti, znaky typické pro všechny archaické australopitéky, především však pro *A. anamensis* a *A. afarensis* (© Conroy)

Australopithecus anamensis

Nejstarobylejším, 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 se tento komplex znaků nepochybně 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 holenní 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 by se mohlo jednat spíše o starobylejší verzi stejného druhu, tedy *A. afarensis*, či bezprostředního předchůdce *A. afarensis*. Tyto názory však velmi zpochybňují nedávné nálezy z etiopské lokality Fejej, i některé nové nálezy z Afaru, 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 milionů let, spíše dobrým dokladem o velmi úspěšné adaptivní radiaci archaických australopitéků, než reprezentantem předků afarských a dalších archaických 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 ardiopitékovi, což je zvlášť 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.

Obr. 25 -Mapa nejdůležitějších nalezišť australopitéků z pliocénu a spodního pleistocénu Afriky. U všech nalezišť jsou označeny také nalezené druhy (P. -*Paranthropus*, K -*Kenyanthropus*). Vpravo dole je schematická mapka udávající polohu lokality Malapa (*A. sediba*) (z archivu autora).

O rozdílech na postkranialním 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 (**obr. 24**). Analýza kostry nohy (Ward et al. 2011) však jednoznačně prokázala pokročilou adaptaci nohy na bipední lokomoci. To znovu otevírá diskusi, 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, například

takové připomínající ardipitěky, se u afarských australopitéků nikdy nevyskytovaly. Podle posledních analýz nálezů archaických australopitéků z jednotlivých lokalit z východní Afriky se také afarští australopitěci 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 australopitěcích pocházejí z Etiopie, především z oblasti **Hadar**, která se nachází v regionu řeky Awash. Většina nálezů pochází z různých lokalit severně od této řeky (**obr. 25**).

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 sku-piny reprezentují nálezy z nalezišť **Belohdelie** a **Fejej** (4 – 4,2 milionu let), nejmladší pak jsou z lokality **Omo**. Velký význam získávají stále četnější 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 australopitěčí samici, avšak samici téměř trpasličího vzrůstu, a to i na australopitěky (**obr. 26**). 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 australopitěci 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** -Obr. 26), 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 postkraniálního. 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*.

Obr. 26 - **Vlevo:** – Skelet samice Al 288 (Lucy) ve dvojnohé pozici a jeho porovnání se skeletem současného člověka (tmavé části jsou zachované části skeletu Al 288). Vedle značných rozdílů velikostních, Lucy je jedním ze dvou nejmenších doposud popsáných australopitéků, jsou dobře patrné i rozdíly proporcionální, relativně dlouhý trup a horní končetiny a poměrně krátké končetiny dolní. Také je nápadný rozdíl ve velikosti neurokrania u člověka a archaických australopitéků – mozek archaických australopitéků byl jen nepatrně větší než u šimpanzů (Vančata 1996, 1997) (© Conroy 1997). **Vpravo:** lebky a čelist *A. afarensis* (**zhora**): AL 444 (lebka velkého samce), AL 288 (lebka velmi malé samice), Al 200 (mandibula s velmi dobře patrným vyčnívajícím špičákem (archiv autora).

V roce 2006 byl popsán dosti úplný skelet dítěte z naleziště **Dikika**, jižně od řeky Awash, včetně relativně úplné lebky (Alemseged et al 2006) (**obr. 27**). 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 dalších 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. Tento nález spolu s nálezem čtvrtého metatarsu AL 333-160 (**obr. 28**) prokazujícího plně rozvinutou bipedii ukazují, že mnohé naše představy o archaických australopitécích byly přinejmenším zkreslené a zaujaté.

Obr. 27 -Lebka asi tříletého dítěte **DIK-1-1** druhu *A. afarensis* známá jako „Malá Lucy“ (Lucinka) z etiopského Afaru, lokalita Dikika (© Alemseged et al. 2006)

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 (**obr. 29**). 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* (lokalita jižní Lomekwi), příliš jasný ani jejich druhový statut, i když příbuznost s *A. anamensis* je málo pravděpodobná.

Obr. 28 - Nález části skeletu nohy *Australopithecus afarensis* AL 333-160 představující levý čtvrtý metatarsus. Tento nález je zvláště významný, protože dokazuje – viz schematicky na obrázku - existenci výkonné bipedie s člověku podobnými biomechanickými charakteristikami u *A. afarensis* (© Ward et al 2011).

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 (Obr 25).

Velmi důležité, i když velmi fragmentární, nálezy pocházejí ze střední Afriky, z území republiky Čad (lokalita *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 (obr. 25), 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).

Obr. 29 - Snímek stop z tanzánské pliocénní lokality Laetoli (vzadu na snímku je americký antropolog Tim White). Tento slavný nález stop australopitéků zachovaných v sopečném popelu je jedním z mála přímých dokladů o bipedii australopitéků. Dodnes se o nich vedou odborné diskuse, jejichž cílem je maximálně věrně zrekonstruovat dvojnohou chůzi australopitéků. Odborníci se dodnes na mnoha detailech nemohou shodnout. Dnes je jasné, že lokomoce australopitéků byla dvojnohá a výkonná, ale že se díky odlišným proporcím těla u australopitéků v mnoha aspektech lišila od chůze současného člověka (z archivu autora).

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 bezpochyby 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* (obr. 22), jejichž stáří rovněž přesahuje 4 miliony let. Na lebce nacházíme vedle znaků typických pro archaické australopitéky, i některé velmi archaické, šimpanzům podobné, znaky. Naopak postkraniální skelet má některé znaky odvozené, odlišné do jisté míry od afarských australopitéků. Zvláště nápadný je dlouhý krček femuru (obr. 22), který je podobný mladším formám jihoafrických australopitéků.

Kenyanthropus platyops – překvapivý nález z východní 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 lícní 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 raných 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 raných 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 raných forem rodu *Homo* je stále velmi intenzivní a řada badatelů druh *Homo rudolfensis* vůbec nepovažuje za 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 platypus*. 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 je 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.

Obr. 30 - Schéma ekologických změn v průběhu pliocénu a vznik jednotlivých typů homininů. Na počátku evoluce homininů spíše převažovaly pralesní a lesostepní ekosystémy, ve kterých také žili hominini. Ve středním a mladším pliocénu pozvolna vznikají otevřenější ekosystémy a ke konci pliocénu, v období mezi 3,0 a 2,6 milionem let, dochází k rychlému vzniku rozsáhlejších polootevřených a otevřených ekosystémů, a to zřejmě rychlým a výrazným ochlazením a vysušením klimatu. V tomto období vznikají robustní australopitéci, různé formy „gracilních“ australopitéků s člověku podobnými znaky a rod *Homo*. Podle Cerlinga a kol. (Cerling et al 2011) však australopitéci i první formy rodu *Homo* žili spíše v mosaikových ekosystémech typu savan a lesostepí. K dalšímu výraznému „chladovému“ pulzu dochází také před 1 milionem let, tedy v době kdy *Homo erectus* kolonizoval svět (© Conroy 1997).

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 začalo výrazně měnit klima (**obr. 30**), 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*, tedy paviani, dželady a mangabejové. 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 s nimi mnoho společných znaků. Vznik robustních australopitéků (**obr. 31**) 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.

Obr. 31 - Schéma vzniku a vývoje kostěných „pilířů“ u robustních australopitéků. Ze schématu vyplývá, že rozvojem této biomechanické úpravy žvýkacího aparátu se výrazně zvyšuje síla sevření čelistí a tím i schopnost pojidat či drtit tvrdou potravu, například ořechy a semena. V poslední době byla zpochybněna existence „robustních“ znaků u *A. africanus* (viz text) a také není jasné, jakou potravu robustní australopitéci jedli, tvrdé složky totiž zřejmě nebyly většinou součástí jejich potravy (© Conroy 1997).

Obr. 32 - Lebka **Sts 5 (vpravo dole)** samice australopitéka z jihoafrické lokality Sterkfontain druhý nález australopitéka druhu *Australopithecus africanus* z jižní Afriky (první nález dětské lebky z **Taung, vlevo dole**) a vůbec první nález dospělého hominina, který nepatřil do rodu *Homo*. Tento nález fosilizované lebky známý pod názvem Mrs. Ples byl středem pozornosti paleoantropologů po několik desetiletí a stal se prvním důkazem o existenci starobylých, člověku méně podobných než byly nálezy homininů z Asie. Lebka *Australopithecus sp.* **Stw 252 (vlevo nahoře)** představuje archaického australopitéka s velkými špičáky, ale také s některými rysy velmi blízkými *A. africanus*. Nález lebky samce druhu *A. africanus* **Stw 505 (vpravo nahoře)** má poměrně velký mozek (505 – 515 cm³) a naznačuje, že u *A. africanus* mohl existovat poměrně velký sexuální dimorfismus. Lebka **Taung (vlevo dole)** je lebka asi tři a půlletého dítěte z jihoafrického naleziště Taung. Jedná se o historicky první nález australopitéka a starobylého hominina jako takového. Nález z roku 1924 vzbudil desítky let trvající diskusi, která skončila až v osmdesátých letech minulého století. (© Johanson – Edgar 1996).

Moderní CT analýzy však prokázaly pravděpodobný monofyletický vývoj robustních australopitéků (Villmoare, Kimbel 2011). Tyto analýzy prokázaly, na rozdíl od starších názorů (např. Conroy 1996), že spodně pliocénní *Australopithecus africanus* se stavbou skeletu obličeje podstatně lišil ode všech ostatních robustních australopitéků (**obr. 32, 33**).

Obr. 33 - Částečně zachovalý skelet **Sts14**, zejména pánev a stehenní kost, byly prvními důležitými důkazy pro existenci výkonné bipedie u australopitéků (archiv autora).

Tudíž lze předpokládat, že nebyl předkem robustních australopitéků, a jihoafričtí i východoafričtí robustní australopitéci vznikli ze starobylé formy robustních australopitéků podobné *Australopithecus aethiopicus* (**obr. 34**) 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 diskuse o nejstarších zástupcích rodu *Homo*. To by prokazovalo, a výzkum *A. sediba* to potvrzuje 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.

Obr. 34 - Lebka **KNM-WT 15 000** - holotyp druhu *Australopithecus aethiopicus*. Tato lebka, nazývaná Černá lebka (Black Skull – byla nalezena ve vrstvách bohatých na minerály), má některé znaky typické pro robustní australopitéky, například sagitální hřeben, široké jařmové zuby a velké premoláry a moláry a robustní čelisti. Má však také řadu znaků typických pro australopitéky archaické, jako je velmi malý mozek a šikmý, vpřed směřující obličej (srov. Wolpoff 1999) (z archivu autora).

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* vykazuje 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 u robustních australopitéků i raných zástupců rodu *Homo*.

Jak ukazuje stavba lebky, a zvláště pak zubů, robustní australopitéci se postupně ekologicky 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 neurokranium, nejen však samotným zvětšováním mozku, ale také vývojem mohutných kostních struktur a hřebenů.

Podle původního názoru měly existovat dvě paralelní evoluční linie, linie robustních australopitéků a linie předků a nejstarších zástupců rodu *Homo*. Dnešní fosilní doklady však jednoznačně prokazují, že se rozhodně nejednalo o prostou diverzifikaci, ale podle všeho vznikly tyto nové evoluční linie homininů adaptivní radiací na přelomu pliocénu a pleistocénu, tedy před cca 2,6 milionu 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 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 obličeje, a relativně se zkracují končetiny horní. Celá kostra se stává štíhlejší, postava se zvětšuje jak co do výšky, tak i co 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* (**obr. 35**). 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 – Obr. 34). Někteří badatelé se však domnívají, že předchůdcem robustních australopitéků mohli být jihoafričtí gracilní australopitéci druhu *A. africanus* a *A. aethiopicus*, který 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. přechodovou či archaickou formu (obr. 32, obr. 33), jejíž fylogenetické vztahy jsou zatím nevyjasněné.

Obr. 35 - **Vlevo:** Srovnání dvou druhů robustních australopitéků – jihoafrického druhu *Australopithecus robustus* a východoafrického druhu *Australopithecus boisei*, někdy označovaného jako hyperrobustní australopitéci. Oba druhy si byly nepochybně podobné, ale *A. boisei* měl méně výrazné kostěné hřebeny a vertikální, plochý obličej, mohutnější čelisti a široké, mírně vpřed prominující jařmové oblouky, doslova obrovské stoličky (až 2 x 2 cm) a větší zuby třenové a řezákům podobné špičáky (© Conroy 1997). **Vpravo:** Lebka samce druhu *Australopithecus robustus* **Sk 48 (vlevo nahoře)** z jihoafrické lokality Swartkrans. Dobře patrné jsou typické znaky jako sagitální hřeben, široké jařmové oblouky, velký plochý obličej a mohutné čelisti (© Johanson – Edgar 1996). Lebka **DNH 7 (Euridice -vlevo dole)** – lebka samice druhu *Australopithecus robustus* z naleziště Drimolen v jižní Africe. Byla nalezena spolu s mohutnou, téměř jistě samčí mandibulou DNH 8 (Orpheus). Tato lebka prokazuje, že samice robustních australopitéků totiž neměly sagitální hřeben a byly mnohem menší než samci (archiv autora). Lebka samce **Olduvai Hominid 5 – Louskáček (OH-5 - Nutcracker – vpravo nahoře)** představuje vůbec první nález australopitéka (*Australopithecus boisei*) z východní Afriky. Tato samčí lebka, která sestává ze dvou oddělených částí a reprezentuje znaky typické pro hyperrobustní australopitéky – má nápadný sagitální hřeben, mírně vpřed přečínající jařmové oblouky, plochý, téměř vertikální obličej a mohutné stoličky (© Johanson – Edgar 1996). Lebka samice *Australopithecus boisei* **KNM-ER 732 (vpravo dole)** nalezená na lokalitě Koobi Fora na východním břehu jezera Turkana v Keni. Jedná se s největší pravděpodobností

o lebku samice. Stejně jako Euridice (DNH-7) z jižní Afriky je tato lebka menší než samčí a nemá

sagitální hřeben. Má však také poměrně plochý obličej (ale menší a méně vyčnívající jařmové oblouky) a mohutné stoličky (© Johanson – Edgar 1996).

