

# Evoluční antropologie

Václav Vančata

## 1 ÚVOD

Jednou ze základních otázek moderní antropologie je, jak a proč vznikl moderní člověk, druh *Homo sapiens*. S tím souvisí nejen otázka samotného vzniku *Homo sapiens*, ale také jeho evoluce a diferenciaci na jednotlivé formy a specifické populace, které osídlily jednotlivé kontinenty. Již od 70. let minulého století dominují dvě hypotézy (srov. Vančata, 2012), hypotéza multiregionální a hypotéza „*Out of Africa*“ (hypotéza afrického původu *Homo sapiens*). Jak však prokazují současné paleoantropologické i paleogenetické studie, obě hypotézy problém vzniku a evoluce *Homo sapiens* zjednodušují, zaměřují se především na evoluci člověka v evropském a africkém regionu a diferenciaci neandertálců a anatomicky moderního člověka (srov. Vančata, 2012). I když je diferenciaci obou lidských forem pro pochopení vzniku a evoluce *Homo sapiens* důležitá, otázka vzniku moderních lidských forem je mnohem komplexnější a celý proces nepochybně začíná již ve středním pleistocénu, minimálně před 650 000 lety.

Zatímco zastánci hypotézy afrického původu diskutovali o tom, zda se neandertálci mohli křížit s **anatomicky moderním člověkem** (dále jen AMČ) a jak moc mohli lidé neandertálcům konkurovat po příchodu do Evropy, multiregionalisté hledali nové argumenty pro hypotézu, že člověk byl od počátku rodu *Homo*, možná s výjimkou *Homo habilis*, jediným druhem, druhem *Homo sapiens*. Měli pro to dva hlavní argumenty, a to neustálý tok genů mezi jednotlivými populacemi rodu *Homo* od počátku jeho vzniku

a ekologickou „hypotézu jediného druhu“, která praví, že v jedné nise se může udržet jen jediný druh s podobnými ekologickými nároky (Wolpoff, 1999). Mnohé populačně genetické studie ukazovaly, že rozsáhlejší tok genů není možné vyloučit (srov. Vančata, 2012). Zastánci hypotézy afrického původu však tvrdili, že jak paleoantropologické a paleogeografické, tak i molekulárně biologické studie vylučují, že v evoluci člověka existoval jen jediný lidský druh. Většina paleoantropologů se shoduje na tom, že ani *Homo ergaster*, a ani *Homo erectus*, nemohou být řazeni do druhu *Homo sapiens*, a to z řady důvodů (srov. Vančata, 2012), kterými jsou velikost a stavba mozku i velmi archaické morfologické charakteristiky jejich skeletu. První paleogenetické studie dokonce ukazovaly, že mitochondriální DNA neandertálců je natolik odlišná, že neandertálce musíme řadit do samostatného lidského druhu *Homo neandertalensis*. Situace se ještě dále vyhrtila po nález trpasličího lidského druhu *Homo floresiensis*, o němž multiregionalisté tvrdili, že se nejedná o nový lidský druh, ale o mikrocefalického *Homo sapiens* (srov. Vančata, 2012). Diskuse kolem druhového statusu *Homo floresiensis* ukázala, jak je fylogeneze rodu *Homo* zjednodušována na schémata redukující proces fylogeneze rodu *Homo* buď na neomezenou hybridizaci v rámci jednoho druhu, nebo na chaotickou speciaci rodu *Homo*, jen málo respektující současné paleontologické a paleobiogeografické poznatky.

## 2 VZNIK A EVOLUCE *HOMO SAPIENS* – MORFOLOGICKÁ A GENETICKÁ EVOLUCE MODERNÍCH LIDSKÝCH FOREM

V posledních letech byly obě hypotézy stále častěji ověřovány z hlediska výsledků genetických analýz, zejména analýz **mitochondriální DNA**, která se ve fosilních skeletech poměrně dobře zachovává a může nám mnohé říci o fylogenetické diferenciaci zkoumaných populací (srov. Vančata, 2012). Ukázalo se však, že analýzy mt-DNA situaci nijak podstatně nevyřešily. Některé sice ukazovaly, že k dlouhodobé reprodukční izolaci neandertálců a AMČ došlo mezi zhruba 170 000 až 650 000 lety, mnohé však měly nejednoznačnou interpretaci (srov. Vančata, 2012). Proto se začaly vědecké týmy zabývat **jadernou DNA**. První paleogenetické studie se opíraly především o analýzu DNA z kostí neandertálců z období po předposledním glaciálním maximu (tedy mladší 68 000 let) a AMČ. Výsledky však nijak nepotvrdily druhový status *Homo neanderthalensis*, právě naopak ukázaly, že neandertálci a AMČ mají geneticky mnoho společného.

