

## 7 milionů–50 000 př. Kr.: Od hominidů k modernímu člověku

Václav Vančata

Naši nejstarší předci, reprezentanti podčeledi *Homininae*, dále je nazýváme hominina, se objevují již v třetihorách ve svrchním miocenu mezi 6–7 miliony lety. Problém je, že vědci se neshodují, jaká by měla být rozhodující kritéria pro odlišení nejstarších zástupců afrických lidoopů a hominina. Mnohé dříve předpokládané „lidské“ znaky se objevují už u třetihorních lidoopů a jiné zase až u rodu *Homo*. Navíc nálezy nejstarších hominina mají skutečně archaické znaky, které jsme naprosto nepředpokládali.

Jednoznačným homininím znakem je jednak přizpůsobení skeletu k dvojnohé chůzi, včetně vhodné přestavby lebky, částečné zmenšení špičáků a změna stavby stoliček a „polidštění“ stavby třenových zubů. Tento komplex znaků se musel vyskytovat i u těch nejstarších zástupců hominina, jinak bychom je nemohli považovat za naše nejstarší předky – hominina. Důkazy o prvních a velmi archaických hominina pocházejí z východní i střední Afriky z období před 7–5 miliony let. Nejdůležitější jsou nálezy rodu *Ardipithecus* z Hadaru v Etiopii z období mezi 5,8 až 4,2 milionu let a více než 6 milionů let staré nálezy rodu *Sahelanthropus* z Čadu či téměř 6 milionů let staré nálezy druhu *Orrorin tugenensis* z Keni.


Z hlediska pochopení lidské evoluce je nejdůležitější druh *Ardipithecus ramidus*, který je nejlépe dokumentovaný a evolučně nejúspěšnější z této skupiny. Ardipiték si zachoval mnohem více starobylých znaků, než jsme předpokládali, a proto rozhodně nemohl představovat předka přímých předchůdců rodu *Homo*. Velikost mozku ardipitéka byla zhruba 320 cm<sup>3</sup> a byla srovnatelná s jinými archaickými homininy. Jak čelisti, tak zuby, a nakonec i velikost mozku se v průběhu evoluce archaických hominidů i archaických australopitéků zásadně neměnily,

což je v kontrastu k evoluci skeletu trupu a končetin adaptujících se na rozvíjející se homininí bipedii a převážně pozemní způsob života. Vedle znaků skeletu ar dipitéků, které ukazují jejich bipedii, existuje celá řada znaků na horní i dolní končetině, které prokazují specifický stromový způsob lokomoce, nikoliv však podobný pohybu typickému pro současné lidoopy. Výška ar dipitéků byla mezi 125 až 130 cm a hmotnost mezi 35 až 40 kg.

Nové nálezy ar dipitéků potvrzují, že ar dipitéci sami nebyli přímými předchůdci australopitéků, homininů, kteří patřili do skupiny našich přímých předků. Rod *Australopithecus* je pozdně třetihorním a raně pleistocénním rodem homininů, který žil v období od 4,3 do 1,4 milionu let na území dnešní subsaharské Afriky. Předkem australopitéků byl velmi pravděpodobně větší druh archaických hominina s charakterem skeletu končetin vhodným pro vznik výkonné bipedie, která existuje u všech známých druhů australopitéků od 4,2 milionu let.

Starší, archaičtí australopitéci obývali častěji více či méně zalesněné ekosystémy a používali již kamenné nástroje. Mladší druhy z konce pliocénu a staršího pleistocénu žily 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 sympatricky.

Australopitéci měli již všechny podstatné znaky, které by se podle většiny vědců měly vyskytovat u potenciálních předků člověka, i když podobaly se takovým znakům u pokročilých hominina jen vzdáleně. Některé z těchto znaků mohly vzniknout paralelně. Jiné komplexy znaků reprezentovaly adaptace typické pouze pro rané homininy, nikoliv však pro rod *Homo*. 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 spíše se podobala chůzi dvou až tříletého dítěte.

Stavba lebky i zubů se mezi jednotlivými skupinami australopitéků dosti liší. Vždy nacházíme znaky typické pro homininy, avšak také v různé míře znaky archaické a znaky specifické pro australopitéky nebo i znaky specializované. Australopitéci měli zpravidla nízkou a širokou pánev, někteří  tivně širší než má rod *Homo*. Tento znak je variabilní, někdy jsou pánve více podobné rodu *Homo*, někdy méně. Pánev je však – stejně jako prodloužená dolní končetina, stavba stehenní a holenní kosti i kostry nohy – jednoznačně adaptovaná na bipedii. Prodlouženou dolní končetinu nalézáme u všech druhů australopitéků. Stehenní kost však byla, s výjimkou druhu *A. garhi*, relativně kratší než u rodu *Homo*.

Horní končetina australopitéků byla ještě poměrně dlouhá a zpravidla robustnější než u zástupců rodu *Homo*. Ruka byla již poměrně po-

dobná rodu *Homo*, ale u starších, spodně pliocénních australopitéků si zachovává, podobně jako noha, starobylé morfologické struktury. U mladších skupin australopitéků má skelet nohy i ruky modernější charakter morfologie.

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 postkraniálního skeletu bychom mohli rozdělit do tří fylogenetických skupin (Vančata 2012):

1. *Archaickou skupinu* – s mnoha starobylými znaky na lebce i zubech. 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. 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. Archaičtí australopitéci vznikli rozsáhlou adaptivní radiací zhruba před 4,5 miliony lety, tedy v období kdy ještě žili poslední zástupci archaických homininů – ardiopitéci.

2. *Přechodovou skupinu*, kdy se již objevují moderní znaky, například zmenšení špičáků na „lidskou velikost“, zvětšování stoliček a třenových zubů a ztlustňování skloviny. 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 mezi 3 až 2,5 miliony lety. Patří sem například *A. africanus* a *A. ethiopicus*.

3. *Pokročilou skupinu*, která se již v ničem nepodobá archaickým homininům nebo africkým lidoopům. Patří sem dva typy australopitéků. První skupina, která je typická morfologií s mozaikou relativně archaických znaků a znaků moderních, velmi blízkých rodu *Homo*. Tito australopitéci byli relativně gracilní, měli relativně malé špičáky a řezáky, ale neměli velké třenové zuby a stoličky, na kterých je možno nalézt jak znaky archaické, tak i znaky moderní, připomínající člověka. Velikost jejich mozku se pohybuje mezi 420 a 500 cm<sup>3</sup>. Patří sem například nález OH 62 („Homo habilis“), východoafrický *Australopithecus garhi* a jihoafrický *Australopithecus seidiba* (Vančata 2012). Skupina se objevuje před 2,7–2,6 miliony lety, v tomtéž období jako zástupci druhé skupiny. Druhou skupinu tvoří robustní australopitéci, kteří jsou díky svým specifickým a specializovaným znakům někdy řazeni do samostatného rodu *Paranthropus*. Mozek je ve srovnání s archaickými australopitéky mírně zvětšený, 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*.

Australopitéci se tedy vyvíjeli ve dvou základních fázích a vytvářejí tak dvě morfologicky a funkčně jasně odlišné skupiny (Vančata 2012). Tyto skupiny nazýváme archaičtí a pokročilí australopitéci. Odlišnosti mezi oběma skupinami byly nejen morfologické, ale také v ekologických podmínkách evoluce obou skupin.