V každém případě byla pro celou skupinu robustních australopitéků 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 (obr. 35). 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 (obr. 35). 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 vyložené 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 obličej, 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 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 obličeje – jsou pouze vnějškově podobné robustním australopitékům (obr. 32). Například čelisti i zuby třenové a stoličky jsou mírně zvětšené, ale zdaleka nedosahují olbřímích rozměrů pozdějších robustních australopitéků. V některých znacích, jako je stavba obličeje, 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 postkraniálního, například dvě částečně zachovalé kostry (obr. 33). Některé analýzy kostry trupu a končetin naznačují, že gracilní australopitéci mohli být méně specializovaní, než fylogeneticky mladší robustní australopitéci, a že jejich stavba těla je 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 dána 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 postkraniálního skeletu, příliš nelišili. Zatím toho víme poměrně málo o pohlavních rozdílech u gracilních australopitéků, i když nález lebky samce *Stw 505* (Mr. Ples – Obr. 32) 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 osteo-donto-keratickou kulturu, tedy prakulturu tvořenou částmi skeletu nebo rohy a parohy zvířat. Tito hominini byli, stejně jako většina raných homininů, zřejmě všežraví, 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 milionu let, některé nálezy však mohou být i mladší až do 2,5 milionu 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 lokality 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 milionu 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 jeskynním 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** (obr. 32), 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 milionu 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 diskuse, 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 (obr. 34) 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.

Nálezy 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** – Obr. 34), 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 mozkoven 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 obličeje 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, často s různými druhy rodu *Homo*, společně žily více než jeden milion let.

Australopithecus robustus

Tento druh australopitéků je typický mohutnými čelistmi a plochými kostěnými strukturami (kostěné pilíře – bone pillars), zesíleným obličejem (obr. 31, 35), 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, avšak 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 pleistocenních 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 *Kroomdaai*, dříve klasifikovanými do dvou druhů *A. robustus* (Swartkrans) a *A. crassidens* (Kroomdrai). 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*, se objevuje ve východní Africe v období spodního pleistocénu od 2,3 do nejméně 1,4 milionu let. Některými paleoantropology bývá označován jako 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 (obr. 31, 35).

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 v 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 135 do 155 cm), samice byly zhruba stejně velké (tedy průměr mezi 120 – 130 cm). To potvrzuje obecnou tendenci k 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 *Olduvai 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 – Nutcracker, obr. 32). Důležitý je i objev 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 – 73 (obr. 32), 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), kde žili australopitéci sympatricky s *Homo erectus*, 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 nad veškerou 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, jejichž stavba lebky je velmi archaická a doslova v protikladu s „moderním“ 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 značných velikostních pohlavních rozdílů, které nejsou u známých nálezů robustních australopitéků zdaleka tak výrazné.

V posledních letech se stále častěji objevují nálezy raně 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 se objevují některé nálezy, které v mnohém vybočují z „evolučního klišé“. 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 (**obr. 36**). 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 přihlédnout k tomu, že tito homininé měli mnoho znaků blízkých australopitékům a nikoliv člověku.

Obr. 36 - Humerus, radius, ulna a femur náležející druhu *Australopithecus garhi*. Jednotlivé kosti jsou schematicky porovnány s analogickými kostmi šimpanze (*Pan*), *A. afarensis* (AI 288), *Homo ergaster* (KNM-WT 15 000) a člověka. Ze schématu je patrné ve srovnání s archaickými australopitéky nápadné prodloužení femuru a také nápadně dlouhokosti horní končetiny, které prokazují, že tento druh měl dlouhé nejen dolní, ale také horní končetiny (© www.nature.com).

Takový 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 příbuzným rodu *Homo* by mohl být *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 (obr. 36). 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 popsáných 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 (lokalita 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 (**obr. 37**).

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 (obr. 37). 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.

Obr. 37 - Dvě poměrně úplné kostry z naleziště Malapa- Sediba: Kostra dospělé samice **MH2 (vpravo)** a adolescentního samce **MH1 (vlevo)**. Rekonstruovaná lebka dospělé samice **MH 1** a HD CT **virtuální výlitek přední části mozkovny** (© Berger et al. 2010, Carlson et al. 2011).

Obr. 38 -**Skelet ruky** *A. sediba* prokazuje jednak znaky pokročilé v oblasti skeletu palce a jednak znaky archaické, kosti karpální i kostra prstů 2 - 5 (© Kivell et al. 2011).

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.

Obr. 39 - Porovnání dvou rekonstruovaných pánví *A. sediba* -**MH1 (vlevo)** a **MH2 (vpravo)**

Ruka (**obr. 38**) má mozaiku některých dosti archaických znaků, zřejmě vhodných ke šplhání, a znaků člověku podobných, především palcovou partii a osvalení thenaru vhodné k přesnému úchopu protistojným palcem (precision grip), tedy vhodných k výrobě technologicky pokročilejší kamenné kultury - oldovánu.

Pánev je velmi podobná pánvi lidské, není extrémně široká jako u jiných australopitéků (**obr. 39**). 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 fétus s větším obsahem mozkovny, než tomu bylo u ostatních druhů australopitéků. Krček femuru je, stejně jako u ostatních 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*, anebo se jedná o homoplasii – tedy analogické struktury pánve vznikly paralelně.

Obr. 40 -*A. sediba calcaneus* **MH2 (nahore)** s charakteristickou směsicí archaických a „moderních“ znaků. Patní hrbol i kloubní plošky mají archaickou „šimpanzoidní“ morfologii, ale je patrný „moderní“ úpon pro *ligamentum plantare*. Jak **talus MH2**, tak **distální tibie MH2** mají naopak

velmi moderní charakter a svědčí pro biomechanickou adaptaci podobnou moderním lidským formám (© Zipfel et al. 2011).

Kostra nohy je spíše archaická (**obr. 40**), 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 plantare*, které je důležité pro stabilizaci střední části nohy - tedy existovalo něco jako primitivní nožní klenba, ale bez výrazné paty (obr. 40). Stavba hlezenního kloubu (obr. 40) 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 arditéka 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 nevyklučují 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 diskuse o raných formách rodu *Homo* navíc ukazuje, že mnozí předpokládaní zástupci rodu *Homo* buď do rodu *Homo* vůbec nepatří, anebo 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, nemusely být nutně v linii skutečných lidských druhů (tedy *H. erectus/ergaster* atd.). Jaký 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 sama o sobě nebyla tak důležitá, jako jeho restrukturalizace. *A. sediba* měl relativně malý mozek s některými strukturálními rysy podobnými relativně velmi malému *Homo floresiensis*. Relativně 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 známkou evoluční „nevyspělosti“, respektive v raných fázích rodu *Homo* nebyl velký mozek evoluční prioritou.
- 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 eventuelní souvislosti se zlepšováním jejich vlastností vhodných pro výrobu kamenných nástrojů technologicky složitějších než u šimpanzů nemusel nutně souviset s vymizením starobylých znaků ani eventuelními 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 *A. sediba* z Malapy, tedy podrobná analýza dvou poměrně úplných skeletů, prokazuje: a) část nálezů připisovaných raným formám rodu *Homo* zřejmě představuje formy „gracilních“ australopitéků s přítomností různých člověku podobných znaků, a pouze některé z nich jsme identifikovali jako australopitéky – *A. sediba*, *A. garhi*, jiní pak byli sice původně zařazeni do rodu *Homo*, ale jejich systematické postavení je dlouhodobě předmětem vědecké 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 a samotná lebka může být pro určení druhu značně problematická – viz diskuse 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 k 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 diskuse paleoantropologické, které se zabývají konkrétními fosilními doklady o vzniku a fylogenezi člověka a jeho jednotlivých druhů. Podle tradičních názorů je nejpravděpodobnější model, ve kterém 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 současných poznatků vznikl a vyvíjel se 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 zachovalého skeletu jednoho jedince nějakého druhu raných forem rodu *Homo*, badatelé se soustředili především na zuby a čelisti, a také na několik relativně dobře zachovalých 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 nejrůznějších 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 ergaster/erectus*, se nutně musely objevit nové adaptace odlišné od australopitéků. Mnozí autoři zdůrazňují zejména zvětšení postavy a prodloužení dolních končetin, zkrácení obličeje 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 by mohli být spojováni s evolucí rodu *Homo*, se objevují zhruba před 2,5-2 miliony lety, avšak prakticky u žádného z těchto nálezů nejsou jakékoliv přímé fylogenetické relace s rodem *Homo* průkazné.

Obr. 41 - **Rekonstrukce *Homo habilis***, kterou provedl akademický malíř (Z. Burian ve spolupráci s V. Mazákem - Mazák 1979), která představuje rekonstrukci jakéhosi archotypu rodu *Homo* s typickými lidskými proporcemi těla a končetin spolu s existencí kamenné industrie. Tomu odpovídají i ekologické parametry, jako je zvětšení velikosti postavy a teritoria, vyšší podíl živočišné potravy v potravním spektru spojený se zkracováním střev i absolutní, byť nevelké, zvětšování a restrukturalizace mozku. O tom, zda *Homo habilis* představoval skutečně první lidskou formu, se vedou diskuse – viz text (© Burian, Mazák 1979). Lebka **KNM-ER 1470 (vlevo nahoře)**, která byla díky značné kapacitě mozkovny (775 cm³) okamžitě klasifikovaná jako lebka náležející zástupci raných forem rodu *Homo* (*Homo habilis*). Lebka nalezená v roce 1972 na lokalitě Koobi Fora je stará 1,8–1,9 milionu let. Nález byl v devadesátých letech minulého století přerazen z druhu *Homo habilis* do nového druhu *Homo rudolfensis*. Důvodem byla zejména morfologie obličejového skeletu, který je nápadně plochý (diskutabilní znak – *poznámka autora*), a morfologie premolárů, které mají tři kořeny (diskutabilní znak – *poznámka autora*). (© Johanson – Edgar 1996). Lebka **KNM-ER 1813 (nahore uprostřed)** je řazena do druhu *Homo habilis*. Na rozdíl od lebky KNM-ER 1470 má poměrně malý obsah mozkovny (mírně přesahuje 510 cm³), ale mnohem „lidštější“ morfologii, zejména kostry obličeje. Zmíněné dvě lebky jsou často porovnávány jako rozdílné druhové typy, ale může jít i o mužskou a ženskou lebku (viz Tobias

1991) (© Johanson – Edgar 1996). Lebka **Olduwai Hominid 24 (OH 24 – Twigy)** byla objevena na lokalitě Olduvai Gorge (Olduvaiská rokle) v Tanzanii. Je považována za typovou lebku pro druh *Homo habilis* (nikoliv však holotyp). Lebka dospělého má obsah mozkovny asi 590–600 cm³. (© Johanson – Edgar 1996). **Femur KNM–ER 1481 (vpravo dole – vpravo)** byl nalezen na stejné lokalitě jako lebka **KNM–ER 1470 (vpravo dole – vlevo)** a je stejně starý. Má velmi lidskou morfologii a je relativně dlouhý, zjevně delší než femur *Australopithecus garhi*. Má však na rozdíl od *Homo ergaster/erectus* mnohem tenčí kompaktu. Spolu s ním byly nalezeny také dvě části tibie, které mají typicky lidskou morfologii (archiv autora). Částečně zchovalá lebka, kalva, **KNM-ER 42700 (dole uprostřed)** patří druhu *Homo ergaster* a částečně zachovaná maxila **KNM-ER 42703 (dole uprostřed -vpravo dole)** řazená do druhu *Homo habilis*. Oba nálezy pocházejí z keňské lokality Ileret. Lebka **KNM-ER 42700** má obsah mozkovny asi 700 cm³ a je stará asi 1,55 milionu let. Maxila **KNM-ER 42703** je o něco mladší. Její stáří je 1,44 milionu let a je to vůbec nejmladší nález archaických forem rodu *Homo*.

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 reprezentanti rodu *Homo* ve východní a jižní Africe.

Rané dobře definované formy rodu *Homo* se objevují až v období okolo 2 milionů let (**obr. 41**). 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** -Obr. 41), **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 rod *Homo* (**obr. 41**), v Tanzánii, **Omo** (většinou nepříliš 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 reprezentanti rodu *Homo* jsou předmětem detailních a nejrůznějších 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 Olduvaické rokle v Tanzánii, vzbudily 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 to, na jakém rodu se badatelé pro tento druh nakonec shodnou (**obr. 42**).

Homo habilis

Fosilní materiál připisovaný tehdy druhu *Homo habilis* je z dnešního úhlu pohledu dosti problematický. V první řadě nálezy z **Olduvaické 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 **KNMER 1805, KNM-ER 1813** (**obr. 41**) 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 obličejové části **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, nálezů 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, původně řazených do druhu *Homo habilis*, jsou pravděpodobně australopitéci (přinejmenším **OH 24** a **OH 62**).

Neznáme přesně dobu, kdy se v ontogenezi raných hominidů přestává výrazně zvětšovat mozek. Muselo to být relativně dříve, než u moderního člověka. Mozek prvních zástupců rodu *Homo*

byl zřejmě menší, než byly optimistické odhady velikosti, které byly prováděny koncem minulého století. Současné studie revidující velikost mozku raných hominidů ukazují, že v mnoha případech byly odhady až o 20 % větší než je skutečnost.

