Paleoantropologie: Nová syntéza

Realizaci knižního projektu podpořily tyto subjekty:

Masarykova univerzita
Přírodovědecká fakulta
Ústav antropologie

Univerzita Karlova
Pedagogická fakulta
Katedra biologie a enviromentálních studií

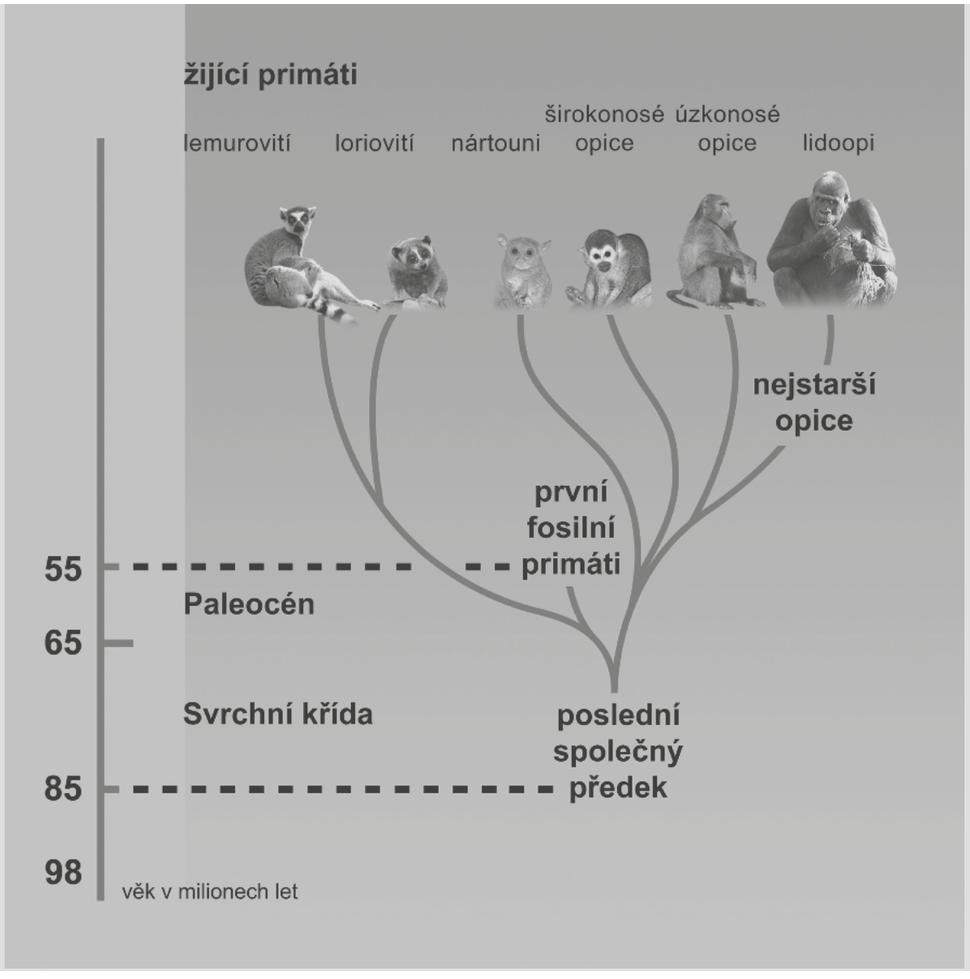
Nadace Universitas

Text © Václav Vančata, 2025
Sazba: Jiří Eliška, 2025
Ilustrace na přebalu: Zjednodušené schéma evoluce hominoidů
Recenzenti: doc. RNDr. Miroslav Králík, Ph.D., doc. Mgr. Zdeňka Nerudová, Ph.D., RNDr. Vladimír Přívratský, CSc., doc. PhDr. Martin Soukup, Ph.D., 2025
Za obsahovou a jazykovou správnost a copyright ilustrací odpovídá autor knihy
Vydala © Nadace Universitas, 2025; 1. vydání
Tisk: Tiskárna Didot, spol. s r. o., Trnkova 119, 628 00 Brno
ISBN 978-80-908838-0-2

Tato kniha ani jakákoli její část nesmí být přetiskována, kopírována
či jiným způsobem rozšiřována bez výslovného povolení vydavatele.

Václav Vančata

Paleoantropologie: Nová syntéza



Model vzniku primátů v křídě podle britského antropologa Roberta D. Martina; autor vycházel z předpokladu, že primáti vznikli nejméně o 10 milionů let dříve, než jsou datovány nejstarší fosilní doklady, a že evoluce Prosimii a vyšších primátů byla nezávislá prakticky od počátku evoluce primátů.

OBSAH

8 **Předmluva**
10 **Úvod**
10 Fenomén evoluce primátů
12 Paleoantropologie a evoluční antropologie – formování nového paradigmatu
12 Změna paradigmatu v evoluční antropologii
13 Význam studia primátů pro pochopení evoluce hominidů
14 Formování moderních názorů na evoluci hominidů
16 Současné pojetí evoluce primátů
17 Kdo to jsou hominidé?
17 Metodické, metodologické a historické problémy definice čeledi Hominidae
19 Současná definice čeledi Hominidae
21 **Systematika řádu Primates (s podrobnou taxonomií nadčeledi Hominoidea)**
24 Podčeleď Homininae – tribus Hominini – velcí lidoopi a lidé
28 **Metody studia evoluce hominidů**
28 Doklady o evoluci fosilních primátů
28 Metody analýzy fosilního materiálu
30 Metody analýzy paleoekosystémů
33 **Vznik a evoluce neantropoidních primátů**
33 Evoluce nejstarších primátů
33 Zformování se primátů jako řádu savců
35 První primáti – infrařád Plesiadapiformes – prapředci nebo příbuzní?
40 Infrařád Plesiadapiformes
41 Podřád Euprimataformes
41 Polořád Plesiadapoida
44 Polořád Strepsirrhina – minířád Adapiformes – první nepochybní strepsirrhyní primáti
44 Nejstarší zástupci euprimátů
46 Vznik a obecná charakteristika minířádu Adapiformes
46 Postavení adapiformních primátů ve fylogenezi a jejich srovnání s nejstaršími haplorrhinními skupinami
47 Minířád Adapiformes
50 **Polořád Haplorrhina**
50 Podřád Omomyiformes
54 **Vznik a raná evoluce vyšších primátů-minířád Anthropoidea**
54 Vznik antropoidních primátů a jejich evoluce v eocénu a oligocénu
56 **Minířád Anthropoidea**
57 Nadčeleď Propliopithecoidea
57 Čeleď Parapithecidae
59 Archaičtí Hominidea a jejich předchůdci – oligopitéci a propliopitéci
59 Čeleď Oligopithecidae
59 Čeleď Proteopithecidae
60 Čeleď Propliopithecidae
62 Čeleď Saadaniidae
64 Vznik platyrrhinních primátů
66 **Evoluce antropoidních primátů v miocénu**
66 Evoluce předků hominidů v miocénu a vznik čeledi Hominidae
66 Kořeny vzniku hominidů – nejstarší předci – proč a kdy vlastně vznikli hominidé
66 Základní trendy v evoluci hominoidů
67 Dendropitéci a pliopitéci
69 Základní charakteristiky velkočeledi Hominidea
71 Evoluce nadčeledi Cercopithecoidea
73 **Velkočeleď Hominidea**
73 Nadčeleď Proconsuloidea
74 Nadčeleď Hominoidea
74 Čeleď Afropithecidae – kmenoví hominidé nebo archaičtí hominoidi?
79 Čeleď Afropithecidae a jejich význam pro evoluci hominidů
83 „Nehominidní“ hominoidní čeledi – Oreopithecidae
85 Čeleď Hominidae
85 Vznik starobylých hominidů – kenyapitéci a grifopitéci
86 Vznik hominidů v Evropě a evropský exodus
88 Současné názory na nejstarší možné zástupci linie moderních hominidů – podčeledi Homininae
89 Adaptivní radiace hominidů – dryopitéci sensu lato
93 Kolonizace Asie a vznik tribu Pongini
93 Miocéní lidoopi z indického subkontinentu
95 Asijští dryopitékovití lidoopi
97 Nejstarší hominini a diferenciace ponginů a homininů
98 Předci afrických homininů
99 Vznik homininů v Africe
101 **Vznik a vývoj archaických Hominina**
101 Příčiny vzniku subtribu Hominini
106 Příčiny vzniku bipedie
108 Evoluce afrických lidoopů

108 Archaičtí Hominina
118 **Evoluce raných homininů – australopitéci**
118 Vznik a fylogeneze australopitéků
118 Základní charakteristiky australopitéků a jejich evoluce
122 Archaičtí australopitéci
134 Jedna nebo více linií archaických australopitéků?
135 Adaptivní radiace australopitéků ve svrchním pliocénu
140 Pokročilí australopitéci a nejstarší zástupci rodu Homo
140 Robustní australopitéci
146 Robustní australopitéci a adaptivní radiace homininů na konci pliocénu
147 „Gracilní“ australopitéci s některými znaky podobnými rodu Homo
156 Vznik prvních zástupců rodu Homo
156 Vznik rodu Homo
157 Raní zástupci rodu Homo – linie Homo habilis/rudolfensis
160 Kolik bylo druhů raných forem rodu Homo?
162 Důkazy pro existenci polytypického druhu Homo habilis
162 Vznik a evoluce Homo ergaster/erectus – cesta k Homo sapiens
163 **Hominizační proces**
163 Definice hominizačního procesu a problematika jeho interpretace
164 Moderní komplexní pojetí hominizačního procesu
165 Základní faktory hominizace
167 Hlavní etapy hominizačního procesu
169 Rozšíření a variabilita druhů Homo ergaster/erectus
169 Homo ergaster/erectus – první skutečný člověk
171 Homo er gaster – afro-mediteránní varianta člověka vzpřímeného nebo samostatný druh rodu Homo?
177 Rozšíření a evoluce člověka vzpřímeného (Homo ergaster/erectus)
180 Kolonizace Evropy – Homo erectus nebo Homo sapiens?
182 **Potomci nejstarších zástupců archaického Homo sapiens – evropský Homo heidelbergensis a další zástupci archaického Homo sapiens**
182 Evoluce pokročilých forem archaického Homo sapiens a příčiny extinkce Homo erectus a starobylých forem Homo sapiens v afro-evropském regionu
182 Evoluce člověka ve středním pleistocénu
183 Homo erectus v Asii
185 Homo heidelbergensis – pokročilý archaický Homo sapiens sensu lato
192 Pokročilé formy archaického Homo sapiens – formování moderních forem Homo sapiens
194 Diferenciace forem pokročilého Homo sapiens“ – neandertálci, anatomicky moderní člověk a denisované
205 Neandertálci a jejich evoluce
210 Příčiny vymření neandertálců
213 Prst z jeskyně Denisova, Altaj – paleogenetika vrhá nové světlo na osídlení Asie
216 Homo juluensis – další druh člověka nebo problematický pokus o novou taxonomii Asijských lidských populací??
216 Dragon Man – Homo longi – nový druh nebo další nález denisovana?
218 Homo naledi – archaická forma rodu Homo z afrického středního pleistocénu
220 Homo floresiensis – miniaturizovaný potomek Homo ergaster/erectus
223 Homo luzonensis – další miniaturizovaný lidský druh z jihovýchodní Asie
224 Anatomicky moderní člověk – evoluce pokročilých forem AMČ po risském zalednění
225 Faktory podmiňující vznik a formování anatomicky moderního člověka
225 Morfologické charakteristiky, základní etapy evoluce a nejdůležitější nálezy moderních forem AMČ
228 AMČ ve svrchním pleistocénu (mladém paleolitu) Evropy
229 **Základní etapy evoluce anatomicky moderního člověka v Evropě**
244 **Evoluční trendy na přechodu od svrchního pleistocénu a holocénu a vznik zemědělsko-pasteveckých neolitických populací**
253 **Vznik moderní sociální organizace a kořeny civilizace**
253 **Etnogeneze a sociokulturní evoluce**
253 Definice etnických skupin – trocha historie a současné názory
255 Sociokulturní evoluce – co je to sapientace?
256 **Kolonizace světa v průběhu evoluce hominidů**
256 Obecné předpoklady kolonizace světa člověkem
256 Osídlování světa jako ekologický proces
258 Historie kolonizace světa člověkem a jeho předky
258 Fáze raných homininů
260 Postupné rozšiřování prvních lidí – Homo ergaster/erectus – migrace a postupná kolonizace kontinentů
261 Vznik a rozšíření pokročilých forem archaického Homo sapiens
261 Kolonizační proces v Africe, mediteránní oblasti a západní Asii
262 Rozvoj moderních forem Homo sapiens
262 Rozšíření anatomicky moderního člověka
263 Rozšíření anatomicky moderního člověka – „kulturní revoluce“
265 Rozšíření anatomicky moderního člověka – změna adaptivní strategie
266 **Použitá a doporučená literatura**

Předmluva

Knihu Paleoantropologie a evoluční antropologie jsem začal psát před čtrnácti lety jako knihu, která měla nahradit koncepčně zastaralou základní učebnici ***Paleoantropologie*** z roku 2003 (Vančata 2003 a), kterou ilustroval můj oblíbený kreslíř Vladimír Renčín. Nová kniha, ***Paleoantropologie a evoluční antropologie*** (2013) měla sice moderní, evolučně antropologickou koncepci, ale vzhledem k současným poznatkům o evoluci primátů by již neobstála. V paleoantropologii totiž došlo v průběhu posledních 15 let k zásadním změnám, jak v interpretaci nových nálezů, tak i v oblasti teoretické a metodologické.

A tak jsem začal s pravidelnou inovací rukopisu, ale především přednášek. Před třemi lety jsem si ale začal uvědomovat, že tohle nebude stačit. Posledním impulsem bylo, když jsem začal připravovat zcela nově koncipovanou přednášku ***Paleoantropologie*** pro Ústav antropologie Masarykovy univerzity v Brně. Jedinou cestou bylo napsat zcela přepracovanou verzi monografie z roku 2013, monografii koncepčně novou a s důsledným zohledňováním nových vědeckých poznatků a jejich koncepční interpretací. Monografii, která bude důsledně reflektovat raketový vývoj paleobiologie člověka, který integrálně zahrnuje nové disciplíny jako paleogenetika, 3D modelování, nové přístupy k datování, a i rekonstrukce paleoekologické a paleobiogeografické.

Proto jsem, možná trochu troufale, změnil název na Paleoantropologie: Nová syntéza. Tato monografie by měla poskytovat mnohem více informací o procesech, které primáty v průběhu jejich evoluce formovaly, takovou, která poskytne komplexnější informaci o evoluci člověka a jeho předků, avšak bude se mnohem více opírat o fosilní doklady a jejich analýzu, která díky novým paleodisciplínám umožňuje mnohem reálnější popis evoluce než ty, které se opírají o omezené evoluční hypotézy.

Když jsem začal v roce 2021 knihu psát, zjistil jsem, že úkol, byť nelehký, mě fascinuje a přitahuje. Jako bych se vracel kruhem k mým paleoantropologickým kořenům, ale posílen mocnými nástroji současné paleoantropologie. Samozřejmě paleogenetika i některé metody lidské paleobiologie jsou v mnoha případech metodologicky na počátku (stále máme v některých případech relativně málo dat i fosilních dokladů), avšak konečně umožnují nezávislou interpretaci fosilních nálezů, hledání evolučního kontextu a vzniku a evoluce jednotlivých zkoumaných skupin.

Mnohé pasáže budou koncepčně velmi odlišné od ***Paleoantropologie a evoluční antropologie*** (Vančata 2013) ale změny v paleoantropologii a paleobiogeografii v posledním desetiletí byly natolik zásadní, že nebylo zbytí. Samozřejmě bych rád zdůraznil, že jsem dalek se prohlašovat na nositele Jediné pravdy, ono to ostatně v paleoantropologii ani není možné. Nezbývá mně nic jiného než věřit, že moje monografie přinese všem to, co mě vždy na tomto oboru fascinovalo – tedy dobrodružství poznání evoluce – tak jak to archetypálně vyjadřuje Zemanův film **Cesta do pravěku.**

Nová monografie, je motivována snahou skloubit současné poznatky a vědní trendy ve smyslu nově se formujícího paradigmatu evoluce primátů, především však nového paradigmatu evoluce *Homo sapiens.*

Chtěl bych zdůraznit, že nebylo v mých silách popsat komplexní vývoj v paleolitu, zejména pak ve středním a svrchním paleolitu, přesáhlo by to navíc i základní paleobiologické zaměření práce. Využil jsem tedy údajů a vědeckých prací relevantních pro paleoantropologii s citacemi na další literaturu. V tomto smyslu jsem v práci důsledně využíval důkladně ověřené datování fosilních nálezů a kosterních ostatků, v případě izotopu C^{14} pak jsem bral v úvahu pouze kalibrované údaje, které jsem většinou i křížově ověřoval, bylo-li to možné. Archeologické kultury jsem hodnotil pragmaticky, a zásadně jsem dával přednost takovým kulturám, které byly, podle mého názoru, důležité z hlediska paleoantropologie a paleogenetiky. V tabulkách a údajích z období středního, svrchního pleistocénu, i období ranného holocénu, jsou uváděny pouze nálezy s doprovodným kosterním materiálem, nikoliv lokality, kde byly nalezeny pouze archeologické doklady. Co se týká evoluce člověka ve starším holocénu hodnotil jsem evoluci člověka jako paleoantropolog, tedy v úvahu jsem bral především neolitické populace dobře representované kosterním materiálem a paleogenetickými studiemi příslušných populací.

Jako vynikající doplňující informace, pro studenty bakalářských oborů informace základní, doporučuji studijní publikace na webových stránkách Antropologického ústavu Přírodovědecké fakulty Masarykovy univerzity v Brně http://anthrop.sci.muni.cz/

Na závěr bych chtěl poděkovat alespoň těm přátelům, kolegům a kolegyním, kteří se významně podíleli na přípravě. V různých fázích přípravy knihy, a nejen v nich, mi neocenitelně pomohli (abecedně): Edvard Ehler (bioinformatika a paleogenetika) Miroslav Králík (antropologie, evoluční biologie), Zdenka Nerudová (archeologie, paleolit), Janusz Piontek (evoluční a historická antropologie, antropologie neolitu a osteologie, paleogenetika), Vladimír Přívratský (evoluční antropologie, fyziologie), Sandra Sázelová a Jiří Svoboda (archeologie, antropologie, paleoantropologie), Martin Soukup (antropologie, kulturní a sociální antropologie, socio-kulturní evoluce, sociobiologie a biokulturologie), Vasilis Teodoridis (paleontologie, paleoklimatologie a geologie, a paleobiologický mentor). Dále bych rád poděkoval všem, kteří se mnou diskutovali různé tématiky, konzultovali a pomáhali s literaturou (abecedně): Jan Andreska, Alan Bilsborough, Lubomír Hrouda, David Caramelli, Brunetto Chiarelli, Vojen Ložek (†), Jaroslav Malina, Richard Marván, Boguslaw Pawlowski, Barbora Půtová, Tod Rae, Jan Řezníček, Marie Součková, Václav Soukup, Ian Tattersall, Philip Tobias, Erik Trinkaus, Tim White, Milford Wolpoff, a Bernard Wood. V neposlední řadě bych rád poděkoval své ženě, primatoložce Marině Vančatové nejen za pomoc odbornou, ale také za pochopení a nezištnou pomoc během příprav této práce.

Jsem skutečně a opravdu zavázán Jaroslavu Malinovi a Nadaci Universitas za pomoc a podporu při vydání této monografie.

Václav Vančata,
v Praze,
25. února 2025

Úvod
Fenomén evoluce primátů

Jak jsem napsal mimo jiné i v úvodu učebnice **Paleoantropologie** (Vančata 2003 a), rozvoj vědy v posledních desetiletích je tak prudký, že si někdy ani neuvědomujeme pomíjivost a neurčitost obsahu pojmů, které běžně používáme. Mezi takové pojmy patří také pojem ***evoluce hominidů***, který je synonymem evoluce člověka a jeho předků, avšak dnes zahrnuje evoluci člověka a lidoopů. Na začátku 21. století se standardně používá pojem ***evoluce homininů***, tedy lidské podčeledi, což samo o sobě ukazuje, jak prudkým tempem se začal tento výzkum vyvíjet, a to i díky novým genetických výzkumům.

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

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

V neposlední řadě se v šedesátých letech minulého století zformovala zásluhou Emile Zukerkandela a Morrise Goodmana evoluční molekulární antropologie a genetika, které *de facto* předznamenaly klíčovou součást současné paleoantropologie – paleogenetiku.

Jedním z hnacích motorů dalšího rozvoje výzkumu evoluce hominidů byly, a nepochybně stále zůstávají, nové objevy fosilních hominidů a lidoopů a také určité rozpory v názorech na dobu vzniku hominidů mezi paleoantropology a molekulárními antropology.

Ukazuje se, že molekulární antropologové došli k pravděpodobné a reálné době oddělení lidí a lidoopů o dvacet let dříve než paleoantropologové. Molekulární antropologie však jde dál doslova mílovými kroky. Poprvé v historii antropologie se koncem první dekády 21. století podařilo zčásti rozluštit skutečný genetický kód našich nejbližších příbuzných, neandertálců, a také zjistit, že schopnost lidské řeči existovala již u našich vzdálenějších předků druhu *Homo heidelbergensis* (archaického *Homo sapiens*). Funkční genetická příbuznost se šimpanzi, našimi nejbližšími žijícími příbuznými, je někdy až zarážející. Vždyť šimpanzi se od nás vzhledem tak liší!!!

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

Nesmírně důležitý byl také rozvoj paleontologických a evolučních oborů jako je paleoekologie, evoluční ekologie a fylogenetická systematika. Spolu s nálezy starobylých kamenných nástrojů a jejich přesným datováním se nedílnou součástí věd zabývajících se evolucí hominidů stala také paleolitická, teoretická a experimentální archeologie. To, že byla prokázána výroba kamenných nástrojů u šimpanzů starých více jak 4000 let, a aktivní používání kamenných nástrojů již u archaických australopitéků jen podtrhuje dramatičnost změn v poznatcích o evoluci člověka, které se odehrály během posledních dvaceti let.

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

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

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

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

Tyto studie však také zároveň prokázaly některé podstatné rozdíly mezi člověkem a šimpanzi, avšak také rozdílné specifické rysy mezi šimpanzi žijícími v přirozených podmínkách a šimpanzi odchovávanými v zajetí. Jsou to například rozdíly v sexuálním chování, způsobech komunikace a v neposlední řadě i v nástrojovém chování. V současné době již žádný badatel nepochybuje o tom, že lidé a šimpanzi jsou si neobyčejně blízcí, a to nejen svými vlastnostmi biologickými, psychickými a sociálními, ale také svým postavením v systému živočichů.

Vedle výzkumů šimpanzů nabývají na významu i výzkumy orangutanů a v posledních letech i goril. U orangutanů byly prokázány nejen určité aspekty tradic a vyspělého nástrojového chování, ale také schopnost plavat a lovit ryby. Tím padá mýtus o líném „lesním muži“ a vynikají rysy velmi blízké člověku. Tyto nové poznatky naznačují, jak mohli přežívat orangutani, a možná i naši předci – australopitéci, v nepříznivých chladných podmínkách. Velmi zajímavé jsou i studie goril, které jasně prokázaly, že gorily nejen mají poměrně složitou a flexibilní sociální strukturu, ale jsou s to také aktivně zhotovovat a používat nástroje, byť mnohem méně často než šimpanzi.

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

Měli bychom tedy změnit název tohoto procesu na evoluci homininů? I když se k tomuto termínu přiklání většina molekulárních antropologů a genetiků, je to podle mého soudu zatím předčasné. Zařazovat člověka spolu se šimpanzem a gorilou do jednoho subtribu, nebo dokonce do jednoho rodu (např. Wildman et al. 2003) je velmi diskutabilní. Vždyť některé jiné genetické i paleoantropologické studie ukazují, že s příbuzností člověka a šimpanze bychom měli být opatrnější, a že k oddělení člověka a afrických lidoopů došlo před více než 7-8 miliony lety. (Pra)šimpanzi tedy rozhodně nebyli předky člověka, ale jeho paralelně se vyvíjejícími příbuznými. Z tohoto hlediska nemůže být šimpanzí „kultura“ označována jako protokultura, protože rozhodně nepředcházela jakoukoliv kulturu lidskou.

Chápání vzniku a evoluce homininů je v současné době v některých ohledech nejasné. Lidoopi, zejména však šimpanzi, a lidé jsou si daleko bližší, než jsme předpokládali, a je nepochybné, že nejstarší hominidé měli některé znaky blízké dnešním šimpanzům.

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

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

Paleoantropologie a evoluční antropologie – formování nového paradigmatu

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

Jednou z otázek, které si kladou snad všechny disciplíny zabývající se člověkem, je původ lidského rodu a jeho podobnost s ostatními živočichy – zejména primáty -, jeho vývoj i vývoj lidské společnosti a přizpůsobování se člověka nejrůznějším životním podmínkám. Ne náhodou vznikla v tehdejší Československé republice nesmírně populární trilogie filmů (Osada Havranů a další), která pomocí vědecky dobře podloženého scénáře ukázala, jak žili naši předci na počátku holocénu.

Více než sto let se badatelé snaží zjistit, jaké jsou lidské vlastnosti, kdy, jak a proč tyto pro člověka typické vlastnosti vznikly. Mezi velikány, kteří výrazně přispěli k poznání evoluce člověka, byli i Češi Aleš Hrdlička a Jindřich Matiegka. Od první poloviny 20. století však došlo v poznání evoluce člověka k mnoha významným změnám, mnohé nové objevy doslova otočily kolem dějin evoluce člověka. Vznikly nové vědní obory a také nové otázky, které vycházely z nových poznatků antropologie, paleobiologie a evoluční biologie.

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

Změna paradigmatu v evoluční antropologii

Paleoantropologie a evoluční antropologie, ale i další antropologické disciplíny procházejí v současné době změnou paradigmatu, tedy změnou základních „axiomů“ a metodologie i obecných metod a předmětu bádání. V mnoha antropologických disciplínách, tradičních i novějších, dochází totiž k radikálním změnám v názorech na evoluci člověka, hominidů i hominoidů, nadčeledi, do které dnes řadíme člověka a jemu nejpříbuznější primáty, lidoopy.

Překvapením je, že na změně paradigmatu v antropologii se podílejí daleko více jiné disciplíny než „klasická“ antropologie samotná. Jsou to výzkumy genetické, fyziologické, paleontologické a paleoekologické, a patří sem i výzkumy z oboru sociobiologie a evoluční psychologie a dalších disciplín. V neposlední řadě je to samozřejmě také evoluční biologie.

Evoluční vědy a paleovědy vycházejí ze dvou základních zdrojů. Jednak jsou to studie přímých důkazů, fosilií, tedy poznatky paleontologické a vedle toho pak studie nepřímých důkazů. Konkrétně jde i nejrůznější srovnávací studie morfologické, etologické, ekologické, fyziologické a genetické. Jedná se tedy o poznatky z vědních oborů, které jsou některými autory označovány jako vědy neontologické. Klasickými neontologickými obory pro evoluční antropologii je primatologie a populační, evoluční a molekulární genetika.

Evoluční vědy by měly čerpat důsledně z obou zdrojů, ale reálně lze v jednotlivých studiích nalézt příklon k jednomu či druhému zdroji v závislosti na původní vědecké profesi autora. To se často odráželo v jednostrannosti interpretací určitých poznatků i v teoretických závěrech. Obvykle se dává přednost přímým paleontologickým důkazům, ale v mnoha případech prostě vhodné paleontologické důkazy neexistují, a někdy ani není naděje, že bychom takové důkazy vůbec kdy mohli nalézt. Objektivním problémem je i to, že takzvané přímé důkazy jsou v některých případech nejednoznačné. Fosilie mohou být totiž extrémně fragmentární a vyloženě solitérní, a mnohdy i bez jednoznačného kontextu. Jindy se může jednat o kamenné industrie bez doprovodu lidských fosilií a někdy i s nedostatečnými paleontologickými doklady.

Zkušenost ukazuje, že velký význam má teoretická analýza problému, ať už jde o analýzu ekologickou, biogeografickou, evoluční, nebo i analýzu možné sociální struktury a životní historie zkoumané skupiny. Na tomto poli se začínají stále více uplatňovat i výzkumy genetické. Tyto zdroje poznatků byly často zcela opomíjeny a prosazují se až v posledních letech. Faktem ovšem je, že až v posledních 20ti letech jsou naše znalosti dostatečně podrobné a komplexní, aby bylo možno výše zmíněné disciplíny efektivně využít. Výsledky takových studií mohou mít mnohdy větší význam než konkrétní dílčí poznatky. Podobně i poznatky různých oblastí

paleověd jsou extrémně důležité, protože jedině ony nám mohou vymezit reálný rámec a pozadí, ve kterém se konkrétně daná fáze evoluce hominidů odehrávala.

Význam studia primátů pro pochopení evoluce hominidů

Přestože nám paleontologie člověka, paleoantropologie, poskytovala stále nové a nové údaje o naší evoluci, záhy se ukázalo, že mnohé otázky nedokáže sama zodpovědět. Předně ani současné paleontologické doklady o evoluci primátů nejsou dostatečně početné a úplné, aby nám poskytly skutečně jednoznačné doklady o fylogenezi hominidů, jejich nejbližších příbuzných a předcích. Ve většině případů se totiž ukazuje, že měkké části těla, relevantní údaje o sociální struktuře, chování a nemateriální kultuře se mohou fosilizovat jen zcela výjimečně a útržkovitě. Proto o mnohých lidských vlastnostech můžeme nanejvýš spekulovat na základě nepřímých paleontologických údajů. Ostatně ani DNA se nezachovává v dobrém stavu v období starším více než dva miliony let. Ať už bude technologický pokrok jakýkoliv, nikdy nebudeme přesně znát DNA u našich starobylých předků, jako jsou třeba miocenní lidoopi.

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

Pokud bychom měli vybrat lidoopa nejpříbuznějšího, pak bychom jistě vybrali šimpanze, kterého ostatně přírodní i sociální vědy jednoznačně favorizují již od poloviny 19. století.

Po celé toto období však byla vědeckou komunitou i veřejností sdílena i určitá schizofrenie v pohledu na naše nejbližší příbuzné.

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

Vedle podvědomého pocitu, že lidoopi jsou jakýmisi zkarikovanými lidmi, byl názor na nejbližší příbuzné, ať už žijící, nebo jejich fosilní předky, ovlivněn pocitem naprosté jedinečnosti člověka v přírodě, antropocentrismem (Vančata 2003 a). To také vedlo badatele více než sto let k tomu, že hledali u předků člověka vlastnosti podobné modernímu člověku a odlišné od lidoopů, a ne to, co je oběma skupinám společné, tedy vlastnosti obecně lidské či hominidní. Toto pojetí šimpanze, případně dalších velkých lidoopů, jako archetypu vzdáleného předka člověka a nejbližšího příbuzného fosilních lidoopů se tradovalo již od šedesátých let minulého století.

Thomas Henry Huxley napsal v roce 1863 ve své knize *Evidence as to Man's Place in Nature* (str. 86):
Je zcela jisté, že lidoop, který se člověku nejvíce přibližuje v celkovosti své organizace, je buď šimpanz nebo gorila; pro účely mé současné argumentace není žádný praktický rozdíl v tom, který z nich je vybrán pro srovnávání s člověkem na straně jedné a se zbytkem primátů na straně druhé.

Charles Darwin pak komentuje Huxleyho názor ve slavné knize *The Descent of Man* (Darwin 1871) takto:
Náš velký anatom a filozof, prof. Huxley, zevrubně diskutoval tento problém a došel k závěru, že člověk se ve všech částech své organizace liší méně od velkých lidoopů, než se tito liší od nižších členů stejné skupiny (tedy primátů, pozn. autor) ***(str. 515).***
Je proto pravděpodobné, že Afrika byla dříve osídlena vymřelými lidoopy blízce příbuznými gorile a šimpanzovi; a protože tyto dva druhy jsou nyní člověku nejblíže příbuzné, je poněkud pravděpodobnější, že naši raní předchůdci žili na africkém kontinentu než jinde (str. 520).

Huxleyho, Darwinova, a další podobné teoretické studie, které se zabývaly původem člověka a jeho příbuzností s primáty, byly metodologickým podkladem pro základní evoluční tezi postupného dlouhého vývoje hominidů (čili lidské linie) od miocenních lidoopů (příbuzných šimpanzů nebo gibonů) k člověku. Jaké měli tito lidoopi vlastnosti a jak vlastně vznikaly vlastnosti pro člověka vlastní a typické (tedy velký mozek, vzpřímená postava a lidská dvojnohá (bipedální) chůze? A jaké měli vlastnosti předci člověka? Jak se vlastně pohybovali?

V tomto ohledu vznikala řada často protichůdných, anebo i kontroverzních, hypotéz. Pohybovali se ručkováním ve větvích stromů (tzv. brachiátoři – podle různých hypotéz velcí nebo malí brachiátoři), anebo po čtyřech (kotníkochodci) po zemi jako šimpanzi nebo gorily (Vančata 2003 a)? Jinými slovy byli podobní gibonům, orangutanům nebo šimpanzům?

Další důležitou otázkou bylo: Čím a jak se předci člověka živili a byli již bipední? A překročila velikost jejich mozku již takzvaný mozkový Rubikon (cca 900 cm^3?) Toto byly otázky z nejčastějších, které si po léta kladli antropologové a evoluční biologové (Vančata 2003 a).

Linearita postupné stupňovité evoluce lidské linie však zůstávala neměnným dogmatem po dlouhá desetiletí. Vzhledem ke značným morfologickým i behaviorálním rozdílům mezi jednotlivými stádii předků člověka se předpokládalo, že vývoj z takzvaného lidoopího stupně musel být velmi dlouhý a pozvolný (Vančata 2003 a).

Formování moderních názorů na evoluci hominidů

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

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

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

Po zevrubných revizích miocenních hominoidů v průběhu sedmdesátých let ztratil rod *Ramapithecus* jednoznačně status hominida, což mělo za následek rozsáhlé revize teorií o evoluci hominoidů a vzniku hominidů, rozčarování mnoha badatelů a jejich ústup od teoretických studií ke studiím čistě popisným bez rozsáhlejších teoretických interpretací nových poznatků. Navzdory rozporům a kritice se molekulární antropologie dále rozvíjela a stále více se dostávala ke slovu genetika.

David Pilbeam komentoval v reakci na toto historické rozčarování v roce 1997 takto:

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

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

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

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

„Heretické" názory molekulárních biologů však vyloženě provokovaly kritické reakce paleoantropologů, kteří jejich názory považovali, hlediska tehdejší úrovně poznatků paleověd, za chybné, nebo přinejmenším velmi jednostranné. Například Elwyn L. Simons ostře kontroval v roce 1976:

Buď jsou (molekulární) hodiny špatně seřízené nebo nejdou správně.

Na tomto místě je třeba zdůraznit, že diskuse, kterou vedli, a do jisté míry stále vedou paleoantropologové s molekulárními biology a genetiky, je zcela legitimní, protože i molekulární biologie a genetika má svoje metodické, metodologické i teoretické problémy, a také genetici mohou být ovlivněni antropocentrismem nebo biologismem. Bouřlivý vývoj paleogenetiky v posledním desetiletí jasně prokazuje, že ke korektní interpretaci molekulárně biologických a genetických výzkumů je naprosto nezbytná spolupráce paleoantropologů a paleobiologů, vývojových biologů, genetiků a dalších biologických oborů, jako je ekologie, fyziologie a biogeografie.

Například Sarich a Cronin v roce 1976 své zkušenosti z oblasti molekulární biologie zobecňují takto:

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

Tento rozporuplný názor vyjadřuje velmi zřetelně největší dilema evoluční antropologie let sedmdesátých a osmdesátých; totiž jak dojít k interdisciplinárnímu, střízlivému a nezaujatému posuzování paleontologických a neontologických údajů, které by umožnilo onu kýženou rovnováhu mezi antropocentrismem a biologismem, rovnováhu mezi konzervativním morfologickým pojetím paleoantropologickým a dynamicky se rozvíjejícími

přístupy molekulárně biologickými a genetickými, a také ekologickými a etologickými. To by umožňovalo brát v úvahu řadu nových významných poznatků dynamicky se rozvíjejících oborů jako je etologie, ekologie, růstová biologie a fyziologie.

Zdánlivý rozpor mezi „klasickými" paleoantropologickými výzkumy na straně jedné a „teoretickými" či experimentálními výzkumy na straně druhé je způsoben nejen podstatným zvýšením množství a komplexity informací z „paleověd", ale také významným pokrokem v evoluční a behaviorální ekologii, archeologii, evoluční biologii a paleobiologii, biogeografii i etologických vědách.

Zásadní roli však hraje pokrok v evoluční biologii jako vědního oboru. Skončila éra syntetické teorie evoluce a začaly se uplatňovat nové přístupy od sociobiologie, přes teorii sobeckého genu, až po nové chápání role genetiky a přírodního výběru v evoluční biologii jako je teorie neutrální molekulární evoluce, evoluce genovou duplikací a epigenetické teorie evoluce (Conrad Waddington, Motoo Kimura, Susumo Ohno, Stephen J. Gould – Gould 2002).

Moderní analýza evoluce hominidů musí brát v úvahu to, že detailní informace o daném tvaru kosti, nebo jejího fragmentu, není tak důležitá jako informace, která vykresluje jedince jako biologický organismus, který žije v určitém typu prostředí, v určité sociální struktuře, který má určitou škálu chování a životní historii (life history) skupiny (sensu Janson, VanSchaik 1996).

Makroevoluční teorie

Pochopení vztahů, podobností a rozdílů mezi jednotlivými skupinami primátů, například podřády a čeleděmi, je neobyčejně důležité pro rekonstrukci fylogeneze skupin, a tedy i jejich systematiku. Rekonstrukce vztahů mezi vyššími systematickými skupinami, a pochopení důvodů a mechanismů vzniku adaptivních komplexů jednotlivých skupin, vytvářejí jakýsi evoluční vzorec dané skupiny, její otisk v čase. Tato součást fylogenetických procesů se obvykle označuje jako makroevoluce.

Názory na evoluci a způsoby její rekonstrukce samozřejmě prošly řadou změn. Lineární, případně stupňovitý model evoluce, který tvořil základ evolučních teorií a fylogenetických modelů téměř sto let, byl díky novým poznatkům biologických i sociálních věd definitivně překonán. Prvotním hybným faktorem těchto změn v přístupech a myšlení badatelů zkoumajících evoluci primátů byl rozvoj fylogenetické systematiky a numerické taxonomie v sedmdesátých a osmdesátých letech (Gould 2002) a vznik evoluční systematiky (Silcox et al. 2007).

Fylogenetická systematika prvek linearity či stupňovitosti ještě plně neodstranila, avšak vytvořila významné teoretické a metodologické předpoklady pro překonání starého paradigmatu. I přes výrazný teoretický pokrok v paleoantropologii až do konce 20. století převažovaly modely evoluce člověka a jeho předků, které se snažily předkům člověka připisovat jednoduchá kritéria pro pokrok v lidské fylogenezi (Silcox et al. 2007), jako je posloupnost poloopice, opice a lidoopi nebo opočlověk, pračlověk a člověk.

Nové paradigma paleověd obecně, a paleoantropologie konktrétně, jasně prokazují, že je třeba nejprve provést důkladnou srovnávací analýzu, a teprve až pak vytvářet fylogenetické modely (Silcox 2007, Godinot 2007). Zvláště důležité jsou testovatelné makroevoluční modely. My se zmíníme pouze o těch, které přímo historicky formovaly a měnily názor na evoluci člověka.

Zásadně důležitá byla teorie přerušovaných rovnováh (Eldredge and Gould 1972, Gould and Eldredge 1977), která předpokládala nerovnoměrné, pulzní (ale ne skokové) tempo evolučního procesu, a tím byla dalším významným podnětem pro rozvoj teoretického rámce pro evoluci primátů. Poprvé zde byla totiž překonána striktní taxonomická bariéra fylogenetických modelů a důraz byl položen na vznik kvalitativně nových forem (ze systematického hlediska rodů a vyšších taxonů) v rychlé fázi evoluce a jejich pomalou diferenciaci (speciaci) ve fázi evoluční stáze s dlouhými úseky bez výraznějších změn. Problém však nebyl ve vysvětlení vzniku nových druhů, procesu speciace. To již v té době umožňovala, byť ne bez problémů, podrobně rozpracovaná teorie přírodního výběru. Bohužel, čistě na základě neodarwinistické teorie (Gould 2002) nešlo nijak vysvětlit rychlé makroevoluční změny.

Právě toto řešení problému makroevoluce, tedy naddruhové fylogeneze, v pojetí Goulda a Eldredge (a Iana Tattersalla) představuje klíčový moment pro kvalitativní metodologické změny v chápání procesu evoluce nezbytné pro formování nového paradigmatu teorie evoluce (Gould 2002).

Nutnost řešení problému naddruhových fylogenetických změn a jejich příčin, takzvaných velkých evolučních událostí (například vznik ptáků nebo vznik primátů jako jedné ze starobylých skupin druhohorních savců), bylo nepochybně jednou z hlavních příčin renesance makroevolučních studií. Objevují se nové, nebo přinejmenším inovující, evoluční teorie jako je vikarianční biogeografie, teorie koevoluce organismů a prostředí, teorie faunálních obratů („*faunal turnovers*"). Důležité je, že každá z těchto teorií se zabývá alespoň okrajově

i evolucí hominoidů a vznikem hominidů (Gould 2002). Teorie faunálních obratů, tedy výrazné změny fauny i flory se ukázala v posledních letech jako velmi nosná právě pro vysvětlení vzniku rodu *Homo* na přelomu pliocénu a pleistocénu před 2,6 miliony lety.

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

Důležité je i poznání, že takové změny nevznikají kauzálně, ale velmi důležitou roli hraje „náhoda“, tedy fakt, že takové velké události mohou být ovlivněny celou řadou nahodilých „nečekaných“ faktorů. Ty pak zpravidla mají zcela nepredikovatelný (paleo)ekologický a (paleo)biogeografický efekt, zásadním způsobem ovlivňující možnosti dalšího přežití a možnosti adaptací dané skupiny organismů (Gould 2002).

Podstatné je, že takové změny jsou nahodilé, a na živých organismech prakticky nezávislé. Populace na ně nemusí reagovat klasickým způsobem, jaký předpokládaly neodarwinistické teorie evoluce, tedy adaptivní radiací s následným postupným přizpůsobením se novému prostředí prostřednictvím přírodního výběru, ale radiací exaptivní se spontánním vznikem preadaptací a inovací. Důležitým předpokladem je to, že organismy, populace i společenstva reagují v určité evoluční a ekologické situaci podobným způsobem.

Fleagle a Kay (Fleagle and Kay 1985) takový evoluční ”stereotyp” hodnotí s trochou nadsázky jako ***divadelní hru, ve které se herci mění podle režisérů, ale role zůstávají podobné***. Moderní paleoekologické studie, které se zabývají teorií vikariace, tento teoretický model potvrzují, ale upozorňují, že je nutné posoudit, zda se jedná o divergentní evoluci příbuzných skupin – znaky homologické; konvergentní evoluci – znaky analogické, nebo znaky vzniklé paralelně – homoplasie

.

Současné pojetí evoluce primátů

V současné době není za základní prvek evolučního procesu považován pouze proces speciace na základě přírodního výběru, ale je vymezován celý řetěz evolučních událostí, který je zakončen biologickou diverzitou stávajících druhů, speciací. Základním pojmem je adaptivní radiace, tedy, zjednodušeně řečeno, vznik jakési evoluční platformy nebo evolučního stupně (grade), ze kterého vznikají, ať už adaptivním nebo exaptivním (vikariančním) procesem, nové životní formy v nových adaptivních zónách.

Současná evoluční fylogenetika chápe tento proces dvoustupňově – nejprve se objevují **Stem groups** a **Stem lineages** (kmenové skupiny a linie), jejichž znaky jsou velmi archaické a jsou ve fosilním záznamu obtížně rozeznatelné, a potom **Crown groups** a **Crown lineages** (vrcholové skupiny a linie), které již mají dobře rozvinuté (apomorfní) znaky, které jsou pro danou skupinu typické (Bloch et al. 2007, Silcox et al. 2007).

Celý tento proces je úzce spojen s geografickou dispersí, kolonizací nových adaptivních zón, migracemi a faunální výměnou. Zakončením procesu, shodně s teorií přerušovaných rovnováh, je pak diverzita druhů na základě speciace v daném typu ekosystémů. Tak je také možno vysvětlit, proč je zpravidla v dané struktuře ekosystému určitý typ organismů, bez ohledu na přesné systematické postavení takového druhu. Jasným důkazem je porovnání savců a australských vačnatců. Výše zmíněné teoretické a metodologické koncepce hrají dnes zásadní úlohu při vytváření fylogenetického rámce při výzkumu evoluce hominoidů a příčin vzniku hominidů.

Současné evoluční teorie se stávají stále komplexnější, a neopírají se již o jeden nebo několik málo zdrojů informací, ale pokoušejí se zachytit proces evoluce jako celek, včetně vlastností, které musí být ve větší či menší míře rekonstruovány. Jsou to mezi jiným ontogenetický vývoj daného druhu, možnosti genetických změn, ekologie, chování a sociální struktura. Analýzy fylogenetických procesů se zakládají nejen na analýze výše zmíněných evolučních procesů, jako je například adaptivní radiace a disperse druhů a následné speciace, ale také na analýzách možné biochemické a genetické příbuznosti a diverzity (Bloch et al. 2007, Silcox et al. 2007).

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

Charakteristickým znakem současné evoluční antropologie je to, že paleoantropologie a molekulární antropologie začínají výrazně sbližovat své názory ohledně datování nejvýznamnějších událostí v procesu evoluce hominoidů. V otázce vzniku moderních hominoidů i hominidů v zásadě panuje konsensus, ke kterému přispívají v současné době jak molekulárně biologické studie, tak nové nálezy hominoidů z období na přelomu miocénu a pliocénu jako jsou ardipitéci a evropští fosilní lidoopi (Begun 2016). Důležitou roli začínají hrát i nové paleogenetické metody jako je paleoproteomika (Warinner at al. 2022). Paleoantropologie přechází od honby za chybějícím článkem v evoluci hominidů k definování a hledání ancestrální skupiny, jejíž vlastnosti biologické, ekologické, i předpokládané behaviorální, genetické, fyziologické, jsou vhodné pro vývoj následujících skupin a jsou kompatibilní s teoretickým modelem hominizačního procesu.

V posledních desetiletích byla v evoluční antropologii využita řada vhodných evolučně biologických a ekologických koncepcí. Velmi významná je například analýza evoluce hominoidů z hlediska kvalitativních změn adaptivní strategie (např. K-strategie a r-strategie, potravní strategie z hlediska adaptací na změny prostředí) a životních historií zkoumaných skupin. Takové analýzy nám pomáhají pochopit nejen příčiny vzniku znaků charakteristických pro jednotlivé skupiny hominoidů a příčiny diverzifikace hominoidů na linie lidoopů a hominidů, ale také změny variability, vývoj životní historie a adaptivní strategie v rámci evoluce jednotlivých skupin hominoidů (Gould 2002, Stanford, Allen 1991). V současné době jsou velmi aktuální v souvislosti s analýzami způsobu života a adaptací anatomicky moderního člověka, neandertálců a denisovanů.

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

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

Kdo to jsou hominidé?

Hominidé, *Hominidae*, jsou jednou z čeledí nadčeledi *Hominoidea* (viz systematiku nadčeledi v této kapitole), do které byli tradičně řazeni lidé a jejich nejbližší předci a příbuzní. Toto vymezení čeledi je velmi pružné a umožňuje zahrnutí všech druhů a rodů, které splňují kritérium blízké příbuznosti. Bohužel, toto kritérium se od dob Darwinových mnohokrát, a často dramaticky, změnilo, a pojem hominid může mít, a stále má, v různých vědních oborech různý výklad. V sociálních vědách je tento termín mnohdy zaměňován za člověka (rod *Homo*), někteří systematici jsou ochotni zařadit mezi hominidy i gibony, kteří se vyvíjeli paralelně s hominidy po dobu minimálně 29 milionů let.

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

I když metodologické problémy samy o sobě stále zůstávají předmětem rozsáhlých diskusí, v konkrétních aspektech definice čeledi *Hominidae* se dosahuje stále větší shody. Ta, mimo jiné, vyplývá i v postupném řešení rozporů mezi jednotlivými disciplínami, které se definicí a evolucí hominidů zabývají. K tomu významně přispívají i studie genetické a paleoprimatologické (Begun 2007, 2015, 2016, Fleagle 2013).

Metodické, metodologické a historické problémy definice čeledi Hominidae

Ještě v osmdesátých letech 20. století, před zahrnutím afrických lidoopů a asijských orangutanů do čeledi ***Hominidae***, byla definice této čeledi poměrně jednoduchá. Tato čeleď zahrnovala pouze dvojnohé člověku podobné australopitéky a rod *Homo sensu lato*. Nicméně od poloviny šedesátých let se postupně vynořovala řada nových otázek.

Na první problém poukázaly studie biochemické a karyologické. Ty prokázaly, že přinejmenším v biochemických a genetických parametrech se člověk od lidoopů zase tak zásadně neliší (Reich 2018, Wood 2019). Prudký rozvoj studií psychologických a etologických věd začal výrazně narušovat výlučnost a jasnou definovatelnost čeledi *Hominidae* z hlediska schopností komunikace, analytického myšlení, uvědomění si vlastní osobnosti a v neposlední řadě i používání nástrojů, lovu, sdílení potravy, kulturních tradic a mnoha dalších psychických a sociálních vlastností, které byly do té doby považovány za výhradně hominidní.

Neurovědy a paleoantropologie pak začaly bořit mýtus o jedinečnosti lidského mozku. Srovnávací neurologické, fyziologické a neurofyziologické studie totiž jednoznačně prokázaly, že mozek velkých lidoopů je v zásadních strukturálních rysech, a i základními funkcemi, velmi podobný mozku lidskému a velcí lidoopi mají, stejně jako člověk, také pyramidové dráhy (da Silva et al. 2021, de Felipe 2011, Tattersall 2023).

Paleoantropologie zase prokázala, že mozek nejstarších homininů se velikostí příliš nelišil od mozku lidoopů a nejstarší hominini, například ardipitéci, byli v mnoha znacích daleko bližší lidoopům než současnému člověku (da Silva et al. 2021). Ukázalo se, že i ontogeneze lidoopů a člověka je v mnoha ohledech velmi podobná.

Posledním a nejdůležitějším impulsem pak byly studie molekulárně genetické, které jasně prokázaly, že i když mají velcí lidoopi o dva chromozómy víc než lidé, rozdíly v genetickém vybavení jsou téměř zanedbatelné. I když zatím není možné přesně určit, do jaké míry se geneticky podobáme velkým lidoopům, někdo mluví o zhruba 50-52 alelách, jiný o jedné polovině nebo dokonce jedné třetině procenta rozdílů, velmi blízká příbuznost člověka a velkých lidoopů je zcela evidentní (Wildman et al. 2003). Právě tak rozdíly v karyotypu mezi lidoopy a člověkem jsou zanedbatelné. Současné studie prokazují na poměrně jednoduché změny při redukci chromozomů z původních 48 u lidoopů na 46 chromozomů lidského karyotypu (Wildman et al. 2003). V tomto světle jsou pak mnohé znaky, dříve interpretované jako rozdíly, ve skutečnosti průkazem podobnosti velkých lidoopů a člověka.

To pak vedlo k zahrnutí šimpanze a gorily původně podčeledi *Paninae* a čeledi *Pongidae*, do čeledi *Hominidae*. Současné studie však vyvracejí blízkou příbuznost šimpanzů a gorily. Geneticky je gorila šimpanzům vzdálenější, než je šimpanz člověku (např. Wildman et al. 2003). Morfologické studie prokazují, že i pro oba rody typický způsob lokomoce, kotníkochodectví, mohl vzniknout paralelně (Begun 2007, 2015, 2016). Musíme si ale také uvědomit, že i přes velkou genetickou příbuznost člověka a šimpanze, existují mezi oběma rody také nezanedbatelné rozdíly, a to i ve způsobu používání mozku a jeho fungování. Ať už to jsou zásadní rozdíly ve stavbě a funkci a způsobu využívání pohybově opěrného aparátu, nebo v paměti a jejím využívání v kognitivních procesech a řešení problémů.

Logicky byla zahrnuta do čeledi *Hominidae* také podčeleď *Ponginae* (dnes tribus *Pongini*), orangutani, a to i z toho důvodu, že v některých znacích, například ve stavbě vnitřních orgánů je orangutan člověku velmi podobný. Důvodem je také to, že orangutan běžně prochází takzvaným *self recognition* testem, zrcadlovým testem, který byl u goril v některých případech málo průkazný.

V individuálních testech chování a kognitivních schopností lidoopů hrají velkou roli vlastnosti daného jedince a motivace, a nepochybně i charakteristiky chování a reakcí typické pro daný druh i populaci. Orangutani rovněž prokazatelně vyrábějí nástroje a mají stejně jako šimpanzi také kulturní tradice.

U goril je výroba nástrojů mnohem méně častá, i když teoreticky by mohly nástroje vyrábět, a podle všeho i vyrábějí, stejně jako ostatní šimpanzi a orangutani (srov. Vančatová 2011). Musíme si uvědomit, že charakter potravy a metabolismu a vlastností z nich vyplývajících, nepochybně ovlivňují chování i biologii populací goril v přirozeném prostředí. V důsledku delšího trávení se chovají méně dynamicky, avšak zjevně to nijak zásadně neohraničuje jejich potenciál kognitivní a schopnosti jejich mozku obecně. Způsob života goril se v ekologických podmínkách, kde gorily v současnosti žijí, zřejmě projevuje i v nižší frekvenci používání nástrojů (Vančatová, Vančata 2021, Vančatová 2011).