První publikovaná analýza jaderné DNA neandertálců prokázala, že neandertálci a AMČ mají společný gen pro řeč FOXP2 (srov. Vančata, 2012). Podrobnější analýza jaderného genomu neandertálců (srov. Vančata, 2012) ukázala, že zřejmě došlo ke genetickému kontaktu mezi liniemi AMČ a neandertálců, tedy že bylo možné alespoň občasné křížení mezi AMČ a neandertálci. Moderní člověk získal od neandertálců přibližně 1–4 % specificky neandertálských genů. Z charakteristik genomu obou skupin vyplývá, že AMČ a neandertálci jsou si geneticky velmi blízcí a mnohé z „typických lidských znaků“ vznikly již u předka obou skupin, tedy člověka heidelbergského, např. gen pro řeč FOXP2. Nových substitucí, typických pro moderní formy člověka, je pouze 78. Ze zhruba 60 % zmapovaného genomu neandertálců a porovnatelných částí genomu anatomicky moderního člověka bylo necelých 80 inovací. Téměř 90 % genomu obou porovnávaných skupin je starobylých a tato genetická informace je společná s neandertálci. Zřejmě jde o geny zděděné po *Homo heidelbergensis*, který byl společným předkem obou skupin. Toto je zásadní a nový poznatek, který velmi významně posouvá naše znalosti o fylogenezi *Homo sapiens*.

U AMČ prokazatelně existuje 1 až 4 % „příměsí“ v neandertálské linii nově vzniklých genů. Ta je však prokazatelná pouze u lidí z Evropy a Asie, nikoliv u původních Afričanů, a objevila se zhruba před 100 000 lety. Případná hybridizace byla tedy lokální a musela proběhnout v relativně časově velmi krátkém úseku. S neandertálci sdílíme zhruba 85 % genomu, který nalézáme u současného člověka. FOXP2 (vývoj jazyka a řeči) v moderní „lidské“ formě vznikl téměř jistě již u archaických forem *Homo sapiens*, minimálně před 300 000 lety. Neandertálci však mají mutaci genu méně „výkonnou“, než jakou představuje archaická forma genu, která se vyskytuje u AMČ a u *Homo heidelbergensis* (Mari-

cic, 2013). Některé ze známých genů byly pozitivně selektovány u AMČ, zatímco u neandertálců jsou ve starobylé formě.

**Rozdíly v genech mezi neandertálci a AMČ** jsou následující:

- 1) Geny související se zbarvením a funkcí kůže a s termoregulačními schopnostmi včetně pocení a vlastnostmi kůže – ty se mohou lišit v důsledku dlouhodobých selekčních tlaků z hlediska ekologických nároků v životě ve velmi rozdílných ekosystémech mírného pásu Eurasie a tropických oblastí Afriky.
- 2) Geny, které mají souvislost se schopnostmi kognitivními a učení se – ty mohou souviset se životem ve velmi suchých oblastech Afriky a s tendencí k neustálým inovacím materiální kultury u AMČ a rozvojem loveckých strategií u neandertálců (srov. Vančata, 2012).
- 3) Geny související s lidskou reprodukcí, např. gen ovlivňující pohyblivost spermií – to může mít souvislost i se zvýšenou sexuální selekcí u AMČ (srov. Vančata, 2012).
- 4) Geny související s rozdílným metabolismem a ontogenetickým vývojem u neandertálců a u AMČ – jedná se o celou řadu specifických rozdílů, např. o systémovou mutaci související s odloženým nástupem staršího dětství u AMČ. Gen RUNX2 se pak podílel i na soudkovitém tvaru hrudníku neandertálců. Některé genetické rozdíly souvisí s buněčným metabolismem, další např. s činností štítné žlázy, a tedy pravděpodobně i s rozdílným způsobem termoregulace u neandertálců a AMČ (srov. Vančata, 2012).

Komplexní genetická změna vedla k prodloužení období dětství u AMČ, které se projevilo i v posunu prořezávání prvních zubů stálého chrupu z původních 4 let u neandertálců na 6 let u AMČ. Genetické změny na konci risského zalednění (srov. Vančata, 2012) zapříčinily vznik specifických somatických i fyziologických vlastností neandertálců včetně jejich vysoké schopnosti adaptovat se na extrémní podmínky prostředí. Proto je důležité vědět, jakou genetickou výbavu měla další lidská forma, která žila v dalším areálu výskytu starších forem *Homo sapiens*, totiž v Asii.