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

Zastavme se u velmi fragmentární, ale jediné relativně kompletní kostry **OH 62** (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 postkraniálního 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 Olduvaiské rokle podobné zuby a především morfologie horní čelisti.

Obr. 42 - **Schéma fylogeneze hominidů** zdůrazňující adaptivní radiace a velkou druhovou diverzitu ve evoluci hominidů, tedy je vypracováno již vrámci nového nelineárního paradigmatu. Toto schéma vychází ze současných poznatků, tedy zahrnuje i *A. sediba*, ale nezahrnuje sporný druh archaických homininů *Orrorin tugenensis*, jehož pozice ve fylogenezi subtribu *Hominina* je zatím nejistá a interpretace nálezu jsou protikladné. (© Telecká, Vančata).

Lidské charakteristiky, zejména proporce vysloveně podobné samicím afarských australopitékům, byly v průběhu devadesátých 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 prokazuje nejen lidský status druhu *Homo habilis*, ale především ukazuje, 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 Olduvajské 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 (obr. 41), a znaků velmi blízkých 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, respektive systematická revize, druhu *Homo rudolfensis* je velmi obtížná. K tomuto druhu bývají řazeny i některé vysloveně člověku podobné části postkraniálního skeletu, například femur **KNM-ER 1472** a femur a tibie **KNM-ER 1481** (obr. 41). Tyto kosti bohužel nebyly nalezeny *in situ* s lebkami 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 lícních kostí a některé znaky na stoličkách a třenových zubech. Tito zástupci rodu *Homo*, nyní zpravidla řazení do druhu *Homo rudolfensis*, byli navíc velcí a měli prodloužené dolní končetiny, které se proporcermi blížily modernějším formám rodu *Homo*. 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 vysloveně 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 roklí**, 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 tak mohly vzniknout paralelně, protože předci všech skupin byli nepochybně geneticky blízce příbuzní, jak 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 zastávce 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, jsou 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 obličejem podobným australopitékům 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* (obr. 41), jsou jasně odlišné od australopitéků, jsou velmi moderní. Zde se nabízí i heretická otázka, totiž zda postkraniální skelet nereprezentuje 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 vymezení nálezů 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 „erektoidních“ 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 (**obr. 43**). *Homo ergaster/erectus* byl poměrně velký, podle dosavadních nálezů skeletu končetin mohli muži dosahovat i výšky přes 180 cm, ale byl současně štíhlý. Nálezy z Dmanisi však ukazují, že v některých regionech mohla být stavba těla a proporce výrazně jiné.

Obr. 43 - Skelet devíti až desetiletého jedince druhu *Homo ergaster* KNM–WT 15000 (Turkana nebo Nariokotome Boy, **vpravo dole**), který byl nalezen v roce 1984 na lokalitě Nariokotome na západním břehu jezera Turkana v Keni, je starý asi 1,6 milionu let a je to pravděpodobně jeden z nejuplněnějších skeletů pravěkého člověka. Analýzy tohoto skeletu ukázaly, že jedinec byl vysoký více než 160cm, v dospělosti by mohl dosáhnout výšky i přes 180cm. Tento jedinec reprezentoval rod *Homo sensu stricto*, měl lidskou stavbu těla i proporce. Pánev byla poměrně úzká a vysoká. Měl však ještě některé archaické znaky jako 6 bederních obratlů a nálevkovitý hrudník, stejně jako archaičtí australopitéci (© Johanson – Edgar 1996). Lebka **KNM–ER 3733 (vlevo nahoře)** nalezená na lokalitě Koobi Fora v Keni je stará asi 1,85 milionu let. Lebka je velmi dobře zachovaná a má obsah mozkovny asi 850 cm³. Nadočnicový val je gracilní a prakticky sestává ze dvou propojených oblouků, což je znak odlišný od *Homo erectus sensu stricto*. Rovněž zalomení v týlu je méně výrazné a v některých znacích lebka připomíná spíše mladší formy rodu *Homo*. (© Johanson – Edgar 1996) Lebka **BOU–VP–2/66 (vpravo nahoře)** pochází z lokality **Bouri** v Etiopii z vrstev **Daka**, starých asi jeden milion let. Lebka je poměrně klenutá a zalomení v týlu málo výrazné. Obsah mozkovny je odhadován na 995 cm³. Vzhledem ke znakům podobným asijským zástupcům *Homo erectus* je řazena do tohoto taxonu a je považována za jakousi spojnicu mezi asijskými a africkými formami *Homo erectus sensu lato*. Zcela zvláštní jsou dva jasně oddělené a velmi klenuté nadočnicové oblouky, které se u *Homo erectus* nikdy nevyskytují (© www.nature.com). Lebka **UA–31 (vpravo dole)** nalezená v **Buia** v Eritrei. Lebka byla nalezena spolu se dvěma fragmenty pánve a je stará asi 1 milion let. Má poměrně malý obsah mozkovny (750–800 cm³) a nese celou řadu archaických znaků podobných znakům druhu *Homo ergaster* (například malý mozek, dlouhá ovoidní mozkovna a málo výrazný *torus occipitalis*), ale také některé znaky moderní, například zaoblený tvar mozkovny v temenní oblasti (www.nature.com).

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 vyspělejšími technologiemi 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 tito badatelé 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 a velmi těžko obhajitelných bodů.

Jsou to například velmi starobylé znaky *Homo ergaster*, včetně archaické kamenné technologie, stejně jako u *Homo habilis*. Dalším velmi sporným bodem je izolovaná a značně konzervativní evoluce *Homo erectus* v Asii na východ od Měiviovy linie, a to jak evoluce morfologické a evoluce mozku, tak vývoje technologie kamenných nástrojů. I když přístup výše zmíněných badatelů byl v osmdesátých 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 biologi 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 (srov. Soukup 2011). 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 fenoménu 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 s 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 buď dosti povrchní, nebo se omezují na jeden speciální problém, například srovnávací morfologii určitých částí skeletu apod. V některých případech dokonce nekriticky přebírali poznatky z ještě nedokončených výzkumů nebo dokonce výsledků pilotních studií, které se později 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 homininů 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 i 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 nepochybně zásadně důležité změny ve schopnosti termoregulace. I když tyto změny 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, kterou 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 lidské homininy, postupně ekologicky diferencovat od svých nejbližších příbuzných, předků šimpanzů. Homininy 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 homininy 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. Některé behaviorální specifiky bipedie, například možnost „wrestlingu“ samců a manifestace pohlavních orgánů, mohly 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 hominizačního procesu. 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 hominizačního procesu, 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 výzkum 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. Jde například o 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, anebo 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, jež 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 homininní 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 diskuse o rozdílech mezi neandrtálci 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 rizikem, 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 homininů na lidoopy a lidskou linii (*Hominina*) - probíhala u obou skupin hominidů, jak u člověku nejpříbuznějších lidoopů – šimpanzů, tak u nejstarších hominina. 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 se 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 hominizačního procesu 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. Tělo 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, Brokovo centrum řeči a sluchové Wernickovo centrum. Doprňuje 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.

4. 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-mediterránní 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 poměrně malou velikostí mozku, která se příliš nelišila od raných zástupců skupiny *Homo habilis/rudolfensis*. Z tohoto důvodu jsou také řazeni do samostatného druhu rodu *Homo*, druhu *Homo ergaster*, který je však mnohými badateli považován buď za chronospecies (starší archaickou formu určitého druhu), nebo za starobylou variantu *Homo erectus*.

Jedním z typických znaků pro člověka vzpřímeného, a to u obou výše zmíněných druhů, je ztlustění kompaktní 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 erectus* měl výrazné až mohutné nadočnicové valy a charakteristicky zalomený týl s velkou nuchální plochou. V týlní části byl vyvinut takzvaný transversální 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 zástupce *Homo erectus/ergaster* jsou robustnější, ale nízkorostlejší, africko-mediterránní 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 cm³ s průměrnou hodnotou necelých 900 cm³. Nejstarší formy, zčásti řazené do samostatného druhu *Homo ergaster* (obr. 43), 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, zejména jeho africké formy, relativně vysoký a štíhlý, jeho tělesná výška se nejčastěji pohybovala od 150 do 180cm a hmotnost od 60 do 80kg. Podrobná srovnávací analýza ukázala, že štíhlá postava, a také relativně úzká pánev, mohla být takzvanou „tropickou adaptací“, tedy přizpůsobením 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 (obr. 44) však tento názor dosti zpochybňují, člověk vzpřímený nemusel být na počátku své evoluce ani vysoký a štíhlý a klima při vzniku těchto lidí zřejmě nebylo suché a horké. V průběhu evoluce se u *Homo ergaster/erectus* postava spíše zmenšovala a stávala se robustnější. Mezi muži a ženami byly zpočátku, podle doposud známých fosilních dokladů, 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-mediteránní varianta člověka vzpřímeného nebo samostatný druh rodu Homo?

Nejstarší africké a mediteránní 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 ve srovnání s *Homo erectus* typickými znaky například poněkud menší tloušťka kostí, chybění typického střeovitého tvaru horní části mozkovny a také kratší lebka s výrazným, ale morfologicky variabilním 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 dlouho 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) starého skeletu chlapce z Nariokotome (obr. 43), který vykazuje řadu archaických znaků, které se u pozdějších forem člověka vzpřímeného nevyskytují. Také 1,55 milionu let stará lebka **KNM-ER 42700 z Ileret** v Keni má řadu archaických znaků a navíc relativně malý mozek (kolem 700 cm³). 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 (obr. 44).

Právě nálezy z **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 starobyklých znaků na lebce a čelistech a také neočekávaně malá velikost mozku.

Obr. 44 - Nálezy *Homo ergaster* z gruzínského **Dmanisi**: **Postkraniální skelet adolescentního jedince** (vlevo) a **dospělého jedince** (vpravo) -femur, tibia, humerus a kosti trupu (**vlevo nahoře**). Mužská lebka *Homo ergaster* **D 2882** (**vpravo nahoře**) - schází část skeletu obličeje a je vidět velmi dlouhá a nízká mozkovna (pouhých 650 cm³) bez výrazného zalomení týlu. (© www.science.org). Mužská lebka *Homo ergaster* **D 2880** (**vlevo dole**), zezadu a ze strany (dole). Lebka je nekompletní, schází celá dolní část skeletu obličeje až po očníce. Tato lebka má také dlouhou, ale vyšší mozkovnu (s

kapacitou okolo 775 cm³) s naznačeným zalomením v týlní části (© www.science.org). Ženská lebka *Homo ergaster* **D 2700** (*vpravo dole*). Je vidět poměrně krátká a okrouhlá mozkovna (s kapacitou pouhých 600 cm³) bez jakéhokoliv zalomení týlu. Na rozdíl od mužských lebek *Homo ergaster* je obličej postaven poměrně vertikálně (© www.science.org).

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 u afrických forem výšky i 180 cm. Tyto odhady však mohou představovat, viz nálezy s Dmanisi, horní meze variability tohoto druhu. V každém případě 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 svojí tělesnou 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 ne 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 (např. Balter – Gibbons, 2002, Gabunia et al., 2000, Vekua et al., 2002, Lordkipanidze et al. 2005, 2007 - obr.44) 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 45**). 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-mediterránním 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.

Obr. 45 -Nástroje z Dmanisi jsou starobylé, valounového typu, velmi podobné nástrojům z pokročilého oldowanu, jaké známe z nalezišť *Homo ergaster* v Africe (© www.science.org).

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 nálezy *Homo habilis* nebo australopitéků. Tento typ nástrojů nacházíme v daném období nejen v Africe také na gruzínské spodně pleistocénní lokalitě Dmanisi (obr. 45).

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 reprezentanti 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** – Obr. 43), ze západního břehu tohoto jezera z naleziště *Nariokotome* (**KNM WT 15000** – Obr. 43) 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) (obr. 43) 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 (**obr. 46**).

Obr. 46 - Schéma možných migrací *Homo ergaster* z Afriky ve spodním pleistocénu – podle Philipa Rightmire (© Rightmire 2001)

Neobyčejný význam pro pochopení evoluce této lidské formy mají nové nálezy *Homo ergaster* z Gruzie, z lokality Dmanisi, kde byly doposud objeveny čtyři lebky, tři mandibuly, postkraniální kosti dvou jedinců a také kamenné nástroje staré 1,85 milionu let. Lebky mají malý obsah mozkovny (600 až 800 cm³) a celou řadu starobylých znaků. Nálezy postkraniálního 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.

Obr. 47 - **Základní charakteristiky lebky *Homo erectus*** (vždy zleva doprava: a) sagitální kýl (střečovité neurocranium); souvislý nadočnicový val (oba znaky mají značnou variabilitu, pozn. autor); b) vpřed silně vyčnívající torus supraorbitalis; *sulcus supratoralis*; *crista supramastoidea*; *planum nuchale superior*; *torus occipitalis* a výrazný *inion*; *planum nuchale inferior*; *torus angularis*; *crista mastoidea*; c) *torus occipitalis*; parasagitální deprese; sagitální kýl (střečovité neurocranium) (© Bilsboroug 1995). Lebky *Homo erectus* z indonéských nalezišť: **Sangiran 17** – spodní pleistocén (**vlevo dole**) a **Trinil** – střední pleistocén (**dole uprostřed**); lebky *Homo erectus* z oblasti Číny: **Zhou-gou-dien** – střední pleistocén (vpravo nahoře) a **Gonwangling (Lantian)** – spodní pleistocén (**vlevo dole**) (archiv autora).