Typickými znaky archaické skupiny byly prognátní obličej a dlouhé čelisti, mírně přečnávající špičáky, často se vyskytující diastéma a také středně velké premoláry i moláry. Zuby měly středně tlustou sklovinu a nesly některé starobylé znaky, například na špičácích a premolárech. Míra výskytu starobylých znaků na zubech a skeletu však byla u různých druhů odlišná. 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. Dá se předpokládat, že rozdíly ve velikosti mozku mezi jednotlivými druhy nebyly nijak zásadní (Carlson et al. 2011; Hawks 2011). 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 řadu 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.

Lokomoce a ekologie jednotlivých forem archaických australopitéků byla v některých rysech odlišná. Charakteristická byla poměrně značná velikost těla a značný velikostní rozdíl mezi pohlavími. Samci dosahovali výšky i přes 150 cm a hmotnosti až 50 kg, nejmenší samice pak byly menší než 110 cm s hmotností pod 30 kg (Vančata 2012).

Skupinu archaických australopitéků tvoří čtyři skupiny: 1. *Australopithecus anamensis* z východní Afriky s řadou archaických znaků; 2. Skupina druhu *Australopithecus afarensis* a dalších příbuzných druhů, jejíž zástupci žili po celé subsaharské Africe; 3. Jihoafričtí archaičtí australopitéci – skupina s některými specifickými znaky na postkranialním skeletu, odlišnými od druhu *A. Afarensis*; 4. Skupina druhu *Kenyanthropus platyops* – australopitéci s velmi specifickým ploským obličejem –, která nemá jasné vazby na žádné archaické australopitéky.

Pro pochopení evoluce člověka je nejdůležitější *Australopithecus afarensis*, jehož evoluce je nejlépe doložena fosilními nálezy. 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. Jedná se o jediný skutečně dobře známý druh archaic-

kých australopitéků. Máme totiž poměrně detailní informace z řady nálezů z východní Afriky z období téměř jednoho milionu let.

Zuby afarských australopitéků mají relativně pokročilé znaky, ale i znaky starobylé, například zvětšení špičáků, dlouhé čelisti a poměrně častý výskyt diastémy. Kapacita mozku se pohybovala od 375 do 500 cm<sup>3</sup> a relativní velikost mozku se příliš nelišila od šimpanzů. Analýza kostry nohy (Ward, Kimbel, Johanson 2011) však jednoznačně prokázala pokročilou adaptaci nohy na bipední lokomoci. V roce 2006 byl popsán dosti úplný skelet dítěte z naleziště Dikika, jižně od řeky Awash (Alemseged et al. 2006) starý zhruba 3,35 milionů let. Starobylé znaky související s potenciální adaptací k občasnému šplhání se tedy objevují už u velmi mladých jedinců tohoto druhu. Velmi důležitý je nález postkraniálního skeletu vysokého jedince z Woranso-Mille v Etiopii (Haile-Selassie et al. 2010) datovaný na 3,58 milionů let. Jeho tělesná výška se pohybovala mezi 152–157 cm, proporce končetin odpovídaly proporcím známým u *A. afarensis*, pánev je však překvapivě moderní podobná *Homo erectus*. Zdá se tedy, že velikostní pohlavní rozdíly u archaických australopitéků byly velmi výrazné.

Ve středním pliocénu archaičtí australopitéci, stejně jako řada dalších savčích skupin, vymírají. V období mezi 3 a 2,6 miliony lety se začalo výrazně měnit klima, postupně se ochlazovalo a snižovalo se také množství srážek. Objevují se rozsáhlé oblasti pokryté savanovými a stepními formacemi. Hominini v tomto období prošli další adaptivní radiací, kdy se u australopitéků 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* (například *A. sediba*, některé nálezy připisované *Homo habilis* atd.) a různé formy rodu *Homo* (Vančata 2012). Moderní formy spodně pleistocénních homininů se vyvinuly z afarských australopitéků a mají i společné znaky. Robustní australopitéci mají společného předka (Villmoare, Kimbel 2011), ale nebyl jím *Australopithecus africanus*.

Pokročilé formy rodu *Homo* (*H. ergaster/erectus* a další mladší druhy) se významně liší od všech ostatních forem rodu *Homo* i australopitéků. Jednotlivé skupiny spodně pleistocénních homininů se vyvíjejí odlišným směrem a svůj adaptivní potenciál realizují v různých ekologických nikách. Výrazné je to u robustních australopitéků a skupiny *Homo ergaster/erectus*, avšak i *A. sediba* vykazuje řadu specifických komplexů znaků (malé moláry, člověku podobný komplex pánev – femur, skelet nohy s velmi specifickými znaky), které ukazují ekologické odlišnosti mezi robustními australopitéky i ranými zástupci rodu *Homo*.

Nové evoluční linie homininů vznikly adaptivní radiací zhruba před 2,6 miliony lety. V tomto období došlo k tak zásadním klimatickým

a ekologickým změnám, že byl posunut počátek čtvrtohor až na 2,59 milionů let. Tyto změny vedly k adaptivní radiaci řady savčích skupin. U rodu *Homo* se to projevilo v přestavbě celého organismu (Vančata 2012). Tělo se zvětšuje, mění se jeho stavba a proporce; prodlužují dolní končetiny a zmenšují se zuby. Dále se zvětšuje mozek a tím i neurocranium, zkracuje se a zmenšuje kostra obličeje, relativně se také zkracují končetiny horní. 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 objevuje se i soustavná výroba kamenných nástrojů, které se objevují na většině jeho nalezišť. Robustní australopitéci se v mnoha podstatných znacích velmi odlišují jak od afarských australopiték, tak od raných forem rodu *Homo* a nerobustních australopiték, jako je *A. sediba* nebo *A. garhi*.

*Australopithecus boisei* je ve stavbě obličeje výrazně robustnější než jihoafrický *A. robustus*. Robustní australopitéci vznikli ze starobylější formy druhu *Australopithecus aethiopicus*. U většiny lebek samců robustních australopiték je patrný nízký sagitální hřeben a velmi široké a robustní jařmové oblouky. Samicím pravděpodobně chyběly tyto robustní struktury úplně. Objem mozku se poněkud zvětšil a u pokročilých forem *A. robustus* a *A. boisei* dosahoval v průměru něco přes 500 cm<sup>3</sup> (Vančata 2012). 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. Ve východní a zřejmě i jižní Africe žili sympatricky s rodem *Homo*. U robustních australopiték nebyla prokázána výroba kamenných nástrojů.

*Australopithecus africanus* žil pouze v jižní Africe v období před 3 až 2,5 miliony let. Tento druh vymírá počátkem čtvrtohor bez jakýchkoliv přímých fylogenetických vazeb na pokročilé australopitéky. Jejich mozek nebyl výrazně větší než u afarských australopiték (cca 440–510 cm<sup>3</sup>).

*Australopithecus aethiopicus* je nejstarším známým druhem robustních australopiték a byl nepochybným předkem mladších východoafrických i jihoafrických robustních australopiték. Tento druh hominů žil před 2,7 až 2,3 miliony lety, tedy na přelomu pliocénu a pleistocénu. Měl již některé znaky typické pro robustní australopitéky, jako jsou velké premoláry a moláry se silnou sklovinou a mohutné lícní oblouky a hřebeny na lebce. Vykazuje i řadu znaků starobylých, například prognátní obličej s dlouhými čelistmi, charakteristický nízký a dlouhý tvar lebky a malou mozkovou kapacitu okolo 400–420 cm<sup>2</sup>.