Významně nám pomáhá analýza DNA archaické formy člověka, která obývala střední Asii (srov. Vančata, 2012, 2013). Nález článku prstu a stoličky z jeskyně Denisova, reprezentujících tzv. „denisovany“, staré 30 000 až 48 000 let, a jejich genetické analýzy, se ukázaly velmi důležité pro pochopení evoluce člověka a hlavně možných příčin oddělení neandertálců a AMČ. Výsledky analýz mt-DNA ukázaly, že článek prstu mohl náležet lidem, jejichž předci opustili Afriku možná už před jedním milionem let, tedy starobylou formu člověka předcházející *Homo sapiens*.

První výsledky analýz mt-DNA jsou ale velmi problematické, protože stáří nálezu okolo 40 000 let je menší než nejmladší nálezy *Homo erectus* ve východní Asii a tito lidé pocházejí z biogeografické oblasti odlišné od východní a jihovýchodní Asie. „Děnisované“ spíše reprezentují přežívající populace archaického *Homo sapiens*. To potvrzují další studie mt-DNA, které „datují“ diferenciaci populací *Homo sapiens* do období mezi 750 000 až 250 000 lety.

Následné analýzy jaderné DNA ze zubu tyto úvahy potvrzují (Reich et al., 2011). Podle získaných výsledků „děnisované“ představovali archaickou formu *Homo sapiens*. To ukazuje, že archaické formy *Homo sapiens* mohly dlouhodobě přežít a koexistovat s moderním člověkem. Děnisované evidentně představují geneticky specifickou, ale lidskou populaci, která migrovala do střední Asie před více než 80 000 lety. Fosilní nálezy pak představují zbytek této populace zdecimované výbuchem supervulkánu Toba před 72 000 lety a následnou dobou ledovou. Prokázána

hybridizace populací „děnisovanů“ s obyvateli Papuy-Nové Guiney a Austrálie proběhla těsně po skončení doby ledové, kdy skupiny AMČ začaly migrovat do Papuy-Nové Guiney a Austrálie a dalších oblastí jihovýchodní Asie a Oceánie.

Genetici zabývající se vznikem lidského Y chromozomu zjistili, že jeho zformování lze očekávat už v období mezi 300 000–400 000 lety (Mendez et al., 2013), což opět potvrzuje, že všechny archaické formy *Homo sapiens* i AMČ mají společného předka, a to nejstarší populace archaického *Homo sapiens* z období 650 000–300 000 let. To se dobře shoduje s výsledky genetických analýz „děnisovanů“, neandertálců i svrchně paleolitických populací AMČ. Pro paleoantropologii je to zásadně důležité, protože jsme schopni určit, jaké genetické charakteristiky měly nejstarší formy archaického *Homo sapiens*. Srovnávací genetické a fyziologické analýzy (srov. Vančata, 2012) nám umožňují také odhadnout, jaké adaptace byly důležité pro vznik archaických forem *Homo sapiens*.

### 3 EVOLUCE ARCHAICKÝCH FOREM *HOMO SAPIENS*

V období mezi 700 000–620 000 lety (*Oxygen Isotop Stage*<sup>83</sup> [OIS] 18–16) došlo k několika významným ochlazením klimatu s následným oteplením mezi 620 000–565 000 lety (OIS 15). Během tohoto období vymírá *Homo erectus* v oblasti Afriky, Evropy i západní Asie, v průběhu teplého období OIS15 se objevují současně v Africe i v Evropě zcela nové formy člověka, které řadíme do nového druhu *Homo heidelbergensis* nebo, podle většiny současných názorů, do archaických forem *Homo sapiens* (srov. Vančata, 2012). Hlavním důvodem ke zpochybnění druhového postavení *Homo heidelbergensis*, ne všemi badateli uznávaného (Bae, 2010, Vančata, 2012), jsou právě paleogenetické studie prokazující, že AMČ a *Homo heidelbergensis* si byli geneticky velmi blízcí.

Archaický *Homo sapiens* byl reprezentován, přinejmenším do počátku risského zalednění, vysokorostlými atleticky stavěnými populacemi, které se živily lovem středních a velkých zvířat. To prokazují jak studie paleontologické a archeologické, tak i stavba těla a charakter zranění. Charakter používaných nástrojů, včetně loveckých zbraní, i archeologický a paleontologický kontext těchto nálezů prokazují jednoznačně změnu potravní strategie těchto lidí z lovecko-sběračské na vysloveně loveckou strategii. Vyráběli technologicky pokročilejší kamenné nástroje ašélského typu, kompozitní nástroje a je prokázána i výroba vysloveně loveckých zbraní, dřevěných oštěpů s hrotem tvrzeným v ohni. Zatímco v Evropě a západní Asii je technologický vývoj pozvolný a vrcholí vznikem mousterského kulturního komplexu, a souvisí s rozvojem loveckých strategií, v Africe byl vývoj mnohem komplikovanější. Rozdíl mezi evropskými a africkými populacemi archaických forem *Homo sapiens* nebyly

ve stavbě těla, ale především v **rozvoji kultury** a pravděpodobně i ve formování genetických charakteristik.