Lebky z Dmanisi mají vesměs malý mozek, archaickou stavbu lebky, dolní čelisti jsou však velikostně velmi variabilní (obr. 44). 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 (Lordkipanidze et al 2007) 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** (Lordkipanidze et al 2005) reprezentuje kompletně a dlouhodobě bezzubého jedince (zachoval se jediný zub), 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. 46). Nejstarší fosilní důkazy o *Homo erectus* z Číny pocházejí až z období kolem jednoho milionu let (Tab. 9). 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 do 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 (**obr. 47**).

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, de-

finitivně kolonizoval tento kontinent asi před jedním 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 (obr. 47).

Přestože první čínské nálezy *Homo erectus* měly pro objasnění evoluce člověka obrovský význam, zejména nálezy z jeskyně *Zhoukoudian* (*Ču-ku-tien* -obr. 47), 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* (*Lantian*) a *Yuanmou*, byly učiněny až ve druhé polovině minulého století. Jsou tak zhruba stejně staré jako mladší formy *Homo erectus* z Olduvaické 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*.

Šystem. skup.	Rod	Perioda	Výskyt	Hmotnost	Zubní vzorec
<i>Plesiadapiformes</i>					
<i>Purgatoriina incertae sedis</i>					
Purgatoriidae	Purgatorius	raný paleocén	N.Am.	80	3.1.4.3
Micromomyidae	Micromomys	pozdní paleocén - raný eocén	N.Am.	10	
	Tinimomys	raný eocén	N.Am.	17	?/1.0.3.3
	Chalicomomys	raný eocén	N.Am.	12	
Microsyopidae	Navajovius	pozdní paleocén - raný eocén	N.Am.	32	?1.3.3/1.1.3.3 or 2.1.2.3
Toliapinidae??	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
Toliapinidae??	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	
	Myrmekomomys	raný eocén	N.Am.	17	
Polořád Plesiadapina					
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	

Tabulka 9 – nejdůležitější nálezy člověka vzpřímeného *Homo ergaster/erectus*

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 úplně 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 také jeden částečně zachovalý skelet dospělého jedince, 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, viz Obr. 43) mají mnoho znaků značně odlišných od klasických forem *Homo erectus*, je nutno znovu zvážit, zda druh *Homo antecessor* nepředstavuje pokročilejší formy člověka vzpřímeného *sensu lato*, které přímo navazují na druh *Homo ergaster*.

Obr. 48 - **Nahoře:** Znaky typické pro *Homo heidelbergensis*/archaický *Homo sapiens*: (vlevo) supraorbitální torus je mohutný, je však jasně rozdělen na dvě oddělené části – nadočnicové oblouky; (uprostřed) *planum nuchale superior* je malé a vertikální; *torus occipitalis* je málo výrazný (pokud vůbec existuje, pozn. autor) a je umístěn velmi nízko; *planum nuchale inferior* je málo výrazné a je téměř horizontální; *crista juxtamastoidea*; specifický tvar *processus mastoideus* c) *torus occipitalis* je málo výrazný a nízko položený (© Bilsboroug 1995). **Rekonstrukce jedince druhu *Homo heidelbergensis* z Boxgrove** v Anglii (**vpravo**), kde byla nalezena vedle velkého množství kamenných nástrojů a paleontologických dokladů také téměř úplná lidská tibia a levý dolní řezák. Tibie je robustní a poměrně dlouhá. Na jejím průřezu (dole) je dobře patrná silná kompaktní znak typický pro *Homo heidelbergensis* a archaické formy *Homo sapiens* (© National Geographic). Lebka *Homo heidelbergensis* z etiopského naleziště **Bodo** v Etiopii (**vlevo střed**), stará asi 600 000 let, měla poměrně velký obsah mozkovny – 1250 cm³ (Conroy et al. 2000, © Johanson – Edgar 1996). Lebka **Kabwe 1** (**střed**) - *Homo heidelbergensis* ze zambijské lokality Kabwe. Obsah mozkovny je odhadován na 1285 cm³ Obličej je prakticky vertikální a dominují mu masivní nadočnicové oblouky. (Rightmire 1998, archiv autora). Dolní čelist z lokalit **Mauer** u Heidelbergu (**vpravo střed**) – holotyp *Homo heidelbergensis* starý 609 000 let. Čelist je velmi masivní a zcela schází bradový výběžek (© National Geographic). Lebka z řecké jeskyně **Petralona** (**vlevo dole**) pocházející z risského období s charakteristikami archaických forem *Homo sapiens*, jejíž datování je okolo 200 000 let (© Johanson – Edgar 1996). **Steinheim** (Německo) – téměř úplná lebka ženy archaického *Homo sapiens sensu stricto*. Stáří je odhadováno asi na 200 000 - 250 000 let, obsah mozkovny je kolem 1100 cm³. Lebka má ve srovnání s „klasickými“ nálezy *Homo heidelbergensis* některé modernější znaky (© Johanson – Edgar 1996). **Arago XXI** (**dole vpravo**) – částečně zachovaná lebka archaického *Homo sapiens* nalezená na jihofrancouzské lokalitě Arago, jejíž stáří je odhadováno mezi 300 000–200 000 lety. Byla nalezena spolu s kostmi pánevními a femurem. Objem mozkovny se odhaduje asi na 1170 cm³ (© Johanson – Edgar 1996).

Velmi důležitý je rekonstruovaný nález italské lokality **Ceprano**, který byl původně považovaný za další moderní formu *Homo erectus*. Po důkladné geologické revizi stratigrafie lokality datován jako mnohem mladší než **Gran Dolina**, asi 400 tisíc let, a morfologické analýzy prokázaly, že se jedná o modernější lidskou formu rodu *Homo*, *Homo heidelbergensis*. Nález z Ceprana ukazuje, že *Homo erectus* sice mohl osídlit některé části jižní Evropy před více než tři čtvrtě milionem let, ale že vlastní kolonizace Evropy nastala později, a to mezi 600-700 tisíci lety. Vše svědčí pro to, že Evropu kolonizovaly až moderní lidské formy rodu *Homo*, druhem *Homo heidelbergensis* počínaje. Z období staršího středního pleistocénu známe nálezy rodu *Homo*, které by bylo možné klasifikovat jako *Homo erectus sensu lato*, také z jižní, východní i severní Afriky,

z Indie, Číny a Indonézie (srov. Anton et al. 2007, Bae 2010). Zda to byl opravdu *Homo erectus*, nebo jiný archaický druh rodu *Homo*, anebo zda se jednalo o nejstarší zástupce *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 ze 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 (Oxygen Isotop Stage [OIS] 18 – 16) došlo k ochlazení klimatu s následným oteplením mezi 620 – 565 tisíci lety (OIS 15). V chladném období definitivně mizí 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* (**obr. 48**).

Obr. 49 -**Mapka znázorňující možné migrační cesty *Homo heidelbergensis*** do Evropy a rozmístění nejdůležitějších nalezišť. Podle současných názorů se archaické formy druhu *Homo sapiens* dostaly do Evropy okolo 650 000 lety. To prokazují více jak 600 tisíc let staré nálezy z anglického Boxgrove, německého Maueru a především, po novém datování, nálezy ze Sima de los Huesos. Do Evropy mohli proniknout třemi cestami, západní přes Gibraltar, středomořskou přes severní Afriku, Sicílii a Itálii a východní přes Turecko a Balkán. Charakteristická byla pokročilá acheulská industrie, kostěné nástroje a také dřevěné oštěpy – viz rekonstrukce oštěpu z německého Schöningenu (© Vančata – podle National Geographic).

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 (**obr. 49**). Zatímco v Evropě a západní Asii je technologický vývoj pozvolný a vrcholí vznikem mousterského kulturního komplexu, v Africe vidíme v některých regionech doslova 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 s nově přichozími 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 schylovalo 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 lety kolonizovat kontinentální Evropu a západní Asii (**obr. 49**) a pokračovala ve svém vývoji až zhruba do 200 -150 000 lety, 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 z čínské lokality **Zhokoudian (Ču-ku-tien)** (obr. 47). 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 kamenných industrií, 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 přetržitě, 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 v zásadě 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 částí 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 nevyklučují, 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 ni 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 nálezů 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 mandibula z německé lokality **Mauer** - 609 tisíc let) také v Evropě (obr. 48, 49). 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 a 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 již jeho mozek se svojí velikostí významně překrývá s dolní hranicí běžné variability mozku moderního člověka, která je cca 1200 cm³. Relativně velký mozek přirozeně ovlivnil i tvar lebky a profilování skeletu obličeje.

Obr. 50 - Téměř úplný postkraniální skelet **SH 5 (Elvis - vpravo)**. Pro dlouhé kosti je typická velmi silná kompakta. Stáří jedince je odhadováno asi na 35 let. Výška těla je na základě rekonstrukce kostry a na základě délky dlouhých kostí končetin odhadována asi na minimálně 180 cm a hmotnost až 95 kilogramů. Šlo o mohutného dospělého muže (© www.ucm.es/info/paleo) **Lidé ze Sima de los Huesos** byli zdatní lovci (**nahoře**), což naznačují vedle nálezů paleontologických také četné zhojené jizvy na většině lebek. Lovili zřejmě střední a větší zvěř (tury, jeleny a koně) kontaktním způsobem – především oštěpy (archiv autora). Lebka **SH 5 (vpravo nahoře)** je nejúplnější z nalezených lebek s velmi malou kraniální kapacitou (1125 cm³). Je na ní patrných 13 zhojených zranění. Tento jedinec zřejmě zemřel na závažné onemocnění zubů. Lebka má určité znaky podobné některým neandrtálcům – velký úzký obličej s rozsáhlou nosní partií (zejména velká je *apertura piriformis*). Tento dojem však vzniká i díky velmi malé mozkovně jedince SH 5 a relativně velkému splanchnokraniu. (© www.ucm.es/info/paleo). Lebka **SH4 (vpravo uprostřed)** má podstatně větší obsah mozkovny – 1390 cm³. Náležela jedinci, který byl od raného dětství zcela hluchý (© www.ucm.es/info/paleo) Lebka z italské lokality **Ceprano (vpravo dole)** je stará asi 400 tisíc let a má velmi archaickou morfologii srovnatelnou s nejstaršími reprezentanty *Homo heidelbergensis* (**archiv autora**)

U této lidské formy (obr. 48) 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 mohou být málo výrazné, podobné neandrtálcům, nebo dokonce starším formám anatomicky moderního člověka. Velkou variabilitu tohoto znaku demonstrují například nálezy ze španělské jeskyně Sima de los Huesos (**obr. 50**). U této lidské formy nikdy nevytvářejí souvislý nadočnicový val. Nadočnicové partie jsou jasně rozdělené na dvě části, protože glabela 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 se nacházela 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 skupinami mladšími vyskytujícími se 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* (obr. 50) a také mají, 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 for-my 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 (obr. 49).

O tom, jaký má tato lidská forma taxonomický status, se vedou již mnoho let dlouhé diskuse. Nepochybně byli tito lidé anatomicky modernímu člověku ve většině znaků mnohem bližší, 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 týlu nebo mohutné nadočnicové oblouky, mají ve skutečnosti odlišnou morfologickou strukturu (obr. 48), 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* pojímaný 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. 10).

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 (obr. 48). 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. 10)

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 ze Španělska, které jsou datovány okolo 550 tisíc let. Dalšími důležitými lokalitami, které poskytly fosilní doklady o této formě člověka, jsou velmi dobře zdokumentované a prozkoumané, ale mnohem mladší, nález skeletu z jeskyně *Arago* (obr. 48) ve Francii. Dále velmi dobře zachovalá, leč také velmi špatně datovatelná (v současné době se zdá jako nejvěrohodnější 450 tisíc let), lebka z řecké jeskyně *Petralona* (obr. 48), a nálezy z východoněmecké lokality *Bilzingsleben* a *Vértösszölös* 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* (obr. 50), dříve řazenou do samostatného druhu *Homo cepranensis* blízkého *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 - Obr. 50). 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. Nalezené skelety jsou staré okolo 550 000 let. Jako jedna z mála lokalit nám poskytuje lokalita *Sima de los Huesos* velmi dobré informace o variabilitě středně pleistocénních 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 neandrtálcům 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 vysocí a měli spíše robustní atletickou stavbu těla, což velmi dobře odpovídalo způsobu života tohoto druhu v Evropě, tedy životu založeném na kontaktním lovu středních a velkých zvířat. Tento způsob lovu prokazují i zranění nalezená na skeletech z této lokality, tedy zranění hlavy a horní části trupu. Nové datování této lokality 550 tisíc let a lokality Mauer 609 tisíc let nám prokazuje, že *Homo heidelbergensis* se rozšířil po Evropě velmi rychle a osídlil jí nanejvýš v průběhu 50 tisíc 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 splanchnocrania a relativně menší mozkovny. Navíc „neandrtálské“ 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 výrazně přesahuje 500 000 let, pak je pravděpodobné, že Pyrenejský poloostrov byl v poměrně krátké době osídlen nejprve člověkem vzpřímeným 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 vzpřímeným mnohem větší mozek. Mozek, který má sice ještě menší mozkovou kapacitu než moderní člověk, avšak strukturou mozku se již od moderního člověka v zásadě nijak neliší.

Stejně jako v případě ostatních nálezů této lidské formy byli i tito lidé z Jeskyně kostí 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 tom-to případě jde 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 starý nález přesně je, 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 naopak poukazují již dvě tři desetiletí na mozaikovitost znaků a přechodný charakter této skupiny a nutnost jejího zařazení do druhu *Homo sapiens*.