*Australopithecus robustus* měl velké, vpředu posazené jařmové oblouky a plochý, poměrně vertikální obličej se dvěma zřetelnými zpev-

ňujícími kostěnými pilíři. Třenové zuby a zejména stoličky jsou neproporcionálně velké a mají také velmi silnou sklovinu. Řezáky jsou velmi malé. Žil výhradně v jižní Africe zhruba v období od 2,2 do 1,5 milionu let. Jeho čelisti jsou skutečně robustní a velké, velikost mozku dosahuje v průměru 510–520 cm<sup>3</sup>. 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. *Australopithecus boisei* se objevuje ve východní Africe v období spodního pleistocénu od 2,3 do nejméně 1,4 milionu let. Mozek má v průměru velký okolo 502 cm<sup>3</sup>. Samci byli menší než samci afarských australopitéků (Vančata 2012; výška od 135 do 150 cm), samice byly zhruba stejně velké (mezi 120–130 cm). Extrémní velikost čelistí, zubů třenových a zejména stoliček potvrzuje tendenci robustních australopitéků k výrazné megadontii a neproporčnímu zvětšování čelistí, zejména mandibuly.

Přibližně před 2 miliony let se objevují dva lidské druhy – velmi archaický a systematicky stále sporný *Homo habilis/rudolfensis* a pokročilejší, člověku příbuzný *Homo erectus/ergaster*. Každá ze skupin měla jiné ekologické nároky, což potvrzuje například koexistence robustních australopitéků a nejstarších forem rodu *Homo* nebo specifické adaptace u *A. garhi* a *A. sediba*.

Systematická i ekologická různorodost homininů napovídá, že na konci třetihor, kdy dochází ke změnám klimatu i ekosystémů, prodlávají hominina adaptivní radiaci, která se projevila vznikem několika odlišných forem homininů a formováním prvních skutečně lidských druhů.

*Australopithecus garhi* z východní Afriky je druh australopitéka, který pochází z vrstev starých zhruba 2,5 milionu let. Měl 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 cm<sup>3</sup>. Zřejmě neměl vysokou postavu (asi 135–140 cm; Vančata 2012). Měl dlouhé stehenní kosti. Horní končetina naopak má některé starobylé znaky a je neobyčejně dlouhá, zejména humerus, ale i kosti předloktí, délka horní končetiny je na hranici rámce variability doposud popsáných homininů. *Australopithecus garhi* byl prvním nepochybným výrobcem kamenných nástrojů. Používání kamenných nástrojů bylo prokázáno trasologicky. Na několika stech kostí zvířat existují vrypy jasně svědčící o používání nástrojů, kterými odřezával maso od kostí. *Australopithecus sediba* pochází z jihoafrické lokality Malapa. V 1,98 milionu let starých sedimentech byly nalezeny dva velmi dobře zachovalé fragmentární skelety a fragmenty několika dalších jedinců. Podrobně byly popsány dva částečně zachované skelety, skelet raného pubescenta a skelet dospělé ženy. Pánev je velmi podobná pánvi lidské, není extrémně široká jako u jiných australopitéků. Analýzy ukazují, že

při bipedii mohla být zátěž přenášena přes vnitřní hranu nohy. Stavba nohy svědčí o možném přizpůsobení na specifický bipední pohyb i na pohyb ve stromech. Stavba nohy může být vhodná k adaptaci využívání pozemních i stromových potravních zdrojů, využívání stromů jako součásti antipredační strategie atd.

Je tedy zřejmé, že koncem třetihor (2,59 milionů 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 znaky podobnými znaky skupinu *Homo habilis/rudolfensis* s některými znaky australopitéků a skupinu *Homo ergaster/erectus* - jasně lidskou skupinu (Vančata 2012). Vývoj bipedie byl daleko složitější a méně přímočarý a „účelový“, než se dříve soudilo. Energetická výhodnost bipedie zřejmě nebyla zásadním faktorem (Vančata 2012). 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. Velikostní evoluce mozku sama o sobě nebyla tak důležitá jako jeho restrukturalizace. *A sediba* měl relativně malý mozek s některými strukturálními rysy podobnými velmi malému *Homo floresiensis*. Relativně malý mozek však měl i *Homo ergaster*, takže v raných fázích rodu *Homo* zřejmě nebyl velký mozek evoluční prioritou. V evoluci pokročilých homininů (australopitéků i raných zástupců rodu *Homo*) mohly vedle znaků odvozených, nových, přetrvávat i znaky starobylé nebo takové, o jejichž funkci zatím nemáme jasnou představu, které vznikaly na základě adaptací u dnešních primátů neznámých. Vývoj ruky v eventuální souvislosti se zlepšováním jejích vlastností vhodných pro výrobu kamenných nástrojů nemusel nutně souviset s vymizením starobylých znaků ani s eventuálními aktivitami. Takový vývoj byl typický zřejmě jen pro zástupce rodu *Homo sensu stricto*. Zhodnocení nálezů *A sediba* z Malapy prokazuje (Vančata 2012), že část nálezů připisovaných raným formám rodu *Homo* zřejmě představuje formy australopitéků s přítomností různých člověku podobných znaků. Pokud nálezy rodu *Homo sensu stricto* nepřekračují 2 miliony let, pak by se *Homo habilis* vyvíjel paralelně s *Homo erectus/ergaster*, ergo naši předci vznikli nezávisle na linii *Homo habilis* (Vančata 2012).

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



První potenciální zástupci rodu *Homo* se objevují asi před 2,3 miliony lety (*Uraha* v Malawi a *Hadar* v Etiopii), nálezy však pravděpodobně nepatří do rodu *Homo*. Nálezy, které lze jednoznačně přiřadit k rodu *Homo* známe až z období okolo 2 milionů let. Od 2 do 1,7 milionů let se pak rané formy rodu *Homo* objevují na řadě lokalit ve východní a jižní Africe. Někteří z jedinců, původně řazených do druhu *Homo habilis*, jsou zřejmě australopitéci (OH 24 a OH 62).

Nález lebky OH 65 starý 1,9 milionů let prokazuje lidský status *Homo habilis*, ale i značnou variabilitu raných forem rodu *Homo*. Lebka byla nalezena *in situ* s nástroji oldovánského typu a s kostmi s jasnými stopami po odřezávání masa pomocí kamenných nástrojů.

*Homo habilis/rudolfensis* má podle všeho charakteristiky typické pro rod *Homo*. Má však menší mozek, starobyleji stavěné čelní a týlní partie lebky a liší se také morfologií zubů. Jedná se o jeden polytypický druh, *Homo habilis*, s velkým pohlavním dimorfismem.

Nejstarší formy této skutečně lidské skupiny *Homo ergaster/erectus* vznikly současně jako skupina *Homo habilis/rudolfensis*, tedy vývoj obou skupin rodu *Homo* byl ve skutečnosti paralelní (Vančata 2012). Člověk vzpřímený se zřejmě začal formovat v období před 2 miliony let. Ve většině znaků byl *Homo ergaster/erectus* blízký druhu *Homo sapiens*, a to jak ve stavbě těla, délce a proporcích končetin, tak ve stavbě pánve a lebky. Mohl být poměrně velký, ale byl současně štíhlý. V některých regionech mohla být stavba těla a proporce výrazně jiné (Vančata 2012). Odlišné archaické znaky, třeba malý mozek s kapacitou v průměru od 600 do 1200 cm<sup>3</sup> a mnohé znaky na lebce vyplývají z fylogenetické pozice člověka vzpřímeného jako nejstaršího reprezentanta linie vedoucí k dnešnímu člověku. Od počátku vyráběl *Homo ergaster/erectus* kamenné nástroje, které se v mnoha charakteristikách odlišovaly vyspělejší technologií a lepším výběrem materiálu od nástrojů produkovaných *Homo habilis*. Podle všeho měl člověk vzpřímený sběračsko-lovecký způsob života, nejspíše byl příležitostný lovec a mrchožrout.