V Africe ve středním paleolitu totiž existoval bouřlivý rozvoj nových technologií (McBrearty, Brooks, 2000). Ačkoliv se zhruba před 300 000 lety v obou oblastech objevuje moderní levalloiská technologie opracování kamene, v Evropě je technologický vývoj poměrně konzervativní. Předpokládá se, že „Evropané“ (přesněji obyvatelé Evropy, západní Asie a severního mediteránu) byli genetickými předky neandertálců a možná i „děnisovanů“, zatímco v případě afrických populací archaického *Homo sapiens* se jednalo o přímé předky AMČ.

Co bylo příčinou vzniku základních lidských vlastností i této předpokládané diferenciaci obou skupin archaického *Homo sapiens*? Formování vlastností nejstarších populací archaického *Homo sapiens* bylo mimo jiné ovlivněno dvěma základními faktory: 1) rozvojem loveckého způsobu života, 2) rozdílnými klimatickými a ekologickými podmínkami v obou těchto částech světa, které se extrémně prohloubily v průběhu předposledního zalednění, tedy zhruba před 300 000 lety.

Předposlední době ledové však předcházela dvě významná období chladu, a to během období OIS 14 před 530 000 lety a zejména v období OIS 12 před 430 000 lety. Obě období pak znamenaly velmi chladné subarktické podnebí v Evropě a západní Asii a velmi suché období v Africe. Můžeme tedy předpokládat, že „Evropané“ se stále více přizpůsobovali strategii lovu středních a velkých zvířat v určitých vhodných teritoriích, zatímco „Afričané“ byli závislí na stále dokonalejším přizpůsobování se přežití v aridních podmínkách a získávání potravy i vody jakýmkoliv

přijatelným způsobem zabezpečujícím přežití malých mobilních populací. Pokud byla přizpůsobení efektivní v nepříznivých podmínkách, o to efektivnější pak byla v podmínkách příznivých. To zaručovalo úspěšnou evoluci obou populací v Africe i Evropě a také postupnou genetickou diverzitu obou populací, která se prohlubovala během nepříznivých podmínek. To bylo i příčinou rozdílných změn stavby skeletu u afrických a evropských zástupců archaických forem *Homo sapiens* i rozdílů v materiální kultuře i v technologiích. U nejstarších forem archaického *Homo sapiens* se nutně objevila řada typicky lidských genů, např. FOXP2 genu (genu pro řeč). Vzhledem ke zvětšení postavy, rozvoji svaloviny i motorických schopností a také zvětšování mozku se při vzniku prvních archaických forem *Homo sapiens* uplatňovaly geny ovlivňující jak růst skeletu (HOX), tak růst mozku (microcephaliny) a příslušné faktory regulační. To se projevilo jak při přestavbě kostry a růstu mozku, tak při rozvoji výroby nástrojů a komunikace. Vliv microcephalinů a FOXP2 genu se ale nejvíce projevilo až v období mladším 300 000 let, u společného předka neandertálců a AMČ. Výsledkem byl vznik dvou regionálně oddělených lidských skupin, neandertálců a AMČ, ve kterých začaly působit rozdílné genetické a regulační mechanismy.

Archaický *Homo sapiens* se objevuje v Africe a Evropě mezi 610 000–600 000 lety. Nejstarší je mandibula z německé lokality Mauer stará 609 000 let (srov. Vančata, 2012). Tato skupina zřejmě zahrnuje jak zástupce původního „druhu *Homo heidelbergensis*“, tak archaické zástupce AMČ, kteří se mohli zformovat ke konci risského zalednění a migrovat mimo Afriku, např. přes pobřeží Arabského poloostrova. Pro archaického *Homo sapiens* je typické výrazné zvětšování mozku. Relativně velký mozek ovlivnil i tvar lebky a profilování skeletu obličeje. Nadočnicové oblouky jsou jasně oddělené, u některých jedinců ještě mohutné, výrazně prominující, v mnoha případech jsou málo výrazné, podobné neandertálcům nebo dokonce starším formám AMČ. Mozek je statisticky významně menší než u součas-

ného člověka – v průměru 1260 cm<sup>3</sup>. Existují prokazatelné rozdíly mezi zástupci před risským zaledněním (1 208 cm<sup>3</sup>) a skupinami mladšími než 300 000 let (1 311 cm<sup>3</sup>). Kostra končetin i pánev jsou tvarem i proporcemi velmi podobné starším formám AMČ. Diafýzy dlouhých kostí jsou poměrně štíhlé a dlouhé, ale epifýzy jsou dosti robustní.