Tabulka 10 – Homo erectus, Homo heidelbergensis a raný archaický Homo sapiens

Šystem. skup.	Rod	Perioda	Výskyt	Hmotnost	Zubní vzorec
<i>Plesiadapiformes</i>					
<i>Purgatoriina incertae sedis</i>					
Purgatoriidae	Purgatorius	raný paleocén	N.Am.	80	3.1.4.3
Micromomyidae	Micromomys	pozdní paleocén - raný eocén	N.Am.	10	
	Tinimomys	raný eocén	N.Am.	17	?/1.0.3.3
	Chalicomomys	raný eocén	N.Am.	12	
Microsypidae	Navajovius	pozdní paleocén - raný eocén	N.Am.	32	?1.3.3/1.1.3.3 or 2.1.2.3
Toliapinidae??	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
Toliapinidae??	Avenius	raný eocén	Eur.	8	
	Microsyps	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	
	Myrmekomomys	raný eocén	N.Am.	17	
Polořád Plesiadapina					
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	
	Dalacanthidae	Dalacanth	střední - pozdní paleocén	N.Am.	160

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, neandrtálce. Z tohoto důvodu bývala tato lidská forma dříve označovaná jako preneandrtálcí nebo anteneandrtálcí. 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 tloušťce 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. Ten 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 kame-ne, 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 *Olduvaiské 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, neandrtálců 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* (obr. 48), fragmenty lebek z Francie z nalezišť *Biache* a *Mountmaurin* a také nálezy z německého *Erigsdorfu*.

Tabulka 11 – archaický Homo sapiens a pozdní formy Homo erectus

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

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 neandrtálce, 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 McBreatry 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 – Neandrtálci a anatomicky moderní člověk

Vznik moderních lidských forem

Ke konci středního pleistocénu, v období mezi 200 000-150 000 lety se objevují v nejprve v Africe, a posléze také na Blízkém východě a Evropě nové moderní lidské formy (Tab. 12). 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 (**obr. 51**), charakterem ontogeneze a regulačního systému, ale také ekologicky. Lišili se také způsobem života vyplývajícím z výše uvedených biologických i ekologických rozdílů.

Obr. 51 - Porovnání stavby těla (nahore) neandrtalců (vlevo) a anatomicky moderního člověka (vpravo), které ukazuje základní rozdíly mezi oběma skupinami moderních lidí (shora – podle anglických popisů u neandrtalců): dlouhý a široký hrudník; dlouhá clavicula; široká scapula s mnoha svalovými úpony na dorzální straně; větší ramenní kloub; velký loketní kloub; ohnuté a krátké předloktí; široké kyčelní kosti; velký kyčelní kloub stočený vpřed; ruka se schopností silného úchopu se širokými posledními články prstů; okrouhlé, prohnuté tělo femuru s poměrně silnou kompaktní kostí; velká a silná patela; krátká, oploštělá tibie se silnou kompaktní kostí; velký hlezenní kloub; široké a mohutné kosti palce nohy. Schéma také znázorňuje, že anatomicky moderní člověk měl vysokou, relativně štíhlou postavu, kratší trup a dlouhé dolní končetiny, zatímco neandrtálci byli malí, velmi robustní, měli dlouhý trup a poměrně krátké dolní končetiny (© Conroy 1997). Lebka **BOU-VP-16/1(dole) stará 160 tisíc let z etiopské lokality **Herto** je nejstarším dobře doloženým reprezentantem moderních lidí (*Homo sapiens indaltu*) Lebky raných neandrtalců staré 130 – 100 tisíc let (vlevo) – shora dolů – **Krapina**, **Saccopastore** a **Tabun**. Lebka **Krapina C** stará 130 000 let je jedna z nejlépe dochovaných nalezených částí raných neandrtalců z chorvatské jeskyně Krapina. Raní neandrtálci z Krapiny se v mnoha znacích zásadně lišili od mladších neandrtalců, byli gracilnější a typické neandrtálské znaky byly málo výrazné. Část badatelů se domnívá, že na některých kostech jsou známky kanibalismu (© Johanson – Edgar 1996). **Saccopastore 1** je mužská lebka neandrtálce z lomu Saccopastore v Římě (stará asi 120 000 let). Později byla spolu s nástroji moustérského typu nalezena ženská lebka Saccopastore 2. Stejně jako v případě neandrtalců z Krapiny, ani u nálezů ze Saccopastore nenacházíme typicky neandrtálské znaky; obličej je poměrně gracilní a tyl zaoblený (Johanson – Edgar 1996). Lebka **Tabun 1 (Tabun B)** je klasická neandrtálská lebka z jeskyně Tabun v Palestině. Lebka je starší než 100 000 let, u mandibuly z této lokality to může být i více jak 120 000 let. Je poměrně úzká a má již klasické neandrtálské znaky. Zřetelně je například vidět retromolární prostor. Na mandibule je překvapivý a dobře patrný bradový výběžek, který prokazuje, že existence bradového výběžku sama o sobě nemusí nutně znamenat anatomicky moderního člověka. Kraniální kapacita je asi 1270 cm³ (archiv autora). Lebky nejstarších zástupců anatomicky moderního člověka – Quafseh profil (vpravo nahore), Skhul profil (vpravo střed), Skhul frontální (zcela vpravo dole), Quafseh frontální (vpravo dole). Lebka ženy **Qafseh 9** – zástupce skupiny anatomicky moderního člověka z lokality Qafseh v**

Palestině; její stáří se pohybuje mezi 90 000–100 000 lety. Lebka je poměrně velká a úzká, s kapacitou kolem 1560 cm³. Má typicky lidský tvar, krátkou a okrouhlou mozkovnu a dobře vyvinutý bradový výběžek. Tato žena byla vysoká (přibližně 176 cm) a štíhlá (asi 60 kg). Stavbou těla se tak zásadně lišila od robustních malých neandrtálských žen (© Johanson – Edgar 1996). Lebka muže **Skhul 5** – představitele anatomicky moderního člověka z lokality Skhul v Palestině (stáří asi 90 000–100 000 let). Lebka má některé rysy podobné neandrtálcům a méně výrazný bradový výběžek. Mozkovna je však klenutá a poměrně krátká, s obsahem přibližně 1520 cm³. Byl to vysoký (asi 186 cm), poměrně štíhlý (přibližně 74 kg) muž s proporcemi podobnými současnému člověku. Spolu s rekonstrukcí jedince Qafseh 9 to tedy prokazuje, že anatomicky moderní člověk se od samotného počátku své evoluce zásadně lišil stavbou těla od neandrtálců, není zde ani náznak přechodných forem (© Johanson – Edgar 1996, archiv autora).

Ve formování obou populací hrály zásadní fylogenetickou roli dva faktory:

1. Klimatické a ekologické podmínky v průběhu druhé poloviny risského zalednění vyústily v genetickém efektu hrdla láhve (bottleneck effect) 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 u evropských forem archaického *Homo sapiens* a následně ke vzniku jediného skutečně specializovaného lidského druhu – *Homo neanderthalensis* (**obr. 52**).

Obr. 52 -**Mapka znázorňující rozmístění jednotlivých lidských forem (vpravo dole)** a nalezišť v Africe, Evropě a Asii ve starším, středním a svrchním pleistocénu (asi 300 000– 20 000 let). Diferenciace lidských forem se stává dynamičtější, vzniká anatomicky moderní člověk, který se vyvíjí vedle dalších lidských forem. Šrafováním je znázorněno snížení hladiny oceánu na konci středního pleistocénu (asi před 70 000– 55 000 lety), které zřejmě umožnilo první migraci anatomicky moderního člověka do Austrálie. Vyobrazení nálezu z Kabwe není právě nejšťastnější, protože jeho stáří je nejisté (asi je vyšší než 300 000 let). Mnohem vhodnější by zde byla lebka z Petralony nebo jiné mladší nálezy *Homo heidelbergensis* (© Gamble 1995). Mapka Evropy z konce risského zalednění (150 tisíc let – **vlevo nahoře**) znázorňující majoritní ekosystémy v tomto regionu – převládala ledovcová společenstva na severu, tundry v centrální části a suché chladnější ekosystémy v části jižní. Mapka Evropy z počátku interglaciálu (125 - 120 tisíc let) znázorňující majoritní ekosystémy v tomto regionu – výrazně převládaly opadavé pralesy. V období risského zalednění se Evropa a Afrika výrazně ekologicky lišily. V Africe silně převládaly aridní ekosystémy prokládané zcela neúrodnými pásmy pouští. Předpokládá se, že díky zcela rozdílné ekologii se výrazně lišily i industrie afrických a evropských populací moderních lidí. V Evropě převládaly nástroje vyrobené levaloiszkou technologií (například mousterien – **nahoře ve středu**), v Africe koexistovaly ve středním paleolitu různé technologie, velmi často se objevují čepelové industrie (**vpravo nahoře**), kostěné nástroje apod.

2. Výbuch supervulkánu Toba před 73 tisíci lety, který, po první vlně extinkce některých skupin savců, byl zřejmě jedním z důležitých faktorů výrazného globálního ochlazení známého jako 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 efekt hrdla láhve také u neandrtálců i u anatomicky moderního člověka (obr. 51). Vedlo to možná i ke snížení diferenční plodnosti u neandrtálců, 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 nepříliš robustní populace s poměrně krátkou lebku s méně výrazným lebečním reliéfem, s prokazatelným bradovým výběžkem, dlouhými dolními končetinami a poměrně krátkým trupem (obr. 51). 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, nepřítliš 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 (obr. 51). Neandrtálci obývali výhradně Evropu a západní Asii a podle většiny paleontologických i paleoantropologických dokladů se jednalo o vyslovené predátory, kteří lovíli 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 neandrtálce, 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 postkranialního skeletu, nacházíme v této fázi evoluce společných či překryvných znaků jen velmi málo. Neandrtálci mají jasně kratší kosti končetin, mohutný soudkovitý hrudník a výrazně robustnější kostry 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 (obr. 51). Tento nález dvou dospělých lebek (**BOU-VP-16/1**, **BOU-VP-16/2**) a jedné dětské lebky (**BOU-VP-16/5**) 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 reprezentanti 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, která běžně lovili.

Výbuch supervulkánu Toba před 73 000 lety 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 efekt hrdla láhve (bottleneck effect) 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 nálezy člověka ze střední a jihovýchodní Asie (Bae 2010).

Další lidská forma zvaná neandrtálci se objevuje v jižní Evropě, například v oblasti dnešního Chorvatska (naleziště **Krapina**) (obr. 51) na přelomu středního a svrchního pleistocénu. Neandrtálci později poměrně rychle osídlují Blízký východ, Evropu a západní Asii. Pozoruhodné je, že jejich areál byl vždy omezen na výše zmíněnou oblast a neandrtálci nikdy nekolonizovali ani Afriku, ani střední, východní a jižní Asii (obr. 52).

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

Právě stáří prvních nálezů neandrtalců 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 Děnísova, Altaj – paleogenetika vrhá nové světlo na osídlení Asie

Nález článku prstu nepříliš 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 spíše 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 hominida 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 zase ukazují, že archaické formy *Homo sapiens*, eventuálně dosud neznámé varianty *Homo heidelbergensis* mohly existovat ve východní Asii už před 500 tisíci lety (Bae 2010). Také je zjevné, že podobné 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). Nejnovější genetické analýzy potvrdily, že se jedná o archaickou formu *Homo sapiens* geneticky blízkou původním obyvatelům Austrálie. 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* (**obr. 53**), Hobita z ostrova Flores, způsobil vzrušenou, velmi emocionální debatu ve vědecké komunitě, která pokračuje až do současné doby. Objevitelé tohoto nálezu v zásadě 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 diskuse, 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 osmdesátých 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*.

Obr. 53 - Svrchně pleistocénní nález *Homo floresiensis* z ostrova Flores v Indonésii. Lebka je velmi archaická, má relativně malý mozek s jasně lidskými, avšak archaickými rysy. Vedle řezu lebkou a virtuální rekonstrukce mozku – **nahoře uprostřed**, vidíme srovnání s lidskou lebkou – **vlevo dole** – a s lebkou *Homo ergaster* – **vpravo dole Vpravo nahoře** jsou femury a pod nimi pánev. **Uprostřed dole** je modifikovaná rekonstrukce tohoto druhu.

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 osmdesátých 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 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 podle výsledků analýz mitochondriální DNA je dost pravděpodobné, že v případě moderního člověka a neandrtalců se jednalo o dva různé lidské druhy. To ovšem řada současných analýz jaderné DNA neandrtalců zpochybňuje.

A právě v tomto okamžiku byl v roce 2004 objeven na indonésckém ostrově Flores 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 naplnila 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. Za prvé, 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. Za druhé, nezpřístupnil dostatečně tak zásadní nález specialistům, což vzbudilo samozřejmě negativní reakci a řadu dohadů o kvalitě materiálu. Za třetí, nedohodl se s dostatečně vlivnými indonésckými odborníky, což nakonec vyústilo ve velmi nešťastné uzavření naleziště a zneprístupnění 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 (obr. 53) 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 (Tab. 13), 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 cm^3 mohl být minimálně o 5 % až 10 % podhodnocen. Můžeme tedy reálně předpokládat, že objem mozkovny mohl výrazněji přesahovat 400 cm^3 . Pokud pak vyhodnotíme relativní velikost mozku, pak rozhodně nelze mluvit o podobnosti s australopitéky, ale poměrná velikost mozku trpaslíka z ostrova Flores byla srovnatelná s ostatními zástupci člověka vzpřímeného.