Všechna doposud známá fakta naznačují, že orangutani a afričtí lidoopi se neoddělili už ve středním miocénu, ale později, zřejmě až ke konci miocénu. To naznačují i některé nové výzkumy miocenních lidoopů, například v Číně, které prokazují fylogenetickou příbuznost některých asijských miocenních lidoopů a evropských dryopitéků (Begun 2007, 2015, 2016). Základním problémem však je, že zatím nemáme žádné relevantní fosilní pozůstatky bezprostředních předků šimpanzů a goril, zatímco pro předky člověka existuje velké množství fosilních dokladů.

Postavení šimpanzů, a to jak z hlediska fylogenetického, tak i systematického, je posuzováno různými odborníky různě, avšak jednoznačně převládá názor, že šimpanzi jsou člověku velmi blízcí, mnohem bližší než jakýkoliv jiný druh hominidů. Například David Begun (Begun 2007) soudil již před více než 15 lety, že šimpanzi by měli být řazeni do tribu *Hominini*, a to na základě fylogenetické analýzy všech dostupných fosilních nálezů svrchně miocenních lidoopů.

I když ne všechny názory Davida Beguna byly v té době jednoznačně podloženy fosilními doklady, výsledky současných studií paleontologických a paleoantropologických i věd molekulárně biologických tento názor jasně potvrzují z hlediska fylogenetického i biologického (Begun 2015, 2016). Nová systematika primátů, která byla sestavena na základně nejnovějších poznatků systematiky fosilních i současných primátů, důsledně odráží právě nová genetická kritéria, která jsou v souladu se současnými poznatky paleobiologie.

Faktem je, že vyšší fylogenetické systematické kategorie, které v této knize používám, a to se týká mnohdy už zařazení na úrovni čeledí, nemusí striktně odpovídat klasickým linéovským kategoriím, protože považuji za velmi užitečné vzít v úvahu výsledky fylogenetických analýz opírajících se o moderní kladistické metody vycházející z klasifikace pomocí tzv. kmenových linií a skupin (stem groups and lineages sensu Silcox 2007). Tento přístup je daleko logičtější a odpovídá i fylogenetickým kritériím, nemluvě o tom, že určení druhu, a někdy i rodu, je u fosilních nálezů komplikované, a někdy i problematické a nejednoznačné.

Současná definice čeledi Hominidae

Hominidy můžeme obecně charakterizovat jako skupinu velkých, případně také středně velkých, savců s poměrně výrazným až velmi výrazným velikostním i tvarovým sexuálním dimorfismem. Tuto definici potvrzují i fosilní nálezy hominidů od středního miocénu (srov. Vančata 2003c, Vančata 2013).

Nicméně informace o sexuálním dimorfismu u fosilních hominidů je třeba interpretovat velmi obezřetně, v historii už došlo k řadě dost zásadních přehmatů a nepřesných interpretací nálezů, viz *Ramapithecus* versus *Dryopithecus* (Simons, Pilbeam 1965, Szalay, Delson 1979), kdy homininí status ramapitéka byl po podrobných analýzách jednoznačně vyloučen (Begun 2015)

V potravním spektru hominidů hrály, a hrají, obvykle důležitou roli různé formy plodů a často i živočišná strava, menší zastoupení pak mají listy, ale pravidelně se vyskytuje pozemní bylinná vegetace. Paleoekologické studie potvrzují, že pozemní bylinná vegetace, nikoliv však traviny, se mohla velmi dobře vyskytovat i v prostředí, ve kterém žili předci rodu *Homo* (Cerling et al. 2011, Vrba 2015). Hominidé se podle všeho byli schopni adaptovat se k životu v nejrůznějších typech ekosystémů i v různých klimatických podmínkách. Předpokládáme, že typická pro ně byla poměrně řídká srst, která mohla být vhodná i pro fungování potních žláz.

Lebka hominidů je typická s rysy podobnými dnešnímu člověku a v řadě podstatných rysů se liší od lebky gibonů (srov. Vančata 2003c). To je další zásadní argument pro malou příbuznost hominidů a gibonů. *Splanchnocranium* je poměrně široké a robustní, mandibula je hluboká a *ramus mandibulae* vysoký. Orbity jsou okrouhlé. Neurokranium je relativně velké a má na sobě často kristy, nebo přinejmenším velmi výrazný reliéf v týlní a čelní partii. U některých druhů lidoopů vyskytuje *crista sagittalis*.

Řezáky jsou široké, ale také relativně vysoké. Premoláry jsou poměrně krátké, velké a většinou bikuspidální. Moláry mají archaickou stavbu, ale jsou morfologicky komplikovanější, než mají například giboni. Morfologii molárů a premolárů můžeme označit jako výrazně nespecializovanou.

Pro dlouhé kosti postkraniálního skeletu hominidů jsou typické široké diafýzy, relativně velké hlavice humeru a femuru, a robustní epifýzy. Na kosti patní, calcaneu, je vždy náznak patního hrbolu. Palec ruky je velmi dobře pohyblivý, i když je ve srovnání s člověkem relativně krátký. Velcí lidoopi nemají schopnost klíšťkovitého uchopení předmětu (precission grip) jako mají lidé. Přesto jsou schopni uchopit efektivně i velmi malé předměty (Vančatová 2011).

Ruka má výborné schopnosti silové i jemné manipulace, mimo jiné i díky přímému nervovému zásobení z pyramidových drah, které u gibonů schází.

Lokomoční aparát je adaptován na zvýšenou frekvenci antipronográdní lokomoce (Vančata 2003 b, c). Těžiště se vždy posouvá blíže k pánvi, aby se mohlo lehce posunout nad pánev v případě potřeby. Lokomoce je velmi pestrá a velmi adaptabilní. Díky autonomnímu řízení předních a zadních končetin

je umožněno extrémně kvalitní manévrování. Všechny druhy používají bipedii a zavěšování. Současné paleoantropologické studie však ukazují, že člověku relativně podobná pánev, která je poměrně nízká a široká, je typická pouze pro současné lidoopy (Begun 2016, Ward et al. 2019). Prakticky u všech miocenních hominidů i pliocenních archaických homininů je pánev relativně úzká a vysoká. Pánev „lidského typu“ se objevuje až u australopitéků, kteří se ale pravděpodobně vyvíjeli paralelně se známými archaickými homininy, ardipitéky. Zatím není jasné jak a kdy se modifikovala morfologie pánve u současných velkých lidoopů.

Výrazně je rozvinuto svalstvo zad a svalstvo pánevní, například svaly gluteální, a také mimické svalstvo. Ukazuje se, že významnou roli mohlo v rozvoji svalstva homininů hrát šplhání, a to dokonce i u homininích rodů jako je *Ardipithecus* (Lovejoy 2009).

Mozek hominidů je velmi dobře rozvinutý a má rozsáhlou gyrifikaci. Je relativně velký. Pyramidové dráhy jsou rozvinuté, u lidoopů však končí na úrovni prvních hrudních obratlů (Vančata 2003 c). Zrak lze jednoznačně považovat za vedoucí smyslový orgán, sluch má velký význam především z hlediska komunikace. Všechny druhy hominidů mají složitou a velmi variabilní sociální strukturu, ve které hraje zásadní význam komunikace a učení.

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

Biochemické, sérologické, molekulárně biologické, fyziologické i genetické výzkumy ukazují, že na suborganismální úrovni jsou si všichni velcí lidoopi nápadně podobní, jak složením a základními charakteristikami krve, humorální regulace, karyotypem a zejména pak charakteristikami molekulárně genetickými (Vančata 2003 c).

Člověku je nepochybně geneticky nejpříbuznější šimpanz, ale i gorily a orangutani vykazují množství velmi podobných znaků na molekulární úrovni. Počet chromozómů je sice u lidí a velkých lidoopů odlišný, 46 u rodu *Homo* a 48 u všech rodů velkých lidoopů, ale moderní genetika prokázala, že tyto rozdíly vznikly poměrně jednoduchou a běžnou chromozomální mutací (Fan et al. 2002) a neznamenají žádné podstatné genetické odlišnosti.

Ontogeneze je relativně velmi dlouhá, a první početí přichází za normálních okolností až několik let po dosažení pohlavní zralosti. Typickým znakem sociální struktury je ve všech fázích ontogeneze relativně dlouhé sociální dozrávání. Velmi důležitá je úloha učení jak při zapojování se do sociální struktury, tak při poznávání prostředí, typu potravy, predátorů i při lokomoci.

V tomto procesu hrají u všech hominidů zásadní úlohu samice-matky. Samci přebírají péči o mláďata méně často než samice a pokud ano, tak až v odrostlejším věku (Fuentes 2017, Rowe 1996). Rané dětství (období do prořezání prvních zubů stálého chrupu) končí zhruba ve 4 letech, jedinou výjimkou je anatomicky moderní člověk, u kterého se rané dětství završuje až v 6 letech.

Ani u samců, ani u samic nelze mluvit o vyhraněné filopatričnosti. Ve všech sociálních strukturách má velmi důležitou roli princip příbuznosti a princip partnerství, například ve formě koalic a aliancí (Fuentes 2017, Rowe 1996).

Chování, komunikace i vokalizace jsou vysoce rozvinuté. Pro udržování integrity sociální struktury i vztahů jedinců hraje důležitou roli kontaktní chování, jako je ritualizované komfortní a sexuální chování, objímání a doteky a uchopování rukou. V chování všech druhů hraje velmi důležitou roli neverbální komunikace s množstvím symbolizovaného chování, včetně hrozeb, usmiřování, rituálů při setkávání jedinců i při získávání a rozdělování potravy (Fuentes 2017, Rowe 1996).

Vzhledem k tomu že v sociální struktuře je princip dominance uplatňován značně složitým a často nedůsledným způsobem, velmi důležitou roli v chování hrají takzvané postkonfliktní mechanismy jako je usmiřování a utěšování, které mají značný význam pro udržování stability sociální struktury a její další rozvoj (Vančata 2003 b, c).

V chování všech druhů hominidů je možno pozorovat alespoň elementy emocí, které souvisí i s rozvinutou mimikou. Velcí lidoopi umí velmi dobře manipulovat s nástroji. Běžně vyrábějí i různě složité nástroje jak k získávání potravy, tak i dalším účelům například staví hnízda (Vančatová 2011).

Všichni hominidé mají vysoké analytické schopnosti a uvědomují si alespoň částečně, většinou však úplně, vlastní osobnost, čas a prostor, dokonce si vytvářejí i myšlenkové mapy (Fuentes 2017).

Pro definici čeledi jsou také důležité analýzy fylogenetické, které ukazují, že čeleď *Hominidae* se začala formovat v průběhu středního miocénu, avšak nikoliv na území Afriky, ale v Evropě. Předci hominidů se do Evropy dostávají na počátku středního miocénu, jejich evoluce vrcholí ve svrchním miocénu, kdy migrují do Asie a také zpět do Afriky (Begun 2016, Fleagle 2013).

Systematika řádu Primates (s podrobnou taxonomií nadčeledi Hominoidea)

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

Řád *Primates* Podřád *Archiprimates* Infrařád *Plesiadapiformes*
Polořád *Purgatoriina* incertae sedis čeleď *Purgatoriidae*
čeleď *Microsyopidae*
čeleď *Micromomyidae*
Polořád *Plesiadapina*
čeleď *Paromomyidae* čeleď *Picromomyidae* čeleď *Palaechthonidae* čeleď *Picrodontidae*
Podřád *Primatoformes*
Polořád Plesiadapoida incertae sedis
čeleď *Carpolestidae*
čeleď *Plesiadapidae*
čeleď *Saxonellidae*
čeleď *Toliapinidae incertae sedis*

Infrařád *Euprimates*
Polořád *Strepsirrhina*
Miniřád *Adapiformes*
čeleď *Adapidae*
čeleď *Notharcidae*
Podčeleď Notharctinae Podčeleď Cercamoninae (Protoadapidae)
Darwinius masillae
Miniřád Prosimii
Nadčeleď *Loroidea*
čeleď *Galagomisidae*
Nadčeleď *Lemuroidea*
čeleď *Cheirogaleidae*
čeleď *Megaladapidae*
čeleď *Lemuridae*
čeleď *Indriidae*
čeleď *Daubentoniidae*
Polořád *Haplorrhina*
Miniřád Tarsiiformes
Nadčeleď Tarsoidea
čeleď Tarsiidae
Nadčeleď *Omomyioidea*
čeleď *Microcheiridae* čeleď Omomyidae
Podčeleď Anaptomorphinae Podčeleď Omomyinae
Nadčeleď *Eosimioidea incertae sedis*
čeleď *Eosimiidae*
Miniřád *Anthropoidea*
Supercčeleď Platyrrhina
čeleď Proteopithecidae *incertae sedis*
Proteopithecus
Nadčeleď *Ceboidea*
čeleď *Callithricidae*
čeleď *Cebidae*
čeleď *Aotidae*
čeleď *Pitheciidae*
čeleď *Atelidae*
Supercčeleď *Catarrhina*
Nadčeleď *Cercopithecoidea*
čeleď *Victoriapithecidae*
Victoriapithecus

Lybiapithecus???
Prohylobates???
čeleď *Cercopithedae*
Podčeleď Cercopithecinae
Podčeleď Colobinae
???Lybiapithecus
???Prohylobates

Nadčeleď Parapihtecoidea
čeleď *Parapithecidae*
Serafia
Quatrania
Apidium
Parapithecus
Biretia
Velkočeleď *Hominidea*
Nadčeleď *Saadanoidea*
čeleď *Saadaiidae*
Saadanius
Nadčeleď *Propliopithecoidea*
čeleď *Oligopithecidae*
Oligopithecus
Catopithecus
čeleď *Propliopithecidae*
Propliopithecus
Aegyptopithecus
Moeripithecus
Nadčeleď *Proconsuloidea*
čeleď *Proconsulidae*
Proconsul
Entebe
Entebe/Ugandapithecus
Nyanzapithecidae
Rangwapithecus
Limnopithecus
Nyanzapithecus
Mabokopithecus
Turkanapithecus
Xenopithecus
Nadčeleď *Dendropithecoidea*
čeleď *Dendropithecidae*
Dendropithecus
Simiolus
Micropithecus
Kalepithecus
Kamoyapithecus
Dionysopithecus
Platydontopithecus

Nadčeleď *Hominoidea*
čeleď *Pliopithecidae*
čeleď: *Hylobatidae* - gibonovití
gibon běloruký (lar) - Hylobates lar White-handed or Lar Gibbon (Linnaeus, 1771)
gibon tmavoruký (unka) - Hylobates agilis Dark-handed Gibbon (F. Cuvier, 1821)
gibon Müllerův – Hylobates muelleri Mueller‘s Gibbon (Martin, 1841)
gibon kápový - Hylobates pileatus Pileated or Capped Gibbon (Gray, 1861)
gibon stříbrný - Hylobates moloch Silvery Gibbon (Audebert, 1798)
gibon malý - Hylobates klossi Kloss‘s Gibbon or Bilou (Miller, 1903)
gibon hulok - Hylobates (Bunopithecus) hoolock Hoolock Gibbon (Harlan, 1834)
gibon černý - Hylobates (Nomascus) concolor Black, Crested, White-cheeked Gibbon (Harlan, 1826)
gibon zlatolící - Hylobates (Nomascus) gabriellae Golden-cheeked Gibbon (Thomas, 1909)
gibon bělolící-Hylobates (Nomascus) lecogenys Chinese White-cheeked Gibbon (Ogilby, 1840)
gibon siamang – Hylobates (Symphalangus) syndactylus Siamang (Raffles, 1821)

čeleď – Oreopithecidae
Oreopithecus
čeleď – Nyanzapithecidae
Rangwapithecus
Limnopithecus
Limnopithecus
Nyanzapithecus
Mabokopithecus
Turkanapithecus
Xenopithecus

čeleď: *Afropithecidae* *incertae sedis*– afropitéci
tribus Afropithecini
Afropithecus
Morotopithecus
Heliophithecus
Otavipithecus
Equatorius

čeleď: *Hominidae* – hominidé
Podčeleď *Kenyapithecinae incertae sedis*
tribus *Kenyapithecini*
Kenyapithecus

Podčeleď *Sivapithecinae*
tribus *Anakarapithecini incertae sedis*
Ankarapithecus

Podčeleď *Sivapithecinae*
tribus *Sivapithecini*
Sivapithecus
tribus *Khoratpithecini*
Khoratpithecus

Tribus: *Pongini* – orangutanovití[1]
Gigantopithecus
Pongo
orangutan bornejský *Pongo pygmaeus* – Borneo Orang-utan
orangutan sumaterský *Pongo abeli* – Sumatran Orang-utan
orangutan weidenreichův *Pongo weidenreichi* – pleistocén východní-jichovýchodní Asie

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

Podčeleď Homininae
Tribus *Gryphopithecini*
Gryphopitecus
Anoiapithecus
Tribus *Dryopithecini*
Anoiapihecus
Pierolapithecus
Dryopithecus
Hungaropithecus
Hispanopithecus
Lufengpithecus

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

Subtribus Panina
Pan -šimpanzi
šimpanz učenlivý - Pan troglodytes, Common Chimpanzee (Blumenbach,1775)
šimpanz čego - P. t. troglodytes
šimpanz hornoguinejský - P. t. verus
šimpanz východní - P. t. schweinfurthi
šimpanz bonobo – Pan paniscus, Bonobo, Pygmy Chimpanzee (Schwartz, 1929)

Subtribus *Hominina*
Archaičtí Hominina
sahelantrop čadský – Sahelanthropus tchadensis
opočlověk tugenský – Orrorin tugenensis
ardipiték starobylý – Ardipithecus/Australopithecus ramidus
Archaičtí australopitéci
australopiték turkanský – Australopithecus anamensis
australopiték afarský – Australopithecus afarensis
australopiték středoafrický – Australopithecus bahrelghazali
australopiték jihoafrický – Australopithecus prometheus
australopiték ploskolící – Australopithecus (Kenyantropus) platyops
Pokročilí australopitéci
australopiték africký – Australopithecus africanus
rod Paranthropus
australopiték etiopský –Paranthropus/Australopithecus ethiopicus
australopiték robustní – Paranthropus robustus
australopiték východoafrický – Paranthropus boisei
rod Australopithecus
australopiték dlouhonohý – Australopithecus garhi
australopiték dvojaký – Australopithecus sediba

Lidé
člověk zručný – Homo habilis
člověk turkanský – Homo habilis rudolfensis
člověk vzpřímený – Homo erectus
člověk dělný – Homo ergaster
člověk rozumný – Homo sapiens (Linnaeus, 1758)
člověk atapuerský – starobylý archaický *Homo sapiens* (dříve *Homo antecessor*)
člověk heidelberský – pokročilý archaický *Homo sapiens* – (dříve Homo (sapiens) heidelbergensis)
člověk bodoiský – pokročilý archaický *Homo sapiens* – (dříve Homo (sapiens) bododensis)
člověk Neandertálský – moderní forma Homo sapiens (dříve H. neanderthalensis)
člověk denisovanský – moderní forma *Homo sapiens*
anatomicky moderní člověk – moderní forma *Homo sapiens*

Podčeleď Homininae – tribus Hominini – velcí lidoopi a lidé

Co se týká skeletu, nacházíme v podčeledi *Homininae* dva různé morfotypy vycházející, s výjimkou stavby pánve, ze stejného původního morfotypu svrchně miocenních lidoopů. Zástupci subtribu *Hominina* – lidé a jejich blízcí příbuzní (rody *Pan* a *Homo*, i *Gorilla,* jsou řazeny do tribu *Hominina* a subtribu *Panina*) mají vesměs vzpřímenou nebo polovzpřímenou postavu adaptovanou na občasnou nebo výlučnou bipedii, respektive bipedální lokomoci. U velkých lidoopů však dominuje specifický „kvadrupední“ způsob pohybu s biomechanickým prodloužením horních končetin o délku dlaně případně proximálních článku prstů ruky (knuckle-walking nebo fist-walking – Vančata 2003 c).

Charakteristické jsou adaptivní změny na skeletu *Hominina*, jako je rozšíření a snížení pánve u pliocenních a současných hominina, prodloužení dolních končetin a specializace skeletu nohy spojená s výrazným snížením jejích uchopovacích a manipulačních schopností. Trup je oproti dolním končetinám krátký a více oploštěný než u paninů. Počet bederních obratlů je u subtribu *Hominina* pět (eventuálně i šest), tedy větší než u paninů, kde jsou obvykle čtyři obratle bederní, stejně jako u ostatních velkých lidoopů (Lovejoy 2009). Se vzpřímenou postavou u subtribu *Hominina* jsou spojené i změny ve stavbě lebky, například posunutí týlního otvoru vpřed a změna úponů svalů v týlní oblasti a vertikalizace obličejového skeletu. Špičáky jsou z počátku ještě poměrně velké a zmenšují se až u pokročilých australopitéků a u rodu Homo (Kimbel 2015).

U subtribu *Panina* a tribu *Pongini* je skelet přizpůsoben jak ke šplhání ve stromech, tak i na kotníkochodectví nebo pěsťochodectví na zemi (Funetes 2017, Rowe 1996). U afrických velkých lidoopů

(*Panina*) je skelet uzpůsoben ke kotníkochodectví, ale u šimpanzů a u goril nacházíme podstatné biomechanické rozdíly způsobené adaptací na jiný typ pohybu – u šimpanzů na velmi dynamickou stromově pozemní lokomoci s častým šplháním a zavěšováním, u goril pak na pohyb spíše pozemní kombinovaný s pomalejším šplháním. Pohyb goril je typický rozděleným přenosem hmotnosti na přední a zadní část těla ne nepodobný rozložení váhy při nordik-walkingu. To vede k tomu, že svalstvo lehčích šimpanzů, zejména bonobů, je podobnější člověku než svalstvo těžkých goril. Gorily však mají díky většímu zatížení zadní části těla člověku podobnější stavbu pánve a rukou a nohou, které jsou relativně kratší a širší.

Subtribus *Hominina* reprezentující bipední homininy je v mnoha ohledech specifický, protože se prakticky všechny orgány musely přizpůsobit vertikální postavě a vertikálnímu způsobu lokomoci, kde jsou končetinami pro lokomoci rozhodujícími končetiny dolní. Stavba a struktura skeletu prokazují, že došlo i k zásadní přestavbě svalstva trupu i hlavy do struktury podobné jakou známe u současného člověka. S touto změnou byla nutně spojena zásadní přestavba vnitřních orgánů, cévního zásobení a regulačních mechanismů, a také reprodukce.

Velmi důležité jsou i změny v termoregulačních mechanismech, ke kterým nutně muselo dojít v souvislosti se vzpřímením postavy homininů (Hora et al 2020, 2022, Ruff 1993). K definitivní přestavbě skeletu na efektivní bipedální lokomoci však došlo až u australopitéků jejichž pánev, jak ukazují poslední výzkumy a nejnovější nálezy, je až překvapivě podobná lidské (Fleagle 2013, Wood 2018, Tattersall 2022). U archaických hominina, například ardipitéků je pánev naopak relativně vysoká a úzká a je naopak relativně podobná miocenním lidoopům s nedokonalou bipední lokomocí a pomalým kvadrupedním pohybem ve stromech a možná občas i na zemi (Ward 2015).

Skelet ruky pokročilých zástupců subtribu *Hominina* prokazuje méně výraznou nebo žádnou adaptaci na šplhání a rozvinuté manipulační schopnosti. U archaických hominina jsou články prstů na ruce i noze zahnuté – přizpůsobené mimo jiné i k pohybu ve stromech (Begun 2016).

Lebka všech **velkých lidoopů** má relativně velké neurocranium, stejně jako ***Hominina***, výrazné splanchnocranium s relativně dlouhými čelistmi ve srovnání se zástupci subtribu *Hominina*. Typické pro velké lidoopy jsou relativně velké klovité špičáky. Ty jsou u *Hominina* výrazně menší a u pokročilých hominina nepřesahují ostatní zuby. Lebka tribu *Hominini* se liší od zástupců tribu *Pongini* v řadě znaků, například pozici maxilly a premaxilly, které se u tribu *Hominini* překrývá více než u ponginů. Detailní popis lebek lidoopů lze nalézt jinde (Vančata 2003 a, b).

Lebka zástupců subtribu *Hominina*, velkých lidoopů a člověka a jeho předků, je typická poměrně velkým neurokraniem a redukovaných splanchnokraniem s relativně krátkými, nebo vyloženě zkrácenými, čelistmi. Vnější i vnitřní řezáky mají zhruba stejnou velikost a jsou středně velké nebo malé. Špičáky jsou redukované, ale u nejstarších druhů homininů včetně archaických australopitéků jsou stále zřetelně přečnívající (Fleagle 2013).

Typickým znakem homininů je určité zvětšení, a především strukturální přestavba, mozku i celého nervového systému. Změny velikosti mozku v evoluci hominidů jsou značně přeceňovány, protože tyto změny byly opravdu důležité až v průběhu evoluce rodu *Homo*. U raných *Hominina*, jako jsou australopitéci, byla relativní velikost mozku srovnatelná se šimpanzi nebo i dryopitéky (Begun 2016, Tattersall 2023).

Daleko důležitější byla strukturální přestavba mozku. Vzhledem k tomu, že u velkých lidoopů nalézáme pyramidové dráhy (jsou však kratší a končí v horní oblasti hrudní míchy), je u subtribu *Hominina* pravděpodobný vznik dlouhých pyramidových drah vedoucích až do oblasti bederní páteře již na počátku evoluce této skupiny. Otázkou je, zda k prodloužení pyramidových drah došlo už u archaických hominina (ardipitéků), nebo až u předků plně bipedálních australopitéků. Rozvoj mozku indikuje mimo jiné i vysokou pravděpodobnost dalšího rozvoje neverbální komunikace a případně i dalších forem komunikace (Vančata 2003 c).

Pro tribus *Hominini* je typický poměrně výrazný velikostní, zejména však tvarový sexuální dimorfismus. Jedním důležitých trendů u *Hominini* byl rozvoj primárních i sekundární pohlavních znaků, u samců šimpanzů i člověka velká varlata a penis, liší se i stavba těla. U samic šimpanzů se zjevnou ovulací je to velká zduřující se anogenitální oblast a variabilní velikost prsu. U lidských žen se skrytou ovulací je typický vývoj stabilně velkých prsů, genitálního a dalšího specifického ochlupení a vývoj tukové tkáně v oblasti boků a oblasti gluteální. U goril, stejně jako u orangutanů existuje velmi výrazný velikostní sexuální dimorfismus, který vzniká díky adolescentnímu spurtu u sociálně dospívajících samců. Mění se také zbarvení samců u goril a některé útvary na hlavě u orangutanů (detaily viz, Rowe 1996, Vančata 2003 c,

Vančata, Vančatová 2002, 2007). U člověka se mění proporce trupu a zvýrazňuje se „ochlupení“ tváře – tedy rostou vousy a případně i obočí.

Z molekulárně biologických a genetických analýz šimpanzů a dalších velkých lidoopů (Fan et al. 2002, Raaum 2015, Rowe 1996) vyplývá, že hominini jsou fyziologicky, sérologicky, biochemicky i geneticky velmi homogenní skupinou. Velcí lidoopi měli vždy 48 chromozómů, kdy se objevuje 46 chromozomů u *Hominina* není jisté, předpokládá se, že u nejstarších *Hominina* v souvislosti se změnami v systému HOX genů (Lovejoy 2009). Mechanismus redukce chromozomů ze 48 na 46 byl věrohodně rekonstruován (Fan et al. 2002).

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

Podle paleoekologických údajů i ekologie současného člověka byli *Hominina* spíše obyvateli otevřenějších lesních a polootevřených savanových ekosystémů (Cerling 2011, Vrba 2015). Kromě některých specializovaných moderních lidských skupin (Pygmejové, Amazonští indiáni) nikdy nežili v primárních deštných pralesech, naopak mohou obývat i velmi suché (aridní) ekosystémy. Je třeba ale zdůraznit, že všichni hominina, tedy i velcí lidoopi, žili i v dobách ledových, ve kterých byly pralesní formace velmi omezené a rozlohou nevelké. Je tedy zřejmé, že všichni velcí lidoopi i lidé a jejich předci byli schopni přežívat i v chladných a z hlediska potravních zdrojů nepříznivých podmínkách.

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

Sociální struktura *Hominina* byla téměř jistě založena na existenci většího množství samců a samic ve skupině. Nejspíš se jednalo o nějaký poměrně vyspělé a adaptabilní sociální struktury, možná typu fission-fusion struktury, kterou mají současní velcí lidoopi. Konkrétní sociální strukturu je těžké definovat, protože i dnes bývá fission-fusion struktura značně variabilní i v rámci jednoho druhu lidoopů (Fleagle 2013, Rowe 1996, Vančata 2003 c).

Chování *Hominina* mohlo obsahovat některé z prvků chování obou druhů šimpanzů a bylo založené na vysoké socializaci spolu s rozsáhlou škálou agonistického a sexuálního chování. Zda měla lidská sexualita své kořeny již u nejstarších homininů nebo až u prvních zástupců rodu *Homo* je těžké usuzovat (Vančata, Vančatová 2002).

Nepochybně to souviselo také s rozvojem sekundárních pohlavních znaků a ztrátou celkového ochlupení těla a vznikem typického lidského ochlupení, které se objevilo možná až u zástupců rodu *Homo*. Podobně je těžko odpovědět na otázku, zda byla u *Hominina* původní skrytá ovulace, běžná u většiny homininů, nebo zjevná ovulace, která se objevila u předků šimpanzů a lidí a u lidí zanikla v souvislosti se vznikem bipedie. Pravděpodobnější je, že skrytá ovulace je u tribu *Hominini* původní a zjevná ovulace šimpanzů se objevuje, stejně jako třeba u gueréz a mangabejů, v souvislosti jejich způsobem života, ekologií a sociální strukturou (Rowe 1996, Fuentes 2017, Vančata, Vančatová 2002).

Pro *Hominina* bylo podle všeho typické rozvinuté nástrojové chování. Nejstarší kamenné nástroje jsou spojovány s australopitéky a jsou starší než 3 miliony let (Alemseged 2023). I tyto nejstarší nástroje se však od nástrojů šimpanzů se liší vhodnějším výběrem kamenného materiálu. Nejstarší kamenné kultury, které prokazatelně patřily rodu *Homo*, prokazují řádově vyšší schopnosti výroby kamenných nástrojů, než měli šimpanzi (ty jsou subfosilní, staré zhruba 4000 let), zejména při výběru materiálu pro zhotovení nástroje, než známe u šimpanzů. Také prokazují, že kamenné nástroje byly přinejmenším zčásti používány pro odřezávání masa z těla ulovených či uhynulých středně velkých a velkých savců, a to již v počáteční fázi vývoje lidské linie (Wood 2018, Tattersall 2022).

Liší se i systematičnost používání nástrojů. Jak ukazují výzkumy z posledních let, velcí lidoopi mají pro využívání a výrobu nástrojů obrovský potenciál (Vančatová 2011), který však využívají dosti omeze-

ně. To je zapříčiněno jak specifickou biologií lidoopů, kteří jsou mnohem silnější a rychlejší než člověk, tak faktory ekologickými. Lidoopi totiž využívají dokonale stromové i pozemní části ekosystémů a tím mají větší pestrost dobře dostupných potravních zdrojů.

Fylogeneze podčeledi *Homininae* je v každém případě stále spletitá. Je jasné, že vztah všech zástupců lidské linie a afrických lidoopů je velmi blízký, existují však i závažné problémy v definování přesných a jednoznačných fylogenetických vztahů (Begun 2015, 2016, Fleagle 2013).

Dva z nich jsou velmi důležité. Pro evoluci nejstarších homininů, ať už je definujeme jakkoliv, neexistují žádné doklady, které by vyjasnily „lidoopí“ fázi evoluce této skupiny. Nejstarší nálezy šimpanzů známe až ze středního pleistocénu (565 tisíc let – McBrearty et al. 2005).

Nejarchaičtější solidně paleontologicky dokumentovaný lidský hominin, adripiték, je již bipední, byť v té nejstarobylejší podobě spojené se schopností pohybovat se ve stromech. Schopnosti pohybu ve stromech byly, na rozdíl od dvojnohého pohybu, relativně omezené (opatrné šplhání a přemosťování – Lovejoy et al. 2009). Adripiték tedy představuje kmenového *Hominina* (stem *Hominina*) a jen těžko může vyjasnit vznik kotníkochodectví, klíčové lokomoční adaptace obou rodů afrických hominidů.

To souvisí i s druhým problémem, kterým je postavení rodu *Gorilla* ve fylogenezi hominidů a jeho příbuzností se šimpanzem a lidskou linií. V posledním desetiletí molekulárně biologické i paleontologické výzkumy i studie biomechanické a funkční jasně ukazují, že gorily jsou šimpanzům i lidem mnohem méně příbuzné, než se dříve soudilo (Begun 2016, Goodman 1963 a, b, Goodman et al, 1971, Fuentes 2017). Není žádných pochyb o tom, že gorila je velmi vyspělým rodem primátů, velmi blízkým člověku v mnoha aspektech, avšak gorily se od šimpanzů a lidí oddělily velmi pravděpodobně už na konci miocénu (Begun 2016).

Teoretické evoluční výzkumy však ukazují, že v evoluci primátů, a savců obecně, existuje celá řada paralelismů. Navíc mnohé vlastnosti, které považujeme za apomorfní, odvozené, jsou vlastně starobylé znaky plesiomorfními, které vznikly před objevením se „pokročilých“ skupin, které je však obtížné v nerozvinuté, preadaptační, formě identifikovat. Dalším důvodem nejednoznačné interpretace je i to, že takové znaky *a priori* považujeme, a to z nejrůznějších důvodů, za nové, odvozené, pokročilé, nebo prostě „lidské“ (to platí i pro šimpanze – našeho „bratrance“ - (Begun 2015, 2016, Fleagle 2013, Harrison 2002, Wood 2018).

Jasně to prokazují vlastnosti orangutanů, které jsou velmi pokročilé, ale k oddělení africké a asijské linie hominidů došlo nejpozději ve spodním svrchním miocénu, tedy zhruba před 13 – 11 miliony lety (viz *Pierolapithecus*). Prokazuje to i jistá váhavost zařazování dryopitéků (i sivapitéků a gigantopitéků) do podčeledi *Homininae*, přestože příbuznost moderních lidoopů a dryopitékovitých lidoopů je víc než očividná (Begun 2007, 2015, 2016, Fleagle 2013, Harrison 2002). Pokud budeme řadit gorily do podčeledi *Homininae*, je naprosto logické také zařazení rodu *Dryopithecus* a jeho nejbližších příbuzných do této podčeledi. Z toho vychází také systematika primátů, která je předkládána v této monografii.

Metody studia evoluce hominidů
Doklady o evoluci fosilních primátů

Po uvedení evoluční antropologie jako vědeckého oboru v roce 1974, postupně docházelo i ke změně myšlení a metodologie v paleoantropologii, kde stejně jako v evoluční antropologii, začalo převládat úsilí po syntéze poznatků a komplexní pojetí oboru. V klasické studii Russel Tuttle, Karl W. Butzer and Bennett Blumenberg – Darwin's ***Apes, Dental Apes, and the Descent of Man: Normal Science in Evolutionary Anthropology*** (Tuttle et al. 1974), byl totiž položen zásadní důraz nikoliv na popis jevů a fosilních dokladů, ale na jejich porozumění a pochopení kontextu v němž procesy a jevy probíhaly.

Evoluční antropologie se definovala jako obor primárně syntetický, který využívá, mimo jiné, i poznatků paleoantropologie a relevantních oblastí evoluční biologie v širokém slova smyslu. Ukázalo se však, že paleoantropologie jako taková není statická paleobiologická věda, ale vědní obor, který využívá soustavně, byť někdy nesystematicky, i poznatky jiných oborů jako je paleontologie, geologie a archeologie.

Tato revoluční změna v chápání evoluce člověka výzkumu fosilních dokladů byla předzvěstí změny v myšlení paleoantropologů a v paradigmatu a hlavních cílů současné paleoantropologie. Hlavním cílem současné paleoantropologie již není jen popis jednotlivých nálezů, nebo jejich jednotlivých částí, ale komplexní výzkum, který je schopen poskytnout relevantní informace o způsobu života pravěkých populací, jejich ekologii, o kvalitě života, a také jejich genomu, a biochemických a fyziologických vlastnostech jejich organismů. Tomu musí odpovídat i příslušné metody datování, popisu a analýzy jejich koster, ekosystémů i genomu.

Doklady o evoluci primátů, ať už jde o evoluci jednotlivých skupin nebo celého řádu, můžeme obecně rozdělit do tří skupin (Fleagle 2013, Henke, Tattersall 2015):

1) doklady přímé, pro paleoantropologii nejdůležitější, tedy fosilizované zbytky těla hominidů a jejich produkty, ichnofosilie a artefakty;

2) doklady nepřímé, tedy takové, které získáváme výzkumem současných populací lidí i non-humánních primátů, které jsou primárně předmětem bádání evoluční antropologie;

3) doklady teoretické, které získáváme teoretickou analýzou nebo metaanalýzou paleontologického i neontologického materiálu. Teoretická analýza je důležitým východiskem pro další zkoumání paleontologická i neontologická, tedy výzkum žijících organismů a současných ekosystémů.

Analýze fosilních dokladů o evoluci primátů, a paleobiologických dokladů obecně, musí odpovídat i metody výzkumu.

Pro výzkum fosilizovaných či jinak konzervovaných pozůstatků hominidů se používá celá řada metod: od klasických morfoskopických či morfologických a morfometrických metod až po velmi sofistikované technologie, jako je třírozměrná počítačová tomografie. Základy metod výzkumu fosilního materiálu musejí vycházet z metod paleontologických, které mají samozřejmě v případě homininů řadu modifikací. Díky velké atraktivitě lidských fosilií, a dnes i přímých lidských předků, se již desítky let využívají nejmodernější technologie, v současné době zejména 3D technologie a technologie umožňující sofistikované rekonstrukce.

Také se velmi intenzivně rozvíjí paleogenetika, která prožívá v posledních letech revoluční rozvoj. Paleogenetika je v současné době schopna zkoumat DNA i mt-RNA až do dvou milionů let a také vznik genetických příměsí vznikajících křížením populací a forem *Homo sapiens* (Reich 2018, Krause, Truppe 2022). Výrazně se pomocí bioinformatických metod omezuje vliv degradace DNA, a také kontaminace nukleových kyselin. Stejně explozivně se rozvíjí také biochemické analýzy, například analýzy proteomické, a analýzy izotopové (Henke, Tattersall 2015 a, b, Warinner et al. 2022).

Metody analýzy fosilního materiálu

Původní a nejstarší metodou výzkumu fosilního materiálu je morfoskopická analýza, tedy deskriptivní metoda, kdy je daná fosilizovaná struktura popisována jako morfologický tvar s použitím klasických deskriptivních anatomických, přesněji řečeno morfologických, postupů nebo standardizovaného škálování. V současné době je možno pro analýzu tvaru používat i moderní počítačové programy, které v podstatě

odstraňují subjektivní faktor popisu tvaru a do jisté míry také umožňují kvantitativní srovnávací analýzu. Podobně slouží také třírozměrná počítačová tomografie, která prodělala v posledních letech obrovský rozvoj.

Vyspělé počítačové metody mají pro současnou paleoantropologii stále větší a větší význam. Díky rozvoji technologie skenování a dalších technologických inovací, včetně 3D tisku, je jejich praktické použití stále větší, a to včetně jejich využití v terénu. V současné době tyto metody se nepoužívají už jen na atraktivní fosilní nebo historický materiál, ale stávají se běžnou součástí paleoantropologických výzkumů. Určitým problémem jsou však stále finanční a technologické nároky takových metod a i to, že analýzy by měl provádět kvalifikovaný specialista. Špičkové 3D zobrazovací metody však mají skutečně vysokou kvalitu (Carlson et al. 2011, Clark et al. 2023) a získávají v paleovědách stále větší význam, protože umožňují kvalitativně novou a mnohem a efektivnější a objektivnější analýzu fosilního materiálu (Henke, Tattersall, 2015 a, b). Velmi důležité jsou i metody rekonstrukce výšky, hmotnosti, velikosti těla a proporcionality u pravěkých populací člověka a jeho předků (Vančata 2000, Piontek, Vančata 2012) jakož i morfometrické metody určování pohlaví (Brůžek et al. 2022, Kirchengast 2014) a věku jedince (Franklin 2010, Ubelaker, Khosrowshahi 2019, Villa, Lynnerup 2014, Vodanović et al. 2011).

Metody morfometrické vznikly jako logická reakce na subjektivitu morfometrických deskriptivních metod. I tyto metody prodělaly obrovský rozvoj od metod měření až po statistické a počítačové zpracování dat. Na rozdíl od metod morfoskopických je způsob získávání metrických dat přísně normativní (existují normativní příručky o tom, jak přesně měřit danou část skeletu – například Knussmann 1988) a metrická data získaná jednotlivými autory jsou obvykle dobře srovnatelná.

V současné době je běžné, že údaje změřené antropometrickými přístroji jsou přímo převoditelné do počítače a mohou být rovnou i statisticky zpracovány, ale úroveň takových statistických programů umožňuje nejzákladnější statistické analýzy. Vedle toho existují i technologicky pokročilá zařízení, například třírozměrné laserové skenery, které jsou schopny popsat fosilní materiál automaticky, některé dokonce umožnují kvalitativní i kvantitativní, tedy metrické, zpracování. Data pak mohou být okamžitě analyzována standardními statistickými nebo jinými analytickými metodami, a to včetně grafických výstupů a 3D tisku rekonstruovaných částí skeletu (Clark et al. 2023).

Stejně jako v předchozím případě, takové moderní technologie mají svoje omezení. Automatické měření je například velmi obtížné v případě poškození kosti nebo nerovnoměrné mineralizace, což je ovšem u fosilního materiálu naprosto běžné. Automatické zpracování je problematické i v případě malých souborů, které jsou u jakéhokoliv paleontologického materiálu zcela běžné. Nezanedbatelná je i cena takových zařízení, jakož i jejich menší mobilita a citlivost na prašnost prostředí a otřesy (Henke, Tattersall 2015 a).

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

Zvláštní kapitolou je analýza zubů, která využívá vedle metod morfoskopických a morfometrických také analýzy mikromorfologické a mikroskopické, včetně pokročilých metod elektronové mikroskopie. Tyto metody zaznamenaly v posledních desetiletích neobyčejný pokrok a vzhledem k malé velikosti zubů umožňují relativně bezproblémovou aplikaci nejmodernějších technologií (Henke, Tattersall 2015 a, b).

Například umožňují virtuální mikroanalýzu zubní skloviny nebo zubních kořenů bez nutnosti jakéhokoliv poškození fosilního materiálu. Důležitá je i analýza tempa prořezání chrupu. Pro analýzu chrupu opět můžeme využívat virtuální třírozměrné modely čelistí a zubů, včetně jejich biomechanické analýzy a vytváření biomechanických modelů funkce chrupu, a podobně. Zuby slouží i jako významný zdroj a-DNA a bílkovin pro proteomické analýzy (Henke, Tattersall 2015 a, b).

Stále důležitější jsou metody paleogenetické, kterým jsou v kapitole této monografie „*Diferenciace forem pokročilého Homo sapiens"* věnovány specializované kapitoly, zabývající se porovnáváním genetiky anatomicky moderního člověka, neandertálců a denisovanů a genetické analýze osídlování Evropy a dalších kontinentů (srov. Krause, Trappe 2022, Reich 2018, Wood 2018). Obecně se paleogenetické metody dostaly do fáze běžného používání, jsou schopny extrahovat u dobře zachovaných částí koster nebo u zubů fragmenty jaderné DNA i mt-DNA. Analýza jaderné DNA a a-DNA (fragmentů extrahovaných z nalezených ostatků skeletu, případně i těla) je dnes běžná ji zvládá jí řada genetických laboratoří s patřičnou laboratorní i počítačovou výbavou. Samozřejmě, analýza jaderné DNA i a-DNA je velmi závislá na kvalitě analyzovaného materiálu a také na kvalitě analýzy za pomoci velmi vyspělého hardwaru i sofistikovaného specializovaného softwaru, který pomáhá mimo jiné i odhalit kontaminace DNA materiálu

(Krause, Trappe 2022, Pollen et al. 2023, Reich 2018). Velkého významu pak nabývají také genetické experimentální analýzy vývojových aspektů evoluce hominidů včetně diferenciace velkých lidoopů a lidí (Pollen et al. 2023). V současné době jsme schopni analyzovat DNA paleoproteomickými metodami až do 2 milionů let.

Samostatnou problematiku tvoří analýzy systematické, které v současné době běžně využívají velmi vyspělý specializovaný software (například Paup, MacClad a další – Silcox 2007) (Henke, Tattersall 2015 a, b).

Metody analýzy paleoekosystémů

Moderní teorie evoluce primátů, i evoluce hominidů jako předků člověka, se však zdaleka nezabývá pouze samotnými hominidy, ale řadou dalších problémů (Fleagle 2013). Pro rekonstrukci ekologických vlastností fosilních primátů je nutné zjistit, v jakém prostředí hominidé žili, jací další živočichové obývali dané ekosystémy, jaký byl rostlinný pokryv, klima a teplota, jaké byly biogeografické poměry v dané etapě evoluce primátů atd. (Tab. 1). To nám umožňuje také odhadnout také charakter potravních zdrojů a způsob jejich využívání (Henke, Tattersall 2015 a, b).

Pro tento typ paleobiologických analýz jsou většinou používány analogické metody jako v případě výzkumů paleoantropologických a paleoprimatologických, například při analýze způsobu používání a opotřebování chrupu zkoumaných savců. Navíc pak jsou využívány specializované metody mikromorfologické a mikroskopické (například v případě palynologie, paleodendrologie, otěru a opotřebení skloviny a dalších), metody ekologické a paleontologické, geofyzikální a fyzikálně chemické, jako je analýza izotopů uhlíku a kyslíku, a řadu dalších specializovaných chemických metod (Henke, Tattersall 2015 a, b).

Samozřejmě i v analýze paleoekosystémů hrají velmi důležitou roli počítačové metody, a to jak při rekonstrukci geografických podmínek, klimatu a charakteru pokryvu, tak při rekonstrukci a modelování vlastních ekosystémů a charakteru změn, které v nich probíhaly v delších geologických obdobích (Cerling 2011, Henke, Tattersall 2015 a, b, Vrba 2015). Neméně důležitou roli hrají v paleoekologických analýzách také analýzy teoretické, tedy analýzy podmínek, za kterých k daným změnám mohlo docházet, a k jakým dalším změnám to mohlo vést (Cerling 2011, Pawlowski, Nowaczewska 2015, Vrba 2015). V paleoekologických analýzách jsou využívány také analýzy fylogenetické a biomechanické, například analýzy lokomočního aparátu, nebo možností zpracování potravy (Tattersall 2015 a).

Relativní datování

Abychom mohli provádět jakoukoliv fylogenetickou analýzu fosilních nálezů člověka a jeho předků, musíme mít také informace o geologickém stáří dané lokality. Nejstarší metodou určování geologického stáří je takzvané relativní datování, jež původně zahrnovalo zejména srovnání stratigrafie lokalit, tedy geologických nebo půdních vrstev, a tzv. biochronologii, tedy srovnávání společenství živočichů a rostlin, které se v dané lokalitě vyskytovaly (Dunsworth 2015, Peppe, Deino 2013).

Základním zákonem stratigrafických a biochronologických metod je zákon superpozice, který ukazuje, že za normálních okolností jsou geologicky mladší vrstvy vždy nad vrstvami geologicky staršími. Pochopitelně ale také musíme teoreticky předpokládat možné posunutí nebo převrácení vrstev. Z tohoto důvodu je vždy nezbytné provést také základní geologickou studii, které může odhalit a vysvětlit některé zvláštnosti v superpozici geologických, případně půdních, vrstev (Fleagle 2013, Peppe, Deino 2013).

Postupně se ukázalo, že ne všechny skupiny živočichů a rostlin lze porovnávat na stejné úrovni. Jednalo se o ty skupiny rostlin a živočichů, které byly silně vázány na určité typy ekosystémů, tedy o specializované druhy. Proto se v současné době pro účely biostratigrafie využívají jen některé živočišné a rostlinné skupiny, naopak komplexní porovnávání lokalit dnes spadá do oblasti paleoekologických studií (Fleagle 2013, Peppe, Deino 2013). Pro lepší porovnatelnost jednotlivých lokalit se pro biostratigrafické účely používají také chemické metody, založené například na stanovení obsahu dusíku a fluoru ve fosilizovaných kostech (Dunsworth 2015).

Postupně vznikly specializované obory jako paleopalynologie a dendrochronologie, které výrazně zvyšují přesnost biostratigrafických i paleoekologických studií. Moderní dendrochronologie využívá i některé metody tzv. absolutního datování, konkrétně rozpadu izotopu uhlíku ^{14}C (Dunsworth 2015). V současné době se velmi výrazně rozvíjí metoda analýza „krátkověkých“ rostlin, analyzují se například zrnka obilovin nebo trav, které, na rozdíl od analýzy dřeva, poskytují záruku, že analyzovaný materiál reprezentuje daný typ lokality v krátkém časovém úseku. Nevýhodou je, že je použitelná pouze pro nejsvrchnější pleistocén a holocén a i to, že se jedná o metodu technologicky i metodologicky dosti náročnou (Peppe, Deino 2013).

Pro relativní datování lokalit jsou vhodné i některé geofyzikální metody, jako je studium změn magnetického pole země, paleomagnetismus, studium poměrů izotopů uhlíku a kyslíku a jiné. Studium izotopů uhlíku a kyslíku je důležité také pro rekonstrukci klimatu, zejména humidity a průměrné teploty na dané lokalitě (Peppe, Deino 2013).

Absolutní datování

Pro určování geologického stáří a fylogenetických vztahů jsou nejdůležitější metody absolutního datování (Peppe, Deino 2013). Tyto metody využívají (s jistými výjimkami) výsledky studia procesů rozpadu radioaktivních prvků. Výjimkou je metoda racemizace aminokyselin, tedy změna poměru optických izomerů aminokyselin a proteomické analýzy. Těmito metodami je možno přímo určovat stáří objektů biologického původu, ale výsledky mohou být v případě racemizace dosti nepřesné, a vyžadují řadu kalibrací pomocí jiných metod absolutního datování. Naopak proteomické analýzy v současné době raketově rozvíjejí a jsou použitelné i pro nálezy miliony let staré (Robyn, et al. 2023, Warinner et al. 2022, Welker et al. 2019, 2020).

Absolutní datování není zcela korektní kategorií. Některé metody skutečně datují stáří *in situ*, a pak se skutečně jedná o metodu absolutního datování, jiné pak využívají absolutního datování určitých dobře datovatelných vrstev.

Metody, které nejsou *de facto* metodami přímého absolutního datování, pouze přesně určují stáří podloží a nadloží dané vrstvy, využívají pro přesné datování daného nálezu výrazně zpřesněného biostratigrafického datování. Proto se v současné době stále častěji využívá přímého datování nejen organických zbytků z dané vrstvy, ale také minerálů, eventuálně vhodných hornin z dané vrstvy. Nevýhodou tohoto datování je možnost sekundárního uložení datovaného materiálu. V případě kamenných nástrojů to může být i sekundární použití materiálu staršího nástroje pro výrobu nástroje nového (Dunsworth 2015, Fleagle 2013, Peppe, Deino 2013).

Důležitou metodu přímého určování stáří zbytků organismů představuje metoda C^{14}. Je nejpřesnější v oblasti řádově od stovek do desítek tisíců let a z tohoto důvodu je široce využívána archeology. Přestože tato metoda absolutního datování byla stále zlepšována a její výsledky jsou dnes mnohem přesnější, nelze jí zkoumat objekty starší než 100 000 let, a navíc je stále velmi citlivá na jakoukoliv biologickou kontaminaci (Peppe, Deino 2013). V současné době se důsledně používá takzvaných kalibrovaných metod, avšak revize za pomoci termoluminiscenčních metod ukazují, že i použití kalibrovaných metod nemusí být vždy dostatečně přesné. Proto se v poslední době objevují také nové a mnohem přesnější modifikace radiokarbonové metody (Vančata 2016).

Všechny další metody datují stáří specifických minerálů nebo hornin v dané lokalitě, nebo dokonce pouze určitých typů vrstev, například sopečného původu, které se vyskytují v souvrství, tj. buď těsně nad anebo, nejlépe, pod geologickou vrstvou, v níž se daná lokalita nachází (Peppe, Deino 2013).

Metody zkoumání izotopů draslíku a argonu (**K/Ar** a **Ar^{40}/Ar^{39}**) patří mezi nejznámější a nejpřesnější. Bohužel se jedná o metody, které lze využívat pouze k datování hornin sopečného původu. Právě tato velmi často používaná metoda však datuje pouze podloží a nadloží dané vrstvy, a proto někdy probíhají bouřlivé stratigrafické diskuse o skutečném stáří nalezené fosilie (Fleagle 2013). Nicméně i tato metoda může být využita jako metoda přímého absolutního datování jako v případě stop homininů ze známého pliocenního východoafrického naleziště v Laetoli (Tanzanie, Fleagle 2013).

Další známou metodou je metoda fission-track, využívající některých vlastností rozpadu izotopu uranu U^{238}. Přesnost těchto metod se pohybuje řádově v milionech až stovek milionů let (Peppe, Deino 2013).

Vedle toho jsou používány i některé další metody studující **rozpad prvků uranové řady** (Peppe, Deino 2013). Tyto metody jsou poměrně universální, a lze je využívat pro určování stáří řádově od tisíců do statisíců let.