*Homo ergaster/erectus*, člověk vzpřímený *sensu lato*, patří mezi nejstarší a také nejdéle se vyvíjející lidské formy. Jeho evoluce probíhala téměř 2 miliony let a v průběhu této doby se v hlavních rysech příliš nezměnil ani morfologicky ani kulturně. Zvláštní skupinu tvoří nejstarší afro-mediteránní zástupci tohoto druhu, kteří se v některých znacích liší od ostatních mimoafrických a mladších forem *Homo erectus*. Vyznačovali se archaickými znaky na lebce i postkraniálním skeletu a také poměrně malou velikostí mozku, která se příliš nelišila od raných zástupců skupiny *Homo habilis/rudolfensis*. Proto také jsou řazeny do samostatného druhu *Homo ergaster*, který je někdy považován za starší archaickou formu nebo variantu *Homo erectus*.

Jedním z typických znaků pro člověka vzpřímeného je ztluštění kompaktnosti i masivnosti kostí jako takových. Ztluštění 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. Ve srovnání s druhem *Homo sapiens* měly tyto lidské formy odlišnou stavbu lebky, čelistí a do jisté míry i zubů. *Homo erectus* měl výrazné až mohutné nadočnicové valy a charakteristicky zalomený týl s velkou nuchální plochou. Charakteristické je výrazné postorbitální zúžení a dlouhá, většinou dosti nízká mozkovna. *Homo ergaster/erectus* neměl bradu, mandibula byla mohutná, robustní a široká. Řezáky byly poměrně robustní a směřovaly vpřed, stoličky se zvětšovaly směrem od první ke třetí a měly velkou zubní dutinu. Asijské zástupce *Homo erectus/ergaster* jsou robustnější, ale nízkorostlejší, africko-mediteránní jsou pak výrazně variabilnější – v tomto regionu se vyskytovala řada různých lidských forem.

Nejstarší skutečně lidské druhy měly většinou relativně malý mozek v průměru necelých 900 cm<sup>3</sup> (600 až 1200 cm<sup>3</sup>). Nejstarší *Homo ergaster*, měly o něco menší mozek než pokročilejší zástupci skupiny ze středního pleistocénu, u kterých se v průběhu evoluce mírně zvětšoval.

Dlouhé kosti měly sice v mnoha případech silnou kompaktní kost, ale zároveň byly poměrně štíhlé a dlouhé a měly nepříliš robustní epifyzy. Jeho pánev byla ale typicky lidská, i když byla zřejmě relativně vyšší a užší než je tomu u *Homo sapiens*. *Homo ergaster/erectus* byl, zejména jeho africké formy, relativně vysoký a štíhlý, jeho tělesná výška se nejčastěji pohybovala od 150 do 180 cm a hmotnost od 60 do 80 kg. Mnohé další analýzy i nálezy nejstarších forem člověka vzpřímeného z Dmanisi v Gruzii však zpochybňují, že člověk vzpřímený byl na počátku své evoluce vysoký a štíhlý a klima při vzniku těchto lidí nebylo suché a horké. V průběhu evoluce se u *Homo ergaster/erectus* postava spíše zmenšovala a stávala se robustnější. Mezi muži a ženami byly zpočátku poměrně značné velikostní rozdíly, ty se postupně zmenšovaly a u nejmladších forem tohoto druhu byly již srovnatelné s pokročilejšími formami rodu *Homo*. *Homo ergaster* měl ve srovnání s *Homo erectus* například menší tloušťku kostí, lebka je kratší, méně robustní s výrazným, ale velmi variabilním nadočnicovým valem. Nálezy z Dmanisi ukazují, že u nejstarších zástupců této lidské skupiny existuje řada velmi archaických znaků, nejen na lebce, ale i na skeletu dolní končetiny. Fosilní doklady z Dmanisi mění naše názory na fylogenezi *Homo erectus/ergaster*, protože ukazují, že *Homo ergaster* byl skutečně v mnohém odlišný od pozdějšího *Homo erectus*. Je to řada velmi starobylých znaků na lebce a čelistech a také neočekávaně malá velikost mozku. Archaičtí zástupci *H. erectus/ergaster* měli malý mozek, jehož

velikost se pohybovala zhruba od 500 do 950 cm<sup>3</sup>. Schází typické zalomení v týlní oblasti a střežovitě tvarování temenních kostí a nadočnicový val je méně výrazný.

Nálezy z gruzínské jeskyně Dmanisi (Balter, Gibbons 2002; Gabunia et al. 2000; Vekua et al. 2002; Lordkipanidze et al. 2005, 2007) staré 1,85 milionů let prokazují, že *Homo ergaster* migroval z Afriky do západní Asie těsně po svém vzniku a měl ještě industrii oldovánského typu. *Homo ergaster/erectus* byl prvním výrobcem standardizovaných kamenných nástrojů. Nejstarší zástupci tohoto druhu vyráběli takzvané pokročilé oldovánské nástroje, které byly technologicky jednoduché a velmi podobné nástrojům nalézaným v souvislosti s ranými formami rodu *Homo*. Zhruba od 1,4 milionů 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 téměř jeden milion let. U *Homo erectus* však nacházíme tuto industrii výjimečně, většinou používal pokročilou oldovánskou industrii. Ašélský typ industrie se – až na výjimky – nevyskytoval ve východní a jihovýchodní Asii. Výjimku tvoří nálezy pěstních klínů z Bose Basin v jižní Číně staré asi 800 000 let (Vančata 2012). Avšak ani v Africe a mediteránní oblasti se tato 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*.

První reprezentanti této skupiny rodu *Homo* se objevili asi před 1,8–1,9 milionem let v Africe (Wolpoff 1999). Velmi důležitý je nález z vrstev *Busidima* v lokalitě Gona (stáří 1,4 [- 0,9?] milionu let). Jedná se o pánev velmi malé ženy (140–150 cm), která měla náznaky rozšiřování pánevního kanálu. *Homo erectus (ergaster)* začal záhy migrovat z Afriky a okolo 1,85 milionů let se dostává do Gruzie a zřejmě i na Blízký východ, možná i do Indonésie. Nové nálezy *Homo ergaster* z Gruzie, z lokality Dmanisi zahrnují čtyři lebky, tři mandibuly, postkraniální kosti dvou jedinců a také kamenné nástroje staré 1,85 milionů let. Lebky mají malý obsah mozkovny (600 až 800 cm<sup>3</sup>) a celou řadu starobylých znaků. Nálezy postkraniálního skeletu dvou jedinců z Dmanisi prokazují, že *Homo ergaster* migroval do mediteránní oblasti dříve než do ostatních částí světa a jednalo se o velmi archaické formy tohoto druhu. 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 dolní končetiny vykazuje některé starobylé znaky, které by mohly naznačovat určité rozdíly v lokomoci mezi nejstaršími a mladšími formami *Homo*

*erectus/ergaster* (Lordkipanidze et al. 2007). Za daných ekologických podmínek – život v horském lese – mohou představovat adaptaci skeletu nohy na pohyb v členitém horském prostředí. Lebka D3444 (Lordkipanidze et al. 2005) reprezentuje kompletně a dlouhodobě bezzubého jedince. Její existence prokazuje toleranci těchto lidí k handicapovaným jedincům a také to, že si takový jedinec byl schopen nalézat alternativní potravní zdroje.