Pochopitelně i tak se jedná o zcela neočekávanou lidskou formu, která navíc představuje jakousi mozaiku znaků velmi starobyklých a znaků poměrně moderních, jako jsou některé znaky na kostře obličejové nebo stavba stehenní kosti (obr. 53). Tam je dokonce úhel nasazení krčku femuru podobný lidem z neolitu nebo mezolitu 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 mozkem. 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 starobylého, 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 2009 publikovaly dva nezávislé týmy výsledky rozsáhlých studií (Dean et al. 2006, Falk et al. 2009), které prokázaly, že ani lebka, 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 živil se například lovem podobně miniaturizovaných slonů a obřích krys. Velikost mozku proporčně odpovídala raným formám člověka. Mnohé otázky samozřejmě 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 12 – Rané formy anatomicky moderního člověka (AMČ) a neandrtálců

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
Naleziště			
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

Tabulka 13 – Velikost těla a proporce neandrtálců a anatomicky moderního člověka (AMČ)

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 díky relativně krátkému řetězci daleko resistantnější vůči poškození ve srovnání s jadernou DNA, a její analýza je tudíž i 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 u 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 - efektu hrdla láhve, 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* (Krause et al. 2007), 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 (Green et al. 2010, Burbano et al. 2010). Za použití genetické brokovnice, takzvaných genetických mikročipů, se podařilo genetikům vystřílet 13841 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 heidelberského. Za zmínku stojí zejména gen pro řeč FOX P2. 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 obzvláště 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 předpokladaná hybridizace musela proběhnout v relativně časově velmi krátkém úseku. Vzhledem k tomu, že 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.

Rozdíl 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 také komplex tří genů (Green et al. 2010) související s případným vznikem autismu, schizofrenie nebo Downova syndromu.
- 3 Třetí skupina genů souvisí s lidskou reprodukcí, a patří sem například gen ovlivňující pohyblivost spermií. Ta pak může mimo jiné souviset i se zvýšenou sexuální selekcí u 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 druhého typu.

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 se projevilo i v posunu prořezávání prvních zubů stálého chrupu z původních 4 let (i u neandrtálců a všech starších forem *Homo*) na 6 let u AMČ. Genetické změny vedly 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 metodika 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 indonéského supervulkánu Toba před 73 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 pravdě-

podobně 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 pouze 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 mohly 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 s tím, proč se neandrtálské geny zatím projevují jen u Evropanů a Asiatů, a diskutabilní je i výběr současných lidských populací, protože Francouzi, Sánové (nesprávně Křováci), Afričané ze západní Afriky, Papuánci z Nové Guineje 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 zabarvení pokožky nebylo u neandrtálců zásadně odlišné od některých populací současného člověka. Možná se více podobalo právě Evropanům a Asiatům.

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 – FOXP2 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, tak 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 efektu hrdla láhve 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 efekt zakladatele. Výsledkem byl vznik dvou regionálně oddělených lidských skupin, neandrtálců a anatomicky moderního člověka, ve kterých se začaly uplatňovat jiné genetické a regulační mechanismy.

Genetické změny měly pochopitelně význam také pro změny mnoha regulačních mechanismů v evoluci moderních lidských druhů. Výzkumy metabolických drah a humorálních a protistresových mechanismů mimo jiné prokázaly, že neandrtálci měli jiný metabolismus vápníku. Výzkumy protistresových mechanismů ukázaly, že hladiny steroidních hormonů ovlivňují určité mechanismy chování. Snížená odolnost ke stresu může při dlouhodobém zatížení významně zhoršit zdravotní stav populace i její reprodukční schopnost. Zdá se, že u neandrtálců byla odolnost ke stresu mimořádná,

a to i díky evidentně vysoké hladině steroidních hormonů, které ovlivňovaly vznik a obnovování velkého množství svalové tkáně, znaku typického pouze pro neandrtálce. Výzkumy prořezávání zubů a ontogenetických změn skloviny hominidů prokazují, že pouze anatomicky moderní člověk má relativně dlouhé dětství, zatímco všechny ostatní lidské formy, včetně neandrtálců, pohlavně dozrávaly minimálně dva roky dříve.

Neandrtálci a jejich evoluce

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

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

Neandrtálci 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 a Chris Stringer.

Neandrtálci měli (**obr. 54**) 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.

Obr. 54 - Základní znaky lebky neandrtálců: (vlevo, zleva ve směru hodinových ručiček) - kruhový obrys klenby lební; vytvořený *torus occipitalis*; *fossa suprainiaca*; (vpravo, zleva ve směru hodinových ručiček) – charakteristické vyklenutí v týlní oblasti (occipital bun); dlouhá plochá klenba lební; dlouhý *arcus zygomaticus*; polokruhovitý *torus supraorbitalis*; deprese v oblasti kořenu nosu; velké orbity; velká *apertura piriformis*; vyklenutí v oblasti tváří; dlouhé tělo mandibuly, retromolární prostor, malý *procesus mastoideus*, *crista juxtamastoidea*. Ještě stojí za zmínku existence velkých dutin lebečních i dutin (*pulpa dentis*) v zubech (taurodontie) (© Bilsborough 1995). Lebky neandrtálců z období před předposledním glaciálním maximem (68 tisíc let): **vlevo** shora – klasická neandrtálská lebka z jeskyně **Tabun** stará asi 90 000 let; **Monte Circeo – Guattari** (archiv autora) **1 vlevo střed**, La Ferassie profil **vlevo dole** a frontální pohled **vlevo střed**, Amud 1 lebka stará přibližně 45 000 let, jejíž obsah je odhadován na 1750 cm³ (© Johanson – Edgar 1996 **střed vlevo**); Neandertal – Feldofer cave (**vpravo střed**) – klasický nálezní neandrtálec z 19. století; lebka **LaChapelle** – stařec (**dole střed**); **vpravo shora**: lebka **Gibraltar – Devil’s Cave** – historicky první nálezní neandrtálec a podle všeho i zástupce posledních neandrtálců; lebka **St.Cesaire** (**vpravo střed**) – čtyřicet tisíc let stará polovina lebky nalezená in situ s čepelovou industrií; **Teshik Tash** (**vpravo dole**)

– skelet asi devítiletého dítěte nalezeného na lokalitě Tešik-Taš u Samarkandu v Uzbekistánu, jehož stáří se odhaduje asi na 50 000 let. (archiv autora).

Obr. 55 -Charakteristické rysy postkraniálního skeletu neandrtálců (**vlevo**): (zleva ve směru hodinových ručiček) – zvětšený *thorax*; *sulcus dorsalis* na lopatce; úzká *fossa glenoidalis*; relativně

krátký prohnutý radius; robustní skelet prstů s velkými distálními falangami; robustní a prohnutá diafýza femuru; vpřed směřující proximální kloubní plochy tibie; relativně krátká tibia i fibula; dlouhá *os pubis* (© Fleagle 1998). **Skelet starce z La Chapelle (vpravo nahoře)** z francouzské jeskynní lokality La Chapelle-aux-Saints starý 52 000 let. Vedle výrazných rysů prokazujících vysoký věk (schází většina zubů) jsou zde i znaky patologické – poškozená levá kyčel, rozdrčený palec na noze a těžká artróza krčních obratlů. Mozkovna je značně velká – 1625 cm³. Povrchní interpretace neandrtálských znaků francouzským antropologem Marcellinem Boulem (1912) spolu s ignorováním patologií a stařeckých znaků vedla k zcela zkresleným představám o neandrtálcích (např. shrbená postava neandrtálců), které bohužel přetrvávají dodnes (archiv autora). **Kebara 2 (vpravo dole)** – nález mandibuly, jazyky, skeletu trupu, horních končetin a částečně zachovaného femuru z jeskyně Kebara na hoře Mount Carmel v Palestině. Tento nález, starý asi 60 000 let, je velmi důležitý, protože poskytuje podrobné informace o stavbě těla neandrtálců. Zvláště důležité je, že existuje prakticky kompletní skelet hrudníku a páteře, horních končetin a pánve s neobvykle dlouhou stydkou kostí. Morfologie jazyky naznačuje, že neandrtálci mohli ovládat artikulovanou řeč (© Johanson – Edgar 1996).

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*.

Obličejový skelet byl velký, silně pneumatizovaný. Neandrtálci měli velké očníce, výrazné, avšak nesegmentované nadočnicové oblouky a velmi širokou a velkou *apertura piriformis*. Rozsáhlý skelet obličej, 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.

Mozkovna 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 (**obr. 55**) byly velmi robustní a krátké. Zvláště robustní pak byly epifýzy 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 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 (fiky), 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* ani o rostlinách, které neandrtálci mohli pojídat, a ani o tom, že by

Obr. 56 - Porovnání velikosti a struktury teritoria populací neandrtálců a kromaňonců: v areálu neandrtálců (*Ancients*) se nacházelo pouze několik skupin a několik místních zdrojů kamene pro výrobu nástrojů, zatímco v areálu kromaňonců (*Moderns*), který byl téměř desetkrát větší, žilo poměrně velké množství lokálních skupin, existovaly sítě výměny a specializované lomy či naleziště kvalitního kamenného materiálu, sítě výměny různých jiných materiálů, jako jsou například škeble. To znamenalo, že kromaňonci museli praktikovat určitý typ obchodní výměny, museli mít společný komunikační jazyk a také informace o nabídce a poptávce u jednotlivých skupin (© Gamble 1995). Neandrtálci se od AMČ lišili nejen postavou (**dole**) (archiv autora), ale také některými strukturami mozku (**střed**), zejména rozdílly ve struktuře laloku spánkového, týlního i čelního. Na základě studia percepčních schopností původních obyvatel Austrálie můžeme usuzovat, že neandrtálci měli jinou percepci a kognitivní procesy než měl anatomicky moderní člověk. V tomto smyslu mají Australané evropského původu výrazně horší vizuální paměť než původní obyvatelé a rozdílly mezi neandrtálci a anatomicky moderním člověkem mohly být ještě mnohem výraznější a hlubší (© Ian Tattersall).

Je fakt, že neandrtálci oheň používali, jak prokazují archeologické studie některých nalezišť ze středního a svrchního pleistocénu (např. Roebroeks, Villa, 2011), 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, je-li například nakrájené na tenké plátky, 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 chybějícím vitamínům a minerálům.

Nevíme, jak, kdy a proč se škrobová zrnka a fytolity dostaly 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 – oba jedinci 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 70 tisíc let, protože musíme předpokládat, že erupce supervulkánu Toba nutně musela velmi omezit potravní zdroje přeživších lidských populací, a mohl vést u neandrtálců i 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 neandrtálců. Předpokládá se, že neandrtálci žili převážně stacionárně na jednom místě, nejčastěji v jeskyních nebo pod skalními převisy, případně v obydlích postavených například ze zvířecích kostí, 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 nevzít v úvahu i fakt, že vzhledem k předpokládaným vysokým hladinám steroidních hormonů, které lze očekávat u predátorů s polokontaktním způsobem lovu a vysokou odolností ke stresu, mohl být riskantní způsob lovu výhodný z hlediska snižování agresivity ve skupině. 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 (obr. 55). Samozřejmě je potřeba brát důsledně v úvahu paleoekologické analýzy, protože 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 živit se masem z čerstvých mršin větších savců, doplňovat ji 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 většina současných lidí.

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 (viz kapitola Genetika neandrtálců), 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 člověk osídlil Evropu a západní Asii asi až před 39–30 tisíci lety, zatímco neandrtálci v období mezi 30 000 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 (obr. 54), 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 neandrtálských populací nepřežila a genetické vlastnosti a posléze i fenotyp neandrtálců ovlivnil takzvaný *efekt hrdla láhve*. 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 neandrtálců, 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 neandrtálců před předposledním glaciálním maximem (resp. před erupcí supervulkánu Toba) a po něm, a to, podle některých názorů, rozdíly nejen biologické, ale také kulturní (obr. 56).

Z důležitých nálezů ze staršího období evoluce neandrtálců (Tab. 14) stojí za zmínku velmi reprezentativní nálezy skeletů neandrtálců z Izraele (obr. 54, 55), *Kebara* a *Amud*, a také klasické evropské nálezy (obr. 54, 55), jako jsou *La Chapelle* a *Le Moustier* z Francie, *Feldhofer Cave* (Neanderthal) z Německa, *Bañolas* ze Španělska, *Combe Grenal* z Francie 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 neandrtálci pohřbívali své mrtvé, a zda vůbec měli nějakou kulturu *sensu stricto*. Argumenty pro i proti jsou zatím nepřilíš přesvědčivé, avšak oprávněnost tvrzení, že neandrtálci byli akulturní, je velmi nepravděpodobná, což vyplývá také z řady nepřímých důkazů. Také samotný pojem akulturace u neandrtálců je velmi problematický, protože neandrtálci kulturu nesporně měli a měli i složitou technologii výroby

nástrojů, včetně výroby čepelové industrie.

Tabulka 14 – Nálezy pokročilých, klasických a pozdních neandrtalců

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					
	Výška těla	Hmotnost	BMI	Roher. index	Femur	Tibie	Humeru	Radius
Neandrtálci - muži	166,0	65,2	23,69	1,429	443,0	352,4	311,4	243,9
Neandrtálci - 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

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 neandrtalců a anatomicky moderního člověka, ale jsou důkazem, že i neandrtálci se v průběhu středního paleolitu vyvíjeli, a v některých ohledech nemůžeme vyloučit paralelní vývoj znaků podobných u neandrtalců a AMČ, například díky gracilizaci lebky u neandrtalců.