V posledních desetiletích se stále více uplatňují metody založené na sledování absorpce nebo vyzařování elektronů v minerálech: **termoluminiscence**, kterou lze zkoumat objekty jednorázově, nebo **elektronová spinová rezonance**, která je vhodná i pro opakované datování lokality (Peppe, Deino 2013). Výhoda těchto metod je, že jsou schopné určit stáří objektů nalezených *in situ*, nevýhodou je někdy jejich menší přesnost, pokud není objekt datování přesně stratigraficky určen, tedy není vyloženě i situ s kosterními pozůstatky.

Velkou předností těchto metod je, že nám jsou schopny upřesnit stáří určitých vrstev ve stratotypu, a tím i upřesnit časovou škálu při využití biostratigrafických metod datování určitých vrstev. Termoluminiscenční metody se stále zlepšují a zpřesňují a jsou hojně využívány jak paleoantropology, tak archeology. Nemožnost významné kontaminace materiálu je jednou z velkých výhod ve srovnání s metodami C^{14}.

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

Tab. 1 - Zdroje poznatků o evoluci hominidů – Moderní interdisciplinární výzkumy v oblasti paleoantropologie a evoluční antropologie.

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

Vznik a evoluce neantropoidních primátů

Evoluce nejstarších primátů

Zformování se primátů jako řádu savců

Předpokládalo se, že vznik předků primátů probíhal ve střední křídě zhruba před 100 miliony lety a skupina příbuzných savců se skládala z letounů, poletuch, tan a nejstarších primátů. Tato skupina byla taxonomicky vymezena jako velkořád ***Archonta***. Ukázalo se však, že se jedná o polyfyletickou skupinou. Letouni totiž nejsou příbuzní primátů, a ani poletuch a tan (*Tupaidae*).

Novou, avšak monofyletickou skupinu savců příbuzných primátů, ***Euarchota*** (superřád *Euarchontoglires*), tvoří primáti, tany a poletuchy, a blízce příbuzní jsou hlodavci a zajícovití (Silcox, López-Torres 2017, Sussman et al. 2013). Tato skupina vznikla asi před 90 miliony lety.

Vznik primátů byl daleko složitější, než se soudilo ještě v devadesátých letech. Započal mnohem dříve, než se v minulém století odhadovalo na základě dostupných fosilních dokladů, a to asi před 85 miliony lety.

Souvisí to mimo jiné i se vznikem skupiny placentálních savců jako takové, který se na základě paleontologických i molekulárně biologických dokladů předpokládá nejméně před 125 milióny lety (Silcox 2014). Molekulárně biologické a evolučně antropologické studie ukazují (Silcox 2014), že primáti vznikli již před 85 miliony let tedy hluboko v druhohorách, ze superřádu *Euarchontoglires*. Linie *Strepsirrhina* (poloopic) a *Haplorrhina* (vyšších primátů) se oddělily nejpozději před 75 miliony lety (Henke, Tattersall 2015 b, Silcox 2014, Silcox et al. 2015, Silcox, López-Torres 2017, Sussman et al. 2013, Obr. 1).

Bohužel stále není jasné jak a kde přesně se skupiny „poloopic“ a „vyšších primátů“ začaly formovat, a jak jsou si příbuzné. Nelze ani vyloučit rozdílný biogeografický původ obou skupin, tedy Laurasie pro strepsirrhyní primáty a Gondwana pro haplorrhinní primáty, s tím, že některé taxonomicky podobné znaky jsou homoplasie (Wu et al. 2017) a obě skupiny se oddělili dříve v rámci evoluce kmenové skupiny primátů *Primatomorpha*.

Problém je však v tom, že dosud známí i předpokládaní druhohorní předci primátů, jakož i předci mnoha dalších skupin savců, se dnešním primátům podobali jen velmi málo (Silcox 2014). Právě schopnost rozeznávání nejstarších primátů, jejich základní morfologických znaků i jejich fylogeneze se ukázala jako vážný problém, zvláště v souvislosti s výsledky molekulárně biologických systematických analýz. Na základě genetických studií můžeme navíc počítat i s výskytem homoplasických znaků, které de facto nejsme schopni jednoznačně identifikovat (Silcox 2007, 2014, Silcox et al. 2015, Silcox, López-Torres 2017, Sussman et al. 2013).

Pro rekonstrukci a pochopení evoluce primátů nám velmi pomáhá nová koncepce tzv. kmenových a vrcholových evolučních skupin. Pojmy kmenová skupina (linie – stem lineage) a vrcholová skupina (linie – crown lineage) vycházející z jedné z modifikací evolučně systematických metod (Silcox et al. 2007).

Fosilní doklady evoluci primátů se dříve soustředily na systematicky nesporné, tedy vrcholové, fosilní doklady, a původ těchto skupin byl předmětem spekulací. Dnes se pokoušíme identifikovat i nejpravděpobnější předky těchto skupin, což pomáhá vysvětlit jak a kde se ta které skupina formovala a vyvíjela. Tato koncepce je důležitá zejména pro rekonstrukci počátků antropoidních, primátů, protože doklady o jejich evoluci jsou mnohem vzácnější než doklady o evoluci poloopic a nártounovitých (Vančata 2023). Pro evoluci všech tří skupin primátů je důležité období od 60 do 50 milionů let, kdy se objevují první vrcholoví zástupci těchto skupin (Silcox et al. 2015, Silcox, López-Torres 2017, Sussman et al. 2013).

Kmenové skupiny primátů z počátku třetihor nutně musí být obtížně rozeznatelné, můžeme je považovat za příliš archaické nebo i málo příbuzné euprimátům. Mnozí badatelé proto soudí, že nejlepším příkladem toho, jak mohli vypadat naši nejstarší příbuzní, by mohla být denní tana rodu *Ptilocercus* (Silcox 2014). Ale tento model není nijak přesvědčivý. Z toho vyplývá, že kmenové linie a skupiny primátů můžeme detekovat a definovat pouze velmi důkladnou a konzervativní srovnávací analýzou. Historie ukazuje, že pokud je taková analýza opřena o spekulativní konstrukty typu evoluce velikosti mozku u hominiů nebo hmyzožravost u archaických primátů, je naděje na úspěch určení nejstarších kmenových forem primátů velmi malá.

V současné době existuje několik komplexních genetických studií, které prokazují, že primáti, přesněji euprimáti, vznikli před minimálně 75 miliony lety (Silcox et al. 2015, Silcox, López-Torres 2017, Sussman et al. 2013, Wu et al. 2017). Tyto analýzy bohužel nepomáhají vyřešit otázku, kde přesně euprimáti vznikli, a jak pokračovala evoluce skupiny poloopic, nártounovitých a antropoidních primátů (Silcox 2007, Silcox, López-Torres 2017, Sussman et al. 2013, Wu et al. 2017).

Musí se zpřesnit i zjednodušující hodnocení vyplývající buď z lineárně chápaného hierarchicky uspořádaného evolučního procesu, nebo z problematických interpretací tradičních komparativních morfologických studií. Dnes je jasné, že mnohé z vlastností považovaných za typické pro primáty vznikly již u společných předků nejstarších protoprimátů anebo dokonce již u předků primátů (Silcox 2007, 2014). Kromě genetických studií jsou důležité i studie geologické a paleontologické a paleobiogeografické, které jsou schopné vytvořit věrohodný rámec pro genetické analýzy (Silcox 2007, Raum 2015, Wu et al. 2017).

Co se týká vlastností typických pro primáty, překvapivě se nejedná pouze o znaky morfologické jako je uchopovací schopnost končetin, ale také o percepční struktury středního mozku a mezimozku, fyziologické vlastnosti nebo adaptivní mechanismy související s ekologií nejstarších primátů. Není pochyb o tom, že rozvoj nejstarších euprimátů, primátů *sensu stricto*, je úzce svázán s evolucí krytosemenných rostlin a ekosystémů, které vytvořili, zejména pak hmyzími druhy vázanými na tento typ ekosystémů (Sussman et al. 2013). Předchůdci primátů z počátků křídy žili zřejmě v jiných typech ekosystémů, není však pochyb o tom, že byli stromoví, pravděpodobně všežraví, měli relativně rozvinuté uchopovací schopnosti končetin a systém percepce, který v zásadě odpovídal percepci současných poloopic (Fleagle 2013).

K zásadním změnám došlo i v systematickém zařazení primátů. Primáti jsou v současné době řazeni do magnařádu *Euarchontoglires* a velkořádu *Euarchonta* spolu s velkořádem *Glires* kam patří zajícovití a hlodavci (Silcox 2007, Wu et al. 2017). Do velkořádu *Euarchonta* pak patří, vedle řádu *Primates*, řády *Dermoptera* (poletuchy) a *Scandentia* (tany).

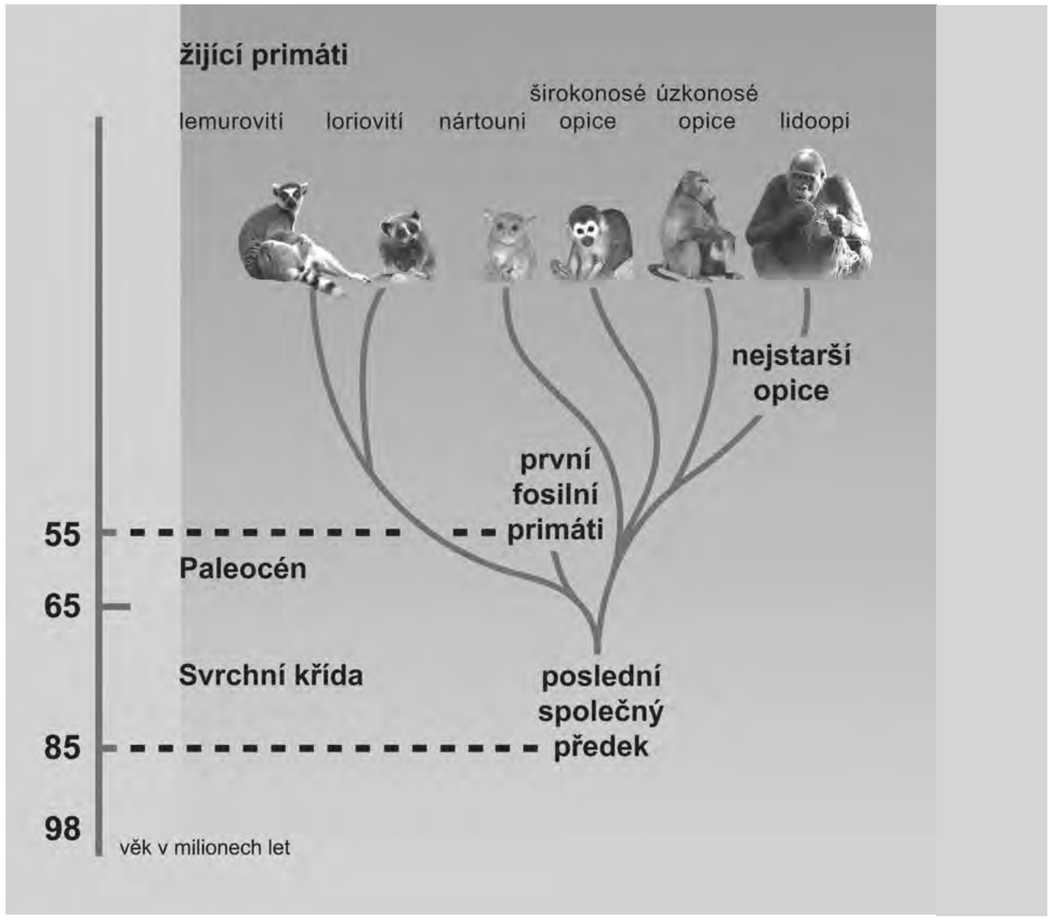
Nejprve byli popsáni archaičtí primáti, jejichž nejstarší nálezy pocházejí z konce druhohor, kteří se však od ostatních primátů lišila neuzavřenými očnicemi, odlišnou stavbou chrupu, kostry končetin a malým mozkem (Fleagle 2013).

Velmi starobylý rod *Purgatorius* primátů z konce křídy měl dokonce 3 řezáky. Tento prapraprimát byl ale mimo hlavní evoluční linii primátů (Wilson Mantilla et al. 2021).

První primáti – infrařád Plesiadapiformes – prapředci nebo příbuzní?

V současné době se velmi výrazně změnily názory na fylogenezi a systematiku primátů. Vládne téměř všeobecná shoda, že archaické, kmenové skupiny primátů (stem primate groups – lineages) se objevují již před více než 80 miliony lety, tedy zhruba ve střední svrchní křídě (Obr. 1). Primáti v tomto období prodělali jednu nebo více adaptivních radiací, které podle všeho souvisely i s rozvojem krytosemenných rostlin a ekosystémů, které vytvářely. Zcela specifická byla evoluční pozice archaických primátů, kam patřili například *Mycrosyops*, *Plesiadapis* a 63 milionů let starý druh *Torrejonia wilsoni*, kteří představovali dominantní typ savců v nejstarších třetihorách. Adaptovali se na nejrůznější typy prostředí a tvořili téměř 40% savčí fauny nejstarších třetihor (Fleagle 2013).

Koncem křídy se primáti rozdělují na dva podřády – *Archiprimates* (infrařád *Plesiadapiformes)* a *Euprimataformes* – představují velmi různorodou polyfyletickou skupinu archaických čeledí primátů (Bloch et al. 2007, Silcox 2015). Některé skupiny jsou velmi starobylé, konzervativní a zřejmě nespecializované, jiné pak velmi úspěšné a diverzifikované. Podřád *Euprimataformes* pak sdružuje archaické *Plesiadapoidea* a *Euprimates* – vrcholové linie primátů – tedy primáty, kteří splňují systematická kritéria vycházející z charakteristik známých u moderních primátů, fosilních i žijících.



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

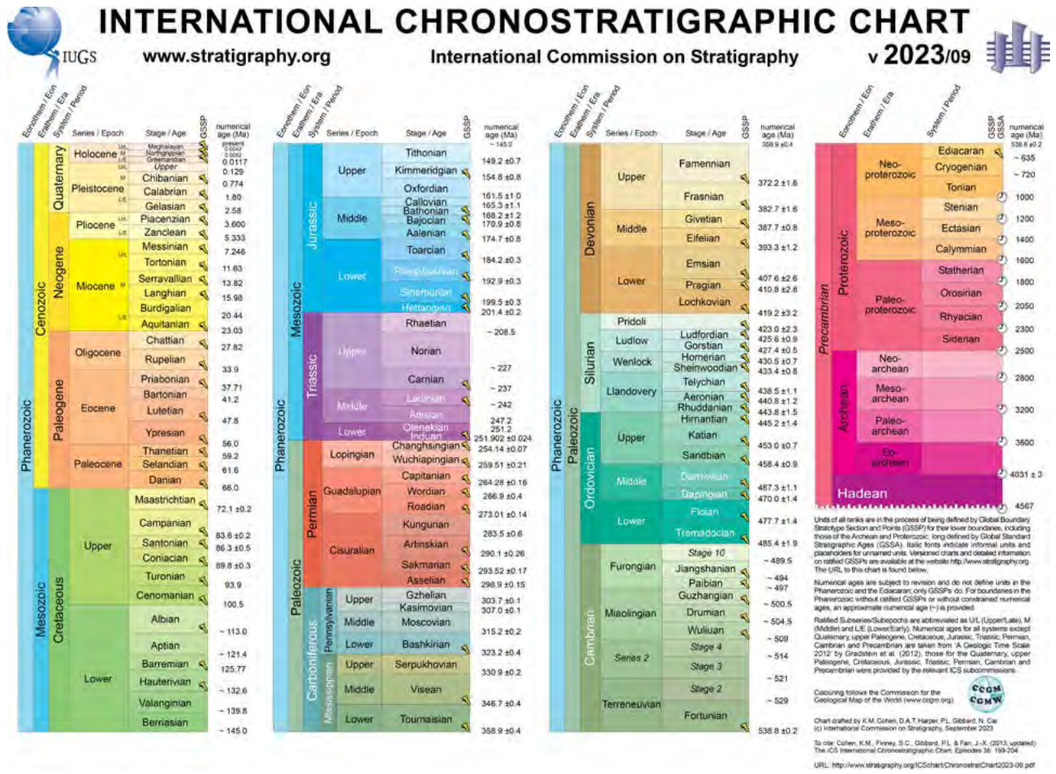


Schéma 1 - Mezinárodní stratigrafické schéma – prahory až čtvrtohory (Cohen et al. 2023).

Zásadní obrat v chápání fylogeneze primátů přineslo podrobné zkoumání nejstarší známé skupiny primátů, kteří se dříve označovali jako archiprimáti, skupiny 11 čeledí paleocenních a eocenních primátů původně řazených do infrařádu *Plesiadapiformes* (Fleagle 2013, Godinot 2015).

Tato nová evoluční systematika mimo jiné i velmi přijatelným způsobem vysvětluje postupný vznik komplexů znaků typických pro primáty, včetně jejich slučitelnosti se současnými poznatky geologie, paleoekologie a paleobiogeografie, paleontologie, genetiky a vývojové morfologie i s poznatky neurověd (Bloch et al. 2007).

Nová systematika primátů také poměrně věrohodně vysvětluje postupný vznik komplexů znaků, které byly připisovány primátům jako znaky taxonomické, a které dobře vystihují i možné adaptace vedoucí ke vzniku *Euprimates* a zejména antropoidních strepsirrhiních primátů – vyšších primátů *sensu lato* (Bloch et al. 2007, Silcox 2015) (Obr. 2).

Komplex znaků charakterizujících primáty jako fylogeneticky chápaný taxon můžeme rozdělit na znaky sice pro primáty obecné, jejichž původ je však starší, znaky spojené s vývojem společného předka plesiadapiformních a euprimataformních primátů, znaky společné plesiadapoidům a euprimátům a znaky typické pouze pro euprimáty. Tyto znaky se obvykle definují na základě komplexů znaků, o kterých se předpokládá, že byly typickými adaptačními komplexy starobylých primátů (srov. např. Bloch et al. 2007, Fleagle 1998, 2013, Silcox 2007, 2015):

Znaky spojené s uchopováním – tedy adaptace k životu ve stromech a keřích, a k manipulaci s předměty. Podle analýz fosilního materiálu i výzkumu archaických žijících příbuzných primátů je zcela evidentní, že již předci nejstarších primátů – tedy euarchontní savci – byli přizpůsobeni k životu ve stromech. ***Jedná se tedy o symplesiomorfní znak, který je sice typický pro primáty, ale vznikl již u jejich předků.***

Znaky spojené se skákáním – adaptace na stromové prostředí s případnou predací na malou pohyblivou kořist. ***Tento znak se vyskytuje pouze u některých skupin euprimátů, a tudíž to není znak typický pro primáty***, navíc fosilní doklady prokazují, že nejstarší primáti byli spíše býložraví, eventuálně všežraví, a jejich potrava byla, podle charakteristik zubů, spíše měkká.

Znaky na zubech (a čelistech) spojené s převažující býložravostí nebo všežravostí – vše nasvědčuje tomu, že toto je ***znak charakteristický pro všechny primáty***. První primáti byli podle všeho většinou velmi malí, srovnatelní velikostí s tanami, což potvrzuje i velikost známých archaických plesiadapoidních primátů.

Znaky související se zlepšováním vizuálního systému a typu percepce s významnou úlohou zraku – ***tento komplex znaků je nepochybně významný a typický pro primáty, avšak vyvíjel se postupně***. Některé podkorové struktury mozku jsou neobyčejně starobylé a typicky specializované pro primáty, jiné jsou relativně mladé a typické pouze pro euprimáty, nebo pouze pro antropoidní, vyšší primáty, a další se vyvíjely paralelně u haplorrhinních a strepsirrhinních primátů (Bloch et al. 2007).

a) Zvětšování očí a očnic, které se uzavírají – tento znak všeobecně uznávaný jako typický a systematicky významný komplex znaků *se objevuje až u euprimátů a podle všeho se vyvíjel paralelně u haplorrhinních a strepsirrhinních primátů*. Větší počet světločivných buněk a sbíhající se, nebo paralelní oční osy totiž umožňují kvalitnější a ostřejší vidění u poloopic, což může být důležité při nočním, nebo alespoň částečně nočním způsobu života poloopic. To je také ve shodě s výskytem *tapetum lucidum* v zadní části oční bulvy a vlhkým „savčím" rhinariem – nozdrami). U vyšších primátů je tento komplex výhodný pro vývoj stereoskopického trichromatického vidění.

b) Zvětšování a přestavba mozku, zejména v korových oblastech souvisejících se zrakem – *tento znak je typický zase pouze pro euprimáty* – studie lebek plesiadapiformních i plesiadapoidních primátů to jednoznačně prokazují.

c) Zmenšování čichového aparátu a s tím související zkracování čelistí – i *tento znak je typický pouze pro euprimáty* – u jiné skupiny primátů se taková adaptace nevyskytuje.

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

Jaké jsou tedy znaky typické pro primáty? Lze vůbec primáty jako řád jednoznačně charakterizovat? Současné výzkumy prokázaly, že taková charakteristika možná je (Bloch et al. 2007, Silcox 2015, Obr. 2).

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

Je zjevné, že systematická charakteristika primátů stále není uspokojivá, samozřejmě s výjimkou infrařádu *Euprimates*. Ta je ovšem taxonomicky dosti nestandardní, jedná se o *ad hoc* systematickou kategorii odpovídající kmenové kategorii PhyloCodu. V podstatě jde o sdružení polořádů *Strepsirrhina* a *Haplorrhina*, které se podle molekulární taxonomie (Bloch et al. 2007, Silcox, López-Torres 2017, Sussman et al. 2013, Wu et al. 2017) oddělily již ve svrchní křídě (kampánu) a jako vrcholové linie se vyvíjely zcela nezávisle.

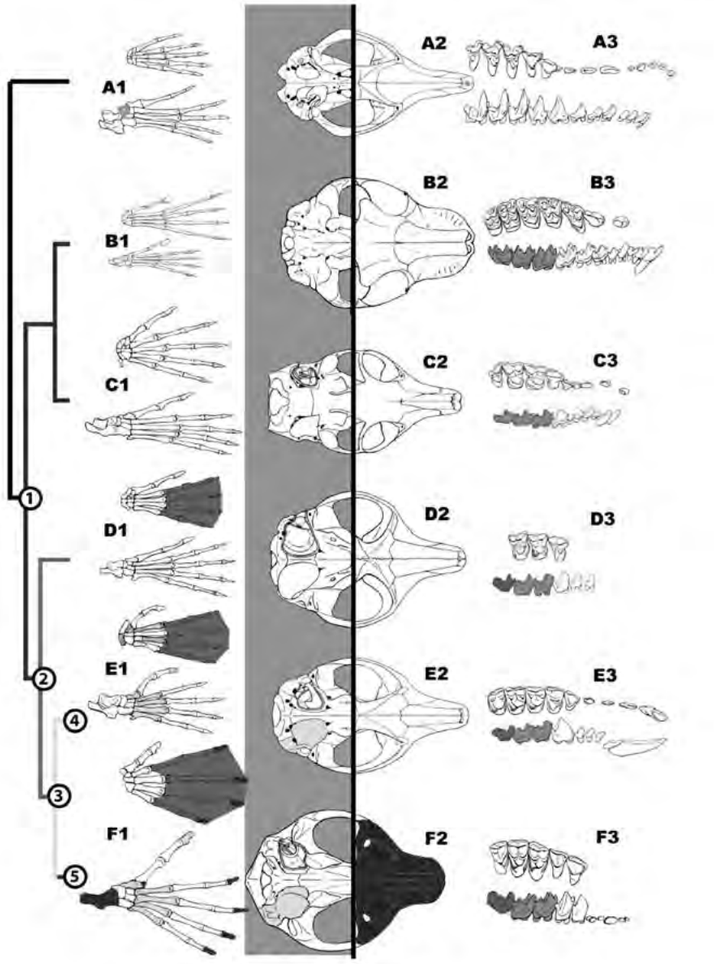
Vznik řádu primátů se předpokládá na základě evolučně biologických analýz (např. Tavaré et al. 2002) velmi pravděpodobně v průběhu křídy mezi 80 a 90 miliony lety. První primáti se podle genetických analýz (Wu et at. 2017) objevují před 85 miliony lety, euprimáti se objevují před minimálně 70 miliony lety ve svrchní křídě (Obr. 3).

Tento názor je dnes všeobecně přijímán a mnozí badatelé, kteří srovnávají současné savce a nejstarší primáty, jsou přesvědčeni, že primáti jsou neobyčejně starobylou skupinou savců, nicméně se také shodují, že euprimáti, jako z dnešního hlediska systematiky konzistentní skupina, vznikají až koncem křídy a na počátku třetihor. V tomto období však výrazně převládají archaičtí primáti (Bloch et al. 2007, Silcox 2015).

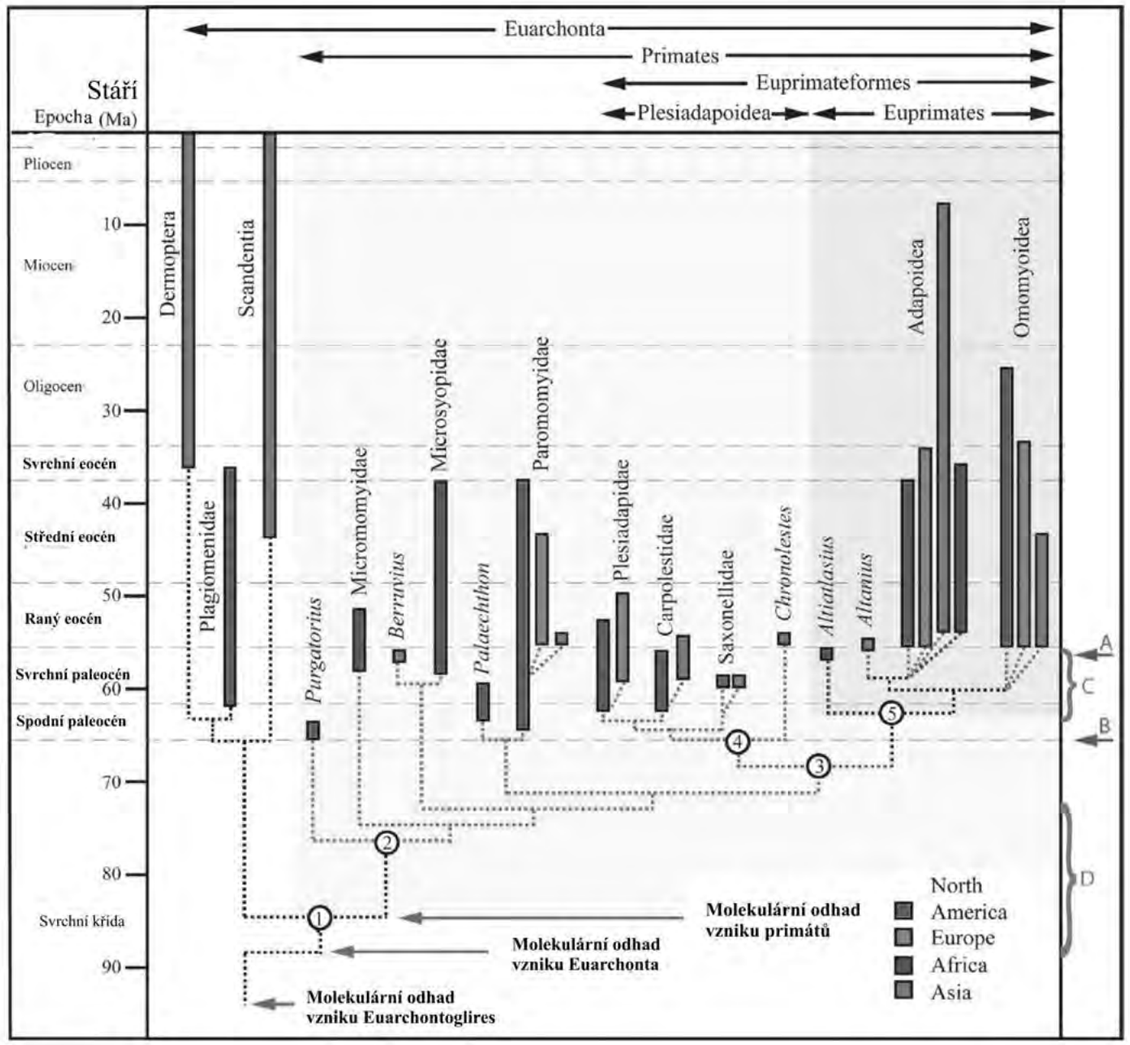
Problémem ovšem je, že jeden ze žhavých kandidátů na nejstaršího známého primáta (tedy správně reprezentanta nejstarší „vrcholové" linie primátů), *Purgatorius*, rod z přelomu druhohor a třetihor, má velmi

archaické znaky a nepochybně reprezentuje jednu z „kmenových“, velmi archaických linií primátů. Jak ukázaly studie tohoto, a jemu příbuzných, jedná se o rod parafyletický, který má mnoho dalších velmi archaických znaků i na postkraniální skeletu (Chester et al. 2015). *Purgatorius* bývá proto řazen některými paleontology do samostatné skupiny *Primatiformes* nebo infrařádu *Plesiadapiformes* (Silcox, López-Torres 2017, Sussman et al. 2013, Wu et al. 2017), který reprezentuje nejstarobylejší známé formy primátů.

Za nejstarší primáty jsou mnohými paleoantropology a paleontology (Godinot 2015) považováni zástupci infrařádu *Plesiadapiformes* (Tab. 2). Tato skupina je z hlediska fylogenetické definice velmi komplikovaná a podle dnešních názorů minimálně bifyletická. Reprezentuje jednak velmi starobylé čeledi *Microsyopidae* a *Micromomyidae* a jednak euprimátům příbuzné čeledi řazené do nadčeledi *Plesiadapoidea* (Fleagle 2013).



◂ *Obr. 2 - Hypotéza o charakteru změn v evoluci Euarchonta: Euarchontní znaky [Nodus 1: relativně nízké korunky molárů, specifická bulla tympanica; Znaky primátů [Nodus 2: zvětšení délky M3 a zvětšený M3 hypoconulid; přítomnost postprotocingula na horních molárech; prodloužené články prstů ruky; Znaky Euprimataformes [Nodus 3: relativně krátké metatarsy, nehty na palci ruky; primátí bulla petrosa; Znaky Euprimates [Nodus 5: prodloužený tarsus; zvětšení processus peronaeus na prvním metatarsu; nehty na všech prstech; vpřed směřující orbity s relativně krátkým splanchnokraniem (čelistmi). A, Eutheria – Asioryctes; B, Dermoptera – Elpidophorus (zuby: B3) a Cynocephalus (lebka a postkrania: B2, B1); C, Scandentia -Ptilocercus; D, Primates -Purgatorius (zuby: D3), Ignacius (lebka: D2), and D. szalayi (lebka: D1); E, Plesiadapoidea -Chronolestes (zuby: E3) a Carpolestes (lebka a postkrania: E2, E1); F, Euprimates -Altanius (zuby: F3) a Notharctus (lebka a postkrania: F2, F1) (© Vančata 2013).*



Obr. 3 –Nový model fylogeneze primátů založený na srovnávací analýze všech známých nálezů skeletů paleocenních primátů, srovnávací analýze s recentními primátům nejpříbuznějšími skupinami savců (Euarchonta) a molekulárně genetických odhadech pro divergenci jednotlivých skupin euarchontních savců a hlavních linií primátů. Nodus 1 představuje Euarchonta; Nodus 2 -Primates; Nodus 3 -Euprimataformes; Nodus 4 -Plesiadapoidea; Nodus 5 – Euprimates. (© Vančata 2013).

Přísně vzato je situace ještě složitější. Skupina plesiadapiformních primátů (sensu Fleagle 2013) zahrnuje v současné době minimálně 11 čeledí (Tab. 2): *Carpolestidae, Plesiadapidae, Saxonellidae, Microsyopidae, Paromomyidae, Picromomyidae, Purgatoriidae, Micromomyidae, Toliapinidae, Palaechthonidae,* a *Picrodontidae*.

Čeledi *Carpolestidae, Plesiadapidae, Saxonellidae* jsou příbuzní euprimátů a dnes je řadíme spolu s euprimáty do podřádu *Euprimataformes* (Bloch et al. 2007, Fleagle 2013). Čeledi *Microsyopidae* a *Micromomyidae* mají naopak celou řadu velmi archaických znaků a jsou zřejmě fylogeneticky příbuzní čeledi *Purgatoriidae*. Tato skupina podle všeho představuje „kmenové primáty" (Bloch et al. 2007) a zdá se, že některé čeledi nejsou ani monofyletické, takže jejich význam pro fylogenezi primátů se stále diskutuje (Fleagle 2013, Godinot 2015).

Další spornou skupinou je zatím nepříliš dobře dokumentovaná čeleď *Toliapinidae*, která je některými autory považována za příbuznou euprimátů, ale vzhledem k možné bifyletičnosti skupiny je její zařazení v systému primátů zatím nejisté (Silcox et al. 2015).

Čeledi *Paromomyidae, Picromomyidae, Palaechthonidae a Picrodontidae* pak přestavují skupiny s vlastnostmi typickými pro skupinu *Plesiadapiformes* (Fleagle 2013, Silcox et al. 2015).

Infrařád Plesiadapiformes

Původně byl infrařád *Plesiadapiformes* definován jako jednoznačně monofyletická skupina velmi starobylých primátů (Silcox et al. 2015, Godinot 2015), s jistými problémy se zařazením velmi archaických druhohorních purgatoriidů. Dnes je jasné, že se jedná ve skutečnosti o skupinu polyfyletickou, a to i bez purgatoriidů (Fleagle 2013, Silcox et al. 2015), a včetně plesiadapoidů, kteří vytvářejí monofyletickou evolučně relativně pokročilou skupinu (Obr. 3).

Většina skupin *Plesiadapiformes*, více či méně specializovaných, spolu tvořila velmi úspěšnou skupinu starotřetihorních savců. Vedle mnoha často neobvyklých specializací mají *plesiadapimorfní primáti* ve smyslu původní polyfyletické skupiny (Bloch et al. 2007) množství velmi archaických, skutečně starobylých znaků, které spojují jak velmi archaické skupiny, s výjimkou purgatoriidů, tak i skupiny se znaky podobnými euprimátům (Fleagle 2013, Silcox et al. 2015).

Jsou to například otevřená orbita a malý mozek s velkým čichovým lalokem. Tomu odpovídá i dlouhý vpřed vyčnívající skelet splanchnocrania tvořící čumák podobně jako u hmyzožravců nebo hlodavců, archaická stavba basicrania a kostěného ucha (Bloch et al. 2007). Některé skupiny možná měli ještě drápky, nikoliv nehty, na prstech rukou i nohou (Bloch et al. 2007). I u nadčeledi *Plesiadapoidea* je totiž prokazatelný nehet jen na palci ruky, což ale nevylučuje, že tato skupina mohla mít nehty na všech článcích ruky i nohy.

Některé znaky chrupu plesiadapiformních primátů je obtížné jednoznačně posoudit. Tato archaická skupina je skutečně různorodě specializovaná jako celek (Obr. 4), což je zvláště patrné na jejich chrupu. Jejich zubní vzorec 2.1.3.3 je totiž obtížné fylogeneticky interpretovat, protože u pokročilejších skupin polořádů *Strepsirrhina* i *Haplorrhina* existuje původní zubní vzorec 2.1.4.3. U všech archaických primátů je pro jejich chrup navíc typická velká diastema a malý nebo i chybějící špičák. U mnoha čeledí plesiadapiformních primátů je počet zubů redukován, a ve většině případů jsou patrné různé specializace zubů.

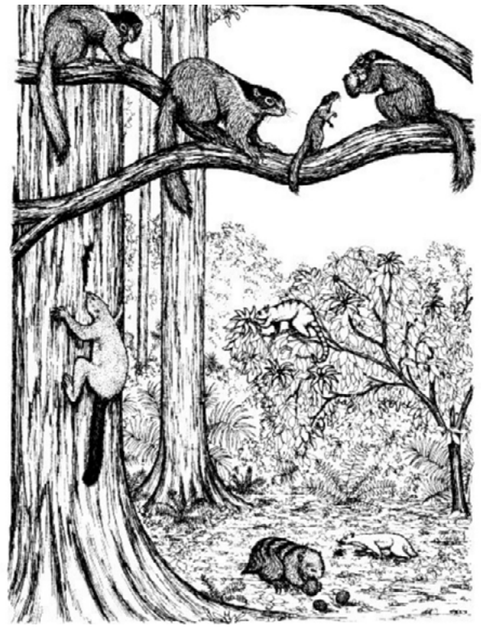
Nejnápadnější jsou bodcovité řezáky, které se vyskytují u řady druhů této starobylé skupiny savců (Fleagle 2013, Silcox et al. 2015).

Vzhledem k těmto neobyčejně starobylým, avšak apomorfním (odvozeným) znakům, a také proto, že i euprimátům příbuzní *Plesiadapoidea* mají pouze tři premoláry, je třeba systematiku plesiadapiformních primátů ve vztahu k euprimátům nutno považovat stále za obtížně definovatelnou. Je však velmi pravděpodobné, že *Euprimates* vznikli paralelně s plesiadapiformními primáty (Fleagle 2013, Silcox, López-Torres 2017, Sussman et al. 2013, Wu et al. 2017) a podobné znaky jsou homoplasie.

Faktem ale je, že pokud budeme považovat výsledky molekulárně genetických analýz za relevantní, tedy že ke vzniku moderních linií primátů, haplorrhinních a strepsirrhiních primátů došlo zhruba před 80–75 miliony (Silcox, López-Torres 2017, Wu et al. 2017) lety v rozsáhlé, ale relativně velmi rychlé adaptivní radiaci (trvala cca 3–5 milionů let) je otázka příbuznosti euprimátů a plesiadapoidům čistě teoretická.

Proto je pro nás daleko důležitější jejich význam pro vysvětlení vzniku adaptací a znaků euprimátů než samotná míra příbuznosti s liniemi poloopic, nártounů a vyšších primátů. Ostatně další problém je, že mnohé ze znaků v evoluci savců vznikaly paralelně na základě podobného, nebo i shodného, vývojového vzorce daného velmi podobnou strukturou determinujících genetických komplexů (Wu et al. 2017), například HOX genů. Toto je důležité předpokládat také pro evoluci jednotlivých linií primátů, kdy mnohé znaky vznikaly zjevně nezávisle.

Nejstarším a nejstarobylejším doloženým zástupcem plesiadapiformních primátů je rod *Pandemonium*, který má některé znaky podobné rodu *Purgatorius* (Fox et al. 2014). Možná je rod *Pandemonium* příbuzný čeledi *Picrodontidae*, ale jeho taxonomické zařazení je stále nejisté (Fleagle 2013). Podle všeho by mohl rod *Pandemonium* představovat jakýsi archetyp prvních zástupců plesiadapiformních primátů *sensu stricto*, tak jak je vymezujeme bez euprimatimorfních čeledí (Bloch et al. 2007, Fox et al. 2014).



Obr. 4 - Rekonstrukce způsobu života a ekosystému plesiadapiformních (sensu lato) primátů z pozdního Paleocénu severní Ameriky. Skupinka druhu rodu Plesiadapis žere ovoce na stromě, Ignacius pojídá exudáty na kmeni stromu. Zástupce rodu Picrodus se živí nektarem v koruně keře, Chiromoide minor žere semena na zemi a malý zástupce mikrosyopidů loví na zemi hmyz (© Vančata 2013).

Další velmi starobylí zástupci plesiadapiformních primátů jsou téměř 60 milionů let staří *Phenacolemur* a *Niptomomys*, u kterého máme k dispozici i výlitek mozkovny (White et al. 2023). Tento velmi archaický mozek umožňuje hlubší pochopení evoluce mozku nejstarších primátů.

Čeleď *Paromomyidae* představovala také vůbec nejdéle existující a geograficky nejrozšířenější skupinu plesiadapiformních primátů. Známý a poměrně dobře prozkoumaný je rod *Ignacius*, jeho blízký příbuzný žil dokonce daleko za polárním kruhem (Fleagle 2013).

Nejmladší skupinou je čeleď *Microsyopidae*, která vznikla až na konci paleocénu a přežívala ještě v průběhu celého eocénu. Jedná se však o skupinu velmi archaickou, která žila již spolu s nejstaršími skupinami euprimátů (Fleagle 2013).

Podřád Euprimataformes
Polořád Plesiadapoida

Pro plesiadapoidy jsou typické tři premoláry, tři archaické moláry, velmi variabilní chrup, zcela otevřená orbita, velmi úzké dlouhé splanchnocranium s rozsáhlou čichovou oblastí (Fleagle 2013, Godinot 2015). Jasné důkazy o existenci nehtu máme pouze na palci ruky, teoreticky bychom mohli předpokládat drápky na dlouhých prstech ruky a prstech nohy (Obr. 2). Otázkou je, zda je vůbec možné, aby se jednalo o klasické drápky vznikající jako derivát kůže, anebo na ostatních prstech byly archaické pseudodrápky vznikající jako derivát pouze z pokožky, podobně jako u všech euprimátů. Druhá možnost je z hlediska vývojové biologie primátů daleko pravděpodobnější. Navíc věrohodné fosilní doklady týkající se morfologie koncových článků prstů a jejich morfologie nejsou nijak rozsáhlé.

Nejznámější a zřejmě i nejlépe prostudovanou čeledí plesiadapoidů je čeleď *Plesiadapidae* (Fleagle 2013). Nejlépe prozkoumaným a také potravně i velikostně nejvíce diverzifikovaným rodem je rod *Plesiadapis*. Byla to skupina evolučně i ekologicky velmi úspěšná. Existovalo mnoho různých forem plesiadapidů lišících se velikostí i stupněm specializace. Některé jeho druhy byly velikostí dosti malé, jiné patřily mezi největší známé zástupce této skupiny (Boyer et al. 2012, Fleagle 2013, Obr. 4).

Důležitá je čeleď *Carpolestidae*, jejíž zástupci sice představují zajímavě specializovanou skupinu, například měli nápadně velký štítovitý poslední premolár na dolní čelisti a poslední dva premoláry na čelisti horní, avšak jde také o skupinu s relativně pokročilými znaky, zejména na postkraniálním skeletu (Bloch, Boyer 2002, Sargis 2002). Tyto znaky zmíněnou skupinu původně řadily do velmi specializovaných skupin plesiadapiformních primátů, ale výzkumy z poslední doby ukazují, že se jedná o skupinu se znaky podobnými euprimátům a důležitou pro pochopení jejich vzniku (Sargis 2002), byť se jedná velmi pravděpodobně homoplasické, tedy paralelně vniklé u archaických primátů a euprimátů.

Důležitý byl nález čelisti, lebky a skeletu končetin rodu *Carpolestes*, které prokazují určité podobnosti s euprimáty, zejména podobností stavby skeletu končetin a rozvinutou uchopovací schopností autopodia včetně prokazatelné existence palce na nehtu ruky (Bloch, Boyer 2002). Současní badatelé se proto domnívají, že čeledi *Plesiadapidae* a *Carpolestidae* by mohli být, navzdory velkým specializacím chrupu, svými adaptacemi podobné euprimátům, podobně jako zástupci čeledi *Saxonellidae* a prokazují, že by se mohlo jednat o symplesiomorfní znaky plesiadapoidních primátů a euprimátů vniklé při adaptivní radiaci nejstarších primátů (Fleagle 2013).

Zdá se, že morfologie premolárů a molárů plesiadapoidů, byť vykazuje řadu archaických znaků, je podobná euprimátům. Jejich zařazení do skupiny euprimataformních primátů je ale v současné době problematické, protože velmi pravděpodobně by šlo o polyfyletickou skupinu (Bloch et al. 2007, Silcox 2015). Dalším symplesiomorfním znakem je euprimátům podobná *bulla petrosa* a existence nehtu na palci ruky. Vzhledem k redukci zubů není vyloučené, že v původním zubním vzorci plesiadapoidů mohly být i 4 a nikoliv 3 premoláry, ale i v tomto případě by zřejmě šlo o homoplasii (Fleagle 2013).

Tab. 2 - Systematika plesiadapoidních primátů.

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

Pozn. sev. Amer. – severní Amerika

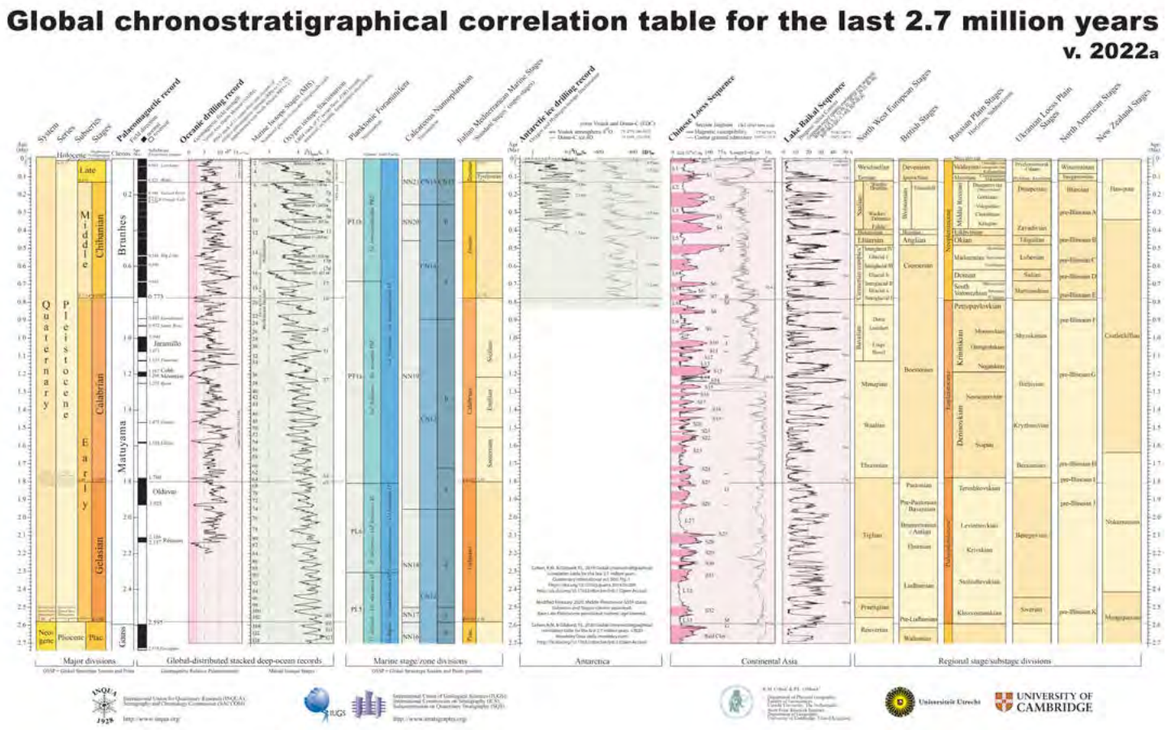


Schéma 2 - Mezinárodní stratigrafické schéma – druhohory až čtvrtohory (Cohen et al. 2023).

Polořád Strepsirrhina – miniřád Adapiformes – první nepochybní strepsirrhyní primáti
Nejstarší zástupci euprimátů

První „poloopice“, adapoidní primáti, se objevují zhruba mezi 55 a 50(45) miliony lety v Severní Americe, Evropě i Asii (Fleagle 2013, Godinot 2015). Podle genetických analýz právě v tomto období mohly poloopice osídlit Madagaskar (Poux et al. 2005).

Adapoidní primáti byli svojí stavbou těla do jisté míry podobní lemurům vyskytovali se od 50 milionů let především území dnešní severní Ameriky a Evropy v období od raného do pozdního eocénu. Adapoidní primáti měli čtyři zuby třenové, dlouhé čelisti, relativně malé očnice, malé řezáky a relativně velké špičáky (Fleagle 2013). Stoličky měly často střižné lišty, tedy specializaci na méně kvalitní rostlinnou potravu, možná listy. Malé očnice naznačují denní způsob života. Zadní končetiny byly delší než přední, a zřejmě převažovala stromová kvadrupedie. Na nohou i rukou byly nehty, palec byl schopný opozice a měl dobré uchopovací schopnosti. Adapiodi byli poměrně velcí, mohli dosahovat hmotnosti až 7 kg.

První primáti, kteří mají všechny znaky důležité pro zařazení skupiny do řádu *Primates*, se objevují ve svrchním paleocénu (Chaimanee et al. 2024). Mezi nejstarší reprezentanty patří paleocenní rod *Altiatlasius* a některé další nálezy primátů z paleocénu Asie (Fleagle 2013, Chaimanee et al. 2024) například rod *Altanius* pocházející z nejstaršího eocénu Mongolska a 56 milionů let starý druh *Archicebus achilles* (Ni et al. 2013, Perkins 2013) z východoasijské desky Laurasie z Číny (Obr. 5). Nálezy těchto fosilních primátů jsou zatím velmi fragmentární, zdá se však, že rod *Altanius* je nejstarším známým reprezentantem haplorrhinních, vyšších, primátů. Podle všeho však oba nálezy reprezentují vrcholové skupiny dvou evolučních linií primátů, *Strepsirrhina* – tzv. poloopic a *Haplorrhina* – vyšších primátů – nártounovitých a antropoidů (Chaimanee et al. 2024).

Oba nálezy reprezentují vrcholové skupiny tzv. neviditelných linií (ghost lineages), tedy linií, které buď nejsou podpořené fosilními nálezy, nebo je zatím neumíme v současném fosilním záznamu detekovat. Tedy v případě haplorrhinních primátů nejsme schopni popsat kmenovou skupinu takových druhů. Zcela jiná je situace v případě *Archicebus achilles*, který je dobře doložen fosilními nálezy, nicméně původ obou skupin se komplikuje paleobiogeograficky. *Strepsirrhina* velmi pravděpodobně vznikli v Laurasii, *Haplorrhina* pak pravděpodobně pocházejí z některé z částí Gondwany – v Africe nebo Indo (pakistánsko)-madagaskarské části Gondwany (srov. Miller et al. 2005).

Interpretace takového biogeografického původu hlavních skupin moderních primátů však není vůbec jednoznačná. Pokud bychom totiž takovou teorii přijali, velmi by se tím zkomplikovalo vysvětlení kolonizace Madagaskaru strepsirrhiními primáty a také téměř jistý laurasijský původ nártounovitých.



Obr. 5 - Archicebus achilles – klíčový nález 55 milionu let starého vyššího haplorhiního primáta z Číny; rekonstrukce skeletu, vzhledu a vlastní nález kostry rodu Archicebus (archiv autora).

Vznik a obecná charakteristika miniřádu Adapiformes
Postavení adapiformních primátů ve fylogenezi a jejich srovnání s nejstaršími haplorrhinními skupinami

Nejstarší známou skupinou strepsirrhinních euprimátů jsou adapiformní primáti (Tab. 3). I když je řadíme do podřádu *Prosimii*, od současných poloopic se lišili v řadě důležitých znaků, ať už jde o morfologii zubů a chrupu, tak srostlou mandibulou i stavbou skeletu trupu a končetin (Fleagle 2013). Strepsirrhyní a haplorrhinní primáti se na samém počátku třetihor začali diferencovat na dvě ekologicky i biogeograficky rozdílné skupiny, nadčeledi *Adapoidea* (*Prosimii*) a *Omomyioidea* (*Tarsiiformes*) (Godinot 2015).

Obě skupiny se významně lišily stavbou lebky, velikostí i celkovou stavbou těla, způsobem života a v neposlední řadě také počtem premolárů (Fleagle 2013).

Omomyioidea (srov. Fleagle 2013, Godinot 2015) mají, kromě nejstarších druhů rodu *Teilhardina*, o jeden premolár méně, tedy pouze tři třenové zuby. Mají také některé zvláštní znaky, například kombinaci poměrně moderní morfologie kostěného ucha a nesrůstající metopický šev na lebce a mandibulární symfýzu spolu se zvětšenou velikostí očnice.

Na rozdíl od archaických primátů nemá ani jedna z uvedených nadčeledí, a ani žádný z jejich zástupců, redukovaný počet zubů, s výjimkou už zmíněného prvního premoláru, u většiny omomyoidů. Celkově mají obě skupiny ještě řadu starobylých znaků, které se u moderních primátů nevyskytují (Fleagle 2013). Tyto sdílené znaky mají podle všeho symplesiomorfní charakter a začaly se formovat u společných předků obou skupin, poloopic a „vyšších“ primátů, v křídě (Silcox, López-Torres 2017, Wu et al. 2017).

Nadčeleď *Adapoidea* je možno do jisté míry pokládat za předky moderních poloopic v širokém slova smyslu a nadčeleď *Omomyoidea* za předchůdce nártounů, a snad i za vzdálené příbuzné vyšších primátů (Fleagle 2013). Ale i v tomto případě, tedy v případě nártounovitých a antropoidních primátů může jít o symplesiomorfní znaky vzniklé u archaických haplorrhinních primátů.

V současné době neexistují přesvědčivé fosilní doklady, které by prokazovaly jejich jednoznačnou fylogenetickou vazbu na moderní poloopice v případě adapoidů nebo vyšší primáty v případě omomyoidů (Fleagle 2013).

U nejstarších zástupců obou skupin stále převažují velmi starobylé znaky, které prokazují, že vznik moderních forem primátů musíme předpokládat až mnohem později, a to ve středním, nebo i svrchním, eocénu. Evidentně se jedná o kmenové zástupce obou skupin, kteří prošli na počátku třetihor adaptivní radiací (Chaimanee et al. 2024).

Přesto je dnes nepochybné, že *Adapoidea* jsou součástí skupiny strepsirrhiních primátů, zatímco *Omomyoidea* reprezentují haplorrhinní primáty. Jsou však obecně příbuzní nártounům a jejich přímá příbuznost k antropoidním primátům vůbec není jednoznačná. V případě fylogeneze antropoidních primátů však stále zůstává mnoho nejasností a některé nové nálezy archaických antropoidů z jihovýchodní Asie mají znaky prokazující možnou příbuznost k adapidům (Chaimanee et al. 2024).