Variabilitu archaického *Homo sapiens* demonstruje naleziště Sima de los Huesos (Atapuerca) datované okolo 550 000 let. Nalézáme zde směs jedinců od typických zástupců archaického *Homo sapiens* přes jedince podobné neandertálcům až po jedince s poměrně moderní morfologií. Byli poměrně vysocí a měli spíše robustní atletickou stavbu těla, což velmi dobře odpovídalo jejich způsobu života, tedy kontaktnímu lovu středních a velkých zvířat. Způsob lovu prokazují i zranění hlavy a horní části trupu. Muži mohli být větší než 180 cm a mohli vážit až 90 kg. Stavba pánve je podobná modernímu člověku, ale porodní kanál je užší a odpovídá mozkovně asi o 20 % menší než u moderních lidských forem – neandertálců a AMČ.

Mladší formy archaického *Homo sapiens* známe z řady afrických i evropských nalezišť z období od 300 000 let do 150 000 let (srov. Vančata, 2012). Mozek se zvětšuje a na lebce mizí velká část archaických znaků. Nadočnicové oblouky jsou menší a méně nápadné, lebka je gracilnější. Mozkovna je poměrně klenutá v čelních partiích. Snížení výšky postavy a další rozvoj mozku byly adaptací na risskou dobu ledovou, která se projevovala velmi chladnými obdobími a zaledněním v Evropě a obdobími extrémního sucha v Africe. V tomto období se objevuje levalloiská technologie, která znamenala významný technologický posun jak v samotné technologii opracování kamene, tak i v efektivitě zpracování materiálu. V Africe se objevují nové technologie, jako je výroba kamenných čepelí, kostěných harpun a háčků na ryby (McBrearty, Brooks, 2000). Výroba dřevěných loveckých oštěpů jen poddhaluje technologické možnosti i typy materiálů, které mohly hrát inovativní roli i v Evropě.

## 4 EVOLUCE MODERNÍCH FOREM *HOMO SAPIENS* – NEANDERTÁLCI A ANATOMICKY MODERNÍ ČLOVĚK

V období mezi 200 000–150 000 lety se objevují v Africe, a posléze také na Blízkém východě a v Evropě, nové moderní lidské formy, které obvykle označujeme jako neandertálce a anatomicky moderní lidi. Definitivně se rozlišují v období mezi 170 000 až 130 000 lety na dva jasně odlišné lidské typy lišící se nejen morfologickými a genetickými znaky, stavbou těla a charakterem ontogeneze a hormonálního systému, ale také ekologicky, a rovněž z toho vyplývajícím způsobem života.

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

- 1) Klimatické a ekologické podmínky ke konci risského zalednění (300 000–140 000) let vyústily v „genetickém efektu hrdla láhve“ v afrických a také evropských populacích archaických forem člověka. V Africe to byla období obrovského sucha a izolace jednotlivých lidských populací archaického *Homo sapiens*, v Evropě pak periodická extrémní období zalednění a nízkých teplot. Nutnost přizpůsobení se těmto extrémním podmínkám vedla ke genetickým změnám u evropských forem archaického *Homo sapiens* a ke vzniku neandertálců. V Evropě převládaly nástroje vyrobené levalloiskou technologií

(mousterien), v Africe koexistovaly ve středním paleolitu různé technologie, velmi často se objevovaly čepelové industrie nebo kostěné nástroje.

- 2) Výbuch supervulkánu Toba před 73 000 lety, který byl zřejmě jedním z důležitých faktorů výrazného globálního ochlazení, známého jako předposlední glaciální maximum (Vančata, 2012). Tato supererupce ovlivnila životní cykly středních a velkých savců a bylo dosaženo mezní hranice pro reprodukci u řady savců. To se projevilo jako „genetický efekt hrdla láhve“ u neandertálců i u AMČ rezultující ve snížení diferenční plodnosti u neandertálců s jejich následným vymřením a k vývoji biosociálních adaptací u AMČ.