Někteří pozdní zástupci neandrtalců mají navíc čepelovou industrii velmi podobnou, jako měl anatomicky moderní člověk. Z nejdůležitějších nálezů je na prvním místě třeba zmínit francouzské naleziště *St. Césaire* (obr. 54), které prokazují, že neandrtálci pravděpodobně vyráběli čepelovou industrii před příchodem anatomicky moderního člověka do Evropy. Znamé je i naleziště pozdních neandrtalců z *La Quina* z Francie, které je datované asi na 35 000 let. Důležité jsou i balkánské nalezy, chorvatská *Vindija* a bulharské *Bacho Kiro*, jejichž stáří je zřejmě nižší než 30 000 let. To prokazuje, že obě lidské skupiny žily v Evropě po jistou dobu současně. Podobný význam mají i některé mladé nalezy z Iberského poloostrova, *Zafarraya* a slavný nález z *Gibraltaru*, který reprezentuje vůbec první vědecky popsany nález neandrtalců, 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 ekologickými faktory po výbuchu 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 se neandrtálci kompeticí s AMČ postupně dostávali do marginálních ekosystémů. S nedostatkem lovné zvěře v méně příznivém prostředí se mohly projevit i fyziologické následky, jako je horší tepelná adaptace a snížená odolnost ke stresu a následující zpomalující se reprodukce. Tomu by napovídala i zjevná expanze gravetských populací člověka s velmi efektivními prostředky lovu výrazně snižujícími možnost eventuálního zranění a predačního risku (obr. 56).

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 pak Evropu. A tak se pro ně po určitých diskusích 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 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. Podle všeho tato změna v ontogenezi souvisela se změnami v reprodukci, časnějším odstavením a se změnami v sociální struktuře souvisejícími s vyšší socializací a rozvojem komunikace u AMČ. 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 propojenými 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 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 starobylých forem AMČ

Anatomicky moderní člověk měl lebku i zuby dosti podobné dnešnímu člověku, byl vysoký a nepříliš robustní a stavbou těla i končetin se na první pohled velmi výrazně odlišoval od neandrtálců (obr. 53). Spolu se vznikem anatomicky moderního člověka jsou často spojovány jeho specifické a od ostatních lidských forem odlišné kulturní a behaviorální charakteristiky. Tyto rozdílly 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. Patří sem již zmiňované nálezy lebek z lokalit Omo a Herto v Etiopii (obr. 53). 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 (Tab. 13).

Zcela zásadní význam mají pak nálezy několika skeletů z lokalit *Qafseh* a *Skhul* v Palestině, jejichž stáří se pohybuje okolo 100 000 let, 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. **Rozšíření AMČ po výbuchu supervulkánu Toba**

Obr. 57 -**Technologie výroby čepelové industrie (vlevo nahoře)** – čepel mohly být odlupovány buď perkusně, dobře mířenými údery za pomoci specializovaných nástrojů, nebo tlakem na připravené jádro. Je zřejmé, že čepelová industrie byla velmi efektivní, ale technologie vyžadovala dokonalou znalost materiálu i technologie výroby, tedy poměrně dlouhou periodu učení se a předávání zkušeností ve výrobě takových nástrojů (© Conroy 1997) **Porovnání čepelových industrií (vlevo dole)** neandrtálců (chatelperronien – 8, 9, 11–13) a nejstarší kultury anatomicky moderního člověka v Evropě (aurignacien – 1–7, 10), které ukazuje velmi podobnou technologii výroby i charakter používaných kamenných nástrojů u obou lidských forem (© Bilsborough 1995). **Vlevo:** Typické nástroje gravetské industrie (**nahoře**) z období 30 – 20 tisíc let, západoevropské solutrénské industrie (cca 18 tisíc let – **střed**), magdalénské industrie (17 – 11 tisíc let - **dole**), která často využívala jako materiál nejen kameny, ale i kosti a dřevo a typické kompozitní nástroje jako byla harpuna na lov sobů (kostěná harpuna – dřevěné ratiště) (archiv autora). **Kulturní artefakty (střed shora): Pavlovská hlavička ženy** (vyřezávaná z kosti), **Věstonická Venuše** (keramika), rekonstrukce **magdalénských vrhačů oštěpů** (archiv autora).

Není pochyb o tom, že u těchto nálezů persistují některé archaické, ale nikoliv neandrtálské, 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 neandrtálců. 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.

Předpokládá se, že anatomicky moderní člověk kolonizoval nejprve oblast zvanou Sahul, Austrálii, Tasmánii a Novou Guineu, a to asi před 50–60 tisíci lety (obr. 52), 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 udává 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 (obr. 56). Po období prudkého expanzivního rozvoje se kulturní a podle všeho i biologický vývoj v Austrálii jakoby konzervuje 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 expanzivní rozvoj nových technologií a umění (**obr. 57**).

Obr. 58 - Nejstarší zástupci anatomicky moderního člověka v Evropě: lebky **Mladeč 1**, **Mladeč 5** (shora *vlevo dole*), jeskyně Pester a Oase – lebka **Oase 1** (*vlevo nahore*), lebka **Oase 3** (*vpravo nahore*), maxila Oase 2 (*vpravo střed*), mandibula **Oase 1** (*vpravo dole*) (archiv autora).

Postkranialní skelet je také velmi podobný modernímu člověku, avšak u nejstarších, auri-gnackých a gravetských populací najdeme 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 bérce. 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 13) měl poměrně velkou tělesnou výšku. Vysocí byli zejména muži, kteří mohli dosahovat až výšky okolo dvou metrů, ale kteří byli, na rozdíl od žen, zároveň poměrně štíhlí. Ženy byly sice vyšší než ženy neolitické nebo neandrtálské, ale byly výrazně menší a často (zhruba ze dvou třetin) 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 40-35 tisíci lety (**obr. 58**).

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 neandrtálci (Obr 56, 57).

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 neandrtálců, velmi vyspělou čepelovou industrii.

Současné archeologické studie ale prokázaly, že tento právě tento argument je dosti diskutabilní, protože podobnou čepelovou industrii, chatelperonian a szeletian, nepochybně používali také evropští neandrtálci, 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 neandrtálci. Neandrtálci běžně nepoužívali kostěné nástroje, ani nástroje modulární, které se hojně vyskytují u kromaňonců, stejně jako nepoužívali vrhače oštěpů, 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 neandrtálců a anatomicky moderního člověka měly obě skupiny také velmi podobnou industrii levaloisického 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 mnohem 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 – obr. 56).

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.

Obr. 59 -Vpravo nahoře: Schéma trojhrobu DV–XIII, XV, XIV (vlevo) a hrobu Dolní Věstonice-západní svah (DV–XVI). Prostřední pohřbený v trojhrobu – DV–XV – představuje skelet jedince s řadou patologických znaků a deformací a stal se předmětem řady spekulací. Analýzy ukazují, že se zřejmě jedná o jedince ženského pohlaví, který prodělal závažnou vývojovou chorobu, a to pravděpodobně ještě před nástupem puberty (© Vlček 1994). **Předmostí 3 (vlevo dole)** – lebka z naleziště Předmostí u Přerova na Moravě stará 26 500 let. Tato lebka byla nalezena spolu se zbytky skeletů několika desítek jedinců v hromadném pohřbu. Lebka Předmostí 3 měla obsah mozkovny okolo 1600 cm³ (archiv autora); lebka **Dolní Věstonice 15 (dole střed)**, která je součástí patologického (???) ženského skeletu; lebky (zleva), **Cromagnon** a **Abri Pataud (vpravo dole)** reprezentující nejstarší populace anatomicky moderního člověka v západní Evropě (Abri Pataud byla redatována na téměř 39 tisíc let) - Vpravo nahoře: **Kostěnki 14 – Markina Gora** – lebka (a úplný skelet), magdalenien, Rusko (archiv autora).

1. Etapa aurignacká – tato etapa zahrnuje evoluci mladopaleolitického člověka v období minimálně 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 postkranialním skeletu jsou podle některých badatelů patrné některé archaické znaky, které údajně prokazují fylogenetické vazby, případně hybridizaci neandrtálců a anatomicky moderního člověka. Většina těchto znaků je dosti sporná, některé zase ukazují podobnost určitých partií na lebce, ale nijak neprokazují příbuznost či hybridizaci neandrtálců a anatomicky moderního člověka. Soudě podle nečetných nálezů postkranialního skeletu, lidé z aurignackého období byli podobní pozdějším lidem z gravetienu. Nálezy jsou obvykle v kontextu se starobyloou čepelovou industrií, aurignacienem. Někteří badatelé se na základě nálezů starších čepelových industrií, bohunicien a szeletien, 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 neandrtálci, pro což svědčí jak jejich typologie, tak i lokality. Nejdůležitější nálezy z tohoto období pochází z Moravy z lokality **Mladeč**, jejíž stáří by mohlo být vyšší i než zatím stanovených 32 tisíc let. 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** (obr. 58). Vůbec nejstaršími nespornými nálezy anatomicky moderního člověka, který patřil do evropského aurignackého období jsou 35 tisíc let staré nálezy z rumunské jeskyně Pesteru cu Oase (**Oase 1, 2, 3** obr. 58). 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 než 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. 15). 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 posledního maxima. Díky novým nálezům, například z Dolních Věstonic, a novým analýzám kosterního i archeologického materiálu se názory na tuto skupinu v průběhu osmdesátých a devadesátých let minulého století výrazně změnily. Lebka gravetských lovců je, až na některé specifické znaky (hemi-bun, výraznější nadočnicové oblouky, 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. Robustnita jejich těla mohla dosahovat téměř hodnot robusticity neandrtálských žen, samozřejmě se ale výrazně lišily ve všech podstatných morfologických charakteristikách (viz Tab. 13). Také proporce jejich těla byly typické pro anatomicky moderního člověka. Nalézáme však i ženy malé a štíhlé. Oba typy žen byly překvapivě zpodobněny jako sošky, venuše, což by mohlo znamenat, že tyto sošky nereprezentovaly 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 dosah, který byl několikanásobkem 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, kosti, kamene a možná i dřeva. 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 předmětem 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 (**obr. 59**). 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 **DV15**) a řadu dalších nálezů lidských kostí i velké množství nástrojů a dalších archeologických i paleontologických dokladů. Ještě bohatší kolekce skeletů byla nalezena v **Předmostí** u Přerova (více než 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 devadesátých letech 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 neandrtálce je krajně o obtížné a prakticky téměř nemožné. Většina specialistů se dnes spíše přiklání k názoru, že jde o skelet gravetského dítěte, možná dívky, což by vysvětlovalo například poměrně robustní epifýzy kostí končetin. Další dětské skelety (tři hroby kojenců) byly objeveny na rakouské lokalitě *Krems-Wachtengerg 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 anorganických surovin 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 gravetienu, 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 16) nejvýznamnější nalezy z německého *Oberkasselu* a ruských lokalit *Kostěny* a *Kostěny - Markina Gora* (obr. 59).

Tabulka 15 – nejvýznamější aurignacké a gravetské lokality v Evropě

Naleziště	Region	Datování	Druh	
Afrika				
Omo	Etiopie	150 – 190 tis. let	AMH	
Herto	Etiopie	155 tis. let.	Homc	
Singa	??Etiopie	140 - 150 tis. let	AMH	
Mumba	Tanzánie	110 - 130 tis. let	AMH	
Laetoli	Tanzánie	130 tis. let	AMH	
Jebel Irhoud	Maroko	120 tis. let	AMH	
Klassies River	Jižní Afrika	65 - 90 tis. let	AMH	
Die Kelders 1	Jižní Afrika	65 - 70 tis. let	AMH	
Aduma	Etiopie	80 – 105 tis. let	AMH	
Bouri	Etiopie	80 – 105 tis. let	AMH	
Border Cave	Jižní Afrika	80 tis. let	AMH	
Haua Fteah	??Lybie	45 tis. let	AMH	
Asie				
Lake Mungo	Austrálie	20 – 40 tis. let	AMH	
Evropa a záp. Asie				
Qafseh	Palestina	90 - 100 tis. let	AMH	
Skhul	Palestina	90 - 119 tis. let	AMH	
Krapina	Chorvatsko	130 tis. let	Homc	
Saccopastore	Itálie	125 tis. let	Homc	
Pech de l'Azé	Francie	100 tis. let	Homc	
Tabun	Palestina	120 - 90 tis. let	Homc	
Altamura	Itálie	90 tis. let	Homc	
Shanidar	Irák	80 tis. let	Homc	
	Výška těla	Hmotnost	BMI	Roher. indk
Neandrtálci - muži	166,0	65,2	23,69	1,42
Neandrtálci - ženy	155,3	54,2	22,44	1,42
Raný anat. moderní člověk-muži	181,9	69,3	20,91	1,18
Raný anat. moderní člověk-ženy	166,2	53,5	19,30	1,18
Gravetské populace AMČ-muži	179,0	67,4	21,08	1,18
Gravetské populace AMČ-ženy	158,3	54,5	22,11	1,40
Magdalénské populace AMČ-muži	166,5	61,9	21,89	1,37
Magdalénské populace AMČ-ženy	157,3	52,5	21,21	1,32
Mezolit-muži	168,8	63,4	21,73	1,29
Mezolit-ženy	157,5	52,7	21,14	1,32
Naleziště	Region	Datování		
Blízký Východ, záp. Asie				
Tabun	Palestina	80 tis. let		
Kebara	Palestina	60 tis. let		
Amud	Palestina	50 tis. let		
Shanidar	Irák	45 tis. let		
Teshik Tash	Uzbekistán	???		
Evropa				
Régardou	Francie	70 tis. let		
Mt. Circeo 3	Itálie	70 tis. let		
La Ferrassie	Francie	70 tis. let		

Obr. 60 -Schéma základních teorií původu anatomicky moderního člověka (zleva): teorie vytěsnění, teorie asimilační, teorie afrického původu a teorie multiregionální. První tři teorie jsou monocentrické (původ lidstva v Africe), poslední teorie, multiregionální (zcela vpravo), uvažuje o částečně autonomním, regionálně specifickém vývoji jednotlivých lidských skupin. Multiregionální teorie není však v žádném případě polycentrická, protože principiálně vylučuje izolovaný vývoj lidských skupin v jednotlivých regionech (© Fleagle 1998).