Jisté je, že antropoidní primáti vznikli mnohem dříve než v eocénu, a vše ukazuje na to, že se strepsihrrinní a haplorrhinní primáti vyvíjeli paralelně přinejmenším od pozdní křídy. Proto je pro některé nálezy obtížné stanovit fylogenetické vztahy, protože obě skupiny ještě nebyly výrazně diferencované (Fleagle 2013, Chaimanee et al. 2024). Proto čas od času jsou některé nálezy považovány za poloopice a později se ukáže, že se jedná o starobylé vyšší primáty.

Nejstarší známí zástupci obou skupin, *de facto* fylogeneticky nezávislých, například rody *Donruselia* a *Cantius* z nadčeledi *Adapoidea* a rody *Teilhardina* a *Steinius* z nadčeledi *Omomyoidea*, jsou toho dobrým příkladem (Fleagle 2013).

Mají totiž některé podobné znaky a rod *Teilhardina* dokonce měl, jako jediný ze zástupců nadčeledi *Omomyoidea*, také čtyři premoláry, tak jako je mají adapoidi. Uvedené podobnosti jsou většinou podle všeho homoplasie, znaky vzniklé v obou skupinách paralelně (Fleagle 2013, Chaimanee et al. 2024).

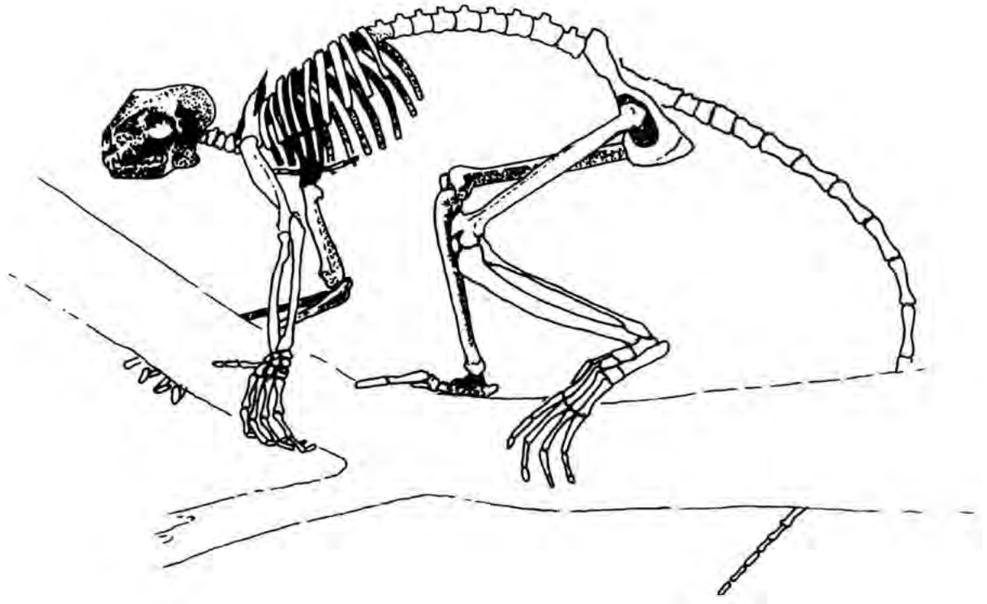
Nové nálezy poměrně úplného skeletu druhu *Teilhardina asiatica* (55 milionů let stará) však prokazují blízkou příbuznost s nejstaršími euprimáty (Chester et al. 2019), a také to, že vrcholoví euprimáti skutečně vznikli nejpozději mezi 65 a 60 miliony lety, tedy na samém konci křídy (Silcox, López-Torres 2017, Wu et al. 2017). Problémem ovšem je, že američtí zástupci rodu *Teilhardina* mají pouze 3 premoláry. V současné době byl vytvořen paleobiogeografický model možné migrace rodu *Teilhardina* z Asie přes Evropu do severní Ameriky (Morse et al. 2018).

Mezi oběma skupinami existuje tolik podstatných rozdílů a paralelně, homoplasicky, vzniklých znaků, například ve velikosti i morfologii jednotlivých typů zubů i ve stavbě postkraniálního skeletu. Proto je třeba obě skupiny řadit do různých pořádů primátů, *Strepsirrhina* (*Adapoidea*) a *Haplorrhina* (miniřád *Tarsiiformes*, nadčeleď *Omomyoidea*), které jsou minimálně příbuzné a prakticky fylogeneticky nezávisle vzniklé skupiny (Fleagle 2013, Chaimanee et al. 2024).

Miniřád Adapiformes
Nadčeleď Adapoidea

Adapoidní primáti (Tab. 3) byli svojí stavbou těla do jisté míry podobní lemurům (srov. Fleagle 2013, Vančata 2003 b) a obývali především území dnešní severní Ameriky a Evropy. Byli však nalezeni také v Africe a Asii, a to v období od raného do pozdního eocénu; jedna skupina přežívala na indickém subkontinentu až do svrchního miocénu (Fleagle 2013). Všichni adapoidní primáti (Fleagle 2013) měli ještě čtyři premoláry. Adapoidi měli dlouhý „čumák“, přesněji dlouhé čelisti, relativně malé očnice, nesrostlý *anulus tympanicus*, malé řezáky a relativně velké špičáky. Stoličky měly často střižné lišty, takže jejich potravní spektrum se mohlo podobat některým hulmanovitým primátům. Malé orbity zase naznačují, že tato skupina žila primárně denním způsobem života.

Zadní končetiny byly delší než přední, v lokomočním repertoáru zřejmě převažovala stromová kvadrupedie (Obr. 6). Na nohou i rukou byly nehty, palec byl schopný opozice a měl dobré uchopovací schopnosti. Adapiodi byli poměrně velcí, zřejmě dosahovali hmotnosti až 7 kg, a byli nepochybně větší než příslušníci nadčeledi *Omomyoidea*.



Obr. 6 - Rekonstrukce kostry adapoidního strepsirrhinního primáta z rodu Smilodectes, čeleď Adapidae. Adapoidea (typické znaky): Lebka: malé řezáky a velké špičáky, dlouhé čelisti, malé očnice, anulus tympanicus; mnoho střižných lišt na premolárech a molárech; Končetiny: výrazné plošky na nehty na koncovém článku prstů (© Vančata 2013).

Do nadčeledi *Adapoidea* (Fleagle 2013) řadíme dvě čeledi, *Notharctidae* a *Adapidae*, které žily v eocénu a na počátku oligocénu a čeleď *Sivaladapidae*, objevující se až v miocénu indického subkontinentu (Fleagle 2013, viz Tab. 2). Zástupci starší eocenní čeledi, čeledi *Notharctidae*, žili převážně na území dnešní severní Ameriky a Evropy. Mladší zástupci této skupiny, řazení obvykle do čeledi *Adapidae*, pocházejí převážně z Evropy, výjimečně však byli nalezeni také v Africe a Asii.

Čeleď *Notharctidae* lze systematicky rozdělit na dvě biogeograficky poměrně odlišné podčeledi *Notharctinae* a *Cercamoninae* (*Protoadapidae*) (Fleagle 2013).

Notharctinae byli čistě americkou skupinou a jejím nejstarším zástupcem, který měl ještě čtyři premoláry, byl rod *Cantius* (Fleagle 2013). Jednalo se o poměrně velkého primáta (viz tabulka 2), který žil v raném eocénu. Mezi další významné rody (Fleagle 2013) patří i poněkud mladší rod *Smilodectes* (obr. 6), který žil ve spodním i středním eocénu severní Ameriky. Známe velmi dobře nejen stavbu lebky rodu *Smilodectes*, ale i postkraniálního skeletu. Stejně jako v případě ostatních adapoidů se jednalo o středně velkého primáta s lemurům podobnou stavbou těla. Dalším typickým zástupcem byl středně eocenní rod *Notharctus*, podobný rodu *Smilodectes*, ale mnohem větší; některé jeho druhy mohly dosahovat hmotnosti přes 6 kg (Fleagle 2013).

Zástupci podčeledi *Cercamoninae* (*Protoadapinae*) byli menší než *Notharctinae*, ale obývali mnohem větší území. Kromě velkého množství druhů známých z evropského regionu známe i nálezy z Afriky, Asie i ze severní Ameriky (Fleagle 2013). Pokud nebudeme počítat velmi archaický rod *Cantius*, pak nejstarším zástupcem skupiny je rod *Donrussellia* z evropského spodního eocénu. Má stejně jako rod *Cantius* čtyři premoláry, ale je ve srovnání s rodem *Cantius* mnohem menší (viz Tab. 2). Mezi nejdůležitější rody této podčeledi patří rod *Protoadapis* ze spodního a středního eocénu Evropy a americký svrchně eocenní rod *Mahgarita*. Rody *Pronycticebus* a *Godinotia* tvoří izolovanou linii, která může být spojována s archaickými formami notharctidů. Třetí skupinu cercamoniinů tvoří *Agerinia*, *Periconodon* a *Darwinius*. V pařížské pánvi se hojně vyskytuje nový zatím taxonomicky blíže neurčený druh, který je blízce příbuzný rodům *Agerinia* a *Periconodon* a také blízce příbuzný rodu *Darwinius* (Herbomel, Godinot 2011).

Mezi vůbec nejvýznamnější nálezy eocenních primátů patří nálezy z německé lokality **Messel**, ze které známe i obsah střev eocenních primátů. Nejdůležitější je nález prakticky kompletního skeletu druhu *Darwinius masillae*, který poskytl nové do té doby neznámé informace o stavbě lebky i postkraniálního skeletu eocenních strepsirrhinních primátů (Franzen et al. 2009).

Zcela evropskou a také nejznámější skupinou nadčeledi *Adapoidea* je čeleď *Adapidae* (Fleagle 2013). Jednalo se o lemurům podobné svrchně eocenní primáty. Nejznámějším je rod *Adapis,* jehož druh *Adapis parisiensis* patří mezi nejznámější a nejlépe prozkoumané eocenní primáty.

Charakteristická je nízká a velmi široká lebka, zuby s typickými velmi dobře patrnými střižnými lištami a velmi zřetelné otisky žvýkacích svalů na čelistech. Zástupci rodu *Adapis* byli velmi pravděpodobně listožraví primáti. Některé znaky na postkraniálním skeletu jsou podobné outloňům a potům (viz Vančata 2003 a). Byli popsáni i další rody příbuzné rodu *Adapis*, například *Leptadapis*, *Magnadapis*, *Cryptadapis* a *Microadapis* (Godinot 2015, Fleagle 2013).

Samostatnou skupinu tvoří starobylejší podčeleď *Caenopithecinae*, která se vyskytovala v Evropě, severní Americe, Africe a pravděpodobně i v Asii. Typickými zástupci byli evropský *Caenopithecus* a *Microadapis*, afričtí *Aframonius* a *Afradapis*, severoamerické rody *Mahgarita* a *Mescalerolemur*, a možný asijský zástupce *Adapoides troglodytes*. Není ale vyloučeno, že tato podčeleď je polyfyletická (Fleagle 2013).

Další, ale zcela odlišnou, skupinou jsou miocenní *Sivaladapidae*, jediní zástupci podřádu, kteří přežili ekologické a klimatické změny v oligocénu (Fleagle 2013). Tuto skupinu však známe pouze z miocénu indického subkontinentu.

Tab. 3 - Systematika miniřádu Adapiformes – nadčeleď Adapoidea (podrobnější systematika - Godinot 2015)

Systematické. skupiny.	Rod	Perioda	Výskyt	Hmotnost gramy	Zubní vzorec
Notharcidae					
Notharcinae	Cantius	raný eocén	sev. Am.	1100-3000	2.1.4.3/2.1.4.3
	Copelemur	raný eocén	sev. Am.	1300-3600	2.1.4.3/2.1.4.3
	Notharctus	střední eocén	sev. Am.	4200-6900	2.1.4.3/2.1.4.3
	Smilodectes	raný – střední eocén	sev. Am.	2600	2.1.4.3/2.1.4.3
	Pelycodus	raný eocén	sev. Am.	4500-6300	2.1.4.3/2.1.4.3
	Hesperolemur	střední eocén	sev. Am.	4000	
Cercamoniinae	Donrussellia	raný eocén	Evropa	210-730	
	Protoadapis	raný – střední eocén	Evropa	870-3000	2.1.4.3/2.1.4.3
	Europolemur	střední – pozdní eocén	Evropa	1500	2.1.4.3/2.1.4.3
	Periconodon	střední eocén	Evropa	250-920	
	Caenopithecus	pozdní eocén	Evropa	3500	2.1.4.3/2.1.4.3
	Darwinius	střední eocén	Evropa	650–900	2.1.4.3/2.1.4.3
	Pronycticebus	střední – pozdní eocén	Evropa	1000	2.1.4.3/2.1.4.3
	Cercamonius	pozdní eocén	Evropa	4000	2.1.4.3/2.1.4.3
	Anchomomys	střední – pozdní eocén	Evropa	160	2.1.4.3/2.1.4.3
	Huerzeleria	pozdní eocén	Evropa	190	
	Buxella	střední eocén	Evropa	580	
	Agerinia	střední eocén	Asie		
	Panobius	? raný – střední eocén	Asie	130	
	Mahgarita	pozdní eocén	sev. Amer.	700	2.1.4.3/2.1.4.3
	Djebelemur	raný eocén	Afrika	100	
	Aframonius	pozdní eocén	Afrika	1600	
	Omanodon	raný oligocén	Arábie	100	
	Shizarodon	raný oligocén	Arábie	200	
	Wadilemur	pozdní eocén	Afrika		
incertae sedis					
	Azibius	eocén	Afrika	120	
	Hoanghonius	eocén	Asie	700	
	Lushius	pozdní eocén	Asie	2900	???
	Rencunius	střední eocén	Asie	700	
	Wailekia	eocén	Asie	2000	
Adapidae					
Adapinae	Adapis	pozdní eocén – raný oligocén	Evropa	1500	2.1.4.3/2.1.4.3
	Cryptadapis	pozdní eocén	Evropa	2500	
	Microadapis	pozdní eocén	Evropa	600	2.1.4.3/2.1.4.3
	Leptadapis	pozdní eocén – raný oligocén	Evropa	1300-4000g	2.1.4.3/2.1.4.3
	Adapoides	eocén	Asie	500	
Sivaladapidae					
Sivaladapinae	Indraloris	pozdní miocén	Asie	2500	
	Sivaladapis	pozdní miocén	Asie	2700	
	Sinoadapis	pozdní miocén	Asia	4450	
Galagidae					
	Progalago	raný miocén	Afrika	1000	
	Komba	raný – střední miocén	Afrika	125-1000g	
	Galago	pliocén – současnost	Afrika	200-700g	
Lorisidae					
	Mioeuoticus	raný miocén	Afrika	300	
	Nycticeboides	pozdní miocén	Asie	500	
Plesiopithecidae					
	Plesiopithecus	pozdní eocén	Afrika		

Položád Haplorrhina
Podřád Omomyiformes
Miniřád Tarsiiformes
Nadčeleď Omomyoidea

Omomyoidní primáti (Tab. 4) se stavbou těla i velikostí obecně nejvíce podobali kombám nebo nártounům (Fleagle 2013). Podle známých fosilních nálezů byli mnohem menší než jejich adapoidní současníci. Až na jedinou čistě evropskou skupinu, čeleď *Microchoeridae*, obývali zástupci této nadčeledi především území dnešní severní Ameriky. Pro jejich lebku byl typický krátký „čumák“, tedy zkrácená maxilla, premaxilla a mandibula, velké očnice a kostěný zvukovod (Fleagle 2013, obr. 6). Podle mnoha autorů (Godinot 2015) jsou omomyoidní primáti řazeni, spolu s nártouny, do samostatného miniřádu *Tarsiiformes*. To podporují i výzkumy původu uzavřené očnice a postorbitálního zúžení (Rasmussen 2007), které naznačují, že obě struktury vznikly u nártounů a antropoidů paralelně, a to z jiných lebečních struktur. U nártounů z maxilly a kosti klínové, a u antropoidů primárně z kosti jařmové.

Obě zmíněné skupiny primátů známé z řady eocenních lokalit se evidentně vyvíjeli paralelně téměř od samého počátku vzniku vyšších primátů. Je tedy zřejmé, že vyšší primáti nejsou blízce příbuzní poloopicím (Bloch et al. 2007, Godinot 2015). Mají s nimi pouze společného předka, který se objevil v průběhu střední svrchní křídy. Blízká systematická a fylogenetická příbuznost nártounů a antropoidů je stále předmětem vědeckých diskusí, které vycházejí nejen z fylogenetických, ale také z paleobiogeografických studií (Chaimanee et al. 2024). Zůstává tedy otázkou, zda je systematické postavení omomyoidů skutečně tak blízké dnešním nártounům, jak se dříve předpokládalo (Fleagle 1998).

Někteří autoři považují za charakteristický znak omomyoidů také nesrostlé šupiny kosti čelní a nedokončenou fúzi mandibuly, tedy znaky, které nacházíme u velké části doposud známých druhů nadčeledi *Omomyoidea* (Fleagle 2013). Oba tyto znaky jsou však poměrně variabilní a jejich fylogenetická i systematická interpretace je problematická. Omomyoidi měli velké řezáky a malé špičáky, moláry měly buď ostré vysoké hrbolky anebo byly relativně ploché (Godinot 2015). To by ukazovalo adaptaci na kvalitní, vysoce kalorickou, ale strukturálně rozdílnou potravu, především různé formy hmyzu nebo ovoce.

Poměrně velké očnice u některých druhů by mohly naznačovat, že omomyoidi mohli být původně přizpůsobeni k převážně nočnímu způsobu života (Fleagle 2013). Analogie se současnými poloopicemi je však do jisté míry zavádějící, protože většina lemurů jsou převážně denní primáti, a přesto u nich nacházíme stále *tapetum lucidum* (to ostatně existuje i u převážně denních šelem, nebo kopytníků) a další znaky související s možným nočním způsobem života jejich předků. Vyšší primáti byli podle všeho od počátku původně denní. Zvětšení očnic, navíc dost neprůkazné, samo o sobě není důkazem pro noční způsob života. Velikost očnic omomyidů je navíc relativně menší než u nočních poloopic nebo nártounů. Další otázkou je, zda se některé ze skupin nespecializovaly podobně jako mirikiny, tedy nestaly se oportunistickými nočními primáty (Vančata 2003 b).

Charakteristiky postkraniálního skeletu, například dlouhé zadní končetiny, a zejména dlouhý nárt, naznačují, že se mohlo jednat o dobré skokany (Fleagle 2013). Nakolik však tuto schopnost využívali všichni omomyoidi nevíme, protože fosilních nálezy postkraniálního skeletu vhodných pro funkční analýzy různých skupin omomyidů jsou nečetné. I kdyby bylo nálezů kostí končetin a trupu omomyidů dostatečně početné, pak biomechanické předpoklady samy o sobě ještě neznamenají, že schopnost bude plně využívána všemi druhy takto adaptované skupiny.

Nadčeleď *Omomyoidea* je tvořena především dvěma čeleděmi, severoamericko-africko-asijskou čeledí *Omomyidae* s velkým počtem rodů a s velmi rozmanitými adaptacemi, a evropskou poměrně specializovanou čeledí *Microchoeridae*, tvořenou několika málo rody (Fleagle 2013). Obě čeledi se objevují už v nejstarším eocénu, velmi úspěšně se rozvíjely v průběhu celého eocénu a přežívaly až do spodního oligocénu.

Paleoekologické a morfologické analýzy naznačují, že omomyidé měli jako skupina nižší hmotnost ve srovnání se strepsirrhinními adapidy (srov. Tab. 3 a 4). Z toho by se mohlo usuzovat na odlišné ekologické adaptace obou eocenních nadčeledí primátů, a to i z hlediska způsobu života obou skupin. I tyto rozdíly ve velikosti těla by mohly svědčit o převážně nočním způsobu života omomyidů a denním způsobu života u adapidů.

Nezbytným předpokladem pro takové tvrzení by bylo, že se poloopice a vyšší primáti vyvíjely převážně sympatricky, ve společenstvech nebo komunitách.

O tom však zatím neexistují žádné přesvědčivé fosilní doklady, navíc obě skupiny se dosti lišili v biogeografických parametrech, takže významnější sympatrie není příliš pravděpodobná. Mohly být i významné rozdíly i v charakteru potravních zdrojů, například pohyblivý hmyz a malé ovoce na tenkých větvích u omomyidů. To by odpovídalo i předpokládanému rozvoji barevného vidění u vyšších primátů z bichromatického na trichromatické (Lucas at al. 2007).

Nejstarobylejší skupinu podřádu *Omomyiformes* tvoří velmi archaická čeleď *Teilhardinidae.* Rod *Teilhardina* má ještě 4 premoláry, přinejmenším některé z jeho nestarších druhů (např. *T. belgica*, *T. asiatica*). Podle současných poznatků byl rod *Teilhardina* značně rozšířený a žil před 55 až 50 miliony lety v asijském, evropském, a nakonec i v severoamerickém regionu (Dagosto et al. 2018, Morse e al. 2019). Dalším representantem této velmi starobylé skupiny by mohl být raně eocenní rod *Baataromomys* z Mongolska.

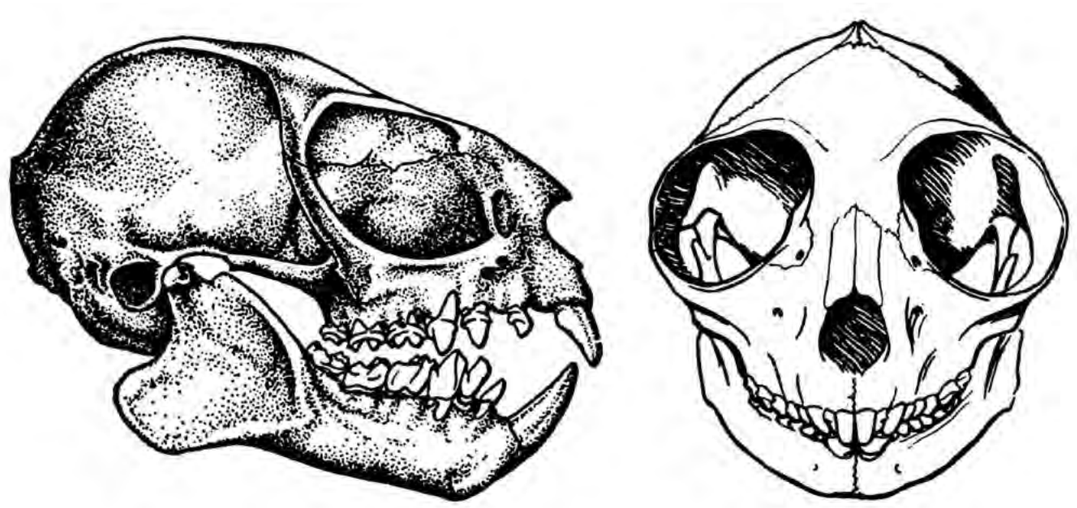
Čeleď *Omomyidae* tvoří dvě poměrně odlišné skupiny (Fleagle 2013): archaická podčeleď *Anaptomorphinae*, kam je někdy řazen i velmi starobylý rod *Teilhardina* a pokročilejší podčeleď *Omomyinae*.

Mezi nejlépe prostudované rody podčeledi *Anaptomorphinae* patří rody *Tetonius* (Obr. 7) a *Absarokius*. Mimo lebek obou druhů známe i celou řadu nálezů postkraniálního skeletu rodu *Absarokius*, které jsou v mnohém podobné současným nártounům.

Zástupci podčeledi *Omomyinae*, kde mezi nejdůležitější zástupce patří rody *Omomys*, *Shoshonius*, *Rooneyia* a *Macrotarsius*, jsou v mnoha znacích na lebce a komplexech postkraniálního skeletu evolučně pokročilejší (Fleagle 2013).

Výjimkou je spodně eocenní rod *Steinius*, který má velmi archaické anaptomorfinům podobné znaky. *Omomyinae* byly velikostně i ekologicky výrazně diferencovanou skupinou. Není vyloučeno, že omomyoidi nahradili v průběhu středního eocénu anaptomorfiny.

Zástupci nadčeledi *Omomyoidea* byli nalezeni i v Asii a Africe (Godinot 2015). Mezi nejlépe popsané patří rod *Kohatius*, který žil ve středním a svrchním eocénu východní Asie (Čína), dále pak středně eocenní rody *Asiomomys* and *Macrotarsius*.



Obr. 7 - Lebky dvou zástupců omomyoidních haplorrhinních primátů – rod Tetonius (vlevo), rod Necrolemur (vpravo), čeleď Omomyidae Omomyoidea (typické znaky) – Lebka: Velké řezáky a malé špičáky, krátké čelisti, velké očnice, tuba auditiva; Malé druhy – zahrocené hrbolku na molárech, velké fylogeneticky mladší druhy – ploché moláry; Končetiny: prodloužený nárt (© Vančata 2013).

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

Tab. 4 - Systematika miniřádu Adapiformes – nadčeleď Omomyoidea (detailní systematika - Godinot 2015).

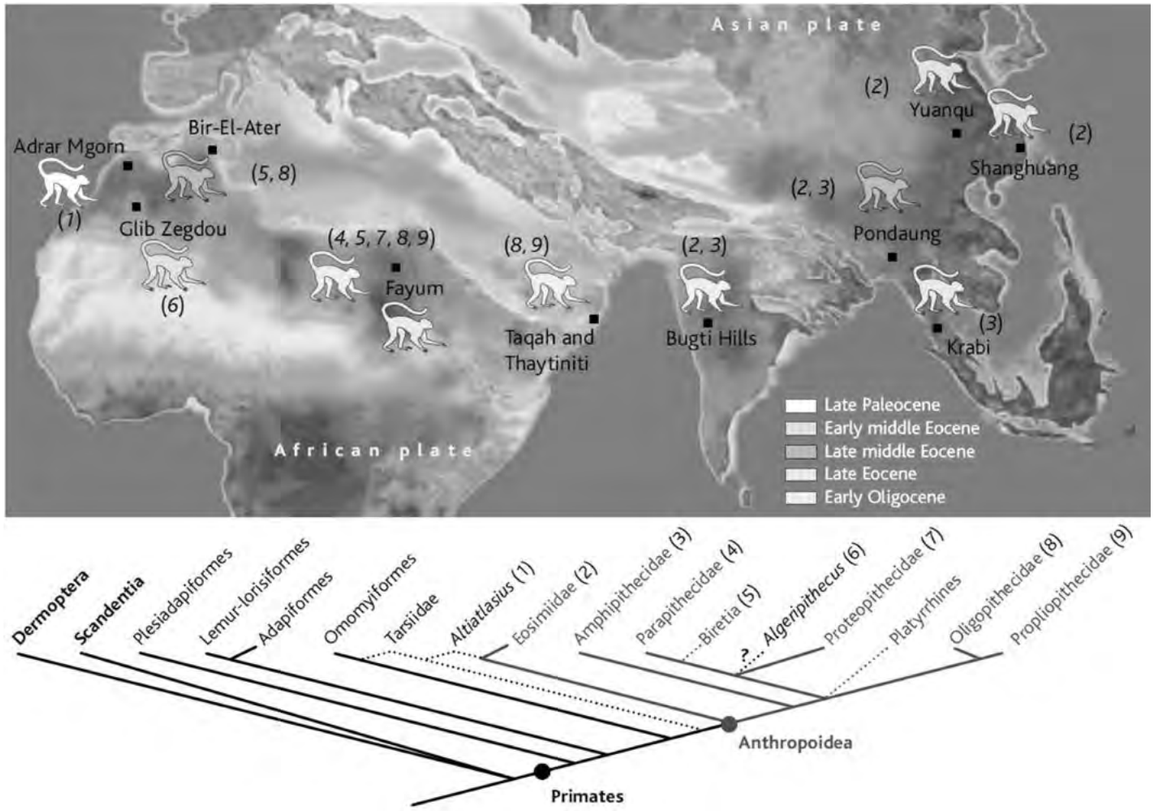
Omomyioidea	Rod	Perioda	Výskyt	Hmotnost	Zubní vzorec
Teilhardinidae	Teilhardina	raný eocén	Asie, sev. Amer., Evropa	110	?/2.1.3-4.3
Anaptomorphidae Anaptomorphini					
	Anaptomorphus	střední eocén	severní Amerika	160-465g	2.1.?2.3/2.1.2.3
	Gazinius	střední eocén	severní Amerika	740	2.1.3.3/2.1.2.3
	Tetonius	raný eocén	severní Amerika	100-290g	2.1.3.3/2.1.3.3
	Pseudotetonius	raný eocén	severní Amerika	170	?/1.1.2.3
	Absarokius	raný – střední eocén	severní Amerika	200-500g	2.1.3.3/2.1.2-3.3
	Tatrmany	raný eocén	severní Amerika	160	
	Strygohysis	střední eocén	severní Amerika	450	2.1.3.3/2.1.2.3
	Aycrossia	střední eocén	severní Amerika	275	2.1.3.3/2.1.3.3
Trogolemurini	Trogolemur	střední – pozdní eocén	severní Amerika	75	?/2.1.2.3
	Sphacorhysis	střední eocén	severní Amerika	140	
	Anemorhysis	raný eocén	severní Amerika	110	
	Tetonoides	raný eocén	severní Amerika	80	2.1.3.3/2.1.3.3
	Arapahovius	raný miocén	severní Amerika	130-290g	2.1.3.3/2.1.3.3
	Chlororhysis	raný miocén	severní Amerika	165	
Washakiini	Washakius	střední – pozdní eocén	severní Amerika	155	2.1.3.3/2.1.3.3
	Shosonius	raný – střední eocén	severní Amerika	160	
	Dyseolemur	pozdní eocén	severní Amerika	165	?/2.1.3.3
	Loveina	raný eocén	severní Amerika	130	?/2.1.3.3
Omomyidae					
Omomyinae					
Omomyini	Omomys	střední eocén	severní Amerika	245	2.1.3.3/2.1.3.3
	Chumashius	pozdní eocén	severní Amerika	295	?/2.1.3.3
	Steinius	raný eocén	severní Amerika	360	
Uintaniini	Uintonius	? raný eocén	severní Amerika	160	?/2.1.3.3
	Jemezius	raný eocén	severní Amerika	155	
Macrotarsini	Macrotarsius	pozdní eocén – raný oligocén	sev. Am., Čína	1620-2520g	?/2.1.3.3
	Hemiacodon	střední eocén	severní Amerika	1005	?/2.1.3.3
	Yaquius	střední eocén	severní Amerika	2160	
Ourayini	Ourayia	pozdní eocén	severní Amerika	1150-2170g	2.1.3.3/2.1.3.3
	Wyomomys	střední eocén	severní Amerika	520	
	Ageitodendron	střední eocén	severní Amerika	840	
	Utahia	pozdní eocén	severní Amerika	95	
	Stockia	pozdní eocén	severní Amerika	475	
	Chipetaia	střední eocén	severní Amerika	1015	
	Asiomomys	? raný eocén	Čína	475	
incertae sedis	Ekgmowechshala	pozdní oligocén	severní Amerika	1870	?/2.1.3.3
Microchoeridae					
	Nannopithecus	raný – střední eocén	Evropa	160	2.1.3.3/2.1.2.3
	Pseudoloris	střední – pozdní eocén	Evropa	70	
	Necrolemur	pozdní eocén	Evropa	305	2.1.3.3/2.1.2.3
	Microchoerus	pozdní eocén – raný oligocén	Evropa	560-1775g	2.1.3.3/2.1.2.3
incertae sedis	Rooneyia	pozdní eocén	severní Amerika	1495	2.1.2.3/?
	Kohatius	raný – střední eocén	Asie	170	

Tarsiidae					
	Afrotarsius	raný oligocén	Afrika	150	
	Tarsius	eocén – současnost	Asie	50	
	Xanthorysis	eocén	Asie	75	

Mezi zástupci adapoidních a omomyoidních primátů existuje řada důležitých morfologických i fylogenetických rozdílů. Z těchto důvodů jsou řazeni většinou paleontologů a paleoprimatologů do rozdílných pořádů primátů, *Strepsirrhina* (*Adapoidea*) a *Haplorrhina* – Tarsiiformes *(Omomyoidea*). Podrobná morfologická a paleobiogeografická analýza obou skupin vylučuje jakoukoliv jejich fylogenetickou příbuznost.

Jedním z argumentů je i jistá příbuznost omomyoidních primátů a současných nártounů, což je také příhodným argumentem pro vyčlenění nártounů do samostatného miniřádu primátů (Fleagle 2013, Vančata 2013). Podrobné analýzy skupiny *Tarsiiformes* však prokazují, že blízká příbuznost nártounů a omomyidů zdaleka není jednoznačná, i díky některým fylogeneticky významným odlišným znakům. Kromě toho jsou současní nártouni specializovaní na noční způsob života a insektivorii, zatímco omomyoidi byli velmi ekologicky diversifikovanou skupinou.

Navíc je třeba odpovědět na otázku, zda jsou vyšší primáti vůbec blízce příbuzní nártounů a poloopic, tedy skupin, které se vyvíjely v prostoru Laurasie. Je tedy velmi pravděpodobný paralelní vývoj prosimií, omomyidů – nártounů a antropoidních primátů, a oddělení obou linií už minimálně ke konci křídy (obr. 1). V zásadě je možný i paralelní vývoj znaků, tedy homoplasie, u nártounů a antropoidů.



Obr. 8 - Mapa rozšíření raných antropoidů od paleocénu do eocénu – detaily viz kladogram ve spodní části obrázku. Na obrázku je dobře vidět, že Asijská s Africkou deskou byly v tomto období odděleny velkou plochou oceánů a faunální výměna nebyla již možná. Tedy asijské i africké skupiny haplorrhinních primátů se musely vyvíjet nezávisle (© Vančata 2013).

Vznik a raná evoluce vyšších primátů- miniřád Anthropoidea

Vznik antropoidních primátů a jejich evoluce v eocénu a oligocénu

Antropoidní primáti, jejich původ a evoluce raných forem vyšších primátů

Poslední skupina, vyšší primáti, antropoidi (*Anthropoidea*) se ve fosilním záznamu objevuje na samém počátku třetihor, ale vznikli již v mladší křídě, minimálně před 75 miliony let (Chaimanee et al. 2024, Silcox, López-Torres 2017). Nevíme však, kde, kdy a jak podřád *Anthropoidea* vznikl. Dá se předpokládat, že v oblasti dnešní Afriky, tedy na africké desce prakontinentu Gondwana. Není možno zcela vyloučit ani její vznik ve východní části prakontinentu Laurasie. Vzhledem k poloze obou prakontinentů ve starších třetihorách byla migrace mezi Asií – Laurázií a Afrikou – Gondwanou nepravděpodobná, a protože evoluce antropoidních primátů z počátku jednoznačně probíhala v oblasti dnešní Afriky a mediteránu (Fleagle 2013), je jejich asijský původ nepravděpodobný. Malí primáti s rychlým metabolismem prakticky nemohli překonat tisíce kilometrů oceánu mezi oběma prakontinenty (Obr. 8).

K takové migraci by muselo dojít už před koncem křídy, a pro možnost takové migrace neexistují žádné přesvědčivé fosilní ani paleobiogeografické doklady. Tomu nasvědčují i nejstarší nálezy potenciálních kmenových antropoidů, 57 milionů let starý *Altiatlasius* ze severní oblasti africké desky Gondwany a 56 milionů let starý *Archicebus achilles* z východoasijské desky Laurasie (Chaimanee et al. 2024).

Zatímco africký *Altiatlasius* je pravděpodobně velmi archaickým vyšším primátem (Godinot 2015), u asijského druhu *Archicebus achilles* je situace mnohem složitější. Jedná se totiž o velmi dobře zachovalý a prakticky kompletní skelet primáta, který by mohl být příbuzný antropoidům, ale zároveň má některé znaky podobné nártounovitým (Dagosto et al. 2018, Ni et al. 2013). Je to jednoznačný důkaz, že se haplorrhinní primáti začali vyvíjet už v křídě.

Doklady o existenci vyšších primátů ve středním eocénu Afriky jsou velmi kusé. Jinak je tomu v jihovýchodní Asii, kdy existovaly dvě skupiny haplorrhinních primátů, kteří mají některé znaky podobné antropoidům (Godinot 2015, Chaimanee et al. 2024). Mezi nejstarší a nejvíc starobylé patří rod *Eosimias* z Číny (Williams et al. 2010). Druhou skupinu tvoří mladší skupina amfipitéků, jejíž charakteristiky se liší od nártounovitých a mají i znaky podobné africkým antropoidům. Jsou to například rody *Pondaugia* a *Amphipithecus* z jihovýchodní Asie, mnohdy považované za potencionální předky afrických vyšších primátů (Godinot 2015). Jak už jsme zmínili, z paleobiogeografického hlediska je migrace mezi Asií a Afrikou ve starších třetihorách velmi nepravděpodobná. Evoluce vyšších primátů v třetihorách se podle všeho odehrávala na území africké desky, a nikoliv v Asii.

Nálezy z jihovýchodní Asie prokazují (Fleagle 2013, Godinot 2015, Miller et al. 2005, Rasmussen 2007), že vyšší primáti *sensu stricto*, tedy zástupci miniřádu *Anthropoidea sensu lato*, přesněji řečeno haplorrhinní primáti, s některými antropoidními znaky (tedy „*crown groups*“), vznikli mnohem dříve, než jsme předpokládali (Fleagle 2013). Tedy ne ve středním oligocénu, ale minimálně o dvacet milionů let dříve ve středním, možná i spodním, paleocénu. Větší část nejstarších nálezů haplorrhinních primátů však nepochází z nalezišť v mediteránní oblasti, jak dříve naznačovaly nálezy z Egypta a Arábie, ale z řady lokalit v jihovýchodní Asii (Obr. 8). Asijské nálezy jsou relativně početné a poměrně reprezentativní. Nálezy africké, které jsou nečetné a mnohdy i málo průkazné.

V podstatě existují dvě alternativní hypotézy o vzniku vyšších, přesněji řečeno haplorrhinních, primátů. Buď vznikli původně v Asii, správně v oblasti eurasijské desky, a zatím obtížně vysvětlitelným způsobem migrovali do Afriky, nebo vznikli v Africe v oblasti Indo-Madagaskarské desky a asijští „antropoidi“ byli v křídě odštěpenou nebo dokonce paralelně se vyvíjející skupinou primátů (Ciochon 2002, Miller et al. 2005).

Současné fylogenetické analýzy savců a jejich společenstev favorizují africký nebo indo-madagaskarský původ (Miller et al. 2005, Fleagle 2013). V případě asijského původu antropoidních primátů je, kromě toho, že je velmi obtížné vysvětlit migraci do oblasti Afriky, problém i v tom, že ani paleontologické a paleobiogeografické, a ani srovnávací morfologické analýzy tuto hypotézu nepodporují (Miller et al. 2005). V každém případě je dnes jasné, že antropoidní primáti v žádném případě nemohli vzniknout z omomyidů *sensu stricto* (Miller et al. 2005).

I když je v současné době k dispozici množství fosilizovaných částí skeletu starobylých „antropoidních“ primátů z jihovýchodní a jižní Asie, a jedná se i o jiné části skeletu než čelisti a zuby, stále nejsou dostatečné a věrohodné pro rozsáhlejší rekonstrukce morfologických komplexů a ekologických vlastností nejstarších možných antropoidních primátů. Není ani jasné, jak tyto morfologické komplexy interpretovat, protože určité podobnosti s adapoidními primáty vzbuzují zásadní pochybnosti, zda druhy nalezené z eocenních lokalit v jihovýchodní a východní Asii skutečně náleží do skupiny antropoidních primátů.

Nález druhu *Archicebus achilles* z nejstaršího eocénu Číny (Obr. 5), zástupce čeledi *Archicebidae*, skupiny *Tarsiiformes sensu lato* (Ni et al. 2013). Zatímco zařazení této fosilie do raných tarsiiformů nebo raných omomyiformů, je diskutabilní, její popis zásadním způsobem doplňuje naše znalosti o adaptivní radiaci nejstarších haplorrhinních primátů. Poměrně úplný skelet tvoří rozdrcená lebka, izolované prvky přední končetiny a celá zadní částí trupu sestávající z bederních obratlů, pánve, ocasu a obou zadních končetin. Hmotnost těla se odhaduje na 20-30 g. Na rozdrcené lebce jsou patrné poměrně malé plně uzavřené očnice. Morfologie lebky se zdá být podobná lebce druhu *Teilhardina asiatica*. Splanchnocranium je velmi krátké, podobně jako u rodu *Tarsius* a některých omomyidů. Chrup je však blízký chrupu ostatních archaických primátů, zadní končetiny jsou prodloužené, dlouhé holenní a dlouhé metatarzy a další znaky mohou být spojené s případnou adaptací na skákání. Calcaneus *A. achilles* je mozaikou znaků podobných antropoidům a velmi archaických znaků je významně odlišná od morfologie calcaneu u rodu *Teilhardina* (Dagosto et al. 2018, Ni et al. 2013).

Tento nález podporuje diskuse o statutu rodu *Pondaugia* z Myanmaru (Ciochon 2002, Fleagle 2013, Godinot 2015, Chaimanee et al. 2024, Ross 2000), který je některými badateli považován za potenciálního předka afrických antropoidů. Zdá se však, že někteří eocenní primáti z tohoto regionu, původně řazení do antropoidních primátů, mohou být vrcholovou větví eocenních strepsirrhinních primátů, tedy zástupci adapoidů (Godinot 2015). Jiné nálezy by pak mohly reprezentovat omomyidy, kteří nejsou nijak zvlášť příbuzní antropoidním primátům *sensu stricto*. *Archicebus achilles* pak představuje archaického zástupce haplorrhinních primátů bez jednoznačného taxonomického statusu.

Reprezentanti nejstarších známých asijských haplorrhinních primátů jsou v současné době obvykle řazeni do čeledi *Eosimiidae sensu lato* (Chaimanee et al. 2024, Silcox, López-Torres 2017). Je pro ně charakteristická mosaika moderních antropoidních znaků, některých znaků podobných různým zástupcům nadčeledi *Adapoidea* nebo i nártounům a omomyoidům a některých znaků velmi archaických, například morfologie horních molárů (Godinot 2015). Ze znaků podobných antropoidům jsou to například poměrně robustní hluboká mandibula s typicky antropoidní symfýzou, malé lžičkovité řezáky, zvětšené špičáky, široké premoláry s šikmými kořeny, a stoličkami, které mají například široký trigonid. Zubní vzorec byl 2.1.3.3, stejně jako u omomyoidních primátů nebo u širokonosých opic.

Jejich postkraniální skelet má vedle znaků starobylých také řadu moderních antropoidům podobných znaků (Fleagle 2013). Faktem je, že nálezy skeletu končetin a trupu jsou zatím velmi vzácné a jejich přílišné zobecňování není namístě. Navíc vůbec není vyloučeno, že se v mnoha případech může jednat o komplexy znaků, které u obou skupin vznikly jako homoplasie.

Nálezy eosimiidů pocházejí ze středního až svrchního eocénu Číny, Barmy a Thajska. Probíhá rozsáhlá diskuse o jejich taxonomickém postavení, včetně toho, zda vůbec mohou patřit k předkům nebo blízkým příbuzným antropoidních primátů (Fleagle 2013, Godinot 2015, Chaimanee et al. 2024, Silcox, López-Torres 2017). Archaické asijské haplorrhinní primáty můžeme rozdělit do dvou skupin (viz Tab. 4).

První skupinu tvoří zástupci čeledi *Eosimiidae*, a patří do ní rody *Eosimias*, *Phenacopithecus* a *Bahinia*. Známé druhy obou těchto rodů představovaly velmi malé primáty dosahující zhruba velikosti madagaskarských makiů (srovnej Vančata 2003 b). Příbuzným této skupiny je podle všeho i svrchně oligocenní *Phileosimias* z Pákistánu.

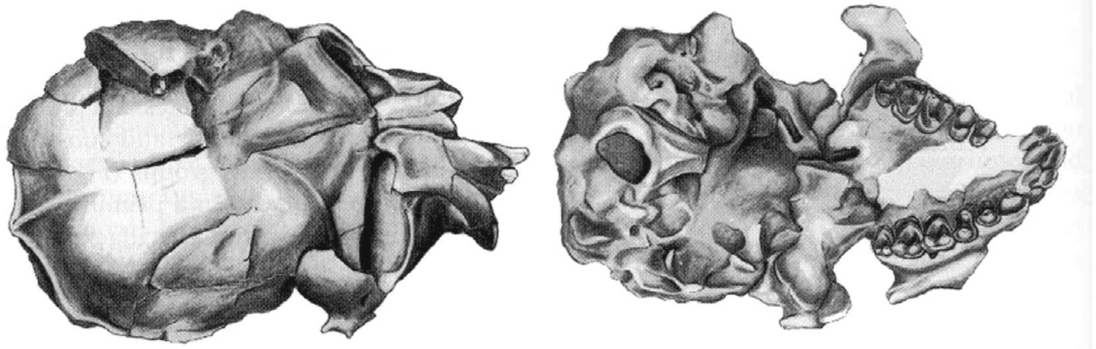
Druhou skupinu tvoří geologicky mladší skupina primátů z čeledi *Amphipithecidae* (Fleagle 2013, Chaimanee et al. 2024), kteří mají větší velikost těla než eosimiidi. Náleží do ní například rody *Pondaugia*, *Amphipithecus* a *Siamopithecus*: Ti byli výrazně větší než eosimiidi a dosahovali až velikosti středně velkých makaků. Do čeledi *Amphipithecidae* patří také nálezy rodu *Bugtipithecus* ze spodně oligocenních vrstev Bugti Hills v Pákistánu. Tato skupina je mnohými autory považována za samostatnou čeleď s velmi

nejistým taxonomickým statusem a zřejmě se nejedná o antropoidní primáty (Beard et al. 2009). O tom, že Asie byla spíše doménou neantropoidních haplorrhinních primátů svědčí i fakt, že zde byli popsáni i adapoidní primáti z podčeledi *Hoanghoniinae*, a to konkrétně rody *Hoanghonius* a *Wailekia*, která je však někdy považována za haplorhiního primáta (Fleagle 2013). V případě těchto sporných taxonů se jedná spíše o zástupce tarsiiformních primátů, kteří nepatří k antropoidní linii primátů.

Jaké fylogenetické vztahy má tato skupina jako taková k pozdějším antropoidům je zatím předmětem diskusí paleoprimatologů (Beard et al. 2009). Někteří badatelé spojují vznik vyšších primátů a nártounů, což by mohlo vysvětlovat existenci některých podobných znaků u obou skupin a zároveň i přetrvávání velmi starobylých znaků u nártounů. Proto nártouni a *Omomyoidea* bývají někdy řazeni do společného miniřádu *Tarsiiformes* (Vančata 2003 b), který je považován za sesterský taxon miniřádu *Anthropoidea*.

Miniřád Anthropoidea

V Africe se objevují vrcholoví antropoidní primáti až ve středním eocénu (*Algeripithecus* – 45 milionu let), většinou však ve svrchním eocénu zhruba před 37 miliony lety (Chaimanee et al. 2024). Patří sem například druhy *Biretia fayumensis* a *B. megalopsis* (oba druhy jsou nejstaršími reprezentanty skupiny z tohoto období), *Arsinoea kallimos, Catopithecus browni* (Obr. 9), *Qatrania wingi, Serafia eocaena, Proteopithecus sylvie,* Tyto druhy bývají řazeny do tří nepříbuzných čeledí *Parapithecidae, Oligopithecidae* a *Proteopithecidae*. Rod *Arsinoea* je považován často za archaického antropoidního primáta. Nestarší z antropoidních rodů, 37 milionů let starý rod *Biretia*, je velmi zajímavý, protože by mohl reprezentovat nočně žijící skupinu primátů.



Obr. 9 - Lebka a zuby druhu Catopithecus browni, primáta z čeledi Oligopithecidae z eocenních vrstev naleziště Fayum v Egyptě. Pravděpodobně se jedná o nejstaršího předchůdce hominoidů, který měl mimo jiné zubní vzorec 2.1.2.3. (© Vančata 2013).

V poslední době se velmi často diskutuje o příčinách vzniku miniřádu *Anthropoidea* jako takového. Haplorrhinní/antropoidní primáti se od strepsirrhinních oddělili v průběhu adaptivní radiace nejstarších primátů ve svrchní křídě (Bloch et al. 2007, Silcox et al. 2015). Jedním z důležitých ekologických faktorů mohlo být využívání trichromatického stereoskopického vidění, které umožňovalo efektivnější vyhledávání potravy, plodů a jiných produktů krytosemenných rostlin a vzniku denní predace na hmyz (Ross 2000).

Jako adaptace na denní způsob života mohlo hrát určitou roli také skákání, tedy rychlejší vyhledávání potravních zdrojů, ovšem pouze za předpokladu, že nejstarší *Haplorrhina* žili v ekosystémech tvořených převážně krytosemennými rostlinami s dostatečným množstvím vhodného hmyzu nebo jiné živočišné potravy. Význam skákání je však problematický, a to zejména u antropoidních primátů (Fleagle 2013).

Pokud by se jejich potravou staly primárně málo pohyblivé formy typu larev, housenek a podobně, pak taková hypotéza ztrácí opodstatnění. Jiná otázka je, jak to bylo v evoluci vrcholových skupin antropoidních primátů. U těch však již prokazatelně existovala i adaptace na kvalitní rostlinnou potravu, byli podle všeho všežraví s převahou ovoce v potravním spektru, přinejmenším u některých skupin antropoidních primátů. Porovnávání velmi fragmentární horní čelisti rodu *Biretia* s mirikinami je zavádějící. Mirikiny

totiž mohou žít i ve dne (Vančata 2003 b), a proto rod *Biretia* nelze považovat za reprezentanta typicky nočních primátů. Navíc výskyt jedné skupiny s nočním způsobem života neznamená, že celá skupina nejstarších afrických antropoidů byla nutně noční.

Stále není zcela jasné, ze které skupiny se vlastně antropoidi vyvinuli, z čehož pochopitelně vyplývá i problém, jak konkrétně interpretovat jednotlivé morfologické znaky a komplexy antropoidních primátů. Podle většiny fylogenetických analýz (Silcox et al. 2015, Chaimanee et al. 2024) vyšší primáti nevznikli z adapoidů, a ani přímo z omomyoidů anebo nártounů. Jak jsme již zmínili, z paleobiogeografického hlediska je totiž migrace mezi Asií a Afrikou velmi nepravděpodobná. V poslední době se jako jednoznačně nejvěrohodnější jeví hypotéza o zcela nezávislém vzniku antropoidních primátů. Někteří badatelé nevylučují, že by antropoidní primáti *sensu stricto* mohli být zahrnuti do skupiny *Afrotheria*. Přepokládá se, že vyšší primáti jako vrcholová skupina mohli vzniknout už v paleocénu z kmenových antropoidních primátů podobných rodu *Altiatlasius* (Chaimanee et al. 2024, Ross 2000, Silcox et al. 2015).

Tato hypotéza se zdá být z paleontologického i paleobiogeografického a fylogenetického hlediska dosti pravděpodobná (Chaimanee et al. 2024, Silcox et al. 2015), protože umožňuje poměrně dobře vysvětlit vznik některých komplexů znaků antropoidních primátů *sensu stricto* bez hledání komplikovaných adaptivních změn při přechodu od strepsirrhiních, přes haplorrhinních/nártounovitých k antropoidním primátům. Tím by se vysvětlilo, proč má nártoun některé typicky strepsirrhyní znaky, které vyšší primáti nemají ani v nejmenším náznaku, a zároveň má některé znaky antropoidním primátům podobné. Tyto znaky mohly vzniknout jako homoplasie, spojené s některými podobnými ekologickými a lokomočními adaptacemi.

Nadčeleď Propliopithecoidea

V Africe se antropoidní primáti objevují vzácně již ve středním eocénu, ale početnější nálezy antropoidních primátů pocházejí až ze svrchního eocénu (Fleagle 2013, Szalay, Delson 1979). Jsou to například rod *Biretia* a geologicky mladší rody *Parapithecus*, *Apidium*, *Proteopithecus*, *Catopithecus*.

Nadčeleď *Propliopithecoidea* sdružuje fylogeneticky tři nezávisle se vyvíjející skupiny antropoidních primátů; čeleď *Parapithecidae* představující archaickou skupinu, která vymřela v průběhu oligocénu, archaickou čeleď *Oligopithecidae*, příbuznou mladším propliopitékům, a nakonec čeleď *Propliopithecidae*. Nejmladší a nejpokročilejší skupinou jsou propliopitéci – *Aegyptopithecus*, *Propliopithecus* a *Moeriphithecus*.

Specifické postavení ve fylogenezi antropoidních primátů mají proteopitéci, kteří jsou velmi archaickou skupinou (Godinot 2015) a představují potenciální předchůdce širokonosých primátů. V současné době jsou řazeni do samostatné čeledi *Proteopithecidae* (Godinot 2015).

Čeleď Parapithecidae

Skupina archaických antropoidních primátů, z níž nejznámější jsou rody *Parapithecus* a *Apidium*, se objevuje ve svrchním eocénu na území dnešní mediterránní oblasti Afriky (Obr. 10). Její zástupci jsou dnes vesměs řazeni do čeledi *Parapithecidae* (Godinot 2015, Fleagle 2013). V minulosti byly některé nálezy parapitécidů považovány za přechodné formy mezi nižšími a vyššími primáty (Godinot 2015). Fosilní doklady ukazují, že se jednalo o poměrně malé primáty, velikostí nejspíše připomínající drápkaté opice, kotuly či malé malpy (Fleagle 2013).