*Homo ergaster/erectus* podle všeho migroval do Asie dříve než před 1 milionem let (Antón et al. 2007; Rightmire 2007; Wolpoff 1999), patrně v období mezi 1,8 až 1,4 miliony let, definitivně však kolonizoval Asii asi před jedním milionem let. Nejstarší dobře doložené fosilní důkazy o *Homo erectus* z Číny pocházejí až z období 1,2–1,0 milionu let. Pro tyto formy člověka vzpřímeného je typická dlouhá, nízká lebka a velmi tlustá kompaktní kosti. Jako poslední byla tímto nejstarším lidským druhem osídlena jižní Evropa a Blízký východ, a to asi před 1 000 000 až 800 000 lety. Důkazy o osídlení Evropy jsou však stále málo úplné a některé z nich zřejmě patří k mladším lidským formám, *Homo heidelbergensis*.

Nálezy ze Španělska z jeskyně *Gran Dolina (Atapuerca)* byly španělskými antropology zařazeny do nového druhu *Homo antecessor*. Jednalo se totiž o velmi fragmentární pozůstatky nedospělého jedince, který zemřel asi před 800 000 lety. Fosilní doklady z lokality Gran Dolina dnes zahrnují také jeden částečně zachovalý skelet dospělého jedince. I když z tohoto naleziště byla získána řada nových dokladů, stále se většina badatelů domnívá, že se jednalo o mladší formy člověka vzpřímeného. Kolonizace Evropy byla mimo adaptační možnosti člověka vzpřímeného a tento kontinent byl osídlen až pokročilejšími formami rodu *Homo*.

V období mezi 700–620 tisíci lety (Oxygen Isotop Stage [OIS] 18 – 16) došlo k ochlazení klimatu s následným oteplením mezi 620–565 tisíci lety (OIS 15). V chladném období definitivně mizí *Homo erectus* z oblasti Afriky, Evropy i západní Asie, v interglaciálu 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* (Vančata 2012).

Jednalo se o vysokorostlé atleticky stavěné populace, které se živily lovem středních a velkých zvířat, což prokazuje stavba těla, charakter zranění, používaných nástrojů i archeologického a paleontologického kontextu nálezů. 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, v Africe vidíme

doslova technologickou revoluci, která je zvláště výrazná od 300–80 tisíc let (McBrearty, Brooks 2000).

Že se jednalo o přímé předky moderních lidských druhů, prokázaly paleogenetické analýzy neandrtálců a anatomicky moderního člověka, protože řada typicky lidských genů, například FOXP2 gen pro řeč, je pro oba druhy společná, a tudíž vznikla zřejmě už v průběhu evoluce *Homo heidelbergensis*. Tento lidský druh byl nepochybně přímým předkem moderních lidských forem, neandrtálců v Evropě a anatomicky moderního člověka v Africe. V Asii na východ od Möviovy linie (od západní Sibiře a Střední Asie na východ) přežívaly populace *Homo erectus*, které zde od počátku svrchního pleistocénu žily spolu s nově přichozími populacemi anatomicky moderního člověka a dalšími lidskými druhy, jako je *Homo floresiensis*.

Africký *Homo heidelbergensis* začal mezi 650–600 tisíci lety kolonizovat Evropu a západní Asii a vymírá mezi 200–170 tisíci lety, kdy se v Africe, Blízkém východě, západní Asii a Evropě objevují 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*.

Prokazatelně moderní formy člověka se objevují v Africe a Evropě mezi 650–600 tisíci lety. Nejstarší fosilní doklad je mandibula z německé lokality Mauer stará 609 tisíc let. Tato skupina fosilního člověka zřejmě zahrnuje jak zástupce druhu *Homo heidelbergensis*, tak archaické zástupce druhu *Homo sapiens*, kteří se mohli zformovat ke konci risského zalednění a migrovat mimo Afriku přes pobřeží Arabského poloostrova (Armitage et al. 2011).

Mozek se svojí velikostí významně překrývá s dolní hranicí běžné variability mozku moderního člověka, která je velká cca 1260 cm<sup>3</sup>. Existují prokazatelné rozdíly mezi zástupci před risským zaledněním (1208 cm<sup>3</sup>) a skupinami mladšími z průběhu risského zalednění (mladší 300 tisíc let – 1311 cm<sup>3</sup>; Vančata 2012). Relativně velký mozek přirozeně ovlivnil i tvar lebky a profilování skeletu obličeje. Nadočnicové oblouky některých jedinců jsou ještě mohutné, výrazně prominující, někdy jsou dokonce robustnější než u *Homo erectus*, avšak v mnoha případech jsou málo výrazné, podobné neandrtálcům, nebo dokonce starším formám anatomicky moderního člověka. Velkou variabilitu tohoto znaku demonstrují nálezy z jeskyně Sima de los Huesos. Nadočnicové partie jsou jasně rozdělené na dvě části. Kostí lebky jsou stále poměrně tlusté, ale na „tloušťce“ se podílí hlavně trámčina a nikoliv kompaktní kost.

Kostra končetin i pánev jsou tvarem i proporcemi velmi podobné druhu *Homo sapiens*. Tito lidé byli vysocí a – na rozdíl od *Homo erectus* – měli poměrně robustní stavbu těla, dlouhé, dobře osvalené končetiny

a stavbou těla připomínali urostlé desetibojaře, což bylo výhodné z hlediska loveckého způsobu života i termoregulačně. Jedná se o novou lidskou formu, která vznikla v souvislosti s ekologickými změnami, kterým se musel člověk přizpůsobit, a podle všeho i se změnami v technologii kamenných nástrojů a v potravní strategii. Tito lidé jsou anatomicky modernímu člověku ve většině znaků mnohem bližší, než byl *Homo erectus*, a to i geneticky, možná i více než specializovaní neandrtálci. Názor, že se jedná o první, archaické formy druhu *Homo sapiens*, je podložen mnoha přesvědčivými argumenty. Záleží však na tom, zda jsou rozdíly mezi nejstaršími formami archaického *Homo sapiens sensu stricto* a znaky typickými pro „*Homo heidelbergensis*“ skutečně tak významné, že opravňují vyčlenění samostatného druhu člověka.

Nálezy *Homo heidelbergensis*/archaického *Homo sapiens* jsou poměrně hojné, například lebky z *Kabwe* ze Zambie a lebky z *Bodo* z Etiopie, 609 tisíc let stará čelist z *Maureu* u Heidelbergu v Německu a půl milionu let stará holenní kost z anglické lokality *Boxgrove*. Fosilní skelety z jeskyně *Sima de los Huesos* z jeskynního komplexu Atapuerca ze Španělska jsou datovány okolo 550 tisíc let. Do skupiny *Homo heidelbergensis* je zařazena i lebka z italské lokality Ceprano. Analýzy skeletů ze španělského naleziště *Sima de los Huesos* však ukazuje, že variabilita těchto lidských populací byla značná a vyčleňování starobylých a pokročilých forem „*Homo heidelbergensis*“ nemá opodstatnění (Vančata 2012).

Na základě řady analýz je možné rekonstruovat prostředí i způsob života populace ze *Sima de los Huesos*, která představuje naprosto neočekávanou směs jedinců od typických zástupců archaického *Homo sapiens*, přes jedince nápadně podobné neandrtálcům až po jedince s poměrně moderní morfologií. Lidé z Atapuerky byli poměrně vysokí, měli spíše robustní atletickou stavbu těla a živilo se kontaktním lovem středních a velkých zvířat. Tento způsob lovu prokazují i zranění nalezená na skeletech z této lokality, tedy zranění hlavy a horní části trupu. Někteří muži mohli být výrazně větší než 180 cm a mohli vážit až 90 kg. Kostra trupu a končetin představuje podivnou směs starobylých a moderních znaků. Stavba pánve je sice podobná jako u moderního člověka, ale porodní kanál je užší a zřejmě odpovídá menší mozkovně, která je u této lidské formy ještě asi o 20 % menší než u moderních lidských forem - neandrtálců a anatomicky moderního člověka.