AMČ začíná po skončení risského zalednění postupně kolonizovat jižní a východní Asii, Papuu-Novou Guineu a Austrálii, kde se objevuje zhruba před 65 000 lety. Oblastí prvního kontaktu mezi oběma skupinami, který se pravděpodobně uskutečnil v období mezi 150 000 až 100 000 lety, byl Blízký východ. Není jasné, zda k hybridizaci došlo před mutacemi, které zapříčinily vznik neandertálců specializovaných jako masožraví predátoři nebo u jejich bezprostředních předků. U nejstarších forem neandertálců genom neznáme, protože analýza DNA ze 130 000 let starých kostí není možná. Ani důvod, proč pouze Evropané a Asiaté mají lehkou příměs neandertálských genů, není příliš jasný. Pravděpodobně extrémně suché oblasti natolik rozdělily lidské osídlení Afriky, že pouze severní populace mohly přejít do poměrně pohostinné oblasti Blízkého východu a kontaktovat se s jižními populacemi neandertálců (srov. Vančata, 2012).

Otázkou je, jaké genetické a regulační mechanismy byly důležité pro evoluci pokročilých forem rodu *Homo*, neandertálců a AMČ. 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 roli ve změnách proporcí v průběhu evoluce člověka a jeho předků. Tyto geny jsou důležité i pro řadu dalších funkcí lidského těla. *ACPI\*A* gen, ovlivňující nárůst svalové hmoty a odolnost k chladu, má velký význam i u neandertálců, stejně jako *RUNX2* gen ovlivňující specifické morfologické změny, např. tvar hrudníku (srov. Vančata, 2012). Velký význam pro evoluci moderních lidských forem měly geny ovlivňující růst mozkové kůry a činnost mozku (*ASPM* a *MCPH1* microcephalin a *FOXP2* geny). Zdá se, že tyto geny jsou oběma skupinám společné. Podrobná analýza funkce *FOXP2* genu u neandertálců a AMČ však ukazuje, že archaická forma genu u AMČ a archaického *Homo sapiens* je efektivnější než mutace genu u neandertálců (Maricic et al., 2013).

Genetické změny měly význam také pro změny mnoha regulačních mechanismů v evoluci moderních lidských druhů. Neandertálci měli jiný metabolismus vápníku. Výzkumy protistresových mechanismů zase ukázaly, že hladiny steroidních hormonů ovlivňují určité mechanismy chování. Snížená odolnost ke stresu může při dlouho-

dobém zatížení významně zhoršit zdravotní stav populace i její reprodukční schopnost. U neandertálců byla odolnost ke stresu mimořádná, a to i díky vysoké hladině steroidních hormonů, které ovlivňovaly vznik a obnovování velkého množství svalové tkáně, znaku typického pouze pro neandertálce. Výzkumy prožívání zubů a ontogenetických změn skloviny hominidů prokazují, že pouze AMČ má relativně dlouhé dětství, zatímco všechny ostatní lidské formy, včetně neandertálců, pohlavně dozrávaly minimálně o dva roky dříve. Nálezy z Číny ukazují, že archaické formy *Homo sapiens* mohly osídlit Asii už před 500 000 lety (Bae, 2010). K nim mohli patřit i výrobci „neandertálských“ nástrojů z území severního a západoasijského Ruska – „denisovane“, kteří představovali „bariéru“ pro šíření nově vzniklé formy moderního člověka – neandertálce.

Neandertálci byli na rozdíl od AMČ nízkorostlí, s extrémně robustní postavou, dlouhým trupem a velmi robustními, nepříliš dlouhými kostmi končetin, velkým obličejovým skeletem, nízkou dlouhou mozkovnou a dalšími znaky na lebce i postkraniálním skeletu specifickými pouze pro tuto a žádnou jinou lidskou skupinu. Obývali Evropu a západní Asii a podle většiny fosilních dokladů se jednalo o vyslovené predátory, kteří lovili velkou a střední zvěř. 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. AMČ byli naopak vysocí, mobilní a jejich adaptace byly převážně biosociální a kulturní.

Obě lidské formy žily většinou alopatricky, v místech kontaktu; pak bychom měli předpokládat koexistenci populací, zejména pak v Evropě v období mezi 45 000–25 000 lety. Podrobné analýzy 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 40 000 let žijící mimo Afriku.

Nálezy AMČ z Etiopie z lokality Herto jsou staré 160 000 let a představují je dvě dospělé lebky a jedna dětská lebka, řazené do poddruhu *Homo sapiens indaltu*. Lebky mají některé archaické znaky, nemají však žádné znaky typické pro neandertálce. První jednoznační reprezentanti AMČ se objevují v Africe zhruba před 150 000–120 000 lety a posléze v Palestině před 100 000–80 000 lety.