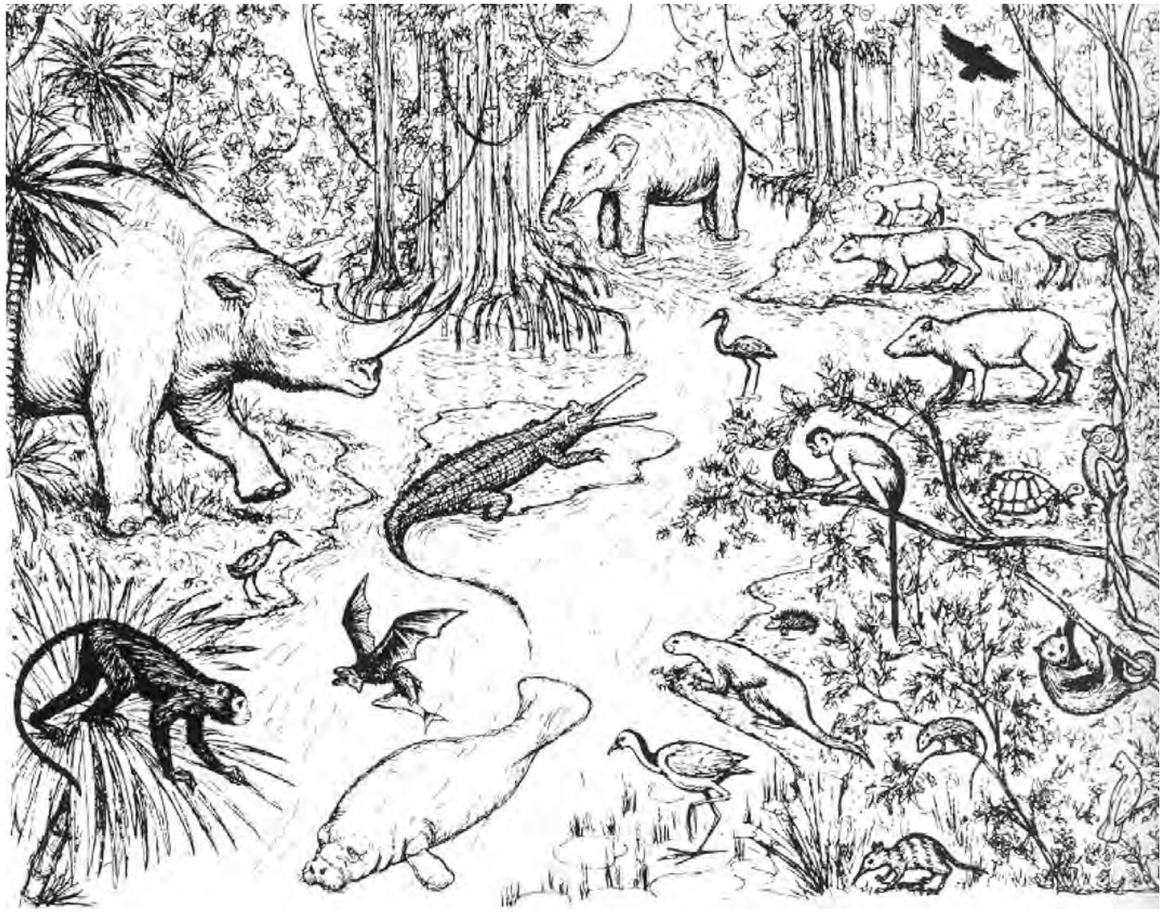
Parapitéci byli nepochybně vyšší primáti, antropoidi, avšak na jejich skeletu nacházíme řadu archaických znaků připomínajících adapoidní primáty, a také velké množství znaků nápadně podobných širokonosým opicím (Fleagle 2013).

Čeleď *Parapithecidae* je tvořena skupinou čtyř blízce příbuzných rodů *Apidium*, *Parapithecus*, *Qatrania* a *Abuqatrania*, které lze můžeme řadit do podčeledi *Parapithecinae*, a dále starším a archaičtějším rodem *Biretia* (Fleagle 2013). Za vůbec nejstaršího zástupce parapitéků je považován 37 milionů let starý rod *Biretia* (Godinot 2015), který je možná příbuzný středně eocenního rodu *Algeripithecus*.

Parapitéci (dále srov. Fleagle 2013) měli zubní vzorec 2.1.3.3 a jejich relativně gracilní špičáky jsou do jisté míry podobné jihoamerickým opicím. Všechny tři premoláry však mají velmi starobylou, poloopice připomínající, morfologii.

Moláry jsou však velmi podobné vyšším primátům. Například tvarem a strukturou hrbolků připomínají moláry parapitéků stoličky úzkonosých opic. Mandibula je srostlá a má charakteristický antropoidní tvar. Rovněž frontální kosti jsou srostlé a na lebce je pro antropoidy typické postorbitální zúžení.

Morfologie frontální a zygomatické partie lebky v mnoha rysech připomínají širokonosé opice. Mnohé znaky postkraniálního skeletu, například srostlá tibie a fibula v dolní části bérců a specifické proporce, jsou podobné adapoidním primátům, ale hlavně malým širokonosým opicím (Fleagle 2013). Parapitéci měli relativně velmi malý mozek a nápadně velký čichový lalok, což naznačuje, že způsob percepce se mohl ještě v mnohém podobat dnešním poloopicím.



Obr. 10 - Rekonstrukce prostředí a fauny raného oligocénu z naleziště Fayum v Egyptě. Nalevo je propliopitekovitý primát, ve středu napravo parapiték. Vpravo lezou po stromech omomyid a pod ním adapoidní primát (© Vančata 2013).

Nejlépe popsané jsou rody *Apidium* a *Parapithecus* z dlouhodobě, téměř 120 let, studovaného egyptského naleziště Fayum (Fleagle 2013. Obr. 10).

Apidium patří mezi vůbec nejlépe dokumentované rody primátů z oligocénu (Godinot 2015). K dispozici máme řadu nálezů lebek, čelistí a zubů, ale i poměrně dobře zachovalé části kostry končetin a trupu. Tento rod parapitecidů byl podle všeho menší než rod *Parapithecus*, svou velikostí těla se podobal kotulům.

Byla popsána řada nových nálezů kosterních pozůstatků rodu *Parapithecus*, dokonce jedna prakticky úplná lebka (Beard et al. 2016, Godinot 2015, Morse et al. 2023). *Parapithecus* byl větší a měl kratší obličej než *Apidium* (Fleagle 2013). Lišil se od rodu *Apidium* i v dalších znacích na lebce i postkraniálním skeletu. Rod *Qatrania* je starší než rody *Apidium* a *Parapithecus*; nejstarší nálezy tohoto rodu byly datovány do období svrchního eocénu, stejně jako málo známý druh *Serapia eocaena* (Seiffert et al. 2010).

Parapitéci měli velmi malý mozek, který dosahoval například u druhu *Parapithecus grangeri* pouhých 14 cm^3 (Simons 2001). Při odhadované hmotnosti parapitéka 1,8 kg se dá předpokládat, že parapitéci měli velmi malý mozek velikostí srovnatelný s dnešními hmyzožravci.

Archaičtí Hominidea a jejich předchůdci – oligopitéci a propliopitéci

Katarrhinní, úzkonosí, primáti se podle všeho vyvíjeli ve dvou etapách (Tab. 5). Nálezy nejstarších úzkonosých primátů, kteří měli vesměs zubní vzorec 2.1.2.3, pocházejí opět z mediteránní oblasti, zejména z Egypta a jižní části Arabského poloostrova (Fleagle 2013, Vančata 2023). Někteří autoři řadí nejstarší čeleď *Oligopithecidae* i mladší čeleď *Propliopithecidae* do stejné nadčeledi *Propliopithecoidea*, popřípadě *Hominoidea* (Godinot 2015). Eocenní oligopitéci mají některé velmi starobylé znaky, které prokazují, že podstatná část evoluce antropoidních primátů *sensu stricto* velmi pravděpodobně probíhala v severní části africké desky Gondwany.

Propliopitéci naopak mají zase mnohé znaky relativně podobné pozdějším miocenním lidoopům. Proto je někteří autoři považují za nejstarší a nejstarobylejší zástupce nadčeledi *Hominoidea*, nebo alespoň za první archaické reprezentanty úzkonosých primátů – blízké příbuzné velkořádu *Hominidea* i úzkonosým opicím (srov. Fleagle 2013).

Obě skupiny propliopitéků spojují některé podobné morfologické charakteristiky na zubech a lebce, a nepochybně i moderní zubní vzorec s redukovaným třetím premolárem. V současné době se zdá nejvhodnější jejich řazení do samostatné, hominoidům blízce příbuzné nadčeledi *Propliopithecoidea*.

Čeleď Oligopithecidae

Zástupci čeledi *Oligopithecidae*, rody *Catopithecus* (obr. 8) a *Oligopithecus*, pocházejí ze svrchního eocénu nalezišť v Egyptě (Fayum, viz. obr. 9) a Ománu (Godinot 2015). Nedávno popsaný velmi malý druh oligopitéků *Talahpithecus parvus* pochází z pozdního středního nebo pozdního eocénu v Libyi (Jaeger et al. 2010). Jejich chrup je jak morfologicky, tak proporčně v některých rysech podobný adapoidním primátům, avšak archaické antropoidní znaky jsou nepochybné (Seiffert, Simons 2013).

Převládající archaické znaky v žádném případě neznamenají, že by oligopitéci měli být systematicky řazeni mimo antropoidní primáty. Zdá se však poměrně pravděpodobné, že tato starobylá skupina, jakož i jiné skupiny kmenových antropoidních primátů, nebyla přímou součástí evoluce vyšších, hominoidům příbuzných, primátů (Fleagle 2013).

Názor na oligopitéky podstatným způsobem změnily až nálezy jejich lebek. Lebka, dobře známá a popsaná v případě rodu *Catopithecus*, má mnohem modernější rysy, než nacházíme běžně u poloopic. V řadě znaků však ještě připomíná spíše parapitéky nebo dokonce širokonosé opice než katarrhinní primáty. Nové analýzy však ukazují, že mnohé znaky na chrupu i lebce jsou relativně blízké mladším a pokročilejším propliopitékům (Godinot 2015).

Čeleď Proteopithecidae

Samostatnou otázkou je taxonomický status rodu *Proteopithecus* (Fleagle 2013, Godinot 2015), který byl dříve řazen do čeledi *Oligopithecidae*. Tento rod má však nejméně 7 důležitých znaků na zubech, které jsou podobné asijskému eocennímu haplorhinímu rodu *Eosimias*, zároveň však má některé znaky poměrně podobné širokonosým opicím.

Do čeledi *Eosimiidae* nemůže být zařazen vzhledem k mnoha synapomorfním antropoidním znakům, širokonosým opicím podobné znaky zase velmi zpochybňují jeho zařazení do čeledi *Oligopithecidae*. V současné době je řazen do samostatné čeledi *Proteopithecidae*, která by mohla být blízce příbuzná nebo dokonce ancestrální širokonosým primátům (Godinot 2015). I přes případnou možnou příbuznost širokonosým antropoidům, je z paleobiogeografického hlediska krajně obtížné vysvětlit, jak by se proteopitékům podobní primáti dostali na jihoamerický kontinent.

Čeleď Propliopithecidae

Skupina propliopitéků známá z Egypta a Ománu (Fleagle 2013, Godinot 2015, Obr. 11), představuje první, doposud však ocasaté, příbuzné hominoidů nebo přinejmenším nejstarší kmenové úzkonosé primáty, předky hominoidů i úzkonosých opic (Szalay, Delson 1979).

Čeleď *Propliopithecidae*, zastoupená ranně oligocenními rody *Propliopithecus*, *Moeriphithecus* (*Propliopithecus*) a *Aegyptopithecus* z Egypta a Ománu (Godinot 2015), by mohla reprezentovat již první příbuzné, doposud však ocasaté, hominoidů *sensu lato* (tedy *Hominidea*). Jejich zuby, lebka i postkraniální skelet nesou již typicky hominoidní znaky, například velké sexuálně dimorfické špičáky.

Typický je například tvar prvních premolárů a zejména morfologie dolní stoličky s pěti hrbolky uspořádané do struktury podobné takzvanému Y – vzoru, charakteristického pro všechny zástupce velkočeledi *Hominidea* (Fleagle 2013). Horní premoláry mají dva hrboly, stoličky jsou široké a čtvercovité a mají zřetelné, pro lidoopy typické lingvální cingulum.

Je však třeba zdůraznit, že morfologie zubů všech propliopitékovitých primátů, a to zejména pětihrbolová morfologie dolních molárů, je velmi archaická (Fleagle 2013, Godinot 2015) a je možné, že se z chrupu propliopitéků mohl vyvinout jak chrup miocenních lidoopů, tak bilofodontní chrup úzkonosých opic (Vančata 2003 b, c).

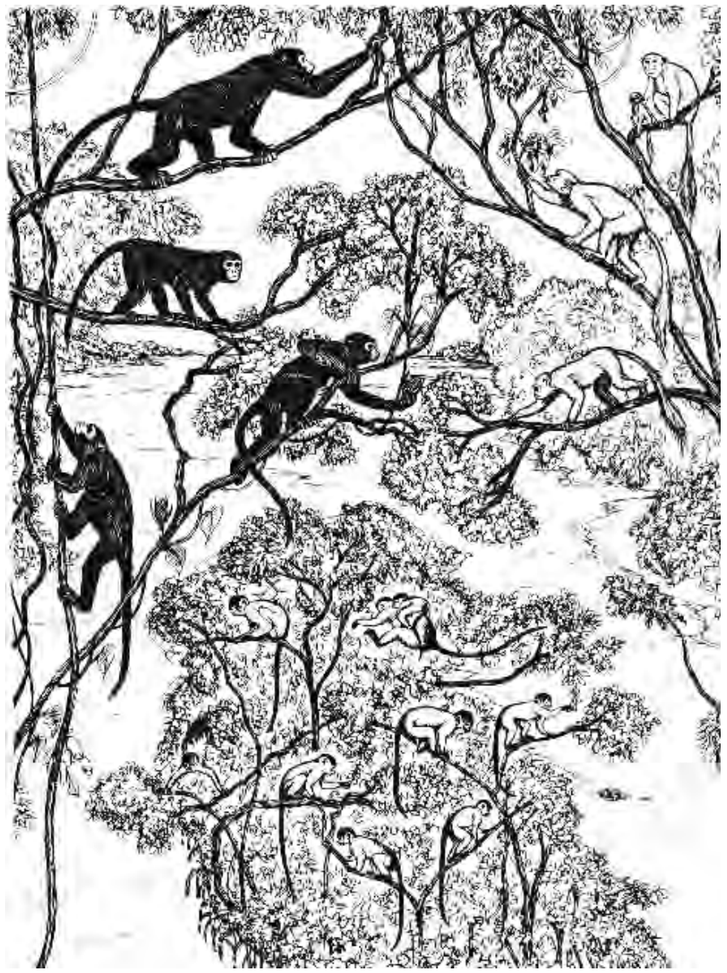
Zda pouhá hominoidům podobná, ale skutečně archaická, morfologie zubů opravňuje jejich zařazení skupiny do velkočeledi *Hominidea*, není zatím jasné, protože řada znaků na lebce, zubech i postkraniálním skeletu propliopitéků je příliš archaických, než aby bylo možné rozhodnout, zda se jedná pouze o kmenové katarrhiny nebo již nejstarší kmenové zástupce velkočeledi *Hominidea*. Jednou z příčin je i rozporuplná taxonomie některých skupin miocenních hominoidů. Pokud je možné jejich zařazení do velkočeledi *Hominidea*, v takovém případě by bylo logické a fylogeneticky korektní zařadit do této velkočeledi také čeleď *Oligopithecidae*.

Stejně jako zuby i lebka propliopitéků má charakteristické hominoidní znaky jak ve stavbě relativně malých očnic, tak v oblasti čelní a v oblasti kostěného ucha (Fleagle 2013, Godinot 2015). Typické jsou ale také dosti dlouhé premaxily a relativně malý mozek s velkými čichovými partiemi. Charakteristickým znakem jsou nízké ustupující čelní kosti a *crista saggitalis*, kostní hřeben, který je zvláště výrazný u egyptopitéků (Fleagle 2013, Godinot 2015). Tento komplex znaků nacházíme i u některých spodně miocenních antropoidů – afropitéků (Godinot 2015, Seiffert at al. 2018).

Postkraniální skelet zase připomíná spíše jihoamerické opice (Fleagle 2013) jak svojí generalizovanou stavbou, tak i některými konkrétními znaky, jako je srůst tibie a fibuly, tvar horní části stehenní kosti a stavba skeletu nohy. Propliopitékovití primáti měli navíc ještě poměrně dlouhý ocas.

Velmi dobře je dokumentována stavba kostry rodu *Aegyptopithecus*, což nám umožňuje poměrně přesnou rekonstrukci vzhledu i funkce skeletu egyptopitéků (Fleagle 2013, Godinot 2015). V současné době známe nálezy několika téměř úplných lebek i mnoha částečně zachovalých lebek, které dokumentují například výrazné velikostní rozdíly mezi pohlavími, přítomnost sagitální kristy a poměrně velkou meziorbitální vzdálenost (Fleagle 2013, Godinot 2015, Simons et al. 2007). Velmi dobře zachovalé kostry rodu *Aegyptopithecus* nám umožňují přesnou rekonstrukci vzhledu i funkce skeletu egyptopitéků (Almecija et al. 2019).

Stavba kostry rodu *Aegyptopithecus* je doložena větším množstvím různých částí postkraniálního skeletu, což nám umožňuje poměrně přesnou rekonstrukci vzhledu i funkce skeletu egyptopitéků (Fleagle 2013, Godinot 2015).



▸ *Obr. 11. - Tři zástupci antropoidních primátů v jejich prostředí, jak bylo rekonstruováno ze středně oligocenních vrstev naleziště Fayum v Egyptě: nahoře zástupci čeledi Propliopithecidae – Aegyptopithecus zeuxis (nahoře nalevo) a Propliopithecus chirobates (nahoře vpravo); dole parapithecid Apidium phiomense Ve středu obrázku: Rekonstrukce skeletu druhu Aegyptopithecus zeuxis – nalezené části skeletu jsou zobrazeny černě, lebky jsou známy mnohem lépe, bylo nalezeno několik téměř úplných lebek (© Vančata 2013).*

Nálezy několika téměř úplných lebek, i mnoha částečně zachovalých, dokumentují například výrazné velikostní rozdíly mezi pohlavími. Typická je přítomnost sagitální kristy a poměrně široká meziorbitální vzdálenost (Fleagle 2013, Simons et al. 2007). Analýzy lebek egyptopitéků ukazují mimo jiné i relativně velkou čichovou část mozku (Simons et al. 2007).

Doposud nalezené části skeletu, lebek, končetin a trupu, prokazují, že *Aegyptopithecus* byl větší než *Propliopithecus*. Oba rody žily v lesních ekosystémech (Obr. 11) a morfologie postkraniálního skeletu ukazuje na stromový způsob života (Fleagle 2013).

Tradičně se předpokládá, že egyptopitéci byli spíše listožraví než plodožraví (Morse et al. 2023) a menší rod *Propliopithecus*, i jemu blízce příbuzný rod *Moeriphithecus*, byl, jak naznačuje morfologie zubů, zřejmě spíše plodožravý. Zdá se však, že plodožravost byla výrazná u všech propliopitékovitých (Towle et al. 2024) s tím, že egyptopitéci mohli příležitostně pojídat i houževnatější potravu.

Můžeme předpokládat, že čeleď *Propliopithecidae*, stejně jako širokonosí primáti a moderní poloopice, vznikla v průběhu adaptivní radiace euprimátů v eocénu a na začátku oligocénu (Chaimanee et al. 2024). Tato adaptivní radiace vznikla mimo jiné i v souvislosti s výrazným ochlazováním a také vysoušením klimatu, i když podle geologů tato globální klimatická změna nebyla rozhodně epizodická a mohla trvat až 10 milionů let (Seiffert et al. 2010).

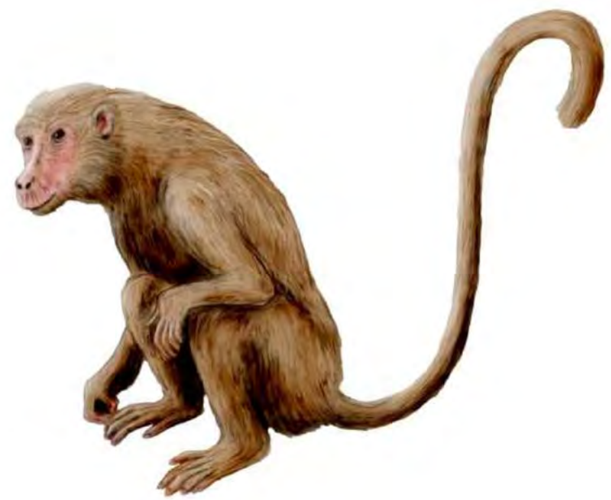
Jedna z důležitých otázek je to, zda miocenní hominoidi skutečně tvoří fylogeneticky blízce příbuznou skupinu nadčeleď *Hominoidea*. V současné době začíná převládat názor, že v miocénu existovaly minimálně tři paralelně se vyvíjející skupiny, velmi archaičtí relativně malí a stromoví dendropitéci/pliopitéci, prokonsuloidi a hominoidi s nejstarší čeledí *Afropitecidae* (Begun 2015, Fleagle 2010, Vančata 2023).

Tyto a možná i další skupiny „hominoidů“, vznikly v rámci oligocenní adaptivní radiace nejstarších vrcholových hominoidů. Proto je asi nejkorektnější zařadit nadčeledi *Propliopithecoidea*, *Dendropithecoidea*, *Pliopithecoidea*, *Proconsuloidea* a *Hominoidea* (afropitéci a hominidé) do jedné velkočeledi *Hominidea*.

Čeleď Saadaniidae

Pro pochopení vzniku a evoluce vrcholových úzkonosých primátů má zásadní význam rod *Saadanius* (Zalmout et al. 2010, Fleagle 2013), středně velký úzkonosý primát ze středního oligocénu (29–28 mil. let) Saúdské Arábie.





Obr. 12 – Saadanius hijazensis – klíčový nález 29 milionu let starého protohominoida ze Saudské Arábie; kostra lebky a rekonstrukce možného vzhledu rodu Saadanius (archiv autora).

Částečně zachovalá lebka druhu *Saadanius hijazensis* zahrnuje velkou část skeletu obličeje a chrupu horní čelisti (Obr. 12). Je pokročilejší než propliopitéci, ale převažují u něj archaické znaky ve srovnání pozdně oligocénními a miocenními lidoopy.

Saadaniiidae mohli podle doposud provedených fylogenetických analýz reprezentovat skupinu, která předcházela divergenci opic a bezocasých lidoopů (*Hominoidea*) (Zalmout et al. 2010, Fleagle 2013), ale samotný nález rodu *Saadanius* je starý 29 milionů let a je velmi pravděpodobné, že divergence opic a bezocasých lidoopů proběhla dříve.

Tab. 5 - Systematika miniřádu Anthropoidea – eocenní a oligocenní zástupci.

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

Vznik platyrrhinních primátů

O počátečních fázích evoluce platyrrhinních primátů víme velmi málo, a i to málo je spekulativní, protože nám schází fosilní doklady o vzniku a rané evoluci platyrrhinních primátů. V případě rodu *Proteopithecus* by se mohlo podle některých badatelů jednat o možného předka platyrrhinních opic, tedy příslušníka podřádu *Platyrrhina* (Godinot 2015). Původ platyrrhinních opic je však stále nejasný (Fleagle 2013, Ross 2000, atd.) a nejstarší známé rody *Branisella* a *Szalatavus* (Tab. 6) staré 26 milionu let mají velmi nejasné fylogenetické postavení. Není tedy vyloučeno, že k adaptivní radiaci širokonosých opic nedošlo až po kolonizaci jižní Ameriky v oligocénu, ale již před ní (Rasmussen 2007). Vzniká ovšem zásadní otázka, kdy a kde, na níž nejenže neznáme odpověď, ale ani není zatím možné stanovit jakoukoliv věrohodnou hypotézu o způsobu migrace raných antropoidů do amerického regionu.

Navíc, tato hypotéza je značně spekulativní, protože je založena na velmi fragmentárních nálezech čelistí rodu *Branisella* a určitých náznacích příbuznosti proteopitéka a jihoamerických opic. Nicméně ve světle současných poznatků evoluční biologie není vyloučeno, že jednotlivé skupiny širokonosých primátů se mohly formovat již mimo jihoamerický kontinent a současné nálezy z oligocénu Jižní Ameriky nemají přímý vztah k současným skupinám širokonosých primátů.

Nevíme kdy a kde došlo k adaptivní radiaci širokonosých opic, zda v jižní Americe nebo před kolonizací jižní Ameriky, a nálezy primátů z oligocénu jižní Ameriky nemají přímý vztah k současným skupinám a nejstarší širokonosé opice nejsou nijak příbuzné mladším skupinám širokonosých opic, zatímco pokročilejší zástupce, jako jsou *Neosaimiri*, *Strirtonia*, *Cebupithecia*, *Aotus*, *Dolichocebus*, můžeme přímo spojovat s malpovitými a chápanovitými primáty (Fleagle 2013). Z malpovitých pak vznikly v další adaptivní radiaci také nejmenší antropoidní primáti – čeleď *Callithricidae*. Pokročilí širokonosí primáti se staly nedílnou součástí jihoamerických pralesů a dalších stromových ekosystémů (Vančata 2003 b). V rámci adaptivní radiace širokonosých primátů se projevila velká ekologická i biologická diverzita (Fleagle 2013). Například malpy, kotulové a chápani jsou pozoruhodně inteligentní, drápkaté opice ekologicky nahrazují malé savce typické pro ekosystémy afrických či asijských pralesů.

Tab. 6 - Systematika fosilních platyrrhinních antropoidů – nadčeleď Ceboidea.

Systematická skupina	Rod	Geologické období	Region	Hmotnost	Zubní vzorec
Cebidae					
Aotinae	Tremacebus	raný miocén	Argentina	1800	2.1.3.3/2.1.3.3
	Aotus	střední miocén – současnost	Kolumbie, jižní Amerika	1000	2.1.3.3/2.1.3.3
Cebinae	Dolichocebus	raný miocén	Argentina	2700	2.1.3.3/2.1.3.3
	Chilecebus	raný miocén	Čile	1000	2.1.3.3/2.1.3.3
	Neosaimiri	střední – pozdní miocén	Kolumbie	840	2.1.3.3/2.1.3.3
	Laventiana	střední – pozdní miocén	Kolumbie	800	2.1.3.3/2.1.3.3
Atelidae					
Pitheciinae	Soriacebus	raný – střední miocén	Argentina	600-2000g	2.1.3.3/2.1.3.3
	Carlocebus	raný – střední miocén	Argentina	2000-3500g	2.1.3.3/2.1.3.3
	Homunculus	raný – střední miocén	Argentina	2700	2.1.3.3/2.1.3.3
	Cebupithecia	střední – pozdní miocén	Kolumbie	2200	2.1.3.3/2.1.3.3
	Nuciruptor	střední – pozdní miocén	Kolumbie	2000	2.1.3.3/2.1.3.3
	Propithecia	střední miocén	Argentina	1600	2.1.3.3/2.1.3.3
Atelinae	Stirtonia	střední – pozdní miocén	Kolumbie	5800-10000g	2.1.3.3/2.1.3.3
	Protopithecus	pleistocén	Brazílie	23500	2.1.3.3/2.1.3.3
	Caipora	pleistocén	Brazílie	24000	2.1.3.3/2.1.3.3
Callithricidae					
Callitrichinae	Micodon	střední – pozdní miocén	Kolumbie		?2.1.3.3/2.1.3.3
	Patasola	střední – pozdní miocén	Kolumbie	1000	?2.1.3.3/2.1.3.3
	Lagonimico	střední – pozdní miocén	Kolumbie	1300	?2.1.3.3/2.1.3.3
incertae sedis					
incertae sedis	Branisella	pozdní oligocén	Bolívie	1000	?2.1.3.3/2.1.3.3
	Szalatavus	pozdní oligocén	Bolívie	550	?2.1.3.3/2.1.3.3
	Mohanamico	střední – pozdní miocén	Kolumbie	1000	2.1.3.3/2.1.3.3
	Paralouatta	pleistocén	Kuba		2.1.3.3/2.1.3.3
	Xenothrix	současnost	Jamajka		2.1.3.3/2.1.3.3
	Antillothrix	současnost	Dominikánská republika		2.1.3.3/2.1.3.3

Evoluce antropoidních primátů v miocénu

Evoluce předků hominidů v miocénu a vznik čeledi Hominidae

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

Vznik čeledi *Hominidae* (srov. Begun 2015, 2016, Fleagle 2013, Harrison 2010, 2013, Vančata 200 b, c) je jednou z nejvíce diskutovaných otázek mezi paleoantropology a evolučními antropology. Je to také proto, že po dlouhou dobu jsou středem našeho zájmu i lidoopi jako naši nejbližší žijící příbuzní. S množstvím nových nálezů, a také za pomoci molekulárně antropologických a genetických výzkumů, postupně došlo k výraznému posunu v chápání problému vzniku hominidů, a to přinejmenším v oblasti přírodních věd (Begun 2015, 2016).

Výsledky výzkumů fosilních primátů jednoznačně potvrzují, že čeleď *Hominidae* má svůj původ hluboko v miocénu. Tyto studie také neméně jednoznačně potvrdily, že rod *Ramapithecus* (Mazák 1977, Szalay, Delson 1979) rozhodně nebyl nejstarším zástupcem čeledi *Hominidae*. Revize rodu *Ramapithecus* totiž prokázala, že ramapiték byl, tak jak byl taxonomicky definován v šedesátých a sedmdesátých letech, ve skutečnosti rodem parafyletickým, který zahrnoval skupinu druhů asijských a afrických miocenních lidoopů dnes řazených do tří vzdáleně příbuzných rodů *Equatorius*, *Kenyapithecus* a *Sivapithecus*.

Tyto rody jsou s moderními hominidy jen vzdáleně příbuzné (Begun 2015, 2016). Názory na to, ze které skupiny miocenních lidoopů vznikli hominidé, se donedávna značně různily. Důvody byly minimálně dva.

Prvním důvodem je to, že paleoantropologové neměli, a do jisté míry stále nemají, jasno, jaké vlastnosti by skupina reprezentující nejstarší hominidy měla mít, respektive ve kterých morfologických komplexech by tyto znaky měly být nejlépe rozpoznatelné (Collard, Wood 2015). Někteří badatelé proto sledují morfologií zubů, jiní morfologii obličejového skeletu a neurokrania, další pak postkraniální skelet (Begun 2015, Harrison 2013). Výsledkem těchto různých přístupů pak je, že někteří badatelé předpokládají vznik skupiny lidoopů představující potenciální předky hominidů už v nejstarším miocénu, tedy před dvaceti miliony lety, a jiní pak až na konci miocénu, před 8-12 miliony lety (Begun 2016).

Druhým důvodem je fakt, že skelety fosilních hominoidů, včetně známých hominidů, jsou velmi neúplné, fragmentární, množství popsaných jedinců náležejících k jednotlivým rodům a druhům je poměrně malé, a že tyto nálezy pokrývají značné časové úseky (Begun 2015, Harrison 2013, Szalay, Delson 1979). Je to v některých případech i několik milionů let jako u rodů *Dryopithecus*, *Sivapithecus* nebo *Australopithecus* (Begun 2016, Fleagle 2013).

Proto byly názory jednotlivých badatelů na evoluci miocenních lidoopů v mnoha případech velmi, a někdy až nesmiřitelně, odlišné (Bailey 1993, Benefit, McCrossin 1995, Harrison 2002, Szalay, Delson 1979, Tuttle et al. 1974). Výsledkem pak byly doslova protikladné scénáře fylogeneze primátů v miocénu.

V současné době je situace podstatně příznivější, i když některé ne nepodstatné rozdíly v názorech, například na postavení prokonsuloidních lidoopů, stále přetrvávají (Begun 2015, Harrison 2013). Z tohoto důvodu se budeme držet především faktů, na kterých se větší část odborníků shoduje, a které utvářejí určitý logický celek (Vančata 2023).

Jisté je, že nadčeleď *Hominoidea sensu lato* (včetně prokonsulovitých lidoopů) se definitivně zformovala v průběhu adaptivní radiace na konci oligocénu (Begun 2016). V průběhu této radiace se objevili bezocasí hominoidi s charakteristickými typickými znaky na zubech i lebce, zejména na skeletu obličeje. Nepochybně se v této době definitivně dotváří charakteristická, pro hominoidy unikátní morfologie dolních molárů, takzvaný Y-vzor (Obr. 13).

Základní trendy v evoluci hominoidů

V evoluci hominoidů hrály s největší pravděpodobností velmi důležitou roli jednotlivé adaptivní, eventuálně exaptivní radiace (srov. Vančata 2013) této skupiny. Ty lze předpokládat jednak v oligocénu souvislosti s ekologickými a klimatickými změnami (Paul et al. 2000), ve spodním miocénu v souvislosti s formováním hominidů a pravděpodobně i na přelomu miocénu a pliocénu, kdy se formovaly lidoopi

v Asii a kdy migrovali hominidi z Evropy do Afriky (Begun 2015, 2016) a kdy docházelo k diferenciaci lidoopů a homininů v Africe (Begun 2016).

Podle všeho mohla linie vedoucí k hominidům vzniknout už v rámci adaptivní radiace hominoidů na konci oligocénu a ve spodním miocénu, kdy se objevily dvě skupiny primátů, archaická nadčeleď *Proconsuloidea* a nadčeleď *Hominoidea* – tribus *Afropithecini* (Begun 2016, Fleagle 2013). Afropitéci jsou však některými paleoantropology považováni za příliš archaickou skupinu spíše příbuznou prokonsulovitým primátům (Harrison 2010, 2013), a která tudíž není hominidům nijak zvlášť příbuzná.

Tyto morfologicky dosti odlišné skupiny, prokonsulové a afropitéci, byly dříve řazeny do společné čeledi *Proconsulidae*, avšak prokonzulové mají příliš vyloženě archaických znaků, zatímco afropitéci mají kromě znaků archaických také znaky pokročilé, apomorfní, a to jak na zubech, tak i na kostře trupu a končetin (Harrison 2010, Szalay, Delson 1979); dnes jsou afropitéci, i přes jejich velmi archaické znaky, považováni většinou badatelů za součást fylogenetické linie vedoucí k hominidům (Begun 2016).

Faktem je, že podle většiny paleoantropologů a paleontologů, například Terry Harrisona (2013) a Davida Beguna (srov. Begun 2007, 2015, 2016, Urciuoli, Alba 2023), nejsou obě skupiny příliš příbuzné a prokonsuloidi představují skupinu velmi archaických úzkonosých lidoopů. Laura MacLatchy (2004) například poukazuje na mnohé významné rozdíly mezi oběma skupinami, a to jak ve stavbě lebky a zubů, tak ve stavbě postkraniálního skeletu. Takže ať už jsou prokonsuloidi blízkými příbuznými euhominoidů nebo ne (Urciuoli, Alba 2023), za skupinu relevantní pro vznik hominidů můžeme považovat pouze afropitéky. Proto je nejkorektnějším řešením je zařazení obou skupin do společné vyšší taxonomické jednotky, do velkočeledi *Hominidea*. V každém případě podrobné fylogenetické analýzy ukazují, že prokonsuloidi jsou nejarchaičtější skupinou ze všech známých „hominoidů“ (Urciuoli, Alba 2023).

Nejstarší doklady o původu bezocasých lidoopů, spodní čelist rodu *Rukwapithecus* a horní čelist rodu *Kamoyapithecus*, pocházejí z konce oligocénu z Keni (Begun 2015, 2016). V tomto období vznikli zástupci velkočeledi *Hominidea*: dendropitéci a pliopitéci, prokonsuloidi, a hominoidi a pravděpodobně i oreopitéci. V rámci této adaptivní radiace se na konci oligocénu objevují první vrcholové úzkonosé opice (nadčeleď *Cercopithecoidea*). Nelze vyloučit, že se právě během této adaptivní radiace objevili i prapředci gibonů, kteří jsou hominidům mnohem méně příbuzní, než se původně soudilo (Begun 2015, Fleagle 2013, Harrison 2013, Urciuoli, Alba 2023).

Dendropitéci a pliopitéci

V rámci evoluce lidoopů vznikly některé skupiny malých lidoopů, například dendropitéci a pliopitéci, které jsou vlastním hominoidům evidentně málo příbuzné. Jako první byli popsáni evropští pliopitéci, malí stromoví „lidoopi“ s celou řadou zvláštních znaků na lebce i postkraniálním skeletu. Původ skupiny velmi archaických skupin malých stromových lidoopů, euroasijských pliopitéků a afrických dendropitéků, je nejasný (Fleagle 2013, Harrison 2010, 2013).

Nadčeleď Dendropithecoidea

Dendropitéci, rody *Dendropithecus, Micropithecus* a *Simiolus*, obývali Afriku od 20 do 14 milionů let a byli to malí stromoví lidoopi velikosti dnešních gibonů. Jedná se o velmi starobylou skupinu možná příbuznou saadaniidům (Harrison 2010, 2013). Jejich fylogenetická pozice je, stejně jako pozice pliopitéků dosti nejasná, ale podle všeho se jedná o samostatnou starobylou nadčeleď velkočeledi *Hominidea*.

Africké miocéní rody *Limnopithecus* a *Kalepithecus* bývají někdy považovány za příbuzné dendropitéků, rod *Lomuropithecus* by mohl representovat africké pliopitéky. Asijský rod *Dionysopithecus* pak má některé znaky na skeletu podobné dendropitékům, jiné pak pliopitékům, což by mohlo naznačovat určitou fylogenetickou příbuznost dendropitéků a pliopitéků (Fleagle 2013).

Nadčeleď Pliopithecoidea

Pliopitéci, zástupci nadčeledi *Pliopitheciodea*, jsou skupinou systematicky i fylogeneticky dosti odlišnou od hominoidů. Chybí jim sice ocas a mají i další znaky typické pro nadčeleď *Hominoidea*, ale na zubech a lebce nalézáme mnoho velmi starobylých znaků podobných oligocenním propliopitékům (Harrison 2013, Begun 2015). Pliopitéci byli v průměru poněkud větší než afričtí dendropitéci a podle všeho i archaičtější (Fleagle 2013).

Jedná se o skupinu úzkonosých primátů, která vznikla před oddělením vrcholových skupin opic a lidoopů (Fleagle 2013). John Fleagle (2013) se domnívá, že pliopitéci mohli vzniknout přímo odštěpením z propliopitéků. Jiní badatelé zase soudí (srov. Begun 2015), že pliopitéci vznikli až v rámci první adaptivní radiace prokonsulovitých primátů na přelomu oligocénu a miocénu, tedy někdy mezi 18 až 26 miliony lety (Begun 2015). V každém případě je třeba je považovat za samostatnou nadčeleď *Pliopithecoidea* velkočeledi *Hominidea* možná příbuznou dendropitékům.

V Evropě a Asii žili od 19 do 10 milionů let (Fleagle 2013). Pliopitéci jsou skupinou systematicky i fylogeneticky dosti odlišnou od ostatních čeledí lidoopů, kromě dendropitéků. Chybí jim sice ocas a mají i další znaky typické pro nadčeleď *Hominoidea*, ale na zubech a lebce nalézáme i velmi starobylé znaky, které, jak už jsme zmínili, mohou být podobné oligocénním propliopitékům.

Pliopitéci se vyskytovali především v miocénu Evropy a východní Asie. Pliopitéci jsou známi ze svrchního miocénu Evropy, kde existovalo nejméně 6 rodů, například *Pliopithecus*, *Epipliopithecus* (původně *Pliopithecus vindononnensis)* a *Plesiopliopithecus* a *Anapithecus*. Nejúplnější nález *E. vindobonnensis*, pochází z Děvínské Nové Vsi a tvoří jej osm velmi dobře zachovalých skeletů a další méně úplné části skeletu tohoto druhu (Begun 2015, Fleagle 2013, Harrison 2010, Szalay and Delson 1979).

V Asii rovněž žili pliopitékovití, například rody *Dionysopithecus* a *Laccopithecus*, taktéž od spodního do svrchního miocénu, tedy 19 až 10 milionů let (Fleagle 2013, Harrison 2013). Pliopitéci byli jak plodožraví, tak i listožraví.

(Nad)Čeleď Oreopithecidae – viz dále kapitola Čeleď Oreopithecidae

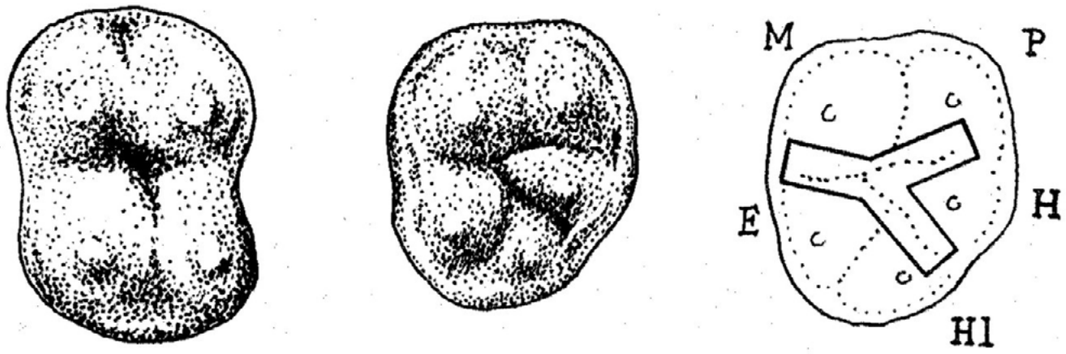
Oreopitéci jsou specifičtí hominoidi, kteří se pravděpodobně začali vyvíjet už na počátku miocénu. Vrcholoví zástupci rodu *Oreopithecus* žili na území jižní Evropy od 11.6 do 3.6 milionu let (Fleagle 2013, DeMiguel, Rook 2018). Jejich fylogenetické zařazení, i postavení v evoluci hominoidů, však je dlouhodobě předmětem vědeckých diskusí (Alba et al. 2024, Fleagle 2013, Szalay, Delson 1979), a to od jejich klasifikace jako skupiny příbuzné prokonsuloidním lidoopům až po jejich zařazení do skupiny hominoidů nebo i příbuzných hominidů (Alba et al. 2024).

Velmi dobře zachovalý skelet *Oreopithecus baamboli* z hnědouhelných slojí z toskánského svrchního miocénu ukazuje, že měli sice jen průměrně velký mozek, ale stavba trupu a končetin je podobná šimpanzům (Fleagle 2013, Hammond et al. 2019). Pánev je, na rozdíl ode všech ostatních miocenních lidoopů, relativně nízká a široká s možnou adaptaci na občasný bipední pohyb, který se ale lišil jak od současných lidoopů, tak i homininů (Hammond et al. 2019, Rook et al. 1999). Oreopitéci žili v mokřadních nebo v bažinatých ekosystémech, kde takový způsob pohybu mohl být výhodný (DeMiguel, Rook 2018).

Oreopithecus vykazuje více podobností se současnými lidoopy než jakýkoliv jiný fosilní lidoop. Jedná se o specializovaného lidoopa, snad hominoida (Fleagle 2013). Morfologie chrupu naznačuje, že mohl vzniknout mezi prokonsulidy v oblasti východní Afriky, jako je *Nyanzapithecus* (např. Harrison 2013).

Nicméně analýza kosterních pozůstatků dryopitéků vede většinu autorů k názoru, že *Oreopithecus* by mohl být příbuzný s dryopitékovitými lidoopy. (Begun, 2015), tedy jejich příbuznost s nyanzapitéky nebo pliopitéky není jednoznačně prokazatelné, mohlo by jít i o plesiomorfní znaky na lebce a chrupu. Proto se budeme oreopitéky zabývat ještě jednou v kapitole věnované hominidům.

Bilofodontní molár cerkopitekoidních opic (vlevo)
a pravý dolní molár zástupce nadčeledi *Hominoidea* s dryopitekovým vzorem neboli tzv. vzorem Y_5 (uprostřed a vpravo). M — metakonid, P — protokonid, E — entokonid, H — hypokonid, Hl — hypokonulid



Obr. 13 -Pro hominoidy charakteristická pětihrbolová morfologie dolních molárů, tzv. Y-vzor neboli dryovzor: M – metakonid, P – protokonid, E – entokonid, H – hypokonid, Hl – hypokonulid (© Vančata 2013).

Základní charakteristiky velkočeledi Hominidea

Z hlediska evoluce hominidů obecně i jednotlivých skupin svrchně miocenních a moderních lidoopů (Obr. 14) měla bezprostřední význam pouze skupina afropitéků (Begun 2007, 2015, 2016, Fleagle 2013 Urciuoli, Alba 2023). Tato skupina miocenních lidoopů měla vedle znaků typických pro pokročilé hominoidy, jako je ztráta ocasu a „lidoopí“ stavba obličeje, stále ještě řadu znaků velmi starobylých (Begun 2007, 2015, 2016, Fleagle 2013, Urciuoli, Alba 2023).

Prokonsulovití, kteří byli dříve považovaní za předky hominidů, resp. pokročilejších miocenních lidoopů, mají mnohem více archaických, hominidům nepodobných, znaků, než mají například afropitéci. Typická je specifická, v mnoha znacích archaická, stavba chrupu prokonsulovitých. Sklovina je u většiny druhů prokonsulovitých tenká, a zuby mají ještě některé morfologické charakteristiky poměrně blízké oligocenním lidoopům. Jiné znaky jsou charakteristické pouze pro tuto nadčeleď, například stavba ze stran oploštěného skeletu hrudníku, stavby trupu s úzkou a dlouhou pánví a archaickou morfologií kostry končetin.

Morfologie zubů typických pro velkočeleď *Hominidea* má celou řadu společných nebo podobných znaků (srov. Begun 2007, 2015, 2016, Fleagle 2013, Urciuoli, Alba 2023, atd.). Horní vnitřní řezáky jsou výrazně větší než řezáky vnější, dolní řezáky jsou vesměs vysoké a většinou i dosti úzké. Špičáky jsou velké a sexuálně dimorfické, horní špičák je ”ostřen” prvním dolním premolárem. Horní premoláry jsou široké a bikuspidální, druhý dolní premolár má molárům podobný tvar (semimolární forma). Horní moláry mají čtvercový průřez, velký hypokonid a výrazné lingvální cingulum. Dolní moláry pak mají pět hrbolků charakteristicky uspořádaných do takzvaného dryovzoru, nebo Y-vzoru (obr. 13). Přes všechny starobylé znaky se toto morfologické uspořádání liší od oligocenních hominoidů, propliopitéků, a má všechny základní charakteristiky typické pro moderní hominoidy, včetně čeledi *Hominidae*. Morfologie ukazuje, že v potravě většiny druhů převládaly plody a jiné měkké části rostlin.

Stavba obličejové části se u jednotlivých rodů, a i celých skupin „hominoidů“ charakteristicky liší, většinou je typická úzká a vysoká *apertura piriformis*, do jisté míry podobná úzkonosým opicím (Begun 2015, Fleagle 2013), spíše vyšší, než okrouhlé orbity u malých druhů prokonsuloidů jsou očnice relativně velké.

Nadčeleď Proconsuloidea

Pro většinu rodů nadčeledi *Proconsuloidea* jsou charakteristické nevýrazné nadočnicové partie a jen velmi málo vyvinuté nadočnicové oblouky. Morfologie *regio frontalis* je u prokonsulovitých lidoopů velmi variabilní. Vnější kostěný zvukovod je plně vyvinutý. Mozek je relativně větší než u oligocenních lidoopů, je však stále ještě poměrně malý a má některé archaické znaky (Begun 2015, 2016, Fleagle 2013). Podobá se velikostí, v mnohém i tvarem, mozku současných úzkonosých opic. Mozeček spodně miocenních lidoopů má stále ještě archaickou strukturu, velmi odlišnou od současných hominoidů (Begun 2015, 2016, Fleagle 2013).

Postkraniální skelet většiny zástupců nadčeledi prokonsulovitých je od skeletu současných hominoidů, s výjimkou skeletu gibonů, velmi odlišný (Begun 2015, 2016, Fleagle 2013). Zadní končetiny byly u všech doposud studovaných druhů prokonsulovitých lidoopů delší než přední končetiny a morfologie kostry končetin napovídá, že se většinou jednalo o nespecializované stromové kvadrupedy (Begun 2015, 2016, Fleagle 2013). Stavba těla se daleko víc podobala nespecializovaným opicím než lidoopům (Begun 2015, 2016, Fleagle 2013, Harrison 2002 a další) s tím, že měli kratší trup a relativně delší končetiny, než mají opice.

Stavba postkraniálního skeletu ukazuje, že prokonsulovití měli ve srovnání s jakýmkoliv druhem opic relativně delší končetiny a kratší trup, a také se vyskytuje řada archaických znaků, které opice na kostře trupu a končetin nemají (Begun 2015, 2016, Fleagle 2013). Analýza kloubů a morfologie kostí dolních končetin, a jejich podobnost ke gibonovitým, však ukazuje, že u některých druhů, možná i celých rodů, lze předpokládat zvýšený výskyt šplhání, případně zavěšování, u jiných s vyšší hmotností zase vyšší výskyt pozemní lokomoce (Begun 2015, 2016, Böhme et al. 2019, Fleagle 2013, Harrison 2002, Vančata, Vančatová 1987, Ward 2015).

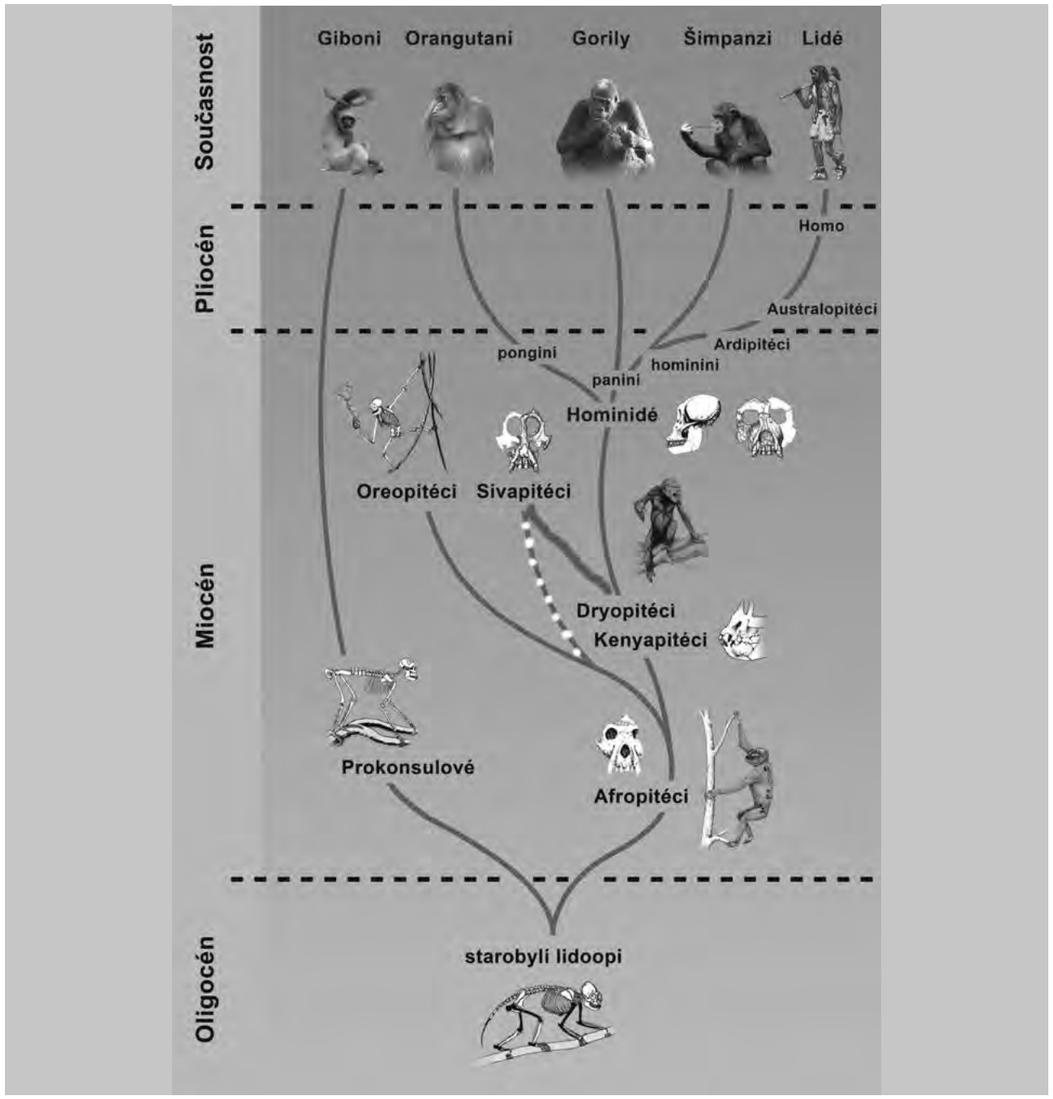
Je téměř jisté, že žádný ze zástupců velkočeledi *Hominidea* již neměl ocas (Begun 2015 kontra Harrison 2002). Nejstarší hominoidi *sensu stricto*, například rod *Morotopihecus*, měli na postkraniálním skeletu řadu moderních znaků, například znaky prokazující častou vertikální pozici trupu a možný vyšší výskyt „lidoopího“ šplhání. Středně miocenní a mladší hominoidi již měli morfologii v mnoha rysech, s výjimkou stavby pánve, podobnou moderním lidoopům (Begun 2015, 2016, Fleagle 2013). Potvrzuje se tím, že také v morfologii kostry trupu a končetin prokonsuloidů a hominoidů existují zásadní morfologické, fylogenetické i funkční odlišnosti.