Fosilní doklady o existenci mladších forem *Homo heidelbergensis*/archaický *Homo sapiens*, máme z řady afrických i evropských nalezišť ze Španělska, Francie, Německa a Velké Británie. První zástupci této skupiny se objevují v Evropě i Africe v období od 300 do 150 tisíc let. Mozek se dále zvětšuje a na lebce mizí velká část archaických znaků. Některé lebky povrchně připomínají pozdější lidské formy, neandrtálce. Nadočnicové oblouky pokročilých forem archaického *Homo sapiens*

jsou mnohem menší a méně nápadné, lebka je celkově gracilnější, vždy chybí příčný týlní val. Mozkovna je poměrně klenutá v čelních partiích a kosti lebky se tloušťkou blíží tloušťce kostí běžné u anatomicky moderního člověka. Tito lidé měli poměrně vysokou postavu, ale byli menší než lidé před risským zaledněním. Relativní velikost mozku byla výrazně větší ve srovnání s „*Homo heidelbergensis*“.

Snížení výšky postavy a další rozvoj mozku byly adaptací na risskou dobu ledovou, která se projevovala velmi chladnými obdobími a zaledněním v Evropě a obdobími extrémního sucha v Africe. Dalším důvodem ke změnám ve stavbě těla u pozdějších lidských forem byla i adaptace k lovu středních i velkých zvířat za pomoci sofistikovaných nástrojů a prvních specializovaných loveckých zbraní. Velký pokrok je patrný právě u archaického *Homo sapiens*. Archaický *Homo sapiens* začal používat zcela novou technologii výroby kamenných nástrojů, takzvanou levalloiskou technologii, která znamenala významný technologický posun jak v samotné technologii opracování kamene, tak i v efektivitě zpracování materiálu. V Africe se pak objevují ještě pokročilejší technologie, jako je výroba kamenných čepelí, kostěných harpun a háčeků na ryby (McBrearty et al. 2000). Musíme si ale uvědomit, že výroba dřevěných loveckých oštěpů jen lehce poodhaluje technologické možnosti a typ materiálů, které mohly hrát vedle levalloiské technologie důležitou inovativní roli i v Evropě. Evropské nálezy, například lebka z německých lokalit *Steinheim* a *Eringsdorfu* jsou z období risského zalednění (cca 250 až 200 tisíc let) a mají pokročilé znaky (Vančata 2012).

Ke konci středního pleistocénu, v období mezi 200–150 tisíci lety se objevují nejprve v Africe a posléze také na Blízkém východě a Evropě nové moderní lidské formy. Podle většiny fosilních dokladů se nové formy druhu *Homo sapiens* definitivně diferencují v období mezi 170 až 130 tisíci lety na dva lidské typy, které se jasně lišily nejen znaky morfologickými a genetickými, stavbou těla, charakterem ontogeneze a regulačního systému, ale i ekologicky a způsobem života plynoucím z biologických i ekologických rozdílů (Vančata 2012).

Klimatické a ekologické podmínky v průběhu druhé poloviny risského zalednění měly za následek katastrofickou redukci počtu lidských populací a tím i genetický efekt hrdla láhve, a to v afrických i v 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 (Vančata 2012). Přizpůsobení se k takovým podmínkám vedlo ke genetickým změnám u evropských forem archaického *Homo sapiens* a ke vzniku specializovaného lidského druhu – *H. neanderthalensis*. Obě skupiny se výrazně odlišovaly v mnoha aspektech biologických i ve schopnostech adaptace.

Anatomicky moderní člověk (AMČ) byl vysokorostlý a nepříliš robustní, měl poměrně krátkou lebku s méně výrazným reliéfem, bradový výběžek, dlouhé dolní končetiny a poměrně krátký trup. Jeho schopnosti přežít a adaptovat se na nejrůznější podmínky prostředí byly vysoké. Anatomicky moderní člověk vzniká v Africe a zhruba před 200 tisíci lety a po skončení risského zalednění začíná postupně kolonizovat jižní a východní Asii, Papuu Novou Guineu a Austrálii, kde se objevuje zhruba před 60 tisíci lety.

Neandrtálci byli nízkorostlí s extrémně robustní postavou, dlouhým trupem a velmi robustními, nepříliš dlouhými kostmi končetin, velkým obličejovým skeletem, nízkou, dlouhou mozkovnou a dalšími znaky na lebce i kostře končetin specifickými pouze pro tuto skupinu. Obývali výhradně Evropu a západní Asii a podle paleontologických i paleoantropologických dokladů se jednalo o vyslovené predátory, kteří lovíli 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.

Obě lidské formy žily většinou alopatricky, v místech kontaktu pak jejich populace koexistovaly, v Evropě v období mezi 45–25 tisíci lety (Vančata 2012). Obě lidské formy byly zcela odlišné ekologicky, behaviorálně i kulturně, ale jejich kamenná industrie se vždy nemusela příliš lišit.

Nálezy nejstaršího AMČ z *Herto* v Etiopii jsou staré 160 tisíc let a představují archaickou formu AMČ. Lebka Omo 1 je stará 195 tisíc let a její taxonomický status není jasný. První jednoznační reprezentanti anatomicky moderního člověka 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 (Bae 2010). Nicméně některé nálezy z východní Asie nevyklučují, že Asie mohla být kolonizována již před 70–100 tisíci lety a většina populací byla zdecimována výbuchem supervulkánu Toba a následujícím drastickým ochlazením klimatu a extinkcí některých skupin zvířat, která běžně lovíli.

Výbuch supervulkánu Toba před 73 000 lety byl pravděpodobně největší sopečnou erupcí od konce prvohor (Vančata 2012) a byl jedním z důležitých faktorů výrazného globálního ochlazení (předposlední glaciální maximum). Supererupce výrazně ovlivnila život středních a velkých savců, který byl na mezní hranici pro reprodukci u řady populací savců i populací lidských. To způsobilo podruhé v evoluci moderních lidí genetický efekt hrdla láhve, a to jak u neandrtálců, tak



i u anatomicky moderního člověka, a ovlivnilo jejich biologické i biosociální vlastnosti (Vančata 2012). Tento výbuch měl katastrofický účinek zejména na savčí faunu středního svrchního pleistocénu. Kromě globálních následků, které se projeví i na lidských populacích obecně, tato ohromná erupce nutně ovlivnila zásadním způsobem lidské populace ve střední, východní a jižní Asii.

Neandrtálci se objevují v jižní Evropě, například v oblasti dnešního Chorvatska a v Itálii, na přelomu středního a svrchního pleistocénu. Neandrtálci později poměrně rychle osídlují Blízký východ, Evropu a západní Asii. Jejich areál byl vždy omezen na výše zmíněnou oblast a neandrtálci nikdy nekolonizovali ani Afriku, ani střední, východní a jižní Asii. Rozdíly mezi AMČ a neandrtálci prokazují, že diferenciací obou skupin probíhala v různých oblastech a započala minimálně před 200 tisíci lety, protože archaické formy AMČ staré 160 tisíc let nemají žádné znaky podobné neandrtalcům.