Tabulka 16 – Nejvýznamější magdalénské a epipaleolitické lokality

<i>Naleziště</i>	<i>Region</i>	<i>Datování</i>	<i>Druh</i>		
Afrika					
Omo	Etiopie	150 – 190 tis. let	AMH Hoi		
Herto	Etiopie	155 tis. let.	Homo sa		
Singa	??Etiopie	140 - 150 tis. let	AMH Hoi		
Mumba	Tanzánie	110 - 130 tis. let	AMH Hoi		
Laetoli	Tanzánie	130 tis. let	AMH Hoi		
Jebel Irhoud	Maroko	120 tis. let	AMH Hoi		
Klassies River	Jižní Afrika	65 - 90 tis. let	AMH Hoi		
Die Kelders 1	Jižní Afrika	65 - 70 tis. let	AMH Hoi		
Aduma	Etiopie	80 – 105 tis. let	AMH Hoi		
Bouri	Etiopie	80 – 105 tis. let	AMH Hoi		
Border Cave	Jižní Afrika	80 tis. let	AMH Hoi		
Haua Fteah	??Lybie	45 tis. let	AMH Hoi		
Asie					
Lake Mungo	Austrálie	20 – 40 tis. let	AMH Hoi		
Evropa a záp. Asie					
Qafseh	Palestina	90 - 100 tis. let	AMH Hoi		
Skhul	Palestina	90 - 119 tis. let	AMH Hoi		
Krapina	Chorvatsko	130 tis. let	Homo sa		
Saccopastore	Itálie	125 tis. let	Homo sa		
Pech de l'Azé	Francie	100 tis. let	Homo sa		
Tabun	Palestina	120 - 90 tis. let	Homo sa		
Altamura	Itálie	90 tis. let	Homo sa		
Shanidar	Irák	80 tis. let	Homo sa		
		Výška těla	Hmotnost	BMI	Roher. index
Neandrtálci - muži		166,0	65,2	23,69	1,429

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 Bräuera, 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 (**obr. 60**). 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 sblížují.

Základní rozdíl mezi oběma teoriemi je dvojitý, a ani jeden z těchto rozdílů ve skutečnosti nezakládá zásadní vzájemný rozpor.

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. Teorie multiregionální pak 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 nevylučují 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 by nebylo 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 „rozšířoval“ 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 mt-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 je nepovažují za příliš relevantní. Důvodem je i to, že nejsme schopni, a asi ani dlouho ještě nebudeme, analyzovat jadernou DNA ve skutečných sekvencích, 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 (obr. 60), 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 neandrtálci 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 epifýzy, 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 neandrtálci 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 o 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 neandrtálců 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 neandrtálců doslova zdecimována velmi nepříznivými podmínkami a z hlediska genetického došlo k takzvanému efektu hrdla láhve. 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 (obr. 60), 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 neandrtálské.

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 neandrtálců 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 let.

Charakteristické jsou také mnohé morfologické změny, 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 mezolitu 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 nešťastně, zdůrazňuje takzvaná mezolitická fáze evoluce člověka. Všechny moderní archeologické i paleoantropologické analýzy však prokázaly, že mezolitický 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 mezolit tedy asi před 10 000 lety. První neolitičtí 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 raných 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 přejaly 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 (Kruk, Milisauskas 1999). 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 pastevevství a příležitostného lovu. Důležitou roli hrála i vysoká bonita a kvalita půdy, která se, podle některých názorů (Kruk, Milisauskas 1999) neměnila po několik set let.

V každém případě se rané zemědělství jako nová adaptivní strategie velmi výrazně projevovalo ve zřetelných změnách biologických vlastností tehdejších populací. Raní zemědělci byli podstatně menší než lovci a sběrači, měli odlišné proporce těla a gracilnější skelet než například lidé s mezolitickou 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 „vytěšňovaly“ 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. Raně zemědělské neolitické populace se svými biologickými parametry také významně lišily od populací, kde byl primárním ekologickým rysem chov domácích zvířat a pastevevství a vyšší mobilita populací.

Tito raní 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 mezolitickým obyvatelům Evropy. Reprezentanti pasteveckých neolitických populací, například lidé 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 tehdejším 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 raní 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 raně 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) byla 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 vznikly vymezené skupiny lidských populací, které měly určité biologické, kulturní a psychologické rysy.

Na dobu, kdy tzv. 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 „zředňuje“, 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 „efekt hrdla láhve“. Ten například mohly způsobit v Evropě morové rány či jiné pandemické choroby, nebo třicetiletá 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 (Jablonski 2004) zase ukázala, že lidé žijící 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 velké rasy nejsou homogenní a u některých skupin, jako jsou Baskové, Etruskové nebo Abcházcí, zatím přesně 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 i jihozápadní Asie a Indického subkontinentu. Dalším zásadním problémem je velmi obtížné odlišení autochtonnosti a heterochtonnosti mnoha „klasických“ populací, například neolitické populace ve střední Evropě, Keltů, Slovanů 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 konzistentně 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. Jde zejména o evoluci aspektů biosociálních, sociálních, demografických, psychických a samozřejmě všech aspektů kulturních od materiální kultury až po duchovní kulturu a literaturu (Soukup V. 2011).

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 (Soukup 2011) 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 neandrtálců 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 artikulovaná 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 (Soukup 2011). Nepochybně to byly i faktory reprodukční, faktory potravní a faktory životního prostředí, jako je klima, 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 čepeli, 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, diferenciaci 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.

Koncem 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 lidé kultury 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 bronzu a přechodu od kamenných, pazourkových nebo obsidiánových nástrojů k nástrojům bronzovým a dále i k železným. Primární, svrchně paleolitická sociální struktura, 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, která měla 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 raní 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 lidské skupiny, komunity, 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 reprodukci 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 raně zemědělských populací například v Turecku (Bogucki 1999), 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 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 diference sociální. 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 diference se začíná výrazně projevit 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 u jiných skupin živočichů, také fylogeneze homininů měla určitý obecný evolučně-ekologický rámec. 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 člověk nejprve kolonizoval ty regiony, které byly ekologicky nejvhodnější, a až později oblasti ekologicky 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 když jsou ekosystémy stabilizované a klima se výrazně nemění, převládala migrace východo-západní, v podmínkách méně stabilních pak migrace severo-jihní. Na podobných základech se mohla rozvíjet také kolonizace Austrálie ve svrchním středním paleolitu (50 – 60 tisíc let), kolonizace tundrového pásu ve svrchním paleolitu, 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, rozšíření z původního areálu do jiného, přičemž areály se ekologicky příliš nelišily. Délka jednotlivých migrací, které se poprvé objevily až 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 neobývané 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 na základě behaviorálních, ekologických a technologických změn v evoluci člověka (Tab. 17).

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 nevylučuje 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 (Tab. 17). 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 neposlední 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.

Tab. 17 - Historie kolonizace světa člověkem a jeho předky

5 miliónů -1, 9 miliónu let	Raní hominidé
	nejstarší hominina a Australopitéci, první formy rodu <i>Homo</i>
	<i>sub-saharská Afrika</i>
1,9 miliónu - 1 milión let	Starobylé formy rodu <i>Homo</i> - pionýrská fáze
	<i>Homo ergaster, Homo erectus</i>
	<i>sub-saharská Afrika, Mediteránní oblast, jižní Ázie</i>
	základním regionem je Afrika, občasné migrace do Ásie
1 milión let - 250 000 let	Starobylé formy rodu <i>Homo</i> - kolonizační fáze I. - vznik <i>Homo sapiens</i>
	<i>Homo erectus, Homo heidelbergensis</i>
	archaické formy <i>Homo sapiens</i>
	<i>Afrika, Evropa, Ázie</i>
250 000 let - 60 000 let	Starobylé formy rodu <i>Homo</i> -kolonizační fáze II. -rozvoj <i>Homo sapiens</i>
	archaické formy <i>Homo sapiens</i> , neandrtálci do výbuchu supervulkánu Toba
	<i>Afrika, Evropa, Ázie</i>
60 000 let - 40 000 let	moderní <i>Homo sapiens</i> - pionýrská fáze
	klasičtí „neandrtálci“, archaické formy anatomicky moderní <i>Homo sapiens</i>
	<i>Afrika, Evropa, Ázie</i>
40 000 let - 10 000 let	moderní <i>Homo sapiens</i> - kolonizační fáze I. - „kulturní revoluce“
	anatomicky moderní <i>Homo sapiens</i> , počátek raného zemědělství
	<i>Afrika, Evropa a Ázie, včetně chladného vnitrozemí, Austrálie, Amerika</i>
10 000 let - 1500 let	moderní <i>Homo sapiens</i> -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>

Fáze raných homininů

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. Jedna skupina zahrnuje dvě formy rodu *Homo*, v ní je poprvé systematicky využívána materiální kultura, objevují se nové formy chování a zvyšuje se podíl živočišné stravy v potravě. Pak jsou zde dvě skupiny australopitéků - specializovaných robustních australopitéků a nespécializovaných druhů australopitéků s některými člověku podobnými znaky.

Všechny tři skupiny homininů 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 homininním způsobem a zároveň existují jasné důkazy o ekologické diferenciaci obou skupin.

U zástupců rodu *Homo* se do jisté míry zvětšuje mozek a velikost těla. Zástupci rodu *Homo* pravidelně vyrábějí kamenné nástroje. U robustních australopitéků se také relativně mírně zvětšuje mozek (statisticky neprůkazně – Hawks 2011) a výrazně se zvětšují čelisti a zuby a předpokládá se výroba nástrojů, možná i kamenných. U dalších skupin australopitéků se mozek příliš nezvětšuje a zuby se naopak zmenšují. U všech skupin homininů z tohoto období se výrazně zmenšily špičáky. To by ukazovalo, že v kolonizaci Afriky homininy měly významnou roli komplexní chování a adaptabilní 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 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 milionu let, 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 třetí částí 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 industrie. 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 oldování.

Poněkud jiná je situace v západní Asii. Nálezy z Palestiny (Ubeidyia) a zejména z gruzínského naleziště Dmanisi jsou poněkud starší, 1,85–1,4 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, západo-východní 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 vlny, vlny z Afriky a následné kolonizace jihovýchodní Asie, se další vývoj v asijském 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 výroby nástrojů. 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, 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 620 000 let pak jižní, západní a střední Evropu. Jako poslední byl podle všeho zhruba před 300 000 lety kolonizován ranými 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 v Africe a mediteránní oblasti Evropy, jde 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; neandrtálce, 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 jde o vznik nové, daleko pokročilejší technologie opracování kamene, takzvanou levaloisickou technologií. Obecně je nejznámější kulturou, která tuto technologii reprezentuje, takzvaná mousterská kultura. Je to již velmi pokročilá forma levaloisické technologie, která plně využívá technik retuše, avšak je 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 eurasijští neandrtálci se podle všeho ekologicky specializovali a zůstávali prakticky ve stejném areálu, anatomicky moderní člověk zahájil zhruba před 60 000 tisíci lety novou fázi kolonizace, nebo snad rozsáhlé migrace, a pronikl na indonézké 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 neandrtálců, tak u anatomicky moderního člověka. V Evropě a přilehlých oblastech se objevují takzvaní klasičtí neandrtálci, kteří se však s postupem času mění. Skelet se stává postupně gracilnější, objevují se některé rysy připomínající anatomicky moderního člověka.

Některé z neandrtálských 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 neandrtálci a proč kolonizovali pouze Evropu, západní Asii a Blízký Východ, se vedou dlouhé a vášnivé diskuse. Jisté je, že limitujícím faktorem nebyl primárně anatomicky moderní člověk, který významnějším způsobem mohl ovlivnit neandrtálce 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, fosilních dokladů o posledním období pionýrské fáze je 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 paleolitičtí 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 to velmi dobří lovci, k lovu používali řadu nových zbraní a zařízení, například vrhače oštěpů, harpuny, luky, šípy a pasti.

Velmi nápadný je rozvoj jejich materiální kultury, čepelových industrií, a používání ne-kamenných materiálů, například kostí. Za skutečně typický znak je možno považovat neobvyčejný rozvoj umění, kreseb, rytin i soch. Umění se rozvíjí na všech kontinentech, přidává se k němu i velmi pokročilý design nástrojů, který dokonale využívá vlastností materiálu, kame-ne, 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 je to keramika, výroba obleků, bot a čepic, ozdob ze zubů a schránek měkkýšů. 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, rituály 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 40 000 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 tomto 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 jaké by vyplývalo z analýz fosilních dokladů, analýz nalezených nástrojů a dalších artefaktů.

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. Teprve druhá vlna, tedy evropským magdalencům podobné populace s kloviskou kulturou, pak definitivně kolonizovala Severní Ameriku. Kolonizace Střední a Jižní Ameriky zahaluje 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 Ameriky a celou Střední Ameriku, a nakonec 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 rozdíly 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 mezolitické 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 fázi 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 přejímají zemědělskou strategii nebo jsou postupně vytlačovány do marginálních oblastí nevhodných pro zemědělství, jako to bylo v případě Sánů v Africe. Nové ekologické studie ukazují, že hortikulturní nebo raně zemědělské populace mohly velmi podstatně ovlivnit původní tropické pralesy, ale přitom 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 raně historickém období, kdy se výrazně zvyšuje hustota zalidnění dané oblasti. Jako dobrý příklad nám může posloužit například vývoj 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.