Fosilní nálezy kostí trupu a končetin jsou sice stále poměrně vzácné a kostry jsou neúplné, nicméně není pochyb o tom, že mezi oběma nadčeleděmi miocenních lidoopů existují zásadní rozdíly na lebce zubech i postkraniálním skeletu. Prokonsulové jsou jednoznačně velmi archaickou skupinou lidoopů, a to bez ohledu, zda budou klasifikování do samostatné nadčeledi nebo ne (Urciuoli, Alba 2023)

Terry Harrison (Harrison 2002) se domnívá, že nalezl ocasní obratel patřící rodu *Proconsul*, a soudí, že to je spolu s ostatními archaickými znaky důvod k řazení zástupců nadčeledi *Proconsuloidea* do jedné skupiny s propliopitéky. Poukazuje také na řadu podobných znaků u prokonsulů a nejstaršího rodu úzkonosých opic, rodu *Victoriapithecus* (Harrison 2002) Některé názory Terry Harrisona jsou do jisté míry spekulativní a nepodložené jednoznačnými fosilními doklady, a proto mnohé jeho hypotézy o fylogenetickém postavení prokonsulovitých lidoopů nejsou příliš přesvědčivé (Begun 2015, 2016).

Nicméně většina současných paleoantropologických studií shoduje na tom, že hominoidní status (*sensu stricto*) čeledi *Proconsulidae* je problematický (Urciuoli, Alba 2023) a prokonsulové se s hominoidy *sensu stricto* vyvíjeli paralelně. Máme stále více přesvědčivých dokladů, že mezi oběma skupinami existují systematicky i fylogeneticky zásadní odlišnosti v morfologii zubů, lebky i skeletem trupu a končetin (Begun 2015, 2016, Urciuoli, Alba 2023).

Proto je asi nejkorektnější tyto skupiny fosilních lidoopů řadit do odlišných nadčeledí **(obr. 12)**. Vedle obou skupin fosilních lidoopů se nezávisle vyvíjely úzkonosé opice, nadčeleď *Cercopithecoidea*. Výzkumy posledních desetiletí prokazují, že lidoopi v žádném případě nevznikli z úzkonosých opice, ale obě skupiny měly společného oligocenního předka, nejspíš blízkého oligocenní čeledi *Saadanidae* (Begun 2015, Harrison 2010, 2013).



Obr. 14 - Zjednodušené schéma evoluce hominoidů – původ gibonovitých je stále nejasný – spojení s prokonsuly je však problematické, jinou archaickou skupinu velkočeledi Hominidea však zatím neznáme. Dnes se předpokládá vznik sivapitéků až z pokročilejších evropských hominidů, nikoliv přímo z afropitéků *(© Vančata – Anthropos)*.

Evoluce nadčeledi Cercopithecoidea

Kočkodanovití primáti (Tab. 7), například druh *Nsungwepithecus gunneli*, se objevují na konci oligocénu před 26 miliony lety (Palmer 2013), a dá se předpokládat, že k divergenci úzkonosých opic a lidoopů došlo před 27 až 30 miliony lety. Nejstarším vrcholovým kočkodanovitým primátem jsou rody *Prohylobates* a *Victoriapithecus* pocházející z keňské lokality Maboko staré 18 milionů let. Viktoriapitéci mají velké množství archaických znaků a jsou řazeni do samostatné čeledi *Victoriapithecidae* (Begun 2015, Fleagle 2013). Moderní skupiny kočkodanovitých (Tab. 6) vznikají až ke konci miocénu. Jako první se objevuje zhruba před 10 miliony lety severoafrický rod *Lybiapithecus*, řazený do podčeledi *Colobinae*.

Tab. 7 - Systematika fosilních opic – nadčeleď Cercopithecoidea.

Systematická skupina	Rod	Geologické období	Region	Hmotnost	Zubní vzorec
Nsungwepithecidae					
	Nsungwepithecus gunneli	pozdní oligocén	Nsungwe Formation, Tanzanie		
Victoriapithecidae					
Victoriapithecinae	Prohylobates	raný miocén	severní a východní Afrika	7000-25000g	2.1.2.3/2.1.2.3
	Victoriapithecus	? raný – střední miocén	Keňa	7000	2.1.2.3/2.1.2.3
					2.1.2.3/2.1.2.3
Cercopithecidae					
Cercopithecinae	Macaca	nejsvrchnější miocén – současnost	severní Afrika, Evropa, Asie	9500-14000g	2.1.2.3/2.1.2.3
	Procynocephalus	pliocén	Asie	22500	2.1.2.3/2.1.2.3
	Paradolichocephalus	pliocén	Evropa	23000-35000g	2.1.2.3/2.1.2.3
	Papio	Plio-pleistocén – současnost	Afrika		2.1.2.3/2.1.2.3
	Dinopithecus	pleistocén	Afrika	77000	2.1.2.3/2.1.2.3
	Cercocebus	Plio-pleistocén	Afrika		2.1.2.3/2.1.2.3
	Parapapio	pozdní miocén – raný pleistocén	Afrika	17000-30000g	2.1.2.3/2.1.2.3
	Gorgopithecus	pleistocén	jižní Afrika	41000	2.1.2.3/2.1.2.3
	Theropithecus	Plio-pleistocén	Afrika, ? Asie		2.1.2.3/2.1.2.3
	T. (Simopithecus oswaldi)	Plio-pleistocén	Afrika, ? Asie	96000	2.1.2.3/2.1.2.3
	T. (Omopithecus)	Plio-pleistocén	Afrika, ? Asie		2.1.2.3/2.1.2.3
	Cercopithecus	pliocén – současnost	Afrika		
Colobinae	Mesopithecus	pozdní miocén – raný pliocén	Evropa, záp. Asie	5000-8000g	2.1.2.3/2.1.2.3
	Dolichopithecus	pliocén	Evropa	18000	2.1.2.3/2.1.2.3
	Semnopithecus	pozdní miocén – současnost	Asie	8000	2.1.2.3/2.1.2.3
	Presbytis	pleistocén – současnost	Asie	7000	2.1.2.3/2.1.2.3
	Trachypithecus	pleistocén – současnost	Asie	7000	2.1.2.3/2.1.2.3
	Rhinopithecus	pleistocén – současnost	Asie	15000	2.1.2.3/2.1.2.3
	Colobus	pozdní miocén – současnost	Afrika	16000	2.1.2.3/2.1.2.3
	Lybiapithecus	pozdní miocén	severní Afrika	8400	2.1.2.3/2.1.2.3
	Microcolobus	pozdní miocén	Afrika	4000	2.1.2.3/2.1.2.3
	Cercopithecoides	pliocén	Afrika	33000	2.1.2.3/2.1.2.3
	Paracolobus	Plio-pleistocén	Afrika	35000	2.1.2.3/2.1.2.3
	Rhinocolobus	Plio-pleistocén	Afrika	21000	2.1.2.3/2.1.2.3

Nejstarším dobře doloženým zástupcem podčeledi *Cercopithecinae* je rod *Macaca*, který se objevuje v mediterránní oblasti ke konci miocénu (Fleagle 2013). Nálezy makak magota v uhelných slojích nám dokonce poskytly i možnosti zkoumat obsah střev tohoto druhu. Bohužel nemáme doklady, zda tento druh měl ještě plně vyvinutý ocas nebo již ocas redukovaný typický pro tento druh makaků. Na samém konci miocénu pak vznikají další rody guerézovitých opic (Fleagle 2013), jako jsou rody *Mesopithecus* a *Dolichopithecus* z Evropy a Asie a africké rody *Colobus* a *Paracolobus*. Kočkodanovité opice se se začínají objevovat ve větším počtu nalezených fosilních druhů až v průběhu pliocénu a ve starším pleistocénu. Vedle různých druhů dodnes žijících rodů, jako je *Papio* a *Theropithecus*, je třeba zmínit rod *Parapapio*, který je považován za předka mangabejů, a poměrně velký rod *Procynocephalus*, blízkého příbuzného makaků (Fleagle 2013). Objevují se i obří formy kočkodanovitých, které mohly vážit i sto kilogramů, jako jsou rody *Dinopithesus* a *Simopithecus*. Tyto obří opice však v průběhu pleistocénu vymírají, zřejmě díky méně příznivým podmínkám, včetně možného predačního tlaku i konkurenci menších, ale přizpůsobivějších druhů paviánovitých opic (Fleagle 2013).

Velkočeleď Hominidea

První nálezy nepochybných hominiodů pocházejí z přelomu oligocénu a miocénu, které jsou však velmi fragmentární, převážně zuby a čelisti (Obr.14). Patří sem 26 milionu let starý nález mandibuly rodu *Rukwapithecus* (Stevens et al. 2013) a 25 milionů let starý nález horní čelisti rodu *Kamoyapithecus* (Begun 2015, 2016). 21 milionu let staré zuby a čelisti „hominoida" zvaného „Meswa Bridge hominoid" byly ale předběžně přiřazeny rodu *Proconsul sp.* (Harrison, Andrews 2009, Harrison 2013). Pravděpodobně jde o nejstarší známý druh prokonsulovitých *Proconsul meswae* (Begun 2016). Nálezy afropitéků z rodu *Morotopihecus* a *Kogolepithecus* jsou staré přinejmenším 20 milionů let (Begun 2015).

Nadčeleď Proconsuloidea

Nejstarší nálezy prokonsuloidů pocházejí ze staršího miocénu a jsou to 21 milionů let staré nálezy rodu *Proconsul* (obr. 15) z východní Afriky. Zástupci nadčeledi *Proconsuloidea* žili převážně ve spodním miocénu tedy zhruba od 21 do 17 milionů let. Podle současných názorů má tato nadčeleď dvě čeledi – *Proconsulidae* a *Nyanzapithecidae* (Tab. 8 a, b). (Begun 2015, 2016, Harrison 2002, Urciuoli, Alba 2023) (obr. 16).

Čeleď Proconsulidae

Velikost těla všech zástupců této skupiny, také jejich lokomoční a potravní specializace, se zřejmě u jednotlivých rodů a druhů značně lišily. Původní rod *Proconsul*, je ve skutečnosti tvořen třemi různými, i když příbuznými rody: rodem *Proconsul (africanus)*, který reprezentují jen fragmenty lebky a zuby, rodem *Ekembo*, který zahrnuje velmi dobře doložené nálezy *Ekembo (Proconsul) hesseloni* a *E. nyanzae* (Obr. 15), a skupinou velkých prokonsulidů, například *Ekembo (Proconsul) major*, řazených někdy do rodu *Ugandapithecus* (Begun 2015, 2016, Harrison 2002, Stavens et. al 2013, Urciuoli, Alba 2023).

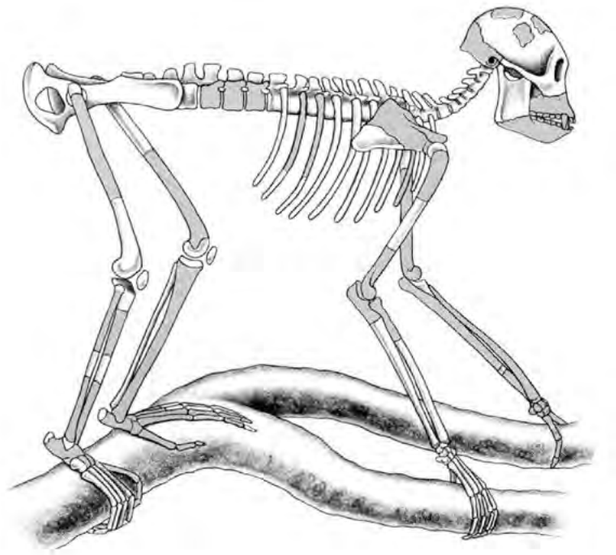
Podle odhadů hmotnosti, provedených na základě různých částí skeletu, se hmotnost (Begun 2015) prokonsulidů pohybovala v případě rodu *Ekembo* od 17 kg až po 50–70 kg u druhu *Ekembo major*. Tato velikostní variabilita není jen mezirodová, ale i vnitrorodová, jak ukazují nálezy menších druhů rodu *Ekembo* – 17–28 kg. Nejmenší z nich, druh *Ekembo hesseloni,* byl jen o málo větší než gibon siamang, *Proconsul africanus* a *Ekembo nyanzae* byli o něco menší než samice šimpanzů. *Ekembo/Ugandapithecus major* pak dosahoval téměř velikosti gorilí samice. Lebka má velmi archaickou stavbu neurocrania i splanchnocrania, například prakticky schází nadočnicové oblouky nebo valy, očnice mají specifický charakter (Begun 2015, Fleagle 2013).

Proconsul má velikost mozku srovnatelnou s gibony a paviány, má krátký obličej s patrnými otvory v patře, mírně vyklenutý obličej a patro. Okrouhlé mírně airorhynchní splanchnocranium a generalizovaný chrup, který svou stavbou a opotřebením odpovídá měkké rostlinné stravě. Mírně zvětšená mozkovna se do jisté míry podobá hominoidům (Begun 2015).

Proconsul/Ekembo je generalizovaný stromový kvadruped, ale není podobný opicím, liší se proporcemi končetin i délkou trupu (Obr. 15). Kromě některých znaků podobných hominoidům, má *Proconsul/Ekembo* končetiny téměř stejně dlouhé, lopatka je umístěna laterálně na hrudníku a vejčitý a úzký fossa glenoidea je umístěna dole, jak je to u generalizovaných kvadrupedů (Begun 2015). Hrudník je příčně úzký a předozadně hluboký, a páteř je dlouhá a ohebná, zejména v bederní oblasti. Hrudní kost je dlouhá s úzkým sternem, což zdůrazňuje „opičí" stavbu hrudníku zcela odlišnou od ostatních hominoidů. Pánev je úzká s dlouhou kostí kyčelní (*os ilium*) a prodlouženou sedací kostí (*os ischium*). Křížová kost je úzká a její distální konec naznačuje, že kostrční obratle jako ostatní *Hominidea* a nikoliv ocas (Begun 2015, Fleagle 2013). Morfologie končetin také kombinuje *Proconsul/Ekembo* aspekty lidoopí a opičí morfologie dlouhých kostí.

Přední končetiny prokonzulů nejsou viditelně prodloužené tak, jak je to typické pro velké lidoopy. Hlavice pažní kosti je orientována dorzálně vzhledem k předloketnímu kloubu. *Proconsul/Ekembo* vykazuje počáteční znaky lidoopí morfologie v lokti, a je možné, že morfologie postkraniálního skeletu prokonsula by mohla souviset s počátečními adaptacemi na stromový pohyb bez ocasu (Begun 2015). Všechny znaky kostry horní končetiny odpovídají generalizovanému pronográdnímu stromovému kvadrupedalismu. Na

zadních končetinách prokonzulů také převažují znaky podobné opicím (Begun 2015). Dlouhé kosti dolní končetiny jsou relativně dlouhé a štíhlé. Hlavice stehenní kosti je ve srovnání s lidoopy menší, ale její kyčelní kloub s naznačuje větší pohyblivost v acetabulu, než je tomu u většiny opic. Poměr délky nohy k šířce nohy je u prokonzulů podobný opicím a ve srovnání s chodidly lidoopů je noha úzká (Begun 2015, 2016, Fleagle 2013).



Obr. 15 - Rekonstrukce skeletu druhu Entebe hesseloni (tmavě zbarvené části znamenají známé a popsané části skeletu tohoto druhu – později byla nalezena také pánev). Jasně je patrná velmi archaická, opicím podobná kvadrupední stavba postkraniálního skeletu; všichni starobylí hominoidi měli však ve srovnání s opicemi delší končetiny a kratší trup. Na lebce je nápadné zkosení obličejové části, nadočnicové valy jsou velmi malé (© Vančata 2013).

Čeleď Nyanzapithecidae

U celé skupiny prokonsulů, čeledi *Proconsulidae*, mají všechny známé druhy tenkou sklovinu a jsou nespecializované. Avšak zuby jsou u mnohých druhů i rodů nyanzapitéků poměrně specializované (Fleagle 2013). Například existuje možná folivorní specializace u všech druhů rodu *Rangwapithecus.*

Rody prokonsuloidů jako *Rangwapithecus*, *Nyanzapithecus*, *Mabokopithecus, Xenopithecus* a *Turkanapithecus*, dříve řazené do prokonsulovitých primátů, jsou dnes většinou zařazováni do samostatné čeledi *Nyanzapithecide* (Begun 2015, 2016, Harrison 2002, Urciuoli, Alba 2023) Vzhledem k tomu, že naše znalosti o skutečné variabilitě nadčeledi *Proconsuloidea* jsou ještě nedostatečné, názory na zařazení jednotlivých rodů i čeledí se stále různí (Begun 2015, Fleagle 2013).

Nadčeleď Hominoidea
Čeleď Afropithecidae – kmenoví hominidé nebo archaičtí hominoidi?

Skupina afropitékovitých lidoopů, se objevuje v nejstarším miocénu před zhruba 21 miliony lety. Afropitéci jsou pravděpodobně první archaičtí zástupci nadčeledi *Hominoidea*. Mají některé specifické, relativně moderní znaky na chrupu podobné hominidům, ale zároveň velmi archaickou stavbu splanchnocrania, připomínající v některých rysech oligocéní propliopitéky (Fleagle 2013). Stavba postkraniálního skeletu, podobně jako zuby, je ale v zásadě podobná skeletu ostatních hominoidních miocenních hominidů, i když některé důležité části postkraniálního skeletu jako je pánev nebyly doposud nalezeny (MacLatchy et al. 2023). Ve své kombinaci tak morfologie afropitéků vytváří zvláštní mosaiku znaků starobylých a moderních (Fleagle 2013).

Všichni zástupci čeledi *Afropithecidae* mají ve srovnání s prokonsuloidy sklovinu silnější a jejich zuby nejsou nikdy specializované (Begun 2015, Fleagle 2013, McLatchy 2004, McLatchy et al. 2023). U všech známých druhů pak nacházíme poměrně moderní morfologii molárů a, zejména, premolárů. Na jejich skeletu nacházíme i znaky archaické a specializované, například možné přizpůsobení ke šplhání u morotopitéka (McLatchy 2004, McLatchy et al. 2023) (obr. 17, 18).

Tab. 8a – Velkočeleď Hominidea – Proconsuloidea a Dendropithecoidea (Flaegle 2013).

Rod	Druh	Perioda	Miliony let	Výskyt	Lokalita	Hmotnost (g)
Proconsuloidea						
Proconsulidae						
Proconsul	africanus	raný miocén	20	Afrika, západní Keňa	Koru, Legetet?	27400
Entebe	hesseloni	raný miocén	19–16	Afrika., Keňa	Rusigna Island, Legetet	17000
Entebe	nyanzae	raný miocén	19–16	Afrika., Keňa	Rusigna, Mfwangano, Legetet, Karungu	28000
Entebe/Ugandapithecus	major	raný miocén	20–18	Afrika, Keňa, Uganda	Songhor w.K.? Losidok, Moruarot, Kirimun n. K., K., Napak, U.	50000
Nyanzapithecidae						
Rangwapithecus	gordoni	raný miocén	18.5-16	Afrika., Keňa	Rusigna Island, Songhor, Mfwangano	15000
Limnopithecus	legetet	raný miocén	18.5-16	Afrika., Keňa	Rusigna Island, Songhor, Bukwa, Napak, Koru, Ombo	5500
Limnopithecus	evansi	raný miocén	16-14.5	Afrika., Keňa	Maboko Island	
Nyanzapithecus	vancouveringi, pickfordi, harrisoni			Afrika., Keňa		
Mabokopithecus	clarki		16-14.5	Afrika., Keňa	Maboko Island	10000
Turkanapithecus	kalakolensis		17.5–15	Afrika., Keňa	Kalodirr	
Xenopithecus	koruensis		17.0	Afrika., Keňa	Koru	
Dendropithecoidea				Afrika., Keňa		
Dendropithecidae				Afrika., Keňa		
Dendropithecus	macinesi	raný miocén	19-16	Afrika., Keňa	Legetet, Songhor, Rusigna Island, Mfwangano, Karungu, Koro	9000
Simiolus	enjiessi	raný miocén	18-17	Afrika., Keňa	Kalodirr	7000
Simiolus	leakeyorum	střední miocén	16-14.5	Afrika., Keňa	Maboko Island	
Micropithecus	clarki	raný miocén	20–18	Afrika, Keňa, Uganda	Koru, K., Napak, U.	3500
Kalepithecus	songhorensis	raný miocén	19-18	Afrika., Keňa	Songhor, Legetet	
Kamoyapithecus	hamiltoni	latest oligocén	23	Afrika, severní Keňa	Lothidok	
Dionysopithecus	shuangouensis	? raný miocén	? 19-16	Asie, Čína		3300
Platydontopithecus	janghuaiensis	? raný miocén		Asie		15000
Pliopithecidae						
Epipliopithecus	vindobonensis	střední – pozdní miocén	15.0-12.0	Evropa, Czech Republic	Děvínská Nová Ves	9700
Pliopithecus	antiqus	střední – pozdní miocén	15.0-12.0	Evropa		7000
Pliopithecus	platyodon	střední – pozdní miocén	15.0-12.0	Evropa		
Pliopithecus	priensis	střední – pozdní miocén	15.0-12.0	Evropa		
Pliopithecus	zhanxiangi	střední – pozdní miocén	8	Evropa		15000
Plesiopliopithecus (Crouzelia)	lockeri	střední miocén	12-10	Evropa		5000
Plesiopliopithecus (Crouzelia)	auscitanensis	střední miocén		Evropa		5000
Plesiopliopithecus (Crouzelia)	rhodanica	střední miocén		Evropa		
Anapithecus	hernyaki	střední miocén	10	Evropa	Rudabanya	13500
Laccopithecus	robustus	pozdní miocén	8	Asie, Čína		12000

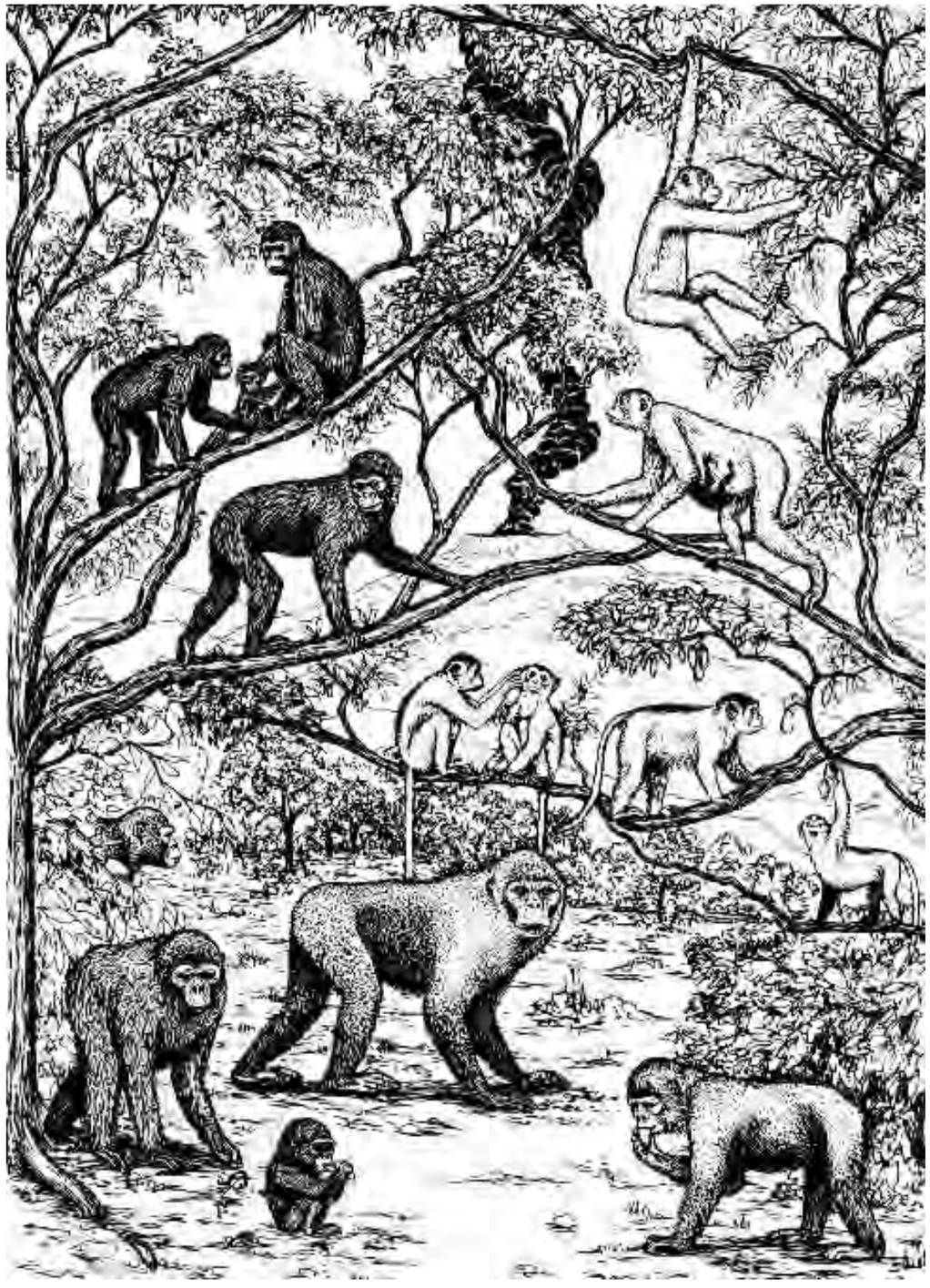
Proto jejich jako jejich nejvhodnější systematické zařazení bude zařazení do samostatné čeledi *Afropithecidae*. Zhodnotíme-li morfologii afropitéků jako skupiny, ať už se jedná o morfologii zubů, lebky

nebo postkraniálního skeletu, můžeme je považovat za kmenové hominidy, kteří vznikli na konci oligocénu spolu s prokonsulovitými lidoopy.

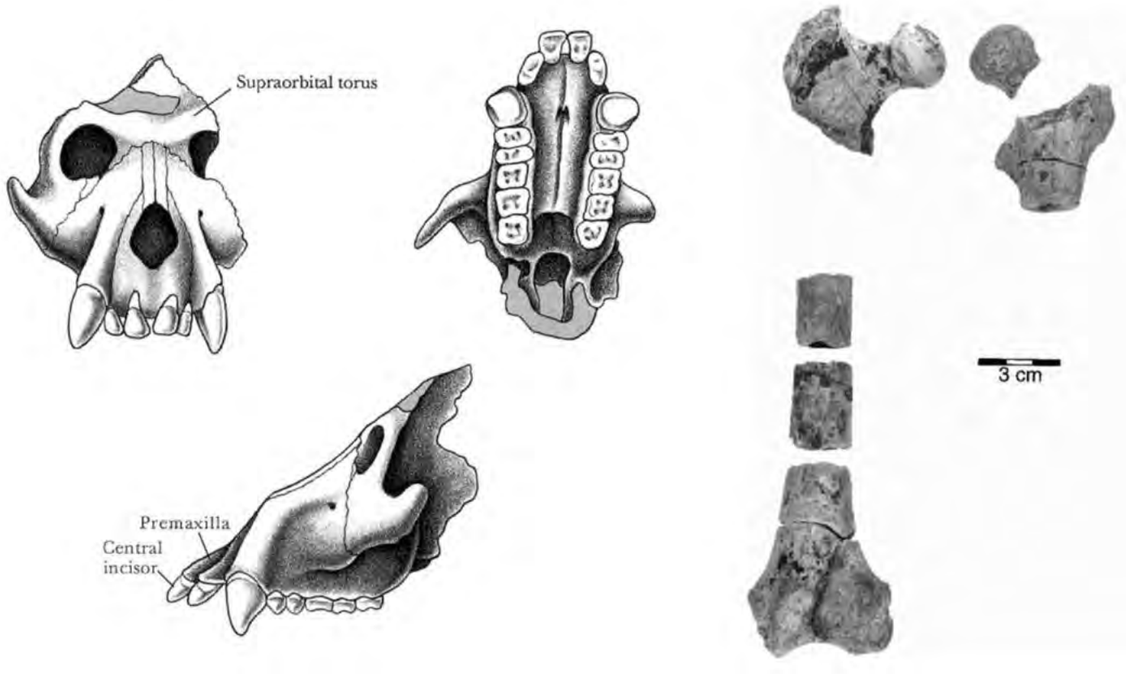
Postkraniální skelet afropitéků vykazuje u některých druhů počínající diferenciaci funkce předních a zadních končetin (McLatchy 2004). Zatímco pro prokonsuly byla typická velká variabilita velikosti těla, afropitéci byli vždy středně velcí až velcí primáti, kteří zhruba dosahovali velikosti paviánů nebo šimpanzů (Begun 2015, 2016, Fleagle 2013, McLatchy et al. 2023).

Tab. 8 b – Velkočeleď Hominidea – nejvýznamnější rody – chronologické uspořádání (Begun 2015).

Období	Stáří (miliony)	Rod	Důležité lokality	Země	Fosílie
oligocén	28–29	Saadanius	Harrat Al Ujayfa	Saudská Arábie	Splanchnocranium
oligocén	25,2	Rukwapithecus	Rukwa Rift	Tanzanie	Fragment mandibuly
oligocén	25,0	Kamoyapithecus	Lothidok	Keňa	Kraniodentální fragmenty
raný miocén	21,0	"Proconsul	Meswa Bridge	Keňa	Kraniodentální fragmenty
raný miocén	?20–17.5	Morotopithecus	Moroto	Uganda	Lebky, zuby, postkrania
raný miocén	?20–17.5	Kogolepithecus	Moroto	Uganda	Zuby
raný miocén	19,0	Ugandapithecus	Napak/Songhor	Keňa/Uganda	Lebky, zuby, postkrania
raný miocén	19,0	Xenopithecus	Koru	Keňa	Kraniodentální fragmenty
raný miocén	19,0	„Proconsul meswae"	Songhor/Koru	Keňa	Lebky, zuby, postkrania
raný miocén	19,0	Limnopithecus	Koru/Songhor	Keňa	Kraniodentální fragmenty
raný miocén	19,0	Rangwapithecus	Songhor	Keňa	Kraniodentální fragmenty
raný miocén	19,0	Micropithecus	Napak/Koru	Keňa/Uganda	Kraniodentální fragmenty
raný miocén	19,0	Kalepithecus	Songhor/Koru	Keňa	Kraniodentální fragmenty
raný miocén	18–19	Dendropithecus	Rusinga/Songhor/Napak/Koru	Keňa/Uganda	Lebky, zuby, postkrania
raný miocén	19,0	Lomuropithecus	Napak	Uganda	Kraniodentální fragmenty
raný miocén	19.5–17	cf. Proconsul	Rusinga/Mfangano	Keňa	Lebky, zuby, postkrania) +
raný miocén	17,5	Turkanapithecus	Kalodirr	Keňa	Lebky, zuby, postkrania
raný miocén	17,5	Afropithecus	Kalodirr	Keňa	Lebky, zuby, postkrania
raný miocén	17.5–15	Simiolus	Kalodirr/Maboko	Keňa	Lebky, zuby, postkrania
raný miocén	17.5–15	Nyanzapithecus	Rusinga/Maboko	Keňa	Kraniodentální fragmenty
raný miocén	17,0	Heliopithecus	Ad Dabtiyah	Saudská Arábie	Zuby
raný miocén	16,5	cf. Griphopithecus	Engelswies	Německo	Zuby
raný miocén	16,0	Griphopithecus	Pasalar/Candir	Turecko	Lebky, (zuby)+, postkrania
raný miocén	15,0	Equatorius	Maboko/Kipsarimon	Keňa	(Lebky, zuby, postkrania) +
raný miocén	15,0	Mabokopithecus	Maboko	Keňa	Zuby
raný miocén	15,0	Nacholapithecus	Nachola	Keňa	Částečný skelet
střední miocén	13,0	Kenyapithecus	Fort Ternan	Keňa	Lebky, zuby, postkrania
střední miocén	13,0	Otavipithecus	Otavi	Namibie	Kraniodentální fragmenty, obratle
střední miocén	12,5	Pierolapithecus	Els Hostalels de Pierola	Španělsko	Částečný skelet
střední miocén	12,5	Dryopithecus	St. Gaudens, La Grive	France	Mandibuly+, zuby
střední miocén	12,5	Anoiapithecus	Els Hostalels de Pierola	Španělsko	Kraniodentální fragmenty
střední-pozdní miocén	12.5–7	Sivapithecus	Potwar Plateau	Pákistán	(Lebky, zuby, postkrania) +
střední-pozdní miocén	?13.5–7	Khoratpithecus	Magaway (M) Khorat) /Ban	Thajsko/Myanmar	Kraniodentální fragmenty
pozdní miocén	10,0	Rudapithecus	Rudabánya	Maďarsko	(Lebky, zuby, postkrania) +
pozdní miocén	10–9	Hispanopithecus	Llobateres/Can Llobateres/Can Ponsic	Španělsko	(Lebky, zuby, postkrania) +
pozdní miocén	11–8?	Neopithecus	Salmendingen	Německo	M3
pozdní miocén	10,0	Ankarapithecus	Sinap	Turecko	Lebky, zuby, postkrania
pozdní miocén	9,5	Samburupithecus	Samburu	Keňa	Kraniodentální fragmenty
pozdní miocén	10,3	Chororapithecus	Chorora Formation	Etiopie	Izolované zuby
pozdní miocén	9,9	Nakalipithecus	Nakali	Keňa	Mandibula a zuby
pozdní miocén	9,5	Ouranopithecus	Ravin de la Pluie	Řecko	(Kraniodentální fragmenty) +, 2 falangy
pozdní miocén	9–8	Graecopithecus	Pygros, Vassiliss; Azmak	Řecko, Bulharsko	Mandibula
pozdní miocén	9–8	Lufengpithecus	Lufeng	Čína	(Lebky, zuby, postkrania) +
pozdní miocén	8–7	Anadoluvius	Çorakyerler	Turecko	Mandibula, maxilla
pozdní miocén	7,0	Oreopithecus	Baccinello/Monte Bamboli	Itálie	(Lebky, zuby, postkrania) +
pozdní miocén	7–6	Sahelanthropus	Toros-Ménalla	Čad	(Lebky, zuby, postkrania) +
pozdní miocén	6,5	Indopithecus	Potwar Plateau Toros-Menalla	Pákistán	Mandibula
pozdní miocén	6,0	Orrorin	Lukeino Plateau	Keňa	Kraniodentální fragmenty, postkrania
pozdní miocén	5.8–5.2	"Ardipithecus" A. kadabba	Alayla (Middle Awash)	Keňa	Kraniodentální fragmenty, postkrania
pleistocén	2–0.3	Gigantopithecus	Liucheng	Východní a jihovýchodní Asie	Mandibula a zuby



Obr. 16 -Rekonstrukce komunity fosilních spodně miocenních lidoopů z ostrova Rusigna v Keni z miocenních vrstev starých asi 18 milionů let: Proconsul hesseloni (nahoře vlevo); Dendropithecus macinesi (nahoře vpravo); Limnopithecus legelet (uprostřed – chybná rekonstrukce – neměl ocas !!!); Proconsul nyanzae (dole na zemi) (© Vančata 2013).



Obr. 17 - Vlevo: Lebka afropitecina druhu Afropithecus turkanensis – dobře patrné je velmi archaická stavba obličejové části, chybění nadočnicových valů a moderně stavěné krátké a robustní premoláry a moláry (© Vančata 2013). Vpravo: femury rodu Morotopithecus (© Vančata 2013).

Například Milford Wolpoff (1999) řadí základě výše uvedených znaků afropitéky přímo do čeledi *Hominidae*, a předpokládá, že *Afropithecini* nejsou s prokonsuly nijak příbuzní. Podobný názor zastává, jak už jsme zmínili dříve, také Terry Harrison (2002, 2012, 2013), který právě díky právě díky charakteru morfologie afropitéků považuje prokonsulovité lidoopy za zcela nepříbuzné moderním lidoopům a považuje je za přímé potomky oligocenních úzkonosých primátů. Většina paleoantropologů (Begun 2007, 2015, Fleagle 2013) však afropitéky považuje za hominoidy široce ancestrální pro čeleď *Hominidae*, tedy skupinu potenciálně příbuznou, ale nikoliv za jejich přímé předchůdce.

Afropitéci mají celou řadu specifických a důležitých morfologických charakteristik, které se od hominidů liší, a to spolu s charakterem jejich archaických znaků prokazuje, že jejich zařazení do čeledi *Hominidae* by bylo velmi problematické (Begun 2015, 2016, Fleagle 2013, McLatchy et al. 2023), nicméně jejich příbuznost s miocenními hominidy je zřejmá (Begun 2015).

Todd Rae (1997, 1999, 2004) se například domnívá, že stavba obličejového skeletu je v zásadě již lidoopí, a že specifičnost morfologie afropitéka a morotopitéka bývá mnoha autory nadsazována, což však současné výzkumy příliš nepotvrzují (McLatchy et al. 2023).

Ukazuje se však, že v každém případě se prokonsulovití a afropitékovití lidoopi (Tab. 8 a, b) liší v mnoha velmi důležitých znacích, a tudíž se jedná o dvě fylogeneticky jasně odlišné skupiny (Benefit, McCrossin 2000, 2002, Begun 2007, 2015). Je navíc dosti pravděpodobné, že mezi oběma skupinami existovaly i ekologické odlišnosti. Afropitéci podle všeho žili v otevřenějších ekologických formacích jako jsou řidší pralesy či lesostepi (Peppe et al. 2023). Nicméně analýzy ukazují, že afropitéci, jejichž velikost těla zhruba odpovídala šimpanzům, se velmi dobře přizpůsobovali různým typům prostředí (Peppe et al. 2023). Na to ukazuje i variabilita postkraniálního skeletu (McLatchy et al. 2000, 2023), který však u většiny druhů odpovídal spíše kvadrupednímu způsobu pohybu.

Čeleď Afropithecidae a jejich význam pro evoluci hominidů

Afropitéky je možno podle charakteru jejich morfologie rozdělit na archaické afropitéky a pokročilé afropitéky. Do archaických afropitéků můžeme zařadit nejstarší známý rod lidoopů z nadčeledi *Hominoidea,* 20,5 milionu let starý rod *Morotopithecus* a 17–18 milionů let starý rod *Afropithecus (Heliopithecus)* (Begun 2015, 2016, Fleagle 2013) (obr. 17).

Ukazuje se, že pro pochopení evoluce a adaptací má zvláštní význam nejstarší ze zástupců afropitéků, rod *Morotopithecus*, protože jako jediný spodně miocenní hominoid má pokročilé znaky postkraniálního skeletu vykazující určité podobnosti k současným lidoopům, zejména k šimpanzům (Begun 2015, Fleagle 2013, McLatchy et al. 2023). I když je velmi pravděpodobné, že se jedná o homoplasii, ukazuje to že ranní afropitéci, *Morotopithecus* a *Afropithecus sensu lato* se lišili i ve způsobu lokomoce a ekologii. To prokazuje, že tato se skupina hominoidů pravděpodobně mohla přizpůsobovat různým ekologickým podmínkám (McLatchy et al. 2023, Peppe et al. 2023) v případě morotopitéka lesostepím, ve kterých bylo výhodné často šplhat na stromy, ať už kvůli získávání potravy nebo jako způsob ochrany před predátory.

Středně miocenní skupinu afropitéků označujeme jako pokročilé afropitéky. Patří do ní rody *Equatorius* (*Kenyapithecus africanus*), a *Nacholapithecus* (*Kenyapithecus africanus*) a jihoafrický středně miocenní rod *Otavipithecus* (Begun 2015, 2016, Fleagle 2013).

Archaičtí afropitéci

Archaičtí afropitéci patří mezi vůbec nejstarší známé rody miocenních hominoidů jejich stáří se pohybuje mezi 21–17 milionů let.

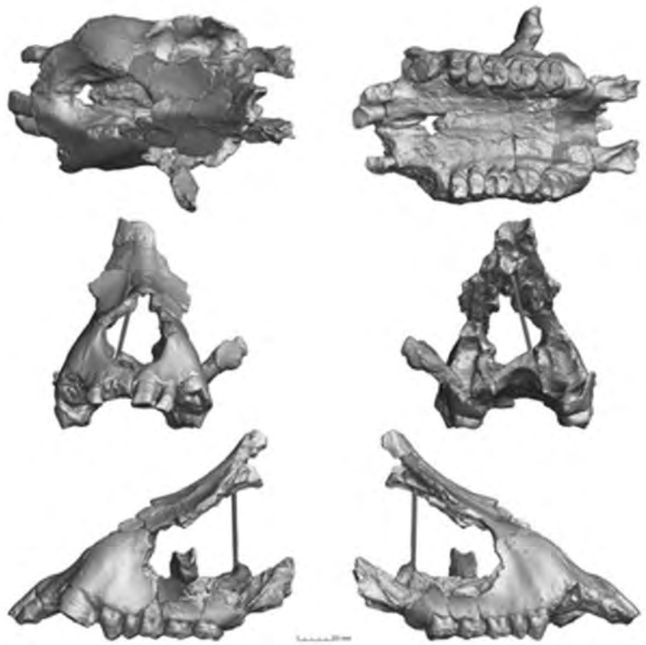
Mezi nejdůležitější nálezy patří rody *Morotopithecus*, *Kogolepithecus* z naleziště Moroto v Ugandě (Begun 2016, McLatchy et al. 2023) jejichž stáří se pohybuje mezi 21 – 17,5 milionu let, a 17, 5 milióny let staré rody *Afropithecus* z naleziště Kalodirr v Keni a *Heliopithecus* z naleziště v Ab Dabtiyah v Saudské Arábii.

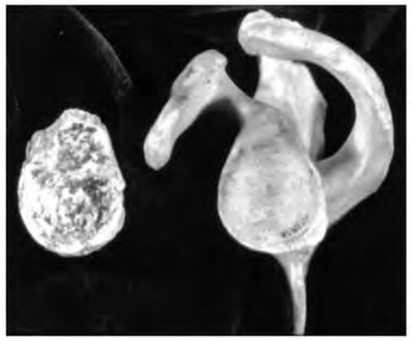
Afropitéci jako celek (Tab. 8 b, c) by tedy podle všeho mohli být vhodnými kandidáty na kmenové, tedy archaické, hominidy v širokém slova smyslu, ovšem za předpokladu, že budeme schopni přesvědčivě interpretovat mosaiku jejich odvozených, a relativně moderních, znaků a znaků velmi starobylých, do jisté míry připomínajících oligocenní hominoidní primáty – propliopitéky (Begun 2015, Fleagle 2013, Harrison 2002, Rae 2004).

Mezi nejdůležitějšími znaky prokazujícími možné příbuzenství s hominidy patří pokročilá morfologie molárů, a zvláště pak premolárů, málo výrazné cingulum a relativně silná sklovina (Begun 2015, Fleagle 2013, atd.). Důležité je i zjištění, že u pokročilých afropitéků, z nichž někteří bývali řazeni do hominidů (Begun 2015, 2016, Fleagle 2013), jsou archaické znaky mnohem vzácnější, naopak se objevují některé znaky připomínající dryopitékovité středně miocenní lidoopy (Begun 2015).

Archaičtí afropitéci však mají ještě řadu velmi starobylých znaků na lebce, zejména v horní oblasti splanchnocrania a poměrně malý mozek. Typické je nízké ustupující čelo a, přinejmenším u rodu *Afropithecus* (obr. 15), výrazná *crista saggitalis* (Begun 2015. Fleagle 2013). I když patří starobylí afropitéci mezi největší miocenní hominoidy, podobnost čelní partie afropitéka a egyptopitéka je nápadná, což prokazuje možnou příbuznost nadčeledi *Propliopithecoidea* a nadčeledi *Hominoidea*, a snad i jejich blízké fylogenetické vztahy (Rae 1997, 1999, 2004), protože u prokonsuloidů se takové znaky nevyskytují ani u nejstarších známých rodů (Begun 2015, Fleagle 2013, Rae 1997, 1999, 2004).

Někteří autoři ještě uvádějí jako charakteristický znak archaických afropitéků, zejména u rodu *Afropithecus*, úzký dlouhý obličej (srov. Fleagle 2013, Obr. 17). Todd Rae (Rae 1997, 1999, 2004), specialista na obličejový skelet miocenních lidoopů, tvrdí, že po pečlivé rekonstrukci splanchnocrania afropitéků se šířka jejich obličejového skeletu nijak výrazně neliší od ostatních afropitékovitých lidoopů (Rae 1997, 1999, 2004).









Obr. 18 - Morotopithecus – lebka, femur a scapula a rekonstrukce prostředí, ve kterém žil (archiv autora).

V takovém případě ještě více vyniká podobnost rodů *Morotopithecus* a *Afropithecus*, kteří se liší především adaptacemi postkraniálního skeletu (Ward 1998, Richmond, Hatala 2013). *Morotopithecus* žil v otevřenějších lesních ekosystémech a byl podle všeho poměrně výrazně přizpůsoben ke šplhání a pohybu v korunách stromů (McLatchy et al. 2023, Peppe et al. 2023, Obr. 18), *Afropithecus* pak byl spíše kvadrupední (Fleagle 2013). I přes jisté podobnosti některých znaků na horní končetině a páteři mezi morotopitékem a moderními lidoopy je morfologie končetin v mnohých rysech dosti archaická. Je tedy možné tyto znaky považovat za znaky relativně podobné morfologii postkraniálního skeletu kmenových úzkonosých primátů (McLatchy et al. 2023, Richmond, Hatala 2013, Ward 1998). Nové nálezy afropitéků naznačují, že některé morfologické rysy rodu *Afropithecus* jsou natolik variabilní, že rod *Heliopithecus* by měl být spíše považován za validní samostatný rod čeledi *Afropithecidae* představující relativně malé archaické afropitéky (Begun 2015, 2016, Fleagle 2013).

Pokročilí afropitéci

Pokročilí afropitéci pak žili mezi 16–13 miliony let na území dnešní západní a jižní Afriky v pozdním spodním miocénu a v celém středním miocénu (Begun 2015, 2016, Fleagle 2014).

Pokročilí afropitéci, zejména jejich systematika, ale i morfologie lebky a postkraniálního skeletu, jsou stále předmětem mnoha diskusí (Begun 2015, 2016, Fleagle 2013, Harrison 2002, Urciuoli, Alba 2023). Do této skupiny afropitéků patří 15 milionů let staré rody *Equatorius* (*Kenyapithecus africanus*, Moroto-Kipsarimon, Keňa), a *Nacholapithecus* (*Kenyapithecus africanus*, Nachola, Keňa) a jihoafrický středně miocenní rod *Otavipithecus* (Otavi, Namibie) starý 13 milionů let (Begun 2015, 2016, Fleagle 2013).

Paleoantropologové a paleoprimatologové zatím nemohou shodnout na jejich fylogenetickém postavení této skupiny, protože jsou dnes hodnoceny tři různé rody: pokročilí afropitéci *Equatorius* a *Nacholapithecus* a hominidní rod *Kenyapithecus* (Begun 2015, 2016, Fleagle 2013, Harrison 2002, Urciuoli, Alba 2023).

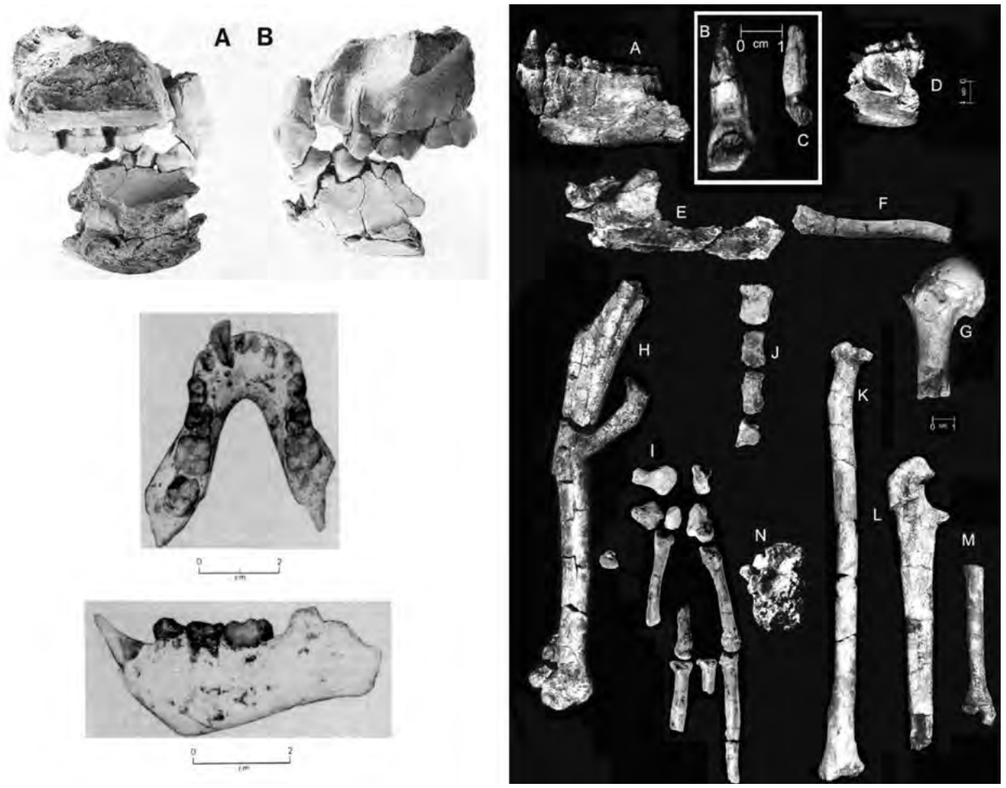
Kamenem úrazu je, že někteří primatologové považovali rod *Kenyapithecus sensu lato* za potenciální předky pokročilejších, svrchně miocenních hominoidů, dryopitéků, a jiní se domnívali, že jde o pokročilé formy prokonsulovitých primátů, nebo kmenové hominidy (Begun 2015, 2016, Fleagle 2013, Harrison 2002, McLatchy et al. 2023 Urciuoli, Alba 2023, Wolpoff 1999).

Třetí skupina je potom považuje za hominoidní skupinu blízce příbuznou hominidům (Wolpoff 1999), což je sice podložený názor, ale obtížně interpretovatelný z hlediska systematického a fylogenetického, zvláště když víme, že okolo 16 milionů let se objevují modernější skupiny lidoopů v Malé Asii a v Evropě (Begun 2015, 2016, Fleagle 2013, Harrison 2002, Urciuoli, Alba 2023).

Diskutuje se systematické postavení a fylogenetický význam rodu *Otavipithecus*, nalezeného v mladších středně miocenních vrstvách v jihoafrické Namibii (Begun 2015, 2016, Fleagle 2013, Harrison 2002, Urciuoli, Alba 2023). Současné analýzy zdůrazňují velký paleobiogeografický význam tohoto nálezu, který prokázal, že hominoidi žili také v jižní Africe nejen v Africe východní. Také je velmi pravděpodobné, že jihoafrický středně miocenní rod *Otavipithecus* byl druhem reliktním s mnoha přetrvávajícími starobylými znaky. Podle všeho žil současně, avšak alopatricky, s kenyapitéky, a podle většiny odborníků neměl pro další evoluci miocenních lidoopů žádný bezprostřední význam (Begun 2015, 2016, Fleagle 2013, Urciuoli, Alba 2023).

Poněkud jiná je pak situace u rodů *Equatorius* a *Nacholapithecus* (Obr. 19). Jedná relativně nedávno objevené a popsané druhy, a dokonce i rody, ze staršího středního miocénu. Zčásti se však jednalo o fosilní materiál zařazovaný provizorně do rodu *Kenyapithecus* (Fleagle 2013). Většinou pak do řazen do druhu *Kenyapithecus africanus*, nikdy ne do druhu ***Kenyapithecus wickeri*** (Obr. 19)**.** Nálezy obou zmíněných rodů byly dříve nesprávně považovány za druhy rodu *Ramapithecus* (Begun 2015, Fleagle 2013, McCrossin and Benefit 1995, 1997, Pickford 1995).

Systematicky významné morfologické rozdíly mezi jednotlivými rody pokročilých afropitéků byly natolik důležité, že na jejich základě byly nakonec popsány samostatné rody *Nacholapithecus* (Ishida et al. 1999, 2004) a *Equatorius* (Ward et al. 1999), které byly vyčleněny z původního rodu *Kenyapithecus* (Begun 2015, Fleagle 2013). Oba zmíněné rody nesplňují kritéria pro příslušnost k potenciálním hominidům, a tak rodový název *Kenyapithecus* musí být rezervován pouze pro ty středně miocenní lidoopy, které taková kritéria splňují, a to jsou výhradně nálezy druhu ***Kenyapithecus wickeri.***



Obr. 19 -Vlevo: Fragmenty maxily a mandibuly druhu Kenyapithecus wickeri, který byl v minulosti považován za africký druh rodu Ramapithecus. Již v osmdesátých letech však řada badatelů prokázala (srov. Fleagle 2013), že ramapiték je ve skutečnosti polytypický rod, který je tvořen nejméně dvěma málo příbuznými rody Kenyapithecus a Sivapithecus, které nejsou nijak blízce příbuzné s homininy. V tomto ohledu je Sivapithecus ještě méně příbuzný homininům, než je Kenyapithecus (© Vančata 2013). Vpravo: poměrně úplná kostra rodu Equatorius, rodu ze skupiny afropitéků, který je podle některých názorů blízký kenaypitékům, a mohl by představovat předky hominidů (© Vančata 2013).

Takže bude správné řadit všechny východoafrické pokročilé afropitéky, s výjimkou jihoafrického rodu *Otavipithecus*, buď do rodu *Equatorius* nebo *Nacholapithecus* (Urciuoli, Alba 2023), podle některých názorů je možné oba rody sdružit i do jednoho rodu *Equatorius* (Begun 2015, Fleagle 2013). Oba tyto rody mají ve srovnání s archaickými afropitéky mnohem modernější morfologii obličejového skeletu a relativně silnou zubní sklovinu a mají i pokročilejší znaky na postkraniálním skeletu s možnou počínající „lidoopí" diferenciací předních a zadních končetin (Begun 2015, Fleagle 2013). Přesto však na lebce, zubech i kostře převládají starobylé znaky typické spíše pro spodně miocenní lidoopy.