Neandrtálci, *Homo neanderthalensis*, se od AMČ, a také od nejmladších forem archaického *Homo sapiens*, lišili v mnoha důležitých znacích. Neandrtálci měli relativně velké zuby s velkými zubními dutinami, řezáky skloněné vpřed, za poslední stoličkou pak byla charakteristická mezera. Mandibula je bez výrazného bradového výběžku. Obličejový skelet byl velký, silně pneumatizovaný s velkými očnicemi, výraznými nesegmentovanými nadočnicovými oblouky a širokým a velkým nosním otvorem. Mozkovna neandrtalců byla nízká a dlouhá se specifickým vyboulením v týlní části. Velikost mozku byla podobná jako u AMČ, ale lišil se tvar čelního a týlního laloku (Vančata 2012). Kosti končetin neandrtalců byly velmi robustní a krátké. Neandrtálci byli adaptováni na pohyb v kopcovitém terénu (Trinkaus, Shipman 1993). U neandrtalců vznikly mutace, které významně ovlivnily změnu proporcí těla, nárůst svalové hmoty a odolnost proti chladu. Působení genů ovlivňujících růst mozkové kůry se zřejmě v počátečních fázích významně nelišilo od AMČ. Neandrtálci měli velkou odolnost ke stresu, jak ukazují, mimo jiné, úspěšná zhojení velkých zranění i četná vykloubení článků prstů. Soudkovitý hrudník, dlouhý mohutný trup a krátké končetiny s krátkým předloktím a bérce naznačují, že fyziologie dýchání mohla být odlišná od AMČ a jejich metabolismus byl náročnější na energii.

Neandrtálci zřejmě fyziologicky nebyli dostatečně přizpůsobeni k dlouhým usilovným pochodům tak jako anatomicky moderní člověk. 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 teplotám až do -20 stupňů Celsia. Velký povrch těla s množstvím kapilár na povrchu umožňoval efektivní termoregulaci bez nutnosti pocení

a ztrát vody a solí. Neandrtálci se v chladu nesměli potit, protože pocení ve velkých mrazech by pro ně bylo nebezpečné. Zřejmě z tohoto důvodu měli jen málo podkožního tuku, protože podkožní tuk by produkci tepla zeslaboval a způsoboval spouštění produkce potu. 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 vysoký nárůst svalové hmoty, který zabezpečoval, kromě velkých silných svalů nutných k lovu a pohybu v členitém terénu, také specifickou termoregulaci neandrtálců. Pro neandrtálce byl pravidelný přísun netučného červeného masa životně důležitý. V současné době se diskutuje, zda neandrtálci jedli pouze červené maso nebo byly součástí jejich potravy také některé rostliny. Neandrtálci používali oheň, jak prokazují archeologické studie některých nalezišť ze středního a svrchního pleistocénu (například Roebroeks, Villa 2011), ale méně pravidelně než AMČ. Hlavním účelem bylo zřejmě teplo, občasná tepelná úprava masa a odhánění predátorů. Nemáme žádné doklady o možných sofistikovanějších tepelných úpravách potravy u neandrtálců. Erupce supervulkánu Toba nutně musela velmi omezit potravní zdroje přeživších lidských populací, což mohla vést u neandrtálců i ke konzumaci rostlinné stravy v období nedostatku. Podobně v teplých interglaciálech mohly některé rostliny, například ořechy, zčásti nahrazovat červené maso. Strava neandrtálců byla jiná v období krutého zalednění a jiná v teplých obdobích, potravní strategie u skupin žijících v různých klimatických podmínkách se mohly dosti významně lišit.

Neandrtálci žili stacionárně na jednom místě, nejčastěji v jeskyních nebo pod skalními převisy a vydávali se na hvězdicové výpravy. Živili se většinou lovem velké a střední zvěře a doplňkovým sběrem; v teplejších periodách byly potravní zdroje rozmanitější. Neandrtálci byli predátoři, kteří lovili poměrně riskantním způsobem zejména velké případně i středně velké býložravé savce. Tomu mohla odpovídat i specifická adaptace řezáků, které podle nich sloužily k přidržování předmětů, například kůže nebo masa při jejich zpracovávání kamennými nástroji. Neandrtálci byli závislí na vysokém denním příjmu kvalitního netučného červeného masa a způsob jejich života byl velmi podobný způsobu života predátorů lovících středně velkou a velkou zvěř. Vzhledem k předpokládaným vysokým hladinám steroidních hormonů, které lze očekávat u predátorů s polokontaktním způsobem lovu a vysokou odolností ke stresu, mohl být riskantní způsob lovu výhodný z hlediska snižování agresivity ve skupině. Všechny vlastnosti neandrtálců, jejich extrémně vysoký poměr svalové hmoty vůči ostatním tkáním těla v kombinaci s nízkorostlou a robustní postavou i genetické a fyziolo-

gické charakteristiky, ukazují na to, že neandrtálci byli jediným skutečně biologicky specializovaným lidským druhem. 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 a doplňovat to 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 další výzkum zubního kamene neandrtálců (Vančata 2012).

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, možná i mnohem více. Podle svalových úponů i stavby kostry disponovali mimořádnou fyzickou silou a byli mnohem silnější, než je většina současných lidí.

Někteří badatelé soudí, že neandrtálci byli morfologicky i geneticky tak odlišní, že je třeba je řadit do druhu *Homo neanderthalensis*, jiní badatelé ho za odlišný druh nepokládají. Současné genetické studie mitochondriální DNA ukazují, že populace byly dlouhodobě izolované, ale výzkumy jaderné DNA prokazují reálnou možnost hybridizace, byť jen u některých populací (Vančata 2012).

Mezi nejstarší naleziště neandrtálců patří *Krapina* v Chorvatsku a *Saccopastore* v Itálii (stáří asi 130 tisíc let) a také nejstarší vrstvy z lokality *Tabun* (100 až 130 tisíc let). Stáří mladších reprezentantů (*Tabun*, Palestina, *Shanidar*, Irán, *La Ferrassie*, Francie) je od 80 do 70 tisíc let.

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 nastal i v průběhu předposledního glaciálního maxima, tedy před cca 68 tisíci lety. Z populačně genetického hlediska se tedy minimálně dvakrát výrazně změnila frekvence alel neandrtálců, a to způsobem, který odpovídá 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 a po něm, a to rozdíly nejen biologické, ale také kulturní (Vančata 2012; Wolpoff 2009). Z důležitých nálezů ze staršího období evoluce neandrtálců stojí za zmínku nálezy skeletů neandrtálců z Izraele, *Kebara*

a *Amud*, a evropské nálezy *La Chapelle* a *Le Moustier* z Francie, *Feldhofer Cave* (Neanderthal) z Německa, Důležitý je i nález dětského hrobu v **Kirikobad** v 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*. Pochybovat o kultuře neandrtálců je spekulativní, neexistují pro to žádné relevantní doklady.

U AMČ se začalo ve zvýšené míře uplatňovat působení genů ovlivňujících růst a restrukturalizaci kůry mozkové a kvalitu jazyka a řeči. Prodloužení pohlavního zrání a změn v růstu a ontogenezi bylo úzce spojeno s některými mutacemi genů ovlivňujících růst 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*. 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 (Vančata 2012), 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.

Nálezy několika skeletů z lokalit *Qafzeh* a *Skhul* v Palestině, jejichž stáří se pohybuje okolo 100 tisíc let, jasně prokazují možnou koexistenci AMČ a neandrtálců již před 100 tisíci lety. Tyto nálezy prokazují paralelní evoluci obou lidských forem v rozdílných biogeografických regionech po dobu nejméně 70 tisíc let.