V této době se lidské populace zřejmě dostávají i do jižní a jihovýchodní Asie, ale doklady o existenci populací AMČ z období před 70 000 lety jsou nejasné. Asie byla pravděpodobně kolonizována již před 100 000 lety, ale většina tehdejších 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 (srov. Vančata, 2012) měl katastrofický dopad zejména na savčí faunu středního svrchního pleistocénu. Vypočtený „genetický efekt hrdla láhve“ po výbuchu zahrnoval u tehdy žijících lidí i dalších středních a velkých savců 20–500 generací.

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

Řada pro neandertálce typických znaků se vyskytuje výhradně u této skupiny a neznáme je ani u jejich potenciálních předků, ani u žádných z moderních lidských populací. Mozková neandertálců byla nízká a dlouhá se specifickým vyboulením v týlní části. Absolutní velikost mozku byla podobná jako u anatomicky moderního člověka, ale lišil se tvar čelního a týlního laloku. Také relativní velikost mozku neandertálců byla, vzhledem k předpokládané vysoké hmotnosti neandertálců, poněkud menší než u AMČ. Kosti končetin neandertálců byly velmi robustní a krátké. Zvláště robustní pak byly epifyzy dlouhých kostí dolní končetiny. Na kostře trupu a končetin neandertálců nalézáme vysoký počet zhojených poměrně těžkých zranění. Analýza kloubních ploch a způsobu jejich zatěžování prokázala, že neandertálci byli adaptováni na pohyb ve složitém kopcovitém terénu (Trinkaus, Shipman, 1993).

Na počátku evoluce neandertálců došlo k mutacím, které ovlivnily vývoj svalů a tělesných proporcí a odolnosti proti chladu. Působení genů ovlivňujících růst mozkové kůry se zřejmě v počátečních fázích významně nelišilo od AMČ. Neandertálci měli velkou odolnost proti stresu, jak mimo jiné ukazují úspěšná zhojení velkých zranění i četná vykloubení článků prstů. Díky svým genetickým i regulačním zvláštnostem měli také určité specifické fyziologické adaptace. Soudkovitý hrudník, spolu s dlouhým mohutným trupem, a krátké končetiny s krátkým předloktím a bérce naznačují, že fyziologie dýchání mohla být do jisté míry odlišná od AMČ a jejich metabolismus byl náročnější na energii. Neandertálci nebyli zřejmě fyziologicky dostatečně přizpůsobeni k dlouhým usilovným pochodům tak jako AMČ. Dá se tedy předpokládat, že byli mnohem méně mobilní a více teritoriální než AMČ.

Velmi důležitý byl rozvoj specifické termoregulace u neandertálců. Obrovské množství svalové hmoty a relativně velký povrch těla jim umožňoval velmi efektivní termoregulaci. Díky velké svalové hmotě byli schopni vytvářet velké množství tepla a efektivně odolávat bez zvláštního oblečení teplotám až  $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Zároveň však velký povrch těla s množstvím kapilár na povrchu umožňoval efektivní termoregulaci bez

nutnosti pocení a ztrát vody a solí. Specifický termoregulační mechanismus byl, spolu s velkou dynamikou sekrece steroidních hormonů, velmi vhodný pro adaptaci na relativně rychlé tepelné výkyvy nebo extrémní sezonnost (srov. Vančata, 2012) a zabezpečoval, spolu se specifickými strukturami lebky, že se neandertálci v chladu nepotili, protože pocení ve velkých mrazech by bylo pro ně nebezpečné. Neandertálci museli mít jen málo podkožního tuku, protože podkožní tuk by produkcí tepla zeslaboval a způsoboval spouštění potu.

Pro takové adaptace bylo důležité složení potravy neandertálců. Poměr stabilních izotopů uhlíku a dusíku v kolagenech jasně ukazuje, že neandertálci jedli „červené“ netučné maso, zatímco AMČ měl pestrou potravu, ve které byly běžné také ryby a různé typy rostlin (Richards, Trinkaus, 2009). Příjem kvalitního masa, ve spolupráci s příslušnými hormonálními mechanismy, zaručoval vysoký nárůst svalové hmoty, který zabezpečoval, kromě velkých silných svalů nutných k lovu a pohybu v členitém terénu, také specifickou termoregulaci neandertálců. Pro neandertálce byl tedy pravidelný přísun netučného červeného masa životně důležitý. Strava neandertálců 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. Neandertálci žili převážně stacionárně na jednom místě, nejčastěji v jeskyních nebo pod skalními převisy, a z těchto stacionárních táborů se vydávali na hvězdicové výpravy. 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 (srov. Vančata, 2012). Všechny vlastnosti neandertálců, 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 neandertálci byli jedinou skutečně biologicky specializovanou formou *Homo sapiens*. Taková ekologická adaptace byla typická pro neandertálce v průběhu glaciálů a v nepříznivých podmínkách. Adaptivní strategie se však měnila podle konkrétních klimatických a ekologických podmínek. V interglaciálech mohli neandertálci lovit častěji, a to i menší kořist, živit se masem z čerstvých mršin větších savců a doplňovat je i vhodnou rostlinnou stravou, ať už měla charakter digestivní nebo obsahovala vhodné minerály a vitaminy (srov. Vančata, 2012).

## 5 ZÁVĚR

Co říci závěrem k extinkci neandertálců a kolonizaci Evropy AMČ? Neandertálci a AMČ žili vedle sebe spíše výjimečně, obývali jiné ekologické niky. AMČ osídlil Evropu a západní Asii asi až před 45 000 lety, neandertálci v období mezi

30 000 a 25 000 lety definitivně vymírají (srov. Trinkaus, 2005; Vančata, 2012). Podrobné studie nalezišť ale naznačují, že koexistence obou lidských forem mohla být častější a v některých regionech také dlouhodobější (Vančata, 2012).

Předposlední glaciál s velmi nepříznivými klimatickými podmínkami způsobil, že většina prvních neandertálských populací nepřežila a genetické vlastnosti a posléze i fenotyp neandertálců ovlivnil takzvaný „efekt hrdla láhve“. Podobný efekt lze předpokládat i v průběhu předposledního glaciálního maxima, tedy před cca 68 000 lety. Z populačně genetického hlediska se tedy minimálně dvakrát výrazně změnila frekvence alel neandertálců, a to způsobem odpovídajícím změnám v malých, reprodukčně izolovaných populacích. Existují i rozdíly mezi populacemi neandertálců před předposledním glaciálním maximem (před erupcí supervulkánu Toba) a po něm, a to rozdíly nejen biologické, ale také kulturní (srov. Vančata, 2012).

AMČ se objevuje v Evropě oproti dřívějším názorům již před 45 000 lety, což prokazuje, že obě skupiny žily v Evropě současně minimálně 10 000 let. Důvody, proč neandertálci vymřeli, se snaží objasnit tři hypotézy (srov. Vančata, 2012):

- 1) Teorie pomalejší reprodukční rychlosti – předpokládá, že neandertálci měli menší diferenční plodnost, např. způsobenou ekologickými faktory po výbuchu supervulkánu Toba.
- 2) Teorie ekologického vytěsnění – neandertálci si však s AMČ přímo ekologicky nekonkurovali, pravděpodobněji bylo nepřímé vytěsnění spojené s nižší efektivitou lovu neandertálců a následným poklesem reprodukční rychlosti.
- 3) Teorie vícefaktorové – jsou nejpravděpodobnější, protože neandertálci se postupně dostávali do marginálních ekosystémů. V méně příznivém prostředí se mohly pro-

jevit i fyziologické následky, jako je horší tepelná adaptace a snížená odolnost ke stresu a následující zpomalující se reprodukce. Tomu by napovídala i zjevná expanze populací svrchně paleolitických populací AMČ s efektivními prostředky lovu výrazně snižujícími možnost eventuálního zranění a predačního riziku.

Z hlediska evoluce AMČ je nejzajímavější první fáze, aurignacien, která byla donedávna dosti nejasná a plná protikladných hypotéz. Tato etapa zahrnuje evoluci mladopaleolitického člověka v období minimálně od 44 000 do 31 000 let. Nálezů lidských fosilií z tohoto období je poměrně málo a často jsou fragmentární. Na lebce i postkraniálním skeletu jsou některé archaické znaky, které nevyklučují lokální hybridizaci neandertálců a AMČ (srov. Wolpoff, 2009; Vančata, 2013).

První zástupci evropského AMČ jsou obvykle podobní pozdějším svrchně paleolitickým populacím a nalzáme je spolu se starobyloou čepelovou industrií, aurignacienem. Analýza a datování čepelových industrií a nečepelové industrie ulluzieny potvrzují, že AMČ pronikl do Evropy již před více než 45 000 lety (Higham et al., 2011a). Potvrzují to nálezy z Moravy z jeskyně Mladeč (až 40 000 let), z Francie – z lokalit Aurignac a Abri Pataud (40 000 let, Higham et al., 2011a), z anglické Kent Cavern (43 500 let, Higham et al., 2011b), italské Grota di Cavallo (43 000–45 000 let, Benazzi et al., 2011), z rumunské jeskyně Pestera cu Oase (42 000–38 000 let, Zilhão et al. 2007) a také z krymské lokality Buran-Kaya. Osídlení Evropy bylo nepochybně starší, než se předpokládalo. Započalo před více než 45 000 lety, a to na velmi rozsáhlém území od Krymu až po Britské ostrovy.