Equatorius i *Nacholapithecus* mají také modernější morfologii skeletu končetin, zejména zadních končetin, s možnou počínající diferenciací funkce předních a zadních končetin (Ishida et al. 2004, Ward et al. 1999).

Přesto však na skeletu obou rodů stále převládají znaky typické pro nespecializované stromové kvadrupedy. Analýza lebečních kostí ukazuje, že i morfologie a velikost mozku byla srovnatelná s ostatními spodně miocenními lidoopy. Podle všeho se jednalo o středně velké spíše stromově adaptované lidoopy (Begun 2015).

Vyčlenění těchto nových rodů pokročilých afropitéků má mnoho zastánců, ale někteří badatelé nabádají k opatrnosti v interpretaci jeho systematického i fylogenetického postavení (Begun 2015, Fleagle 2013). Z tohoto hlediska jsou důležitá dvě fakta:

Zaprvé, diferenciace funkce končetin existovala už u nejstaršího rodu této čeledi, morotopitéka, a proto ji těžko můžeme považovat za jednoznačně progresivní znak. Za druhé, v morfologii rodu *Equatorius* i *Nacholapithecus* se zachovalo, například ve srovnání s kenyapitékem a dalšími hominidy, příliš mnoho

archaických znaků, než abychom ho mohli považovat za reprezentanta jakési přechodové skupiny (Begun 2015). Zdá se dokonce, že postkraniální skelet rodu *Nacholapithecus* má výrazně více archaických znaků, než mají postkrania rodu *Equatorius* (Begun 2016), avšak vzhledem k tomu, že se sice jedná o poměrně dobře zachovalé skelety, ale i tak o ojedinělé nálezy obou rodů, bude potřeba mnohem více fosilních dokladů, aby tato hypotéza mohla být potvrzena.

Nové objevy spodně a středně miocenních lidoopů a jejich nové interpretace však prokazují (obr. 16), že se na počátku středního miocénu skutečně objevuje nový typ afropitékovitých primátů a vyčlenění nového rodu, nebo nových rodů, je zřejmě namístě (Begun 2015, 2016, McLatchy et al. 2023 Urciuoli, Alba 2023). Pravda ale také je, že pro jasné vymezení jejich fylogenetického postavení, například, zda jsou či nejsou přímými předky kenyapitéků, zatím není zatím dostatek fosilních dokladů.

Fylogeneze afropitéků je nicméně slučitelná s paleobiogeografickými modely evoluce hominoidů (Almécija S. et al., 2021, Begun 2010, Begun et al. 2012, Casanovas-Vilar et al. 2011, Folinsbee, Brooks, 2007). Nejpravděpodobnější interpretace fylogeneze této skupiny je, že některé z forem archaických afropitéků typu *Afropithecus/Heliopithecus* migrovala na konci spodního miocénu do Evropy, zřejmě východní cestou přes oblast dnešního Turecka a Balkánu, kde vznikli první zástupci čeledi *Hominidae* například rod *Griphopithecus* (Begun 2015, 2016). V Africe se pak vyvíjely jejich mladší formy, pokročilí afropitéci, a v Evropě vznikli nejstarší zástupci hominidů sensu stricto například dryopitéci.

Fylogenetický původ dalších dvou nehominidních čeledí pliopitéků a oreopitéků je nejasný, ale i u nich předpokládáme, že jejich předci se v Evropě objevili v rámci migrace hominoidních primátů z Afriky (Begun 2015, 2016, McLatchy et al. 2023, Urciuoli, Alba 2023).

„Nehominidní" hominoidní čeledi – Oreopithecidae
Čeleď Oreopithecidae

Pozornost paleoantropologů je v posledních letech z různých důvodů věnována čeledi *Oreopithecidae* (Alba et al. 2024, Begun 2015, 2016, Fleagle 2013, Hammond et al. 2019) reprezentovanou jediným známým rodem *Oreopithecus*.

Tato čeleď byla dlouhou dobu považována za velmi specializovanou a starobylou skupinu hominoidů nebo dokonce opic. První nálezy oreopitéků pocházejí ze svrchního miocénu z hnědouhelných dolů ukazují, že oreopitéci žili mimo jiné v oblastech dnešního Toskánska, zhruba před 7-8 miliony lety (Tab. 8c). Další nálezy oreopitéků z jižní Evropy ukazují, že jsou specifickou skupinu hominoidů, která se pravděpodobně začala vyvíjet už na počátku miocénu. Vrcholoví zástupci rodu *Oreopithecus* zřejmě žili v bažinatých oblastech na území jižní Evropy (Obr. 26) od 11.6 do 3.6 milionu let (Begun 2016).

Velmi dobře zachovalý 7-8 milionů let starý skelet *Oreopithecus baamboli* z hnědouhelných slojí z toskánského svrchního miocénu (Szalay, Delson 1979) ukazuje, že měli sice nepříliš velký mozek (Schoenemann 2013, Szalay, Berzi 1973), ale stavba trupu a končetin je v některých rysech podobná šimpanzům (Hammond et al. 2019).

Podle morfologie zubů, které si zachovaly mnoho starobylých znaků vedle znaků specifických a specializovaných, se můžeme domnívat, že šlo o fylogeneticky starobylou skupinu specializovanou na méně kvalitní potravu s adaptací na život v bažinatých ekosystémech nebo jejich bezprostředním okolí (Begun 2016). Pánev je, na rozdíl ode všech miocenních lidoopů, relativně nízká a široká s možnou adaptaci na občasný bipední pohyb (Hammond et al. 2019). Oreopitéci žili podle všeho v mokřadních nebo v bažinatých ekosystémech, nebo jejich blízkém okolí, kde takový způsob pohybu mohl být výhodný (DeMiguel, Rook 2018, Rook et al. 1999).

Poslední výzkumy ale ukazují, že oreopitéci spíše vznikli až v průběhu středně miocenní adaptivní radiace hominoidů, což nevylučuje existenci výše zmíněných znaků, ani to, že mohli být příbuzní dryopitékům (Begun 2015, 2016).

I když byli oreopitéci, jak napovídá morfologie jejich zubů (měli dokonce 6 hrbolků na molárech (Szalay, Delson 1979) a čelistí, specializovaní listožraví lidoopi žijící izolovaně v bažinatých ekosystémech nebo v marginálních oblastech těchto ekosystémů, jejich postkraniální skelet je nápadně podobný skeletu šimpanzů (Rook et al. 1999).

To sice nijak neprokazuje jejich blízkou příbuznost k afrických lidoopům, ale odhaluje adaptivní potenciál pozdně miocenních hominoidů. Tato charakteristika oreopitéků prokazuje všeobecný trend u skupiny

pozdně miocenních lidoopů k postupné různě rozvinuté diferenciaci funkce i stavby horních a dolních končetin, k prodlužování předních končetin a zvyšování manipulačních schopností ruky a také ke zvýšení podílu antipronográdních lokomočních adaptací typu šplhání, zavěšování a bipedie, tedy změny ve struktuře HOX genů, ke které došlo v průběhu miocénu (Reno 2014).

V tomto smyslu oreopitéci prokazují, že za vhodných podmínek, v jejich případě izolaci a specializaci, je možný vznik adaptací postkraniálního skeletu v určitých rysech velmi podobných, těm znakům, jaké známe u dnešních lidoopů. Jak si ukážeme dále, tento trend je prokazatelný také u některých druhů dryopitékovitých primátů.

U oreopitéků však byla navíc podrobnými biomechanickými analýzami prokázána dokonce adaptace na fakultativní občasnou bipedii (Rook et al. 1999). Tuto adaptaci na bipedii je však těžké jednoznačně prokázat a mohla to být například i adaptace na vertikální pohyb lidoopího typu (Hammond et al. 2020, McLatchy at al. 2024).

Nejnovější analýzy morfologie oreopitéků (Alba et al. 2024) však ukazují určité problémy ve fylogenetickém zařazení rodu *Oreopithecus*. Vzhledem k možné homoplasii ve znacích souvisejících se vzpřímeným držením těla a odpovídajícím pohybem, má postkraniální skelet rodu *Oreopithecus* morfologické charakteristiky svědčící o tom, že se jedná o kmenového nebo i vrcholového hominoida.

Naproti tomu charakter morfologie lebky a zubů spíše nepodporují přímou příbuznost s hominoidy, ale naznačují možnou příbuznost s africkými nyanzapithecidy nebo i pliopitéky. Předpokládané morfologické podobnosti na lebce a zubech mezi oreopitéky a nyanzapitéky nemusí nutně znamenat jejich fylogenetickou příbuznost (Alba et al. 2024). Analýza vzniku a fylogeneze oreopitéků by tedy mohla být klíčová hlubší pochopení fylogeneze miocenních lidoopů.

Zdá se tedy, že hlavní etapy evoluce pokročilých hominoidů probíhaly v Evropě, a to včetně vzniku nových skupin hominoidů typu oreopitéků. Nemůžeme s naprostou jistotou vyloučit ani africký původ hominidů, ale tuto dříve preferovanou variantu nepodporují žádné věrohodné fosilní doklady, a nepodporují ji ani výsledky paleoekologických a ani paleobiogeografických výzkumů (Begun 2015, 2016, Popov et al. 2006 Urciuoli, Alba 2023). Jisté je, že langianská transgrese zamezila migraci mezi Evropou a Afrikou až do zhruba 9 milionů let, kdy messinská krize znovuotevřela migrační dráhy mezi Afrikou a Evropou a tuto migraci pak výrazně omezil vznik saharského komplexu okolo 8 milionů let (Popov et al. 2006).

Tab. 8 c – Systematika rodů velkořádu Hominidea – prokonsulové, afropitéci a hominidé.

	Hominoidea, Euhominoidea (Vančata 2013)				
	Proconsuloidea (Harrison), miocenní lidoopi				
Proconsuloidea	Rod	Perioda	Výskyt	Hmotnost	Zubní vzorec
Proconsulidae					
tribus Proconsulini	Proconsul	raný miocén	Afrika	17000-50000g	2.1.2.3/2.1.2.3
	Rangwapithecus	raný miocén	Afrika	15000	2.1.2.3/2.1.2.3
	Limnopithecus	raný miocén	Afrika	5500	2.1.2.3/2.1.2.3
	Dendropithecus	raný miocén	Afrika	9000	2.1.2.3/2.1.2.3
	Simiolus	raný – střední miocén	Afrika	7000	2.1.2.3/2.1.2.3
	Micropithecus	raný miocén	Afrika	3500	2.1.2.3/2.1.2.3
	Kamoyapithecus	pozdní oligocén	Afrika		2.1.2.3/2.1.2.3
	Dionysopithecus	? raný miocén	Asie, Čína	3300	2.1.2.3/2.1.2.3
	Platydontopithecus	? raný miocén	Asie	15000	2.1.2.3/2.1.2.3
Hominoidea					
Afropithecidae					
tribus Afropithecini	Afropithecus	raný -? střední miocén	Afrika, Saudská Arábie	50000	2.1.2.3/2.1.2.3
	Morotopithecus	raný miocén	Afrika	40000	2.1.2.3/2.1.2.3
	Kogolepithecus	raný miocén	Afrika		2.1.2.3/2.1.2.3
	Equatorius	střední miocén	Afrika	27000-41000g	2.1.2.3/2.1.2.3
	Nacholapithecus	střední miocén	Afrika	27000-41000g	2.1.2.3/2.1.2.3
	Otavipithecus	pozdní miocén	Afrika	17500	2.1.2.3/2.1.2.3
Oreopithecidae					
	Mabokopithecus	střední miocén	Afrika	10000	2.1.2.3/2.1.2.3
	Nyanzapithecus	raný – střední miocén		9500	2.1.2.3/2.1.2.3
	Oreopithecus	pozdní miocén	Evropa	30000	2.1.2.3/2.1.2.3
incertae sedis					
	Turkanapithecus	raný miocén	Afrika	10000	2.1.2.3/2.1.2.3
Pliopithecidae					
	Pliopithecus	střední – pozdní miocén	Afrika, Asie	7000-15000g	2.1.2.3/2.1.2.3
	Plesiopliopithecus	střední miocén	Afrika	5000	2.1.2.3/2.1.2.3
	Anapithecus	střední miocén	Afrika	13500	2.1.2.3/2.1.2.3
	Laccopithecus	pozdní miocén	Asie	12000	2.1.2.3/2.1.2.3
Hominidae					
	Kenyapithecus	střední – pozdní miocén	Africa	27000-41000g	2.1.2.3/2.1.2.3
	Griphopithecus	střední – pozdní miocén	Evropa, Turecko		2.1.2.3/2.1.2.3
	Pierolapithecus	střední – pozdní miocén	Evropa		2.1.2.3/2.1.2.3
	Anoiapithecus	střední – pozdní miocén	Evropa		2.1.2.3/2.1.2.3
	Dryopithecus	střední – pozdní miocén	Evropa	20000-35000g	2.1.2.3/2.1.2.3
	Lufengpithecus	pozdní miocén	Asie, Čína, Thajsko	50000	2.1.2.3/2.1.2.3
	Sivapithecus	pozdní miocén	Evropa, Asie	40000-90000g	2.1.2.3/2.1.2.3
	Ankarapithecus	pozdní miocén	Turecko	82000	2.1.2.3/2.1.2.3
	Gigantopithecus	pozdní miocén až pleistocén	Asie	200000	2.1.2.3/2.1.2.3
	Samburupithecus	pozdní miocén	Afrika	60000	2.1.2.3/2.1.2.3
	Graecopithecus	pozdní miocén	Evropa		2.1.2.3/2.1.2.3
	Anadoluvius	pozdní miocén	Turecko		2.1.2.3/2.1.2.3
	Ouranopithecus	pozdní miocén	Evropa	110000	2.1.2.3/2.1.2.3
	Chororapithecus	pozdní miocén	Evropa		2.1.2.3/2.1.2.3
	Nacholapithecus	pozdní miocén	Evropa		2.1.2.3/2.1.2.3

Čeleď Hominidae

Vznik starobylých hominidů – kenyapitéci a grifopitéci

I když zatím přesně nevíme, jak a kdy započal vývoj čeledi *Hominidae*, analýza dostupných fosilních nálezů ukazuje, že neexistují přesvědčivé doklady o tom, že rozvinutí hominidé vznikli v Africe. Je velmi pravděpodobné, že po vzniku langianské transgrese před 16 miliony lety (Iaccarino et al. 2011, Sand et al. 2019), mořského příkopu, který oddělil Evropu a Afriku a středomořskou část nynějšího Turecka, probíhala evoluce hominidů na evropském kontinentě (Tab. 8 c, 9).

Evoluce hominidů pravděpodobně započala rodem *Kenyapithecus* v Africe (Begun 2015, 2016, Begun et al. 2012). Hlavní roli v evoluci hominidů sehráli lidoopí migranti z Afriky do Evropy, totiž rod *Griphopithecus*, protože kenyapitéci před 16 miliony let zůstali v Africe uzavřeni mořským příkopem (Iaccarino et al. 2011, Sand et al. 2019), který na 4 miliony let izoloval Afriku a „Turecko“ od Evropy. V Africe se

vysoušel klimat a hominidé prakticky vymizeli, zatímco na evropském kontinentu byly ekologické podmínky ideální pro další evoluci hominidů, a to od konce spodního miocénu, kdy se objevuje v Evropě a v Turecku rod *Griphopithecus* (Almécija et al. 2021, Heizman, Begun 2001, Begun et al. 2012, Pugh 2021).

Kenyapithecus žil v lesostepních ekosystémech Afriky a „Turecka" a stal se nakonec izolovanou skupinou afro-tureckých lidoopů, která v průběhu středního miocénu vyhynula a nijak blízce s další evolucí hominidů nesouvisela (Almécija et al. 2021, Begun 2015, 2016, Heizman, Begun 2001, Begun et al. 2012, Pugh 2021).

Reálným kandidátem pro další evoluci hominidů je rod *Griphopithecus* (Obr. 20), který známe ze spodně miocenních nálezů z Turecka, a ze 16–17 milionů let starých miocenních lokalit v Evropě (Heizman, Begun 2001, Begun et al. 2012). Nejmladší nález rodu *Griphopithecus* pochází z Děvínské nové Vsi na Slovensku a je starý 14 milionů let (Begun 2016). V období okolo 16 milionů let se v Turecku také objevují nálezy hominidů představující 15 milionů let starý zástupce rodu *Kenyapithecus* (*K. kazili* – Keley et al. 2008). Africký *Kenyapithecus wickeri* žil před 13 miliony lety. I tento fakt výrazně podporuje hypotézu o evropském původu hominidů, už proto, že další nálezy hominidů z Evropy jsou starší než nálezy kenyapitéků z Afriky.

Doposud známá fakta tedy podporují již zmíněnou hypotézu o evropském původu hominidů, protože další nálezy hominidů z Evropy a „Turecka" jsou starší než nálezy kenyapitéků z Afriky (Almécija et al. 2021, Begun 2015, 2016, Pugh 2021). Grifopitéci v Evropě žili od 17 do 14 milionů let (Almécija et al. 2021, Begun 2015, 2016, Heizman, Begun 2001, Begun et al. 2012, Pugh 2021).

Zdá se tedy, že kenyapitéci *sensu stricto* mají všechny atributy nezbytné pro jejich definitivní zařazení do čeledi *Hominidae*, a proto je bude nejvhodnější zařadit do podčeledi *Kenyapithecinae* (Almécija et al. 2021, Begun 2015, 2016, Heizman, Begun 2001, Begun et al. 2012, Pugh 2021).

Jejich zuby (Begun 2015, 2016, Heizman, Begun 2001, Begun et al. 2012, Fleagle 2013), mají tlustší sklovinu než afropitéci, cingulum na molárech je buď redukované, nebo i nezřetelné. Dolní řezáky jsou mohutnější a širší než u afropitéků, špičáky jsou méně robustní a relativně menší než u prokonsulovitých. Mají velké horní premoláry a jejich moláry jsou poměrně nízké a morfologicky se liší od molárů prokonsulovitých. Mandibula je mělčí a robustnější. Fosilní doklady o celkové stavbě splanchnocrania kenyapitéků, a ani grifopitéků, zatím nemáme k dispozici.

Přímým potomkem grifopitéků mohl být *Anoiapithecus* z Katalánska,11,9 my starý hominid, s některými archaickými znaky podobnými kenaypitékům a grifopitékům (Begun et al. 2012, Moyà-Solà et al. 2009).

Podle tvrzení některých badatelů (Begun 2015, 2016, Urciuoli, Alba 2022) mohly existovat určité fylogenetické vztahy mezi rodem *Nacholapithecus* a *Kenyapithecus*.

V takovém případě lze uvažovat, že kenyapitéci měli ve srovnání s afropitéky, s výjimkou morotopitéka (McLatchy et al. 2024) delší a robustnější horní končetiny s některými znaky připomínajícími dnešní africké lidoopy. Dolní končetina má rovněž modernější charakter s některými adaptacemi na pozemní lokomoci (Begun 2015, 2016). Je možné, že způsob života kenyapitéků mohl být do určité míry podobný životu lesostepních šimpanzů.

Vznik hominidů v Evropě a evropský exodus

Podle podrobných biogeografických analýz (Folinsbee, Brooks 2007, Gibert et al. 2022) je velmi pravděpodobné, že evoluce hominidů-lidoopů nezačala v Africe, ale v Evropě, resp. v mediteránním regionu Evropy a Asie a v kontinentální Evropě. Ve svrchním miocénu, zhruba před 10 miliony lety hominidé migrují i do oblasti jižní a jihovýchodní Asie a posléze i zpět do Afriky (Almécija et al. 2021, Begun 2015, 2016, Pugh 2021).

V každém případě pro evoluci hominidů byl velmi důležitý region Turecka, ať už jako přechodová oblast nebo jako oblast formování miocenních skupin hominidů (Tab. 9). Vznikly tak dvě v mnoha znacích odlišné skupiny, eurafričtí dryopitéci a asijští sivapitéci (Begun 2015, 2016). Je také pravděpodobné, že dryopitéci mohli za jistých okolností proniknout současně do evropského i do asijského regionu a v průběhu svrchního miocénu i zpět do Afriky (Begun 2015, 2016, Folinsbee and Brooks 2007, Gibert et al. 2022).

O možném výskytu dryopitékovitých primátů v Africe vedou biogeografové a paleoekologové seriózní diskuse, protože o vývoji dryopitékovitých v Africe máme jen velmi kusé informace (Begun 2015, 2016, Folinsbee and Brooks 2007, Gibert et al. 2022). Scházejí totiž jakékoliv významnější nálezy lidoopů z východní a jižní Afriky z období od 12,5 do 8,5 milionů let. Jediný relativně reprezentativní nález je maxilla rodu *Samburupithecus* stará 8,5 milionu let (Begun 2015, 2016).

Podle původního popisu je charakter morfologie nápadně podobný některým evropským dryopitékovitým, zvláště rodu *Ouranopithecus* (Ishida, Pickford 1997). Tento názor nebyl všeobecně přijat, a to i díky velmi špatnému stavu nalezených fragmentů čelisti. Většina badatelů zdůrazňuje, že převažují znaky archaické a že by se spíše mohlo jednat o přežívající archaickou skupinu afrických afropitékovitých nebo dokonce prokonsulovitých lidoopů (Begun 2007, 2015, 2016, Fleagle 2013).

V každém případě je pravděpodobné, že evoluce hominidů probíhala primárně v Evropě a lidoopi se vrátili do Afriky z mediteránní oblasti, z oblasti Balkánu a Turecka. Evoluce dryopitékovitých probíhala primárně ve dvou regionech v euro-západoasijském regionu (*Homininae*) a v jižní a východní Asii (*Ponginae*) (Begun 2015, 2016, Fleagle 2016, Folinsbee and Brooks 2007).

Někteří paleoekologové však poukazují na to, že se evoluce všech primárně pralesních druhů přesunula do jiných regionů, například do západní Afriky, kde však byly a jsou mnohem horší podmínky pro zachování fosilního materiálu (Begun 2016). Je tedy možné, že miocenní lidoopi v Africe úplně nevymřeli, ale přežívali v oblastech pro ně ekologicky vhodných. Pro tuto hypotézu zatím neexistují prakticky žádné fosilní důkazy. I když nález samburupitéka naznačuje, že hypotéza přežívání některých starobylých hominidů v Africe není nereálná.

Vzhledem k tomu, že v Africe schází jakékoliv fosilní nálezy hominidů z mladšího středního a většiny svrchního miocénu lze také předpokládat, že pokud by jejich eventuální evoluce ve svrchním miocénu na africkém kontinentu skutečně probíhala (Begun 2016), jakkoliv je tato varianta málo pravděpodobná, byla by výrazně méně úspěšná než v již výše zmíněných regionech (Evropě a Turecku), kde se odehrávala podstatná část adaptivních radiací této skupiny, které byly přinejmenším dvě.

První souvisela s kolonizací Asie a druhá s rekolonizací Afriky (Begun 2015, 2016, Fleagle 2013, Folinsbee, Brooks 2007, Gibert et al. 2022).

V každém případě je zřejmé, že v rámci adaptivní radiace hominidů ve středním miocénu, kdy vznikla skupina dryopitékovitých primátů, došlo ke kolonizaci mimoafrických regionů, Evropy a mediteránní oblasti Asie, dále i indického subkontinentu a východní a jihovýchodní Asie (Begun 2016). V tomto smyslu máme poměrně solidní doklady o evoluci orangutanů (Begun 2016).

Druhá pak souvisela evolucí paninů a homininů v Africe, která je ale podstatně hůře doložená z hlediska evoluce velkých lidoopů. Jisté je, že první mio-pliocenní doklady o evoluci hominidů v Africe dokládají pouze evoluci bipedních homininů. O evoluci lidoopů nemáme žádné přesvědčivé doklady, kromě několika úlomků čelistí a zubů (Almécija et al. 2021, Begun 2015, 2016, Fleagle 2013, Pugh 2021).

Nejstarší zástupci podčeledi Homininae – trocha historie

Okolo nejpravděpodobnějších předků homininů (*dříve hominidů, a ještě dříve „chybějící článek evoluce člověka"*), tedy moderních lidoopů a lidí, se vedou diskuse již od počátku 20. století. Tyto diskuse jsou plné entusiasmu a omylů. Vždyť se nejedná o nic menšího než našeho prvního předka. Jako první chybějící článek posloužil na přelomu 19. a 20. století *Pithecanthropus*, a jako další pak australopitéci (Wolpoff 1999, Fleagle 2013). Během první poloviny 20. století se však ukázalo, že obě formy hominidů jsou příliš „lidské" a že se bude potřeba vrátit k Darwinově tézi, že tím chybějícím článkem by měl být nějaký lidoop.

To vedlo mnohé významné badatele k usilovnému a jednostrannému hledání „typicky" hominidních znaků na straně jedné, ale k podceňování znaků archaických a také kontextu, ve kterém se progresivní znak nacházel, na straně druhé. Vznikly mnohé pozoruhodné teorie hominizačního procesu, například Jollyho teorie „Sedících pojídačů semen" (Mazák 1977), které bohužel nebyly schopny hominizační proces dostatečně objasnit. Jejich hlavní vadou nebyla teoretická propracovanost a nedostatek invence, protože již zmíněná Jollyho teorie byla po této stránce skutečně pozoruhodná. Hlavním problémem bylo zaměření se na izolované komplexy znaků, které ve skutečnosti charakterizovaly moderního člověka (Jolly 1970), nikoliv však nejstarší hominidy (Vančata 2013), což bylo z fylogenetického pojetí evoluce hominidů chybné.

Jedním z prvních seriózních kandidátů na předchůdce hominidů byl již zmiňovaný *Oreopithecus* (Begun 2016, Szalay, Delson 1979). Hlavním důvodem byl „relativně velký“ rekonstruovaný mozek a „šimpanzí“ stavba pánve a končetin (Begun 2016, Wolpoff 1999) Bohužel, jeho první analýzy z padesátých a počátku šedesátých let byly příliš optimistické a mnohé takzvaně hominidní znaky, například velikost mozku, se přecenily (Begun 2016, Fleagle 2013).

V průběhu šedesátých let začal být za nejstaršího hominida, nebo přinejmenším za bezprostředního předka hominidů, považován rod *Ramapithecus*, jehož první nálezy pocházely ze Siwalických hor v Indii (Szalay, Delson 1979). Po nalezení dalších ramapitékovi podobných hominoidů z východní Afriky (*Kenyapithecus wickeri a K. africanus*) si začali být paleoantropologové jisti (Wolpoff et al. 1982), že se skutečně jedná o nejstaršího hominida a rod *Ramapithecus* byl pak prezentován jako nejstarší hominid, přímý předchůdce australopitéků (Begun 2016, Wolpoff 1982, 1999).

V rozsáhlé revizi miocenních lidoopů pak američtí paleoantropologové Elwyn Simons a David Pilbeam (Simons, Pilbeam 1965) dokonce rozdělili celou skupinu miocenních lidoopů na dva rody, lidoopí rod *Proconsul* a hominidní rod *Ramapithecus*. Rekonstrukce čelistí ramapitéků dokonce naznačovala, že čelisti jsou relativně krátké a špičáky malé, tedy plně se shodovaly s tehdy předpokládanými znaky nejstarších hominidů. Mnozí badatelé předpokládali na základě těchto znaků u ramapitéků také bipedii (Wolpoff et al. 1982).

Avšak již počátkem sedmdesátých let upozornil britský paleoprimatolog Peter Andrews, že miocenní lidoopi musí být systematicky mnohem pestřejší, a také že čelisti ramapitéků jsou po důkladné rekonstrukci prakticky svou stavbou neodlišitelná od indických sivapitéků a jiných „lidoopích“ rodů, tedy úzké a dlouhé (Greenfield 1978, Wolpoff 1982, 1999). Také se ukázalo, že špičáky ramapitéků nejsou o nic kratší než špičáky ostatních miocenních lidoopů (Greenfield 1979). V současné době je jasné, že nalezení skutečného prvního hominida bude velmi obtížné, že vznik hominidů byl složitý a postupný proces. Ukazuje se dokonce, že některé „typické“ hominidní znaky ve skutečnosti vznikly před vznikem hominidů a jiné zase až v průběhu tohoto procesu (Greenfield 1979, Wolpoff 1982, 1999).

Současné názory na nejstarší možné zástupci linie moderních hominidů – podčeledi Homininae

Nejstarší nálezy v Evropě a Turecku

Hominidé sensu stricto vznikli v adaptivní radiací lidoopů na konci spodního a raného středního miocénu, tedy v období mezi 18–16 miliony lety. Zatímco stavba lebky je typická pro jednotlivé rody dryopitékovitých lidoopů, jedním z typických znaků jejich postkraniálního skeletu je kontrast mezi relativně moderní, nebo i pokročilou, morfologií dlouhých kostí horní i dolní končetiny a archaickou stavbou pánve, která je relativně úzká a dlouhá (Begun 2015, Ward et al. 2019).

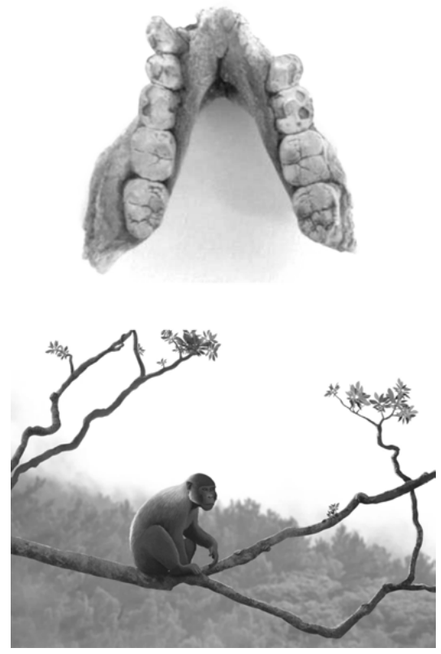
Velmi důležité pro pochopení fylogeneze celé skupiny svrchně miocenních dryopitékovitých jsou pak nálezy rodu *Griphopithecus* (Obr. 20) ze spodního středního miocénu Rakouska a Turecka (Begun 2016). I když jsou nálezy tohoto rodu velmi nekompletní a fragmentární, jedná se o rod blízce příbuzný africkým, a především západoasijským kenaypitékům, a to jak morfologií zubů, tak i stavbou postkraniálního skeletu (Begun 2016). Jak na zubech, tak na doposud známých kostech postkraniálního skeletu grifopitéků je možno ještě nalézt řadu starobylých znaků. Evoluce rodu *Griphopithecus* na přelomu spodního a středního miocénu mezi 17 a 14 miliony let je tedy přímým dokladem o adaptivní radiaci dryopitékovitých lidoopů ve spodním středním miocénu Afriky a jejich následné kolonizaci evropského a mediteránního regionu (Begun 2016).

Dokladem takové adaptivní radiace by mohl být rod *Anoiapithecus* z Katalánska,11,9 milionu let starý hominid (Moyà-Solà et al. 2009), s některými archaickými znaky podobnými kenaypitékům a grifopitékům (Begun 2016). Tento velmi důležitý nález je však ojedinělý a jeho jednoznačná fylogenetická interpretace je dosti problematická, i proto, že grifopitéci jsou o několik milionů let starší.

Na přelomu středního a svrchního miocénu proběhla adaptivní radiace hominidů a objevují se nové rody. *Pierolapithecus* z Katalánska,11,9 my starý hominid, by mohl být nejstarším předkem moderních hominidů, tedy dryopitéků, orangutanů i šimpanzů a goril.

Velmi důležitý je právě nález poměrně úplné kostry druhu *Pierolapithecus catalaunicus* pocházející ze španělského Katalánska (Begun 2007). Kostra rodu *Pierolapithecus* má kombinací starobylých a velmi moderních znaků na lebce, a zvláště pak na postkraniálním skeletu (Begun 2015, 2016, Vančata nepublikovaná data), který ukazuje na možnost lokomoce se vzpřímeným trupem, tedy k tzv. antipronográdní lokomoci (Vančata 2003 b). Lebka je charakteristická poměrně krátkými čelistmi a širokým patrem (Begun 2015, 2016). Ve většině znaků se výrazně liší od spodně miocenních lidoopů a podobá se dryopitékům (Begun 2015, 2016). Na postkraniálním skeletu však můžeme najít vedle znaků pokročilých také určité množství archaických znaků podobných některým spodně miocenním afropitékovitým lidoopům (Begun 2015, 2016). Některé znaky na lebce, resp. stavby horní čelisti, jsou podobné orangutanům, tedy *Pierolapithecus* by mohl být i prapředkem orangutanů. Lokomoce pierolapitéků byla podle všeho spíše kvadrupední než vyloženě antipronográdní.

Jen o málo mladší, 11,6 milionu let, je *Danuvius guggenmosi* z lokality ***Hammerschmiede clay pit*** v Bavorsku, stromový lidoop, který mohl být podle stavby končetin také bipední (Barras 2019). Podle analýzy skeletu *Danuvius guggenmosi* je možná adaptace pro stromovou bipedii a zavěšování se (Böhme et al. 2019, Obr. 26). Jde o nález kraniálního i postkraniálního skeletu tří jedinců, který byl analyzován několika vědeckými týmy (Böhme et al. 2019, 2020, Williams et al. 2020). Všichni se shodují, že se jedná o pokročilého svrchně miocenního hominida se specifickými vlastnostmi postkraniálního skeletu s adaptací na stromový způsob lokomoce (Barras 2019, Kiwell 2019). Neshoda panuje okolo možnosti bipední stromové lokomoce. Je možné, že stavba trupu by mohla odpovídat případné stromové bipedii (Barras 2019, Böhme et al. 2019), ale problém je, že stavba obratlů tomuto modelu lokomoce může mít i jinou biomechanickou interpretaci (Williams et al. 2020). V další analýze autoři původní studie poukazují na fakt, že stromová bipední lokomoce neznamená jednoznačnou analogii lidské lokomoce a evoluce „lidské morfologie dolní končetiny a že stavba pánve se u danuvia a homininů nevyvinuly paralelně“ (Böhme et al. 2020). To může souviset se skutečnosti, že u všech známých dryopitékovitých lidoopů má pánev archaickou stavbu odlišnou od současných lidoopů (Ward et al. 2019).



Obr. 20 - Mandibula rodu Griphopithecus a rekonstrukce jeho vzhledu a prostředí (archiv autora).

Adaptivní radiace hominidů – dryopitéci sensu lato

Adaptivní radiace „hominidů“ v pozdním středním miocénu velmi různorodá a specifická a vznikly nové skupiny lidoopů (Tab. 10). Souviselo to nejen s evolucí hominidů v Evropě, ale i s jejich migrací do Asie, Indie, Číny a jihovýchodní Asie (Begun 2016).

Ve svrchním miocénu se objevuje typicky evropská skupina lidoopů – dryopitéci (Begun 2015, 2016), která obývala Evropu od 12,5 do 8 milionů let (Tab. 8 c). Historicky i geologicky nejstarší nález je 12,5 milionů let starý *Dryopithecus fotani* z Francie (Begun 2016, Szalay, Delson 1979). Další dryopitéci jsou dnes většinou řazeni do jiných rodů než do rodu *Dryopithecus*. Katalánský *Hispanopithecus* se objevuje mezi 11 až 10 miliony lety, *Hungaropithecus* z panonské pánve je datovaný na 10 milionů let a nález gruzínského rodu *Udabnopithecus* je starý 8 milionů let.

Mnohé znaky na lebce jsou velmi podobné africkým lidoopům, včetně samotného tvaru mozkovny i obličejového skeletu. Očnice jsou daleko od sebe, velikostí i tvarem podobné africkým lidoopům. Nadočnicové oblouky a nápadně připomínají africké lidoopy. Velikost mozku byla minimálně 240 cm^3. Někteří dryopitéci měli dlouhé končetiny a velké ruce, jiní měli končetiny spíše podobné šimpanzům. Všichni dryopitéci však měli velmi úzkou a vysokou pánev, stavbou velmi odlišnou od současných velkých lidoopů. Někteří dryopitéci byli zřejmě více stromoví jiní více pozemní, ale vzhledem k jejich vysoké a úzké pánvi je konkrétní způsob lokomoce těžko odhadnout (Ward et al. 2019).

Dryopitéci jsou v současné době řazeni do několika rodů, ale vzhledem k tomu, že neznáme u některých rodů variabilitu, je otázkou, zda se jedná ve všech případech skutečně o validní rody (Begun 2016).

Dryopithecus

Rod *Dryopithecus* je prvním popsaným dryopitékovitým primátem. Holotyp tvoří nález téměř kompletní dolní čelisti druhu *Dryopithecus fontani* stará 12,5 milionu let (Szalay and Delson 1979).

Rod *Dryopithecus* je historicky prvním a nejvíc archaickým popsaným rodem dryopitékovitých primátů. Jedná se o nález téměř kompletní dolní čelisti druhu *Dryopithecus fontani*, který představuje holotyp rodu *Dryopithecus* (Szalay and Delson 1979). Rod *Dryopithecus* byl poprvé nalezen v nalezišti **St. Gaudens** (Szalay and Delson 1979). Původní popsaný druh *Dryopithecus fontani*, tvořily tři samčí mandibuly, několika izolovanými zuby a pažní kostí nalezené v roce 1906. Dva izolované zuby pak pocházejí z nalezitě **La Grive** ve Francii; dále byla jako tento druh identifikována samičí čelist z Rakouska a částečně zachovalá obličejová části ze samčí horní čelisti z Francie (Begun 2002; Begun et al. 2012; Moyà-Solà et al. 2009 b). *D. fontani* se od ostatních druhů dryopitékovitých lidoopů odlišuje mělčí spodní čelistí, relativně tenkou sklovinou, velkými řezáky, specifickými znaky na stoličkách a poměrně robustními dolními špičáky (Begun 2016).

Hispanopithecus

Hispanopithecus je pozdně miocenní fosilní lidoop pocházející z 10 milionů let staré lokality **Can Poncic** v Katalánsku (Obr. 21). První fosilní nálezy hispanopitéka byly popsány před 50 lety, a byly považovány za připisovány rodu *Dryopithecus* (Moyà-Solà et al. 2009).

Druh *Hispanopithecus laietanus* je známý z fragmentů poměrně úplného skeletu (Moyà-Solà, Kohler 1995) a dobře zachovalé mandibuly z naleziště **Teuleria del Firal**. Stáří nálezů je 10.4 and 10 milionů let (Casanovas-Vilar et al. 2011). Lebka se podobá lebce moderních hominoidů v mnoha morfologických charakteristikách včetně vývoje crista saggitalis a výrazných nadočnicových partií a glabely podobných africkým lidoopům (Fleagle 2013, Begun 2015). Bohužel se zachovaly pouze fragmenty obličejového skeletu, ale žádné kosti neurocrania.

Charakteristiky postkraniálního skeletu naznačují relativní podobnost morfologii žijících hominoidů. Typické jsou relativně dlouhé horní končetiny a velký skelet ruky. Relativní proporce končetin *H. laietanus* se zdají být spíše podobné orangutanům než africkým lidoopům, s velmi dlouhými předními končetinami a relativně krátkými stehenními kostmi, což naznačuje, že hispanopiték mohl mít poměrně rozvinutou stromovou lokomoci včetně zavěšování (Begun 2015, Fleagle 2013). Nicméně proporce končetin samy o sobě neprokazují lokomoci obdobnou jako u orangutanů. Vzhledem k archaické morfologii pánve všech dryopitékovitých lidoopů musela být jejich lokomoce značně odlišná.

Rudapithecus

Rod *Rudapithecus* pochází z lokality **Rudabánya** v Maďarsku a jeho stáří je okolo10 milionů let (Obr. 21). Popsán byl jediný druh *Rudapithecus hungaricus*. Původně byl rudapiték řazen do druhu *Dryopithecus brancoi* (Begun a Kordos 1993), ale později byla provedena revize a rod *Rudapithecus* uznán jako platný rod miocenních lidoopů (Begun 2009, 2016).

Rudapithecus sdílí všechny znaky typické pro hominidy. Lebky rudapitéka jsou velmi dobře zachovalé a poskytuje nové a velmi o morfologii dryopitékovitých lidoopů. *Rudapithecus* sdílí s ostatními dryopitéky podobnou morfologii špičáků morfologii premolárů a molárů, vnitřní řezáky jsou větší a široké podobně jako u ostatních dryopitéků. U rodu *Rudapithecus* známe dobře zachovalé neurocranium i skelet obličeje. Charakter neurokrania a bazikrania je jasně hominidní (Kordos a Begun 2001). Neurokranium je poměrně velké.

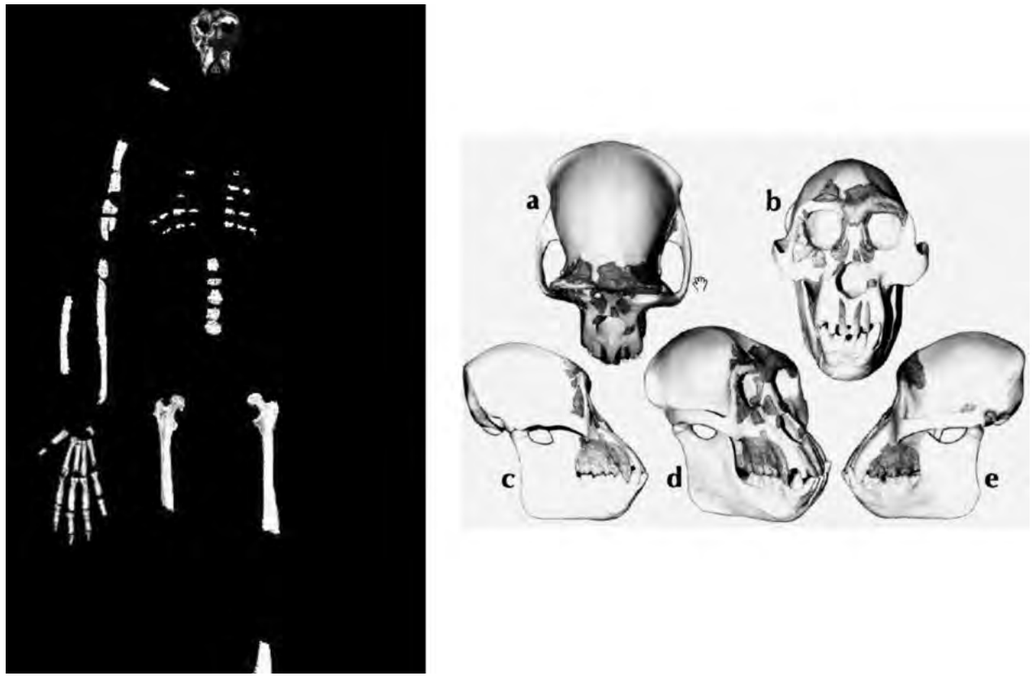
Na základě morfologie dvou lebek přímo rekonstruovat jeho je možné přímo rekonstruovat kraniální kapacitu (Kordos, Begun 1998, 2001; Begun a Kordos 2004). Avšak původní odhady mezi 300 až 350 cm^3 byly nadsazené. Nové rekonstrukce ukazují na velikost mozku kolem 240 cm^3 (Gunz et al. 2019). Mozkovna rudapitéka je relativně nízká a mírně prodloužená. Spojení maxily a mandibuly a charakter temporomandibulárního kloubu je typicky homininí (Kordos, Begun 1997). Morfologie a tvar obličejové části je podobná jako u afrických lidoopů mezi hominoidy (Kordos a Begun 2001). Premaxilla je morfologií i tvarem opět podobná homininům (Begun 2015, 2016).

Rod *Rudapithecus* je representován velmi dobře zachovalými zbytky postkraniálního skeletu, včetně distální části pažní kosti, která je svojí morfologií v mnoha detailech podobná moderním hominidům. Loketní kost je robustní se silně vyvinutým trochleárním kýlem a radiální kloubní plochou, což naznačuje, že kosti horní končetiny byly vhodné pro antipronográdní lokomoci (Begun 1992 a). Morfologie lopatky je podobná morfologii orangutanů a lišila se od afrických lidoopů a lidí (Begun et al. 2003 c).

Stavba známých kostí ruky je hominidní a v některých charakteristikách je trochu podobná orangutanům a sivapitékům. Morfologie kostí ruky také ukazuje, že kloubní spojení mezi kostmi předloktí a ruky je podobné jako u lidoopů a homininů. Falangy jsou dlouhé a silně zakřivené, což svědčí o zavěšování při arboreální lokomoci (Begun 1993). Stehenní kosti jsou krátké, s velkou hlavicí, dlouhým krčkem a extrémně robustní diafýzou a jsou do jisté míry podobné orangutanům. Chodidlo je rovněž podobné lidoopům svým širokým, plochým tělem kosti hlezenní a pohyblivým palcem.

Zásadní význam má analýza morfologie pánve rudapitéka (Ward et al. 2019). Pánev má některé znaky, které odrážejí změny ve svalovině páteře a stavbě trupu, které se mezi hominoidy vyskytují pouze u žijících lidoopů.

Rudapithecus má rozšířenou kloubní plochu acetabula naznačující možnost vzpřímené lokomoce, mělké acetabulum a relativně krátké kosti sedací podobně jako orangutani. Vykazuje známky mírně koronárně vytočených lopat kyčelních podobně jako u všech žijících lidoopů a typicky vytočenou morfologii lopat kyčelních, která může souviset se zpevněním bederní páteře. Pánev rudapitéka však nemá dlouhou dolní část kosti kyčelní, která je typická pro velké lidoopy. Pánev *R. hungaricus* naznačuje, že prodloužení dolního segmentu kosti kyčelní známého u současných lidoopů, nemusí nutně znamenat adaptaci na částečně ortográdní a arboreální lokomoci.



Obr. 21 -Vlevo: skelet druhu Hispanopithecus (Dryopithecus) laietanus. Typická je velmi dlouhá horní končetina a značně velký skelet ruky – stavba skeletu zřejmě odpovídala výrazně stromové lokomoční adaptaci tohoto druhu. Vpravo: Třírozměrná rekonstrukce lebky rodu Dryopithecus, k níž byly použity především nálezy dryopitéků z Maďarska. Tato rekonstrukce prokazuje, že lebka dryopitéka měla již řadu znaků dosti podobných moderním hominidům, a to včetně velikosti mozku, která relativně menší (© Vančata 2013).

Na základě studia pánve rudapitéka a dalších miocenních lidoopů se dá tudíž předpokládat, že k prodloužení dolních partií kosti kyčelní mohlo dojít nezávisle v každé linii současných lidoopů, a že společný předek paninů a homininů se mohl délkou a celkovou stavbou pánve a morfologií dolní části páteře lišit od morfologie známé u současných lidoopů (Ward et al. 2019).

Ankarapithecus

Dryopitékům je v mnohém podobný 10 milionu let turecký *Ankarapithecus*. Fosilní doklady druhu *Ankarapithecus meteai* z lokality **Sinap Tepe** zahrnují patro samce a dolní čelisti ze dvou různých jedinců a částečné lebky samice dolní čelist a obličeje ze třetí lokality, a také fragmentárního, skeletu horní končetiny. Části skeletu ankarapitéka se nacházely blízko sebe, co se týče lokality a geologického období (Kappelman et al. 2003).

Begun a Gülec (Begun, Gülec 1998) definovali rod *Ankarapithecus* především na základě morfologie premaxilly.

Studie fosilních dokladů o asijských a euroafrických miocenních hominoidech týkající se vztahu mezi premaxilou a maxilou, dospěli k závěru, že *Ankarapithecus* (Kappelman et al. 2003) je kmenový hominid, který sdílí společného předka s oběma kmenovými skupinami – asijskými ponginy i eurafrickými homininy.

Další analýzy se soustředily na oblast kolem očnic, která podle všeho postrádá některé znaky rodu *Sivapithecus*. Meziorbitální oblast je intermediální mezi pongidy a africkými lidoopy a samotné očnice jsou spíše široké než vysoké a úzké. Alpagut (Alpagut et al. 1996) a Kappelman (Kappelman et al. 2003) se domnívají, že torus supraorbitalis má některé znaky podobné homininům, včetně některých evropských

pozdně miocenních rodů, a soudí, že směs homininích a ponginích znaků mohl být rodem předcházejícím jejich divergenci (Begun 2015, 2016).

Postkraniální skelet je zastoupen pouze fragmenty skeletu horní končetiny. Charakteristiky morfologie postkraniálního skeletu rodu *Ankarapithecus* naznačují možnou arborealitu a přinejmenším některé rysy hominoidům podobné antipronográdní lokomoce.

Lokomoce podle všeho nezahrnovala vyšší míru zavěšování, jakou můžeme předpokládat u hispanopitéka a možná i dalších dryopitékovitých miocenních lidoopů (Begun 2015). Nicméně nálezy kostí končetiny ankarapitéka jsou velmi vzácné, a proto je velmi obtížné věrohodně rekonstruovat lokomoci tohoto rodu (Alpagut et al. 1996, Kappelman et al. 2003).

Kolonizace Asie a vznik tribu Pongini
Miocéní lidoopi z indického subkontinentu

Sivapithecus

Sivapitéci (Tab. 10), kteří žili mezi 13–8 miliony let na indickém subkontinentu a byli považováni za možné předky orangutanů. Tlustá sklovina, stavba obličeje i končetin a dlouhá a úzká pánev podobná dryopitékům (Ward et al. 2019) prokazují, že ve skutečnosti nebyli orangutanům nijak blízce příbuzní (Begun 2016).

Rod *Sivapithecus* (Obr 22) známe především z nalezišť v pohoří Siwalik Hills v severní Indii, Pákistánu a Nepálu a také z lokality Kutch v západní Indii (Begun 2015, 2016, Szalay, Delson 1979). Fosilie pocházejí z lokalit v rozmezí stáří od přibližně 12,7 milionů let do 8, 5 milionů let. V současné době jsou popisovány tři pohlavně dimorfní druhy (Begun 2015).

Sivapithecus indicus starý 12.7-11.4 my ze Siwalik Hills v Indii (Kelley 2002, 2005). Je to nespecializovaný polopozemní hominid, s archaickou stavbou pánve (Morgan et al. 2015). Lokomoce byla v podstatě kvadrupední a určitě se lišila od lokomoce orangutanů, šimpanzů a goril.

Další druh *Sivapithecus sivalensis* je mladší, 11–8.5 my a rovněž pochází z nalezišť v Siwalik Hills a z lokality Kusch v západní Indii (Bhandari et al. 2019. Kelley, 2005, Madar et al. 2002). Na základě systematicky ověřených částí postkraniálního skeletu mají *S. indicus* i *S. sivalensis* odhadovanou hmotnost ~30–45 kg u samců a ~20–25 kg u samic, tedy byli menší než šimpanzi (Begun 2015, Kelley, 2002, 2005). Oba druhy se poněkud liší velikostí a proporcemi zubů, ale jsou dostatečně podobné jak dentálně, tak postkraniálně, aby byly interpretovány jako jedna linie, tedy může se jednat o chronospecies čili starší a mladší formu, stejného druhu (Begun 2015, 2016, Morgan et al. 2015).

Druh *Sivapithecus parvada*, starý 8,8 milionu a let a pochází rovněž z lokality v Siwalik Hills. Byl to jednoznačně největší nalezený sivapiték.

Chrup rodu *Sivapithecus* (Begun 2015) se vyznačuje premoláry a moláry se silnou sklovinou a nízkým zubním krčkem. absencí jakékoli formy cingula na molárech, velmi širokými dolními premoláry, robustními špičáky, a silnou dolní čelistí (obr. 15, 16). Horní střední řezáky jsou mnohem širší než laterální.

Existuje jen málo postkraniálních pozůstatků sivapitéka: kosti pažní, vřetenní kost, část pánve a stehenní kosti a různé části kostry ruky a nohy (Begun 2015, 2016, Madar et al., 2002; Morgan et al. 2015, Rose, 1997, Ward, 2015).

Distální kloub humeru sivapitéka se podobá současným hominoidům, diafýza humeru je spíše laterálně prohnutá, než rovná jako jsou diafýzy u současných lidoopů (viz Richmond, Whalen, 2001; Alba et al. 2011). Distální část femuru je také podobná svou morfologií současným hominidům. Pánev je vysoká a úzká (Morgan et al. 2015) a měla podobnou stavbu jako u dryopitékovitých lidoopů. Články prstů mají podobnou morfologii, jakou mají současní lidoopi. *Sivapithecus* měl na rozdíl od orangutana velký palec na ruce i noze (Madar et al. 2002).

Tab. 9 - Nejdůležitější miocenní zástupci nadčeledi Hominoidea včetně lokalit a stáří jednotlivých nálezů.

Rod	druh	Perioda	Miliony let.	Výskyt	Lokalita	Hmotnost (g)
Hominoidea						
Oreopithecidae						
Oreopithecus	bambolii	pozdní miocén – pliocén	11,6 – 3,6	Evropa, Itálie	Toskánsko, Sardinie	34000
Afropithecidae						
Afropithecus	turkanensis	raný-? střední miocén	(20)1817	Afrika, Keňa	Kalodirr, Buluk, K.,	50000
Afropithecus	leakey	raný-? střední miocén	17	Afrika??	??	50000
A. (Heliopithecus)	sp.	raný-? střední miocén	17	Saudská Arábie	Ad Dabtyiah, Saudská Arábie	50000
Morotopithecus	bischopi	raný miocén	20,4	Afrika, Uganda	Moroto	40000
Otavipithecus	namibiensis	pozdní miocén	13	Afrika, Namibie	Berg Aukas	17500
Equatorius (Kenyapithecus)	africanus	střední miocén	16	Afrika, Keňa	Maboko, Majiwa, Kaloma (Maboko formation)	2700041000g
Equatorius	africanus	střední miocén	16	Afrika, střední Keňa	Kipsaromon, Maboko, Nachola	27000
Nacholapithecus	kerioi	střední miocén	15	Afrika, Keňa	Nachola	
Kenyapithecus sp. ???	KNM-BG 35250	střední miocén	15	Afrika, Keňa	Nachola	
Hominidae						
Kenyapithecus	wickeri	střední – pozdní miocén	14.5-12.5	Afrika, Keňa	Fort Ternan	27000-41000
Griphopithecus	alpani	střední miocén	15.0-12.0	Asie, Turecko	Pasallar (Turecko)	28000
Griphopithecus	darwini	střední miocén	15.0-12.0	Evropa, Rakousko	Goriah (Austria)	48000
Griphopithecus	sp.	střední miocén	15.0-12.0	Evropa, Slovensko	Děvínská Nová Ves	??
Anoiapithecus	brevirostris	střední – pozdní miocén	11,9	Evropa, Španělsko	Abocador de Can Mata	??
Pierolapithecus	catalaunicus,	střední – pozdní miocén	13-12.5	Evropa, Španělsko	Barranc de Can Vila 1	??
Danuvius	guggenmosi	střední – pozdní miocén	11,6	Německo	Hammerschmiede clay pit v Bavorsku	
Dryopithecus	fontani	střední – pozdní miocén	10	Evropa, France	St. Gaudens, Eppelsheim	20000-35000g
Hispanopithecus	laietanus	pozdní miocén	9,5	Evropa, Španělsko	Can Llobateres	34000
Dryopithecus	crusafonti	pozdní miocén	11	Španělsko	Can Llobateres	??
Rudapithecus	hungaricus	pozdní miocén	10	Evropa, Maďarsko	Rudabanya	??30000
Lufengpithecus	lufengensis	pozdní miocén	8	Asie, Čína	Lufeng	50000
Khoratpithecus	chiangmuanensis	pozdní miocén	13.5-10	Asie, Thajsko	Ban Sa, Chiang Muan basin	
Khoratpithecus	piriyai	pozdní miocén	7-9	Asie, Thajsko	Khorat	
Sivapithecus	sivalensis (indicus)	pozdní miocén	15.0-8.0	Evropa, Turecko, Indie	Pasallar? Rudabanya, Siwalik Hills	75000
Sivapithecus	parvada	pozdní miocén	13.0-8.0	Asie, Indie, Pákistán	Siwalik Hills	90000
Indopithecus	bilaspurensis	pozdní miocén		Asie, Indie	severní Indie, Pákistán – Siwalik Hills	190000
Ankarapithecus	metaei	pozdní miocén	10	Asie, Turecko	Sinap	82000
Samburupithecus	kiptalami	pozdní miocén	8,5	Afrika, severní Keňa	Baragoi, Samburu Hills, Narumugue formation	60000
Graecopithecus	freibergi	pozdní miocén	7,2	Evropa, Řecko	Pyrgos, Pikami	30000
Anadoluvius	turkae	pozdní miocén	8,7	Asie, Turecko	Çorakyerler	
Ouranopithecus	macedoniensis	pozdní miocén	9,6 - 8,7	Evropa, Řecko	Tessaloniki	60000
Udabnopithecus (Dryopithecus)	garedjiensis	pozdní miocén (Turolian)	8,5	Evropa, Gruzie	Udabno	??
Chororapithecus	abyssinicus	Pozdní miocén	10,0	Afrika, Etiopie	Chorora, Afar*	??
Nakalipithecus	nakayamai	Pozdní miocén	9,8	Afrika, Keňa	Nakali	??

Ačkoli většina znaků postkraniálního sivapitéků je podobná těm u současných lidoopů, celková stavba postkraniálního skeletu naznačuje, že *Sivapithecus* postrádal adaptace pro závěsnou lokomoci, které se vyskytují u orangutana (Begun 2015, Madar et al. 2002, Morgan et al. 2015, Rose 1997, Ward 2015). Pravděpodobně se jednalo spíše o kvadrupední lidoopy.

S ohledem na velikostní rozdíly mezi jednotlivými druhy jejich lokomoce se mohla lišit. Některé analýzy naznačují adaptaci postkraniálního skeletu na lokomoci podobnou šimpanzům, včetně kotní-

kochodectví (Begun, Kiwell 2011). Morfologie zubů ukazuje, že sivapitéci jedli semena a ořechy a možná i málo kvalitní pozemní bylinnou vegetaci.

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

Středně miocenní vznik orangutanů však nepodporují ani studie genetické a sérologické a ani samotné fosilní nálezy, které jsou sice často fragmentární, ale jsou v období od dvou milionů let dostatečně početné (Begun 2015, 2016, Fleagle 2013. Pozzi, Penna 2021).

Asijští dryopitékovití lidoopi

Možný evropský původ ponginů podporují i mnohé znaky na lebce o milion let staršího rodu *Pierolapithecus*. Také naznačuje, že k oddělení asijské a eurafrické skupiny homininů mohlo dojít skutečně před 10–12 miliony lety, což je ve shodě se současnými výzkumy molekulárně genetickými (Begun 2015, 2016, Fleagle 2013, Pozzi, Penna 2021).

Na území východní a jihovýchodní Asie se objevují mezi 13 a 11 miliony lety dva nové rody lidoopů, které byly příbuzné dnešním orangutanům. Větší a starší jihoasijský *Khoratpithecus*, který žil mezi 13,5 – 6 miliony let (Chaimanee et al. 2003, 2004, 2006, 2019) se živil méně kvalitní vláknitou potravou. Menší *Lufengpithecus*, který obýval mezi 11 - 3,5 miliony lety rozsáhlé území Číny a jihovýchodní Asie (Chaimanee et al. 2006, 2019, Ji et al. 2013) byl více plodožravý.

Lufengpithecus

Čínský *Lufengpithecus*, který žil ve východní a jihovýchodní Asii před 11 – 3,5 miliony lety, je v mnoha znacích spíše podobný dryopitékům, a zdá se, že se jedná jak o příbuzného evropských dryopitékovitých, tak i o možného příbuzného orangutanů (Begun 2015, 2016). Nejmladší formy lufengpitéků však měli zuby velmi podobné orangutanům (Lu et al. 2023, Pan et al. 2021).

I když tento lidoop nemůže být přímo spojován se vznikem orangutanů, jeho přítomnost ve východoasijském regionu naznačuje, že dryopitékovití lidoopi, možná potomci rodu *Anoiapithecus*, mohli proniknout do tohoto regionu ve spodním svrchním miocénu a v rámci jejich adaptivní radiace mohli vzniknout ankarapitékům podobné formy lidoopů, z nichž se by se eventuálně mohli vyvinout orangutani.

Khoratpithecus

Khoratpithecus, žil jižní Asii mezi 13,5 – 6 miliony let a byl větší než *Lufengpithecus* a pravděpodobně jedl méně ovoce než *Lufengpithecus*. Nejnovější nálezy rodu *Khoratpithecus* (*K. chiangmuanensis*, *K. piriyai*), (Chaimanee et al. 2005, 2006, 2019) z Thajska mají na zubech některé orangutanům příbuzné znaky, zejména tvar stoliček a orangutanům velmi podobnou strukturou skloviny.

Rod *Khoratpithecus* má celou řadu nápadných morfologických podobností se současným orangutanem (Chaimanee et al. 2005, 2006, 2019), zejména na zubech a čelistech. Pro vznik orangutanů z asijských dryopitékovitých lidoopů hovoří i fakt, že orangutan žil ještě ve svrchním pleistocénu po celé východní a jihovýchodní Asii.

Pongo

Fosilní doklady o výskytu orangutanů během pleistocénu, a to od samého počátku pleistocénu až do vrchního pleistocénu (2,3 milionu let až 20 tisíc, a dále do holocénu), jsou relativně velmi početné (Ibrahim et al.2013, Liang et al. 2023). Prokazují, že orangutani byli rozšířeni po celé jihovýchodní Asii, včetně centrální a jižní Číny, Vietnamu, Kambodže, Malajsie a Thajska. Také máme pozdně pleistocéní a holocéní nálezy z Bornea, Sumatry a Jávy (Ibrahim et al.2013, Liao et al. 2022, Liang et al. 2023). Fosilní nálezy orangutanů se známou morfologií příliš neliší od současných orangutanů a jsou nejčastěji

řazeni do poddruhu *Pongo pygmeus weidenreichi* (Ibrahim et al.2013) nebo druhu *Pongo weidenreichi* (Liang et al. 2023).

Analýzy genomu orangutanů nevylučují, že velké ostrovy byly osídleny z jihovýchodní části asijské pevniny už na počátku pleistocénu (Mattle-Greminger et al., 2018).

Většinu nálezů ze spodního a středního pleistocénu tvoří fragmenty skeletů, nejčastěji se však jedná o zuby (Ibrahim et al.2013, Liao et al. 2022). Svrchně pleistocénní naleziště poskytla i poměrně úplné skelety, například svrchně pleistocénní vietnamské naleziště **Hoa Bing** (Bacon, Long 2001). I když se tyto dva poměrně úplné skelety proporcemi i morfologií v mnohém podobají současným orangutanům, mají však relativně větší hlavu a zuby v poměru k velikosti těla.

Gigantopithecus

Zcela specifickým případem v evoluci hominidů byl obrovitý rod *Gigantopithecus* (Zhang Y., Harrison 2017), přesněji druh *Gigantopithecus blacki*. Tento lidoop, který žil od spodního do středního pleistocénu ve východní Asii. Je sice doložen relativně velkým množstvím fosilních nálezů, ale jedná se převážně o zuby a výjimečně mandibuly (Zhang Y., Harrison 2017).

Nejstarší paleontologicky datované doklady o obřím lidoopu rodu *Gigantopithecus* původně pocházely z Indie, avšak druh *Gigantopithecus bilaspurensis* byl po revizi vyhodnocen jako příliš odlišný od druhu *G. blacki*, a proto byl zařazen do nového rodu a druhu *Indopithecus giganteus* (Begun 2015), který byl nejspíše příbuzný indickým sivapitékům. Přesto se mnozí stále domnívají, že by mohlo jít o starší formu rodu *Gigantopithecus*. (Begun 2015, 2016, Fleagle 2013).

Podle všeho *Indopithecus giganteus* obýval travnaté krajiny v severní Indii a Pákistánu v období před asi 6 až 5 miliony let tedy na hranici miocénu a pliocénu (Begun 2015). *I. giganteus* byl menší než *G. blacki*. Měřil okolo 1,7 m a vážil přes 150 kg. Není tedy úplně vyloučeno, že by se mohlo jednat o chronospecies, která fylogeneticky předcházela *G. blacki*, ale genetické výzkumy z posledních let ukazují, že tato varianta není příliš pravděpodobná.

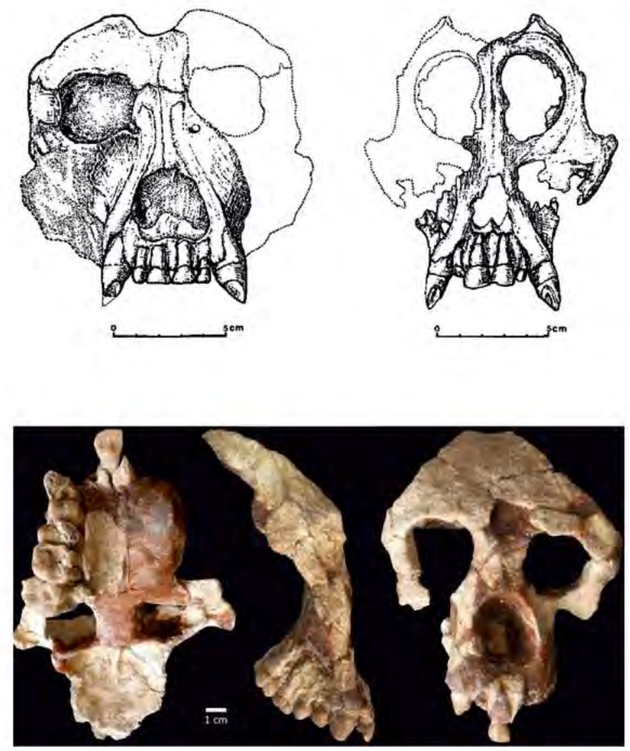
Ve čtvrtohorách žil na území Číny největší doposud známý lidoop *Gigantopithecus*, pleistocénní druh *Gigantopithecus blacki*, který byl blízce příbuzný dnešním orangutanům (Welker et al. 2019). S výškou přes 2 metry a hmotností výrazně přes 200 kg zřejmě největším primátem, který kdy obýval zemi (Begun 2016, Fleagle 2013). Nálezy druhu *Gigantopithecus blacki* pocházejí z východní a jihovýchodní Asie z období 2 miliony let až 300 let (Zhang, Harrison 2017). Gigantopitéci vymírají okolo 300 tisíc let (Zhang et al. 2024).

U obrovských gigantopitéků se na základě morfologie zubů a čelistí předpokládá, že v jejich potravním spektru převládala málo kvalitní vláknitá rostlinná strava, například bambus (Begun 2015, Fleagle 2013).

Vzhledem k tomu, že zatím nebyl popsán úplnější skelet lebky, a nejsou známy žádné kosti trupu a končetin, je většina názorů o tom, jak vypadali, a jak žili gigantopitéci skutečně spekulativní. Výzkumy proteomu gigantopitéka (Welker et al. 2019) prokazují, že gigantopitéci byli blízcí příbuzní orangutanů.

Odhady výšky a hmotnosti vycházejí výhradně z morfologie čelistí a zubů (Zhang, Harrison 2017). Hmotnost se mohla pohybovat mezi 210 až 280 kilogramy a výšku můžeme na základě analogií s gorilami odhadovat na 210 až 260 cm. Zdá se, že stejně jako u goril, byl i u gigantopitéků poměrně výrazný sexuální dimorfismus (Zhang, Harrison 2017). Avšak odhady velikosti těla by mohli být, na rozdíl od odhadů velikosti těla žijících lidoopů, ovlivněny výraznou megadoncií (neproporčním zvětšováním zubů a čelistí) gigantopitéků.

Gigantopithecus blacki vymřel před zhruba 300 tisíci let. Zřejmě to bylo těsně před obdobím vymírání savců mezi 295 000 a 215 000 lety, které by mohlo být zkorelováno s risským zaledněním v Evropě a Africe, avšak bez extrémních teplotních rozdílů v asijském regionu. Zvýšila se totiž proměnlivost prostředí v důsledku zvýšené sezónnosti, což způsobilo změny v rostlinných společenstvech a nárůst otevřeného lesního prostředí (Zhang et al. 2024). Zatímco orangutani se dokázali změnou potravní adaptace přizpůsobit této události, *Gigantopithecus blacki* vykazoval známky chronického stresu a zmenšování populací, které vedly k jeho vyhynutí (Zhang et al. 2024).



Obr. 22 -Rekonstrukce obličejové části lebky asijského dryopitékovitého lidoopa rodu Sivapithecus (vpravo) a svrchně miocenního evropského lidoopa rodu Ouranopithecus z Řecka. Sivapiték má poměrně úzkou tvář a velké vysoké očnice a v některých morfologických znacích se sice do jisté míry podobá dnešním orangutanům, ale tyto podobnosti jsou neprůkazné z řady důvodů. Ouranopithecus má velmi širokou gorile podobnou tvář s poměrně malými okrouhlými očnicemi. V obou případech je však srovnání se současnými velkými lidoopy zavádějící, protože u obou rodů stále převažují starobylé nebo pro daný rod specifické znaky nad moderními, což platí zejména pro sivapitéka. Naopak obličejový skelet druhu Anadoluvius turkae (dole) vykazuje celou řadu moderních lidoopům podobných znaků, a mohl by být příbuzný afrických lidoopů (© Vančata 2013).

Nejstarší hominini a diferenciace ponginů a homininů

Vznik orangutanů na konci miocénu a pozdně miocenních lidoopů (Tab. 10), například khoratpitéků, jsou v dobré shodě s molekulárně biologickými, paleobiogeografickými a psychologickými a dalšími analýzami, které jednoznačně potvrzují homogenitu a nepochybnou příbuznost všech recentních zástupců čeledi *Hominidae*, tedy orangutanů, goril, šimpanzů a lidí (Begun 2016, Fleagle 2013). Fosilní nálezy orangutanů z pleistocénu jsou již velmi podobné morfologii skeletu moderních orangutanů. To nám sice umožňuje tvrdit, že rod *Pongo* obýval kontinentální východní a jihovýchodní Asii již více než před dvěma miliony let, ale nijak nepomáhá objasnit to, jaké vlastně měli morfologické charakteristiky a stavbu těla fylogeneticky nejbližší předchůdci orangutanů. V tomto ohledu je asi nejdůležitější znalost stavby končetin a jejich proporcí, tedy znalost toho, zda byli předci orangutanů již adaptováni na časté šplhání nebo zda se jedná o adaptaci vzniklou až u rodu *Pongo*.

Co se týká afrických lidoopů, šimpanzů a goril, je situace mnohem horší. Prakticky totiž schází jakékoliv relevantní fosilní doklady o evoluci těchto dvou rodů. Nálezy fosilních šimpanzů jsou pouhých půl milionu let staré (Foley, Mirazón Lahr 2024), nemohou nijak podstatně objasnit vznik a evoluci rodu *Pan*. Je možné sice použít genetickou a evoluční analýzu (Foley, Mirazón Lahr 2024), ale ani ta nijak zásadním způsobem nepřispívá k objasnění fylogeneze afrických lidoopů. Nejstarší archaičtí hominini

(Begun 2016) se totiž morfologicky zásadním způsobem odlišují od afrických lidoopů, kteří jsou primárně adaptováni ke stromovému pohybu kombinovanému s kotníkochodectvím (Vančata 2003 b), a nikoliv k částečné bipedii jako archaičtí hominini (Begun 2016).

Předci afrických homininů
Ouranopithecus a Graecopithecus

Ve svrchním miocénu se v oblasti Balkánu objevují nové rody fosilních lidoopů (*Ouranopithecus*, *Graecopithecus* a *Anadoluvius*), které mají morfologii lebky relativně podobnou africkým lidoopům, ale s archaickou morfologií postkraniálního skeletu, která prokazuje, že byli spíše čtyřnozí a spíše pozemní (Begun 2015, 2016). Měli poměrně robustní stavbu lebky, relativně štíhlé čelisti, široké vnitřní řezáky, relativně malé špičáky a zvětšené stoličky se silnou sklovinou (de Bonis, Melentis, 1977, de Bonis, Koufos 2014). Podle všeho obývali převážně listnaté lesy (de Bonis, Melentis 1977, 1978, de Bonis et al. 1992).

Rody svrchně miocenních lidoopů *Ouranopithecus* a *Graecopithecus* jsou některými svými morfologickými charakteristikami (např. stavba obličeje) velmi podobní africkým lidoopům, ale v mnoha jiných znacích skeletu se stále podobali svým nejbližším příbuzným, dryopitékovitým primátům (Begun 2016).

Ouranopithecus

Nálezy druhu *Ouranopithecus macedoniensis* (de Bonis, Koufos 1994, 2014, Ioannidou et al. 2019, Koufos, de Bonis 2006) z lokality Ravin de la Pluie v Makedonii starý 9,6-8,7 mil. let a o něco mladšího druhu *O. turkae* z lokality Çorakyerler Çankiri basin (Anatolie) starý 8,7-7,4 mil. let (Güleç et al. 2007). Tyto nálezy ukazují, že uranopitéci byli velmi robustní, vážili až kolem 70 kg.

Rod *Ouranopithecus* má specifické rysy stavby obličeje, svalových úponů, stavby a proporcí zubů. Charakter skusu a způsob opotřebovávání zubů uranopitéků se výrazně liší od charakteristik chrupu a zubů, které jsou známé u dryopitékovitých lidoopů. V některých rysech se stavba lebky podobá lebce gorily (Obr 17) (McNulty 2010). Provedené analýzy chrupu a zubů ukazují na velmi silnou žvýkací aktivitu, zejména morfologie premolárů a molárů.

To je dále podpořeno jejich mikroopotřebením a výrazným opotřebením řezáků (Begun 2015). Ve všech těchto rysech se *Ouranopithecus* podobá druhům primátů pojídajících tvrdé objekty, což ukazuje na možné pojídání semen, ořechů, kořenů a hlíz a podobně. De Bonis a Koufos (1997) tvrdí, že zde mohou být zřejmé podobnosti s některými rekonstrukcemi robustních australopitéků, což je ovšem těžko doložitelné, protože jejich prostředí bylo silně sezónní, možná velmi výraznými výkyvy (Begun 2015).

Graecopithecus

Nálezy grekopitéků (Koufos, de Bonis 2005) staré 7,2 milionu let, konkrétně *Graecopithecus freybergi* z Pyrgosu v Řecku, byly často považovány za reprezentanty rodu *Ouranopithecus*, i díky jejich špatné zachovalosti a nejistému datování. To změnila nová studie tohoto rodu (Fuss et al. 2017), která přinesla některé nové velmi důležité poznatky i pro studium homininů. Pro rozdělení linií homininů a paninů totiž neexistují žádné fosilní doklady. Toto zásadně mění výzkum morfologie zubů a čelistí druhu *Graecopithecus freybergi* z Pyrgosu a Vassilissis v Řecku, a nálezu zubů zatím druhově neurčeného *Graecopithecus* sp. z Azmaka v Bulharsku, pomocí nového mikro CT analýzy a 3D rekonstrukcí obou známých druhů (Fuss et al. 2017).

Oba zástupci grekopitéků jsou datovány do raného mesiniénu okolo 7,2 mil. let. *Graecopithecus* byl některými badateli považován za druh rodu *Ouranopithecus* (Koufos, deBonis 2005, Smith at al. 2004), avšak výzkum morfologie jeho zubního kořene potvrzuje taxonomické rozdíly od výrazně staršího rodu *Ouranopithecus*. Kromě toho vykazuje *Graecopithecus* znaky, které ukazují na možnou fylogenetickou příbuznost s archaickými homininy. *G. freybergi* s nimi sdílí některé znaky na premolárech a špičáku, a proto není možno vyloučit jejich fylogenetické relace s archaickými homininy (ardipitéky). Základním problémem ovšem je, že stáří rodu *Graecopithecus*, 7, 2 milionu let, se téměř neliší od nejstaršího archaického hominina sahelantropa, který byl již v řadě znaků jednoznačný hominin.

Anadoluvius

Nově popsaný druh *Anadoluvius turkae* (Sevim-Erol et al. 2023) pochází z lokality Çorakyerler v Anatolii v Turecku je starý 8,7 milionu let. Tedy jeho stáří se pohybuje mezi nálezy staršího rodu *Ouranopithecus* a mladšího rodu *Graecopithecus*. *Anadoluvius* je podle všeho součástí adaptivní radiace svrchně miocenních lidoopů vedoucí ke vzniku archaických homininů, která probíhala výhradně na území Evropy a v Anatolii; jednalo se zejména o rody *Ouranopithecus*, *Graecopithecus* a již zmíněný rod *Anadoluvius*. Jak a kdy se dostali předci archaických homininů do Afriky není zatím jasné.

Předběžná analýza stabilních izotopů rodů *Ouranopithecus* z lokality Ravin de la Pluie a *Anadoluvius* naznačuje chladnější a sušší prostředí podmínky na lokalitě Çorakyerler a závislost na rostlinách typu C3 (Sevim-Erol et al. 2023). Tito svrchně miocenní lidoopi měli relativně silnou sklovinu a robustní čelisti. U mladších nálezů z lokalit Nikiti 1, Çorakyerleru a Pyrgos Vassilissis (tedy rodů *Anadoluvius* a *Graecopithecus*), podle všeho došlo také k mírně redukci špičáků, připomínající archaické africké homininy (ardipitéky).

Afričtí miocéní hominidé

Vedle nových nálezů uranopitéků a grekopitéků, byly dva druhy svrchně miocenních afrických lidoopů (Begun 2015, 2016, Bernor 2007, Fleagle 2013) a to *Chororapithecus abyssinicus* 10,5 až 10 milionů let z naleziště Chorora v Etiopii a o něco mladší *Nakalipithecus nakayamai* z Keni, lidoop velikosti gorilí samice, datovaný na 9,9-9,8 mil. let.

Nakalipithecus má silnou sklovinu na stoličkách, robustní mandibulu a relativně malý robustní špičák. Morfologicky se *N. nakayamai* podobá evropskému druhu *Ouranopithecus macedoniensis* a tureckému *O. turkae* (Begun 2015).

Morfologie zubů rodu *Nakalipithecus* i obou druhů rodu *Ouranopithecus* naznačuje adaptaci na tvrdé plody, což spolu s jejich velkými tělesnými rozměry předpokládá možnost alespoň částečně pozemního života.

Vedle rodů *Chororapithecus* a *Nakalipithecus* byl nalezen druh *Samburupithecus kiptalami* datovaný na 9,6 mil. let (Begun 2015, Kunimatsu et al. 2007). Zdá se ale, že africké rody *Nakalipithecus*, *Samburupithecus* a *Chororapithecus* nemají žádný relevantní vztah k současným homininům, na rozdíl od evropského rodu *Graecopithecus* a tureckého rodu *Anadoluvius* (Fuss et al. 2017), takže lze původ homininů předpokládat spíše v Evropě než v Africe.

Rekonstrukce vzniku současných lidoopů v Africe je daleko obtížnější než rekonstrukce vzniku orangutanů. Hlavním důvodem je to, že zatímco doklady o evoluci subtribu *Hominina*, tedy naší lidské linie, jsou poměrně uspokojivé (Begun 2016, Fleagle 2013), v případě afrických lidoopů prakticky nemáme ani jeden přesvědčivý fosilní, třetihorní nebo spodně pleistocénní nález, existují pouze dva nálezy zubů a čelistí ze středního pleistocénu (Foley, Mirazón Lahr 2024, McBrearty Jablonski 2005).

Tři svrchně miocenní nálezy hominidů z východní Afriky nelze považovat za předchůdce homininů a nálezy rody *Graecopithecus* jsou v podstatě příliš mladé prakticky totožné s datem předpokládaného oddělení šimpanzů a homininů (Begun 2016). Avšak *Anadoluvius turkae* je o jeden a půl milionu let starší, a mohl by odpovídat lépe požadavkům na předka afrických hominidů. Otázkou je, zda se jedná o skutečně vhodného kandidáta. Takže je těžké ze známých fosilních dokladů vyvodit, jak vlastně vypadali skuteční předci afrických homininů. Navíc vzniká otázka, zda se jedná skutečně již o předky afrických Hominina anebo o neznámou migrační vlnu lidoopů z oblasti západní Asie – Turecka či Arábie, která předcházela kolonizaci Afriky skutečnými předky afrických homininů.

Nejmladším dobře doloženým nálezem jsou tři šimpanzí zuby ze středního pleistocénu staré 545 tisíc let nalezené v Kapthurin formation, **Tugen Hills** v Keni (McBrearty Jablonski 2005). Tento nález je analogický nálezům orangutanů ze středního pleistocénu Číny a jako takový prokazuje, že před půl milionem let již existovali přinejmenším dva ze tří dnes žijících rodů velkých lidoopů. Bohužel ani tento nález nijak neobjasňuje fylogenezi afrických velkých lidoopů (Begun 2016).

Tedy na straně jedné máme poměrně rozsáhlé fosilní doklady o evoluci předků člověka, subtribu *Hominini*, včetně údajů paleobiogeografických a paleoekologických, na straně druhé pak nemáme vůbec žádné doklady o tom, jak vypadali předci afrických lidoopů a kde a jak žili (Begun 2016, Vančata 2012).

V průběhu spodního miocénu pak došlo v důsledku klimatických změn (Rasmussen et al. 2008, Popov et al. 2006, Neubauer et al. 2016), například ochlazení, k ústupu lesních ekosystémů z horských regionů, čímž došlo k rozdělení lesního pásma na menší lesní útvary podle největších horských masívů, jako jsou Pyreneje, Alpy, Karpaty atd.

Nejdůležitější migrace lidoopů a dalších savců mezi Evropou a Afrikou, Evropou a Asií probíhaly nejprve na přelomu spodního a středního miocénu a po zprůchodnění langianské transgrese ve svrchním miocénu před asi 10 miliony lety (Popov et al. 2006). Zatímco migrace mezi Evropou a Asii nebyly v tomto období zásadě omezeny, možnost migrací meze Evropou a Afrikou se uzavřela v průběhu messinské krize a vznikem saharského komplexu mezi okolo 8 milionů let (Begun 2016, Popov et al. 2006).

To zřejmě způsobilo výraznější ekologickou i reprodukční izolaci jednotlivých populací a jejich speciaci a specializaci. Mohl to být i jeden z důležitých faktorů, který napomohl adaptivní radiaci lidoopů a následné kolonizaci Asie hominoidními lidoopy a rekolonizaci Afriky archaickými homininy (Begun 2016).

Tab. 10 – Geografické rozšíření a systematika nehomininích zástupců čeledi Hominidae od miocénu do pleistocénu.

Rod	druh	Perioda	Miliony let	Výskyt	Hmotnost (g)
Afrika					
Kenyapithecus	wickeri	střední – pozdní miocén	14.5-12.5	Keňa	27000-41000
Chororapithecus	abyssinicus	Pozdní miocén	10,0	Etiopie	??
Nakalipithecus	nakayamai	Pozdní miocén	9,8	Keňa	??
Samburupithecus	kiptalami	pozdní miocén	8,5	severní Keňa	60000
Evropa a mediterán					
Griphopithecus	alpani	střední miocén	15.0-12.0	Turecko	28000
Griphopithecus	darwini	střední miocén	15.0-12.0	Rakousko	48000
Griphopithecus	sp.	střední miocén	15.0-12.0	Slovensko	??
Anoiapithecus	brevirostris	střední – pozdní miocén	11,9	Španělsko	??
Pierolapithecus	catalaunicus,	střední – pozdní miocén	13-12.5	Španělsko	??
Danuvius	guggenmosi	střední – pozdní miocén	11,6	Německo	
Dryopithecus	fontani	střední – pozdní miocén	10	Francie	20000-35000g
Dryopithecus	laietanus	pozdní miocén	9,5	Španělsko	34000
Dryopithecus	crusafonti	pozdní miocén	11	Španělsko	??
Dryopithecus	brancoi	pozdní miocén	10	Maďarsko	??30000
Ankarapithecus	metaei	pozdní miocén	10	Turecko	82000
Graecopithecus	freibergi	pozdní miocén	7,2	Řecko -	40000?
Graecopithecus	sp.	pozdní miocén	7,2	Bulharsko – Azmaka	40000?
Ouranopithecus	macedoniensis	pozdní miocén	9,6 - 8,7	Řecko	70000
Ouranopithecus	turkae	pozdní miocén	8,7	Turecko	
Udabnopithecus (Dryopithecus)	garedjiensis	pozdní miocén (Turolian)	8,5	Gruzie	??
Anadoluvius	turkae	pozdní miocén	8,7	Turecko	??
Asie					
Lufengpithecus	lufengensis	pozdní miocén	8	Čína	50000
Khoratpithecus	piriyai	pozdní miocén	7-9	Thajsko	
Khoratpithecus	chiangmuanensis	pozdní miocén	10.4–8.8	Myanmar	
Sivapithecus	indicus	pozdní miocén	12.7-11.4	Indie	75000
Sivapithecus	sivalensis (punjabicus)	pozdní miocén	11–8.5	Indie	50000
Sivapithecus	parvada	pozdní miocén	8.8	Pákistán	90000
Indopithecus	giganteus (bilaspurensis)	pozdní miocén	6-5	Indie	190000
Gigantopithecus	blacki	pleistocén	2-0.3	Čína, Vietnam, Thajsko	225000

Vznik a vývoj archaických Hominina
Příčiny vzniku subtribu Hominini

Jak vznikli naši nejstarší předci – archaičtí *Hominina*? Co bylo hlavním motorem jejich evoluce? Mnozí odborníci se v minulosti soustředili na analýzu evoluce lebky, zubů, žvýkacího aparátu, mozku, sociálního chování, ekologie a řadu dalších faktorů, ale výsledkem byly spíše spekulace než skutečné vědecké hypotézy (Begun 2016, Tattersall 2022, Wood 2019). Lze tedy na takové otázky odpovědět, a proč se to dosud celé plejádě známých a renomovaných oborníků nepodařilo?

Odpověď je asi trochu jednodušší, než jsme si mysleli. Motorem evoluce obou skupin, které si byli na počátku nepochybně velmi blízké geneticky, fyziologicky i morfologicky, byla ekologická diferenciace a s ní související fylogenetická diverzifikace afrických lidoopů a homininů (Disotell 2015). Jedním z důsledků tohoto procesu byly i postupně se zvětšující rozdíly v lokomoci a adaptacích lokomočního aparátu a vznik bipedie u homininů (Begun 2016, Fleagle 2013). Podle všeho je klíčem srovnávání vlastností současných šimpanzů a ranných hominidů, mezi kterými byly prokázány nápadné podobnosti.

Genetický potenciál afrických lidoopů i lidí je velmi podobný, což jasně prokazuje velmi vysoká molekulárně genetická shoda lidského a šimpanzího genomu, i shoda v biochemických, fyziologických a imunologických vlastnostech (Disotell 2015). Stejně nápadný je ale rozdíl ve stupni a charakteru variability genomu a zejména však rozdíly ve stavbě těla (Disotell 2015, Stamos, Alemseged 2023).

Budeme-li hodnotit rozdíly mezi šimpanzi a nejstaršími lidskými homininy, pak zjistíme, že většina dříve přepokládaných rozdílů vlastně neexistovala. Například lze předpokládat, že mozek prašimpanzů a nejstarších zástupců lidské linie se příliš nelišil ani velikostí, ani strukturou. Navíc relativně velký a nově strukturovaný mozek, velikostí poněkud menší, než mají dnešní lidoopi (Falk 2015), se téměř jistě vyvinul již u předků afrických homininů, evropských dryopitéků – tedy již na konci středního miocénu (Begun 2015, 2016, Falk 2015). Morfologie zubů, čelistí i lebky jako celku měly mnoho společných znaků. Dá se předpokládat, že obě skupiny pravděpodobně byly schopné používat nástroje (Vančatová 2012, Vančatová, Vančata 2017, 2019), sdílet potravu a lovit malá zvířata a hmyz po určitou dobu roku.

Lze přepokládat i pokročilou komunikaci a složitou sociální strukturu kde důležitou roli hrála prodloužená fáze zrání a učení (Pawłowski, Nowaczewska 2015). Podle všeho obývaly, alespoň zčásti, podobné ekosystémy (Schultz et al. 2011, 2012, Senut et al. 2018).

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

Vznik bipedie a ekologická diferenciace homininů

Obě skupiny homininů, afričtí lidoopi a lidé, se nápadně, a na první pohled, liší v jedné vlastnosti a v jednom komplexu znaků. Je to způsob lokomoce a s ním související typické morfologické i biomechanické a funkční adaptace lokomočního aparátu (Vančata 2002 b, 2003 a, 2013). Z těchto rozdílů nepochybně vyplývaly i mnohé přepokládané rozdíly v jejich ekologii, chování, sociální struktuře i charakteru nervového systému a způsoby jeho využívání.

Zejména to však byly rozdíly v adaptivní strategii obou skupin, které se u obou skupin postupně formovaly. (Begun 2016, Gruss, Schmitt 2015, Reno, 2014, Senut et al. 2018, Schultz et al. 2012, Wood, Grabowski 2015)

Dnešní lidoopi mají specializovaný kvadrupední způsob lokomoce, který jim umožňuje obratný, a v případě šimpanzů i rychlý, pohyb po zemi s vysokou schopností manévrovat, ale zároveň i velmi efektivní pohyb ve stromech (Vančata 2002 c). Takový pohyb se mohl vyvinout už u předků šimpanzů a do jisté míry i u archaických homininů (Begun 2016, Gruss, Schmitt 2015, Senut at al. 2018). To jim umožňovalo efektivně využívat potravních zdrojů z obou pater lesních ekosystémů včetně zdrojů živočišných (Lambert 2015, Pawłowski, Nowaczewska 2015).

Zároveň to však svázalo existenci této skupiny lidoopů, afrických šimpanzů a goril, s životem v různých typech stromových ekosystémů od pralesů až po suché lesostepi. Adaptivní potenciál současných šimpanzů ukazuje, že předci dnešních afrických lidoopů (McGrew 2015, Preutz, Herzog 2017, Preutz et al. 2015) mohli dlouhodobě přežívat i v poměrně nepříznivých aridních podmínkách. Faktem ale je, že nejstarší hominina, ardipitékovití, žili podle všeho ve více či méně zalesněném prostředí (Senut et al. 2018), takže evoluce nejstarších homininů určitě neprobíhala v otevřenějších nebo dokonce aridních ekosystémech.

Jak prokazují morfologické znaky skeletu všech doposud známých druhů subtribu *Hominina*, a to již od nejstarších a nejstarobylejších zástupců této podčeledi, jejich typickou lokomoční adaptací byla nejprve bipedie, a později člověku podobná bipedální lokomoce (Begun 2016, Fleagle 2013, Vančata 2013, atd). Ta se projevuje nejen ve specifických adaptacích postkraniálního skeletu, ale také ve tvaru báze lební, páteře i skeletu horních a dolních končetin (Begun 2016, Fleagle 2013, Vančata 2013, atd). Skutečně charakteristickým znakem pro bipedii, a zejména pro bipedální lokomoci, je prodloužení femuru, a také tibie, změny ve stavbě páteře, nohy a do jisté míry i ruky a s tím spojené příslušné změny kloubů dolní končetiny a funkce páteře (Fleagle 2013, Lovejoy 2009, Vančata 2013).

I když pouhá změna lokomoce a adaptace lokomočního aparátu jako prvotní adaptace v evoluci homininů zdánlivě není srovnatelná s takovými změnami, jako je strukturální přestavba mozku nebo změna potravní strategie, vedla bipedie, a zejména pak výkonná bipedální lokomoce, jako nový fenomén k naprosto nevídaným přestavbám těla, k hlubokým systémovým změnám v humorální regulaci a nervové činnosti, v cévním zásobení jednotlivých orgánů i končetin, termoregulaci a metabolismu obecně, a v neposlední řadě také ke změnám ve způsobu reprodukce a komunikaci (Begun 2016, Lovejoy 2009). To s sebou samozřejmě přineslo mimo jiné i nutnost restrukturalizace a postupného zvětšování velikosti mozku a důležité změny v životní historii (zejména ve vývoji sociální struktury, reprodukce a ontogeneze) homininů.

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

Odpověď na první část otázky není zas tak složitá. Vše totiž spočívá v biomechanice a energetice organismu a podle všeho i v určitých aspektech sociální struktury a životní historie raných homininů (Begun 2016, Gruss, Schmitt 2015, Senut et al. 2018, Shultz et al. 2012, Wood, Grabowski 2015). Můžeme přepokládat, že nejbližší předci homininů mohli mít lokomoci do jisté míry srovnatelnou se šimpanzi, nejspíš se šimpanzem bonobo, který je proporčně raným hominidům nejbližší. Zvláště je třeba podtrhnout ten fakt, že lokomoce bonobů je zpravidla relativně opatrná a zahrnuje poměrně časté relativně pomalé šplhání a bipedii.

Prost (1980) však upozornil v podrobné biomechanické analýze možné evoluce bipedie hominidů, že některé rysy lokomoce šimpanzů jsou málo slučitelné s předpokládanou prvotní adaptací bipedních archaických homininů (Daver et al. 2022, Senut et al. 2017, White et al. 2015). Některé znaky na skeletu nejstarších australopitéků naznačují, že předci archaických australopitéků mohli ještě poměrně často šplhat, a pravděpodobně se pohybovali po zemi pomalým bipedním pohybem (Stamos, Alemsged 2023).

To jednoznačně potvrzují i podrobné analýzy morfologie postkraniálního skeletu archaických homininů, jak velmi archaického orrorina, tak i analýza lebek a postkraniálního skeletu ardipitéků a sahelantropa. Všichni archaičtí hominini mají na postkraniálním skeletu adaptace na bipedii v její nejstarobylejší podobě, tedy málo výkonnou pozemní bipední lokomoci spojenou s částečně zachovanými schopnostmi pohybovat se ve stromech. Stavba báze lební i pánve však potvrzují, že u této skupiny homininů jasně převažovala lokomoce s vertikální polohou trupu (Stamos, Alemsged 2023).

Můžeme tedy oprávněně předpokládat, že i archaičtí hominina podle možností a potřeby šplhali na stromy (Senut et al. 2018, Stamos, Alemsged 2023). Už jen z toho důvodu, že stromy jsou zdrojem dobře stravitelné potravy s vysokým obsahem energetických látek, jako jsou cukry, tuky a proteiny. Nepochybně mohli hominini využívat stromy jako ochranu před velkými pozemními predátory a také jako vhodné a bezpečné místo ke spánku.

Současně je ale třeba zdůraznit, že bipedie nevznikla bezdůvodně a nutně musela hrát už u raných hominina důležitou roli, potravní i sociální. Paleoekologické analýzy ukazují, že i stále se rozšiřující otevřenější ekosystémy mohly homininům poskytovat řadu vhodných, do té doby nevyužívaných, potravních zdrojů (Cerling et al. 2011, Senut et al. 2018).

Život v otevřenějších ekosystémech, jako jsou lesostepi a galeriové pralesy však přinášel pro homininy i nové problémy a určitá, a to nemalá, rizika. První hominina nebyli nijak zvlášť velcí, podle všeho byli

menší než současní šimpanzi (Begun 2016, Fleagle 2013). V takovém případě představovaly koruny stromů v otevřenějších ekosystémech (Senut et al. 2018), vzhledem k možnosti útoku velkých dravých ptáků, jisté riziko zejména pro mladé jedince. Navíc měli první *Hominina* nezanedbatelnou konkurenci v soutěži o potravu, například v paviánovitých opicích, možná jim zpočátku konkurovali i prašimpanzi.

Nelze také zapomínat na fakt, že se bipední lokomoce v ontogenezi vyvíjí mnohem komplikovanějším způsobem než jakákoliv kvadrupední lokomoce (Kračmar a kol 2016). Lidské děti se učí základy dvojnohé chůze tři roky a výkonná bipedie se dokončuje až mezi 6–8 lety. Analogicky musíme předpokládat, že u nejstarších homininů se mohly děti začít samostatně pohybovat nejdřív za 12 měsíců s převahou nějaké formy kvadrupedie, a i tak ještě nebyly schopny bipední lokomoce ještě několik let. Možná právě pro malé děti a matky s dětmi mohl být úkryt na stromě či na skále velmi výhodným řešením. Proto také někteří badatelé uvažují v souvislostí se vznikem bipedie, resp. prodloužení dolních končetin, o specifické selekci HOX genů (genů souvisejících s ontogenetickým vývojem) u homininů (Bowers 2006, Williams, Pilbeam 2021).

Teoretické, morfologické, i paleoekologické analýzy naznačují, že nejstarší hominini mohli poměrně často šplhat na stromy, případně se i zavěšovat, avšak především v situacích, kde to bylo výhodné a možné (Begun 2016). Není ale žádný přesvědčivý důvod se domnívat, že běžně používali kotníkochodectví či jiný lidoopům podobný kvadrupední pohyb po zemi, ale kvadrupední lokomoce mohla být využívána pro pohyb ve stromovém prostředí.

Naopak všechny morfologické analýzy postkraniálního skeletu prokazují, že horní končetina se již méně přímo podílela na lokomoci (Daver et al. 2022, White et al. 2015). Podle všeho však mohla být používána mnohem častěji k manipulaci, což mohlo vést samo o sobě ke zvýšení podílu nástrojové činnosti a zejména k sofistikovanějším způsobům předzpracování energeticky výhodné, ale obtížně dostupné potravy. Rozbíjení ořechů u západoafrických šimpanzů slouží jako dobrý příklad.

Bipední lokomoce raných homininů byla ve srovnání se současným člověkem zřejmě energeticky náročnější (Hora et al. 2020, 2022), a také v některých ohledech méně výkonná, její vznik a další evoluce však musela probíhat za působení přírodního, nebo spíše pohlavního, výběru, který nepochybně upřednostňoval celý komplex různých výhod bipedie, nikoliv jedinou její přednost (Crompton et al. 2010, 2023, McGrew 2010, O'Neill et al. 2022, Ward 2002, 2015). Tomu nasvědčují i analýzy skeletu sahelantropa, ardipitéka, a do jisté míry, i orrorina, které ukazují (Daver et al. 2022, White et al. 2015), že bipedie byla biomechanicky málo výkonná a existovala v kombinaci se stromovými způsoby lokomoce (Begun 2016, Senut et al. 2018, Stamos, Alemsged 2023, atd.).

Obecně byla lokomoce archaických homininů opatrná a možná i dost pomalá, jak na zemi, tak a to zejména, ve stromech (Lovejoy et al. 2009). Způsob lokomoce archaických homininů je v ostrém kontrastu s bipedální lokomocí pokročilejších zástupců subtribu *Hominina*, australopitéků, u kterých existovala jednoznačná adaptace na bipedální lokomoci včetně přestavby těla, zejména pak dolní končetiny a pánve a fyziologických a nervových mechanismů souvisejících s bipedální lokomocí (Hora et al. 2020, 2022, Ward 2013, 2015).

Teoretické aspekty vzniku bipedie

Vznik lidské bipedie řeší biologové a antropologové již od dob Darwinových. Od té doby se objevila řada různých teorií. Některé byly bizardní jiné pak oportunistické nebo kazuistické, které zpravidla poukazovaly na jeden nebo dva faktory, často velmi dílčí nebo nepodložené. V nemnoha případech se jednalo o teorie komplexní s evolučním kontextem, ale většina z nich více či méně ztroskotává na interpretačním rámci. Buď je teorie příliš komplikovaná nebo obecná a nelze některé její části prokázat, nebo se jedná o velmi dobré evoluční studie, které ovšem zobecňují nezobecnitelné aspekty, například předpokládají teoretické nebo dlouhodobě stabilní prostředí, ať už ekologické nebo sociální (srov. Begun 2016, Fleagle 2013).

Základní problém většiny teorií a hypotéz o vzniku lidské dvojnohé chůze a jejích počátcích je, že vznik bipedie zjednodušuje, a neřeší problém bipedie versus bipedalita, tedy počátky dvojnohé chůze archaických homininů a její evoluci směrem k výkonné dvojnohé lokomoci lidského typu. V praxi tedy nerozlišují mezi lokomocí archaických homininů, ardipitéků, a pokročilou bipedalitou australopitéků a rodu *Homo*.

V mnoha případech studie řeší problematiku vzniku bipedie/bipedality na základě analýzy morfologie postkraniálního skeletu ardipitéků a australopitéků, a neberou v úvahu, že musela z nějaké formy bipedie teprve vzniknout (MacLatchy et al. 2023, Peppe et al. 2023). Některé hypotézy a teorie tyto rozdíly zanedbávají, anebo hodnotí bipedii až u pokročilých forem homininů a jiní tento rozdíl nezohledňují vůbec anebo hodnotí některé typy chování které u ranných homininů, nemohlo z řady důvodů ještě existovat.

Pokud představuje 5,5 milionu let stará čelist z Lothagamu nejstaršího známého australopitéka (Kissel, Hawks 2015), pak bipedální a relativně velcí australopiteci zřejmě koexistovali více jak dva miliony let s malými bipedními archaickými homininy. Zákonitě vzniká otázka, co tedy předcházelo bipedální lokomoci australopitéků? Existovaly změny v působení HOX genů (Bowers 2006, Machnicki, Reno 2020, Williams et al. 2016, Williams, Pilbeam 2021, atd.) v evoluci homininů paralelně, tedy větší tělo více bipedality v linii australopitéků a menší tělo bipedie s kvadrupedii a více stromové lokomoce u archaických homininů, kteří pravděpodobně nepatřili mezi přímé předky australopitéků (Begun 2016).

Otázkou, proč vznikla u archaických homininů, ardipitéků, „jen“ bipedie a proč se u předků australopitéků vyvinula bipedální lokomoce. Jaké byly příčiny a impulzy vzniku bipedie a její přeměna v bipedální lokomoci z hlediska ekologického, etologického, sociálního a biomechanického, bylo předmětem výzkumu tisíců různě zaměřených vědeckých studií již od dob Darwinových. Kdybychom si udělali podrobný přehled, nepochybně bychom našli nepřeberné množství hypotéz, zdůvodňujících, proč začali předci člověka chodit po dvou (Fleagle 2013). Od zdůvodnění absurdních a nereálných až po skutečně komplexní vědecké hypotézy.

Mezi jednu z nejzdařilejších, a také teoreticky nejpropracovanějších, patřila teorie sedících pojídačů semen od Clifforda Jollyho (Jolly 1970, viz Mazák 1977), která byla založena na některých možných analogiích mezi předpokládanými nejstaršími hominidy, ramapitéky, a dželadami.

Zdůvodňování příčin vzniku bipedie jako takové oscilovalo od zdůrazňování některých vysloveně jednoduchých faktorů, jako je lepší rozhled ve vysoké trávě, až po konstrukci složitých modelů zahrnujících specifické sociální komplexy, jako je vznik nukleární rodiny (Lovejoy 1981 srov. Fleagle 2013) nebo systém snižující agresivitu ve skupině (Fleagle 2013).

Nedostatkem většiny hypotéz bylo, že se buď zaměřily na jednu příčinu vzniku bipedie, nejčastěji biomechanickou, ekologickou nebo sociální, nebo se opíraly o nerealizovatelné nebo neexistující předpoklady. To zapříčinilo krach mnoha jinak velmi dobře propracovaných teorií.

Například, problémem teorie sedících pojídačů semen C. Jollyho (Jolly 1970) bylo, že dželady jsou specializovaní vysokohorští primáti a nejstarší hominini neměli chrup podobný moderním homininům (např. neměli malý špičák). Navíc pojídání semen u dželad je časově náročné a dželady využívají také jiné, „méně pracné“ potravní zdroje jako jsou kořínky trávy. Tato teorie rovněž velmi přecenila význam žvýkání u raných hominidů, kteří měli navíc, *contra* Jolly, dlouhé čelisti a relativně velké špičáky.

Kortlandova teorie (Kortlandt 1972) – „*New perspectives on ape and human evolution*“, předpokládala, že nejstarší hominini byli schopni používat předměty, například ostnaté větve nebo kameny, k odhánění predátorů nebo konkurence k čemuž mohli s výhodou používat bipední postoj a pohyb. V jeho „teorii Velkého riftového údolí (Rift Valley)“, jejíž paleoekologickou část pak rozvinul francouzský paleoantropolog Yves Coppens jako „East Side Story“, předpokládal, že lidoopi se vyvíjeli v pralesích na západ od velkého riftového údolí a hominini v otevřenějších ekosystémech na východ od velkého riftového údolí.

I když byl Kortlandt vynikající etolog, jeho předpoklad o obraném chování lidoopů se nepotvrdil, lidoopi totiž používají předměty na obranu před predátory zřídka a v období vzniku homininů převládaly zalesněné ekosystémy (Senut et al. 2018). Navíc manévrovací schopnosti nejstarších homininů, jakož i velikost těla, byly mnohem omezenější než například u šimpanzů, a v žádném případě by nedovolovaly aktivní obranu pomocí jakýchkoliv předmětů.

Podobnou teorii rozvíjel William Calvin (1991) a nazval jí Vrhající Madona (The throwing Madonna). Na základě rozsáhlých neurologických a etologických studií se domníval, že rozvoj přesné motoriky horních končetin, například vrhání předmětů nebo zbraní vede jak k rozvoji bipedie, tak i mozku. Bohužel tato teorie by byla relevantní pro vysvětlení evoluce rodu *Homo*, avšak nijak neodpovídá podmínkám evoluce nejstarších homininů, u kterých pravidelné přesné používání nástrojů, resp. jejich vrhání nelze předpokládat, a nemělo by ani smysl, protože motorika horních končetin i schopnosti bipedních postojů a ani bipedální lokomoce ještě nebyly zdaleka plně rozvinuté.

Nedostatkem další teorie, teorie nukleární rodiny, C. O. Lovejoye (Lovejoy 1981) zase bylo, že primáti nežijí běžně v párových sociálních strukturách (dokonce ani giboni se nereprodukují jen v párových strukturách Vančata 2003 c), a pokud žijí, pak tyto struktury nijak nepřipomínají lidskou párovou strukturu. V inovované verzi (Lovejoy 2009) pak Lovejoy tvrdí, že *Ardipithecus* zásadním způsobem falsifikuje všechny hypotézy vzniku bipedie na základě analogií s moderními lidoopy. Pomineme-li fakt, že v časopise Science prošla argumentace, že je tím vlastně prokazuje (0 hypotéza není falzifikovatelná!!!), tato hypotéza je silně spekulativní a zčásti i problematická.

To se týká zjevné ovulace (tu mají jen šimpanzi) a sociálního a socio-sexuálního chování lidoopů, které je velmi variabilní stejně, jako může být proměnlivá sociální struktura (fission-fusion sociální struktura lidoopů – McGrew 2010, Vančata 2003 c), v jejímž formování hrají důležitou roli učení a kognitivní procesy. Opomíjí také fakt, že existence bipedie jako takové znamená, že samotná bipedie, tedy vzpřímení těla a uvolnění horních končetin, nutně musela ovlivnit chování i sociální strukturu, což žádný z tvůrců teorií vzniku bipedie nikdy nepopíral.

Faktem je, že Lovejoy se v této souvislosti nezabývá vznikem bipedie, ale evolucí bipedální lokomoce (Lovejoy 1988), která byla výsledkem evoluce bipedie a tento proces ve své teorii nijak zásadně nezohledňuje (srov. Lovejoy 2009, Lovejoy et al. 2009). Obecně pak Lovejoy příliš zdůrazňuje reprodukci a nástrojové chování a zapomíná na jiné faktory jako je již zmíněné učení, kognitivní procesy, využívání variabilních potravních zdrojů a ochrana skupiny formou vyhýbání se ekologickému risku (Janson, Van-Schaik 1993), které nutně ovlivnily životní historii skupiny.

U teorie vzniku bipedie specifickým způsobem šplhání formulované R. Prostem (Prost 1980) bylo a je největším problémem, že morfologický komplex nezbytný pro specifický typ šplhání, který byl předpokládanou