Anatomicky moderní člověk kolonizoval nejprve oblast zvanou Sahul, Austrálii, Tasmánii a Novou Guineu, a to asi před 50–65 tisíci lety, a teprve potom Evropu. Nejstarší datování lidské přítomnosti

v Austrálii se udává okolo 62 tisíc let, z pohledu mnoha odborníků je však datování problematické a první nálezy by mohly být mladší. Máme ale řadu jiných dokladů, které jasně potvrzují, že AMČ kolonizoval poprvé Austrálii před více než 50 tisíci lety. Genetici předpokládají 3–15 vln osídlení tohoto kontinentu. Osídlování Evropy začalo o něco později asi před 45 tisíci lety (Higham et al. 2011a, b; Vančata 2012; Zilhão et al. 2007).

### Výběrová literatura

- Alemseged, Z.; Spoor, F.; Kimbel, W. H.; Bobe, R.; Geraads, D.; Reed, D., Wynn, J. G.  
2006 A juvenile early hominin skeleton from Dikika, Ethiopia. In *Nature*, vol. 443, s. 296–301.
- Antón, S. C.; Spoor, F., Fellmann, C. D.; Swisher, I.  
2007 C. C. Defining Homo erectus: Size Considered. In Henke, W.; Tattersall, I.; Hardt T. (eds.). *Handbook of Paleoanthropology, Vol III: Phylogeny of Hominids*. Berlín - Heidelberg - New York: Springer&Verlag, s. 1655–1694.
- Armitage, S. J.; Jasim, S. A.; Marks, A. E.; Parker, A. G.; Usik, V. I.; Uerpmann, H. P.  
2011 The Southern Route „Out of Africa”: Evidence for an Early Expansion of Modern Humans into Arabia. In *Science*, vol. 331, s. 453–456.
- Bae, C. J.  
2010 The Late Middle Pleistocene Hominin Fossil Record of Eastern Asia: Synthesis and Review. In *Yearbook of Physical Anthropology*, vol. 53, s. 75–93.
- Balter, M.; Gibbons, A.  
2002 Were ‘Little People’ the First to Venture Out of Africa? In *Science*, vol. 297, s. 26–27.
- Carlson, K. J.; Stout, D.; Jashashvili, T.; De Ruiter, D. J.; Tafforeau, P.; Carlson, K.; Berger, L. R.  
2011 The Endocast of MH1, Australopithecus sediba. In *Science*, vol. 333, s. 1402–1407.
- Cerling, T. E.; Wynn, J. G.; Andanje, S. A.; Bird, M. I.; Kimutai Korir, D.; Levin, N. E.; Mace, W.; Macharia, A. N.; Quade, J.; Remien, C. H.  
2011 Woody cover and hominin environments in the past 6million years. In *Nature*, vol. 476, s. 51–56.

## CIVILIZACE A DĚJINY

Gabunia, L.; Vekua, A.; Lordkipanidze, D.; Swisher Iii, C. C.; Ferring, R.; Justus, A.; Nioradze, M.; Tvalchrelidze, M.; Antón, S. C.; Bosinski, G.; Joris, O.; De Lumley, M. A.; Majsuradze, G.; Mouskhelishvili, A.

2000 Earliest Pleistocene Hominid Cranial Remains from Dmanisi, Republic of Georgia: Taxonomy, Geological Setting, and Age. In *Science*, vol. 288, s. 1019–1025.

Haile-Selassie, Y.; Latimer, B. M.; Alene, M.; Deino, A. L.; Gibert, L.; Melillo, S. M.; Saylor, B. Z.; Scott, G. R.; Lovejoy, C. O.

2010 An early Australopithecus afarensis postcranium from Woranso-Mille, Ethiopia. In *PNAS*, vol. 107, s. 12121–12126.

Hawks, J.

2011 No Brain Expansion in Australopithecus boisei. In *American Journal of Physical Anthropology*, vol. 146, s.155–160.

Higham, T.; Jacobi, R.; Basell, L.; Bronk Ramsey C.; Chiotti, L.; Nespoulet, R.

2011a Precision dating of the Palaeolithic: A new radiocarbon chronology for the AbriPataud (France), a key Aurignacian sequence. In *Journal of Human Evolution*, vol. 61, s. 549–563.

Higham, T.; Compton, T.; Stringer, C.; Jacobi, R.; Shapiro, B.; Trinkaus, E.; Chandler, B.; Gröning, F.; Collins, C.; Hillson, S.; O'higgins, P.; Fitzgerald, C.; Fagan, M.

2011b The earliest evidence for anatomically modern humans in north-western Europe. In *Nature*, vol. 479, no. 7374, s. 521–524.

Lordkipanidze, D.; Vekua, A.; Ferring, R.; Rightmire, G. P.; Agusti, J.; Kiladze, G. et al.

2005 The earliest toothless hominin skull. In *Nature*, vol. 434, s. 717–718.

Lordkipanidze, D.; Jashashvili, T.; Vekua, A.; Ponce De Leon, M. S.; Zollikofer, C. P.; Rightmire, G. P. et al.

2007 Postcranial evidence from early Homo from Dmanisi, Georgia. In *Nature*, vol. 449, s. 305–310.

McBrearty, S.; BROOKS, A. S.

2000 The Revolution that Wasn't: A New Interpretation of the Origin of Modern Human Behavior. In *Journal of Human Evolution*, vol. 39, s. 453–563.

Rightmire G. P.

2007 Later Middle Pleistocen Homo. In: Henke, W.; Tattersall, I., Hardt T.(eds.). *Handbook of Paleoanthropology, Vol III: Phylogeny*

*of Hominids*, Berlín - Heidelberg - New York: Springer-Verlag, s. 1695–1716.

Richards, M. P.; Trinkaus, E.

2009 Isotopic evidence for the diets of European Neanderthals and early modern humus. In *PNAS*, vol. 106. s. 16034–16039.

Roebroeks, W.; Villa, P.

2011 On the earliest evidence for habitual use of fire in Europe. In *PNAS*, vol. 108, no. 13, s. 5209–5214.

Trinkaus, E.; Shipman, P.

1993 *The Neanderthals: Changing the Image of Mankind*. New York: Alfred A. Knopf Publishers.

VANČATA, V.

2012 *Paleoantropologie a evoluční antropologie*. Praha: Nakladatelství PedF UK v Praze.

Vekua, A.; Lordkipanidze, D.; Rightmire, G. P.; Agusti, J.; Ferring, R.; Maisuradze, G.; Mouskhelishvili, A.; Nioradze, M.; Ponce De Leon, M.; Tappen, M.; Tvalchrelidze, M.; Zollikofer, C.

2002 A New Skull of Early Homo from Dmanisi, Georgia. In *Science*, vol. 297, s. 85–89.

Villmoare, B. A.; Kimbel, W. H.

2011 CT-based study of internal structure of the anterior pillar in extinct hominins and its implications for the phylogeny of robust Australopithecus. In *PNAS*, vol. 108, s. 16200–16205.

Ward, C. V.; Kimbel, W. H.; Johanson, D. C.

2011 Complete Fourth Metatarsal and Arches in the Foot of Australopithecus afarensis. In *Science*, vol. 331, s. 750–753.

WOLPOFF, M. H.

1999 *Paleoanthropology (Second Edition)*. Boston: McGraw-Hill.

2009 How Neandertals Inform Human Variation. In *American Journal of Physical Anthropology*, vol. 139, s. 91–102.

Zilhão, J.; Trinkaus, E.; Constantin, S.; Milota, Ş.; Gherase, M.; Sarcina, L.; Danciu, A.; Rougier, H.; Quilès, J.; Rodrigo, R.

2007 The Peştera cu Oase people, Europe's earliest modern humans, In Mellars, P.; Boyle, K.; Bar-Yosef, O.; Stringer, C. (eds.). *Rethinking the human revolution: new behavioural and biological perspectives on the origin and dispersal of modern humus*. Cambridge: McDonald Institute for Archaeological Research, s. 249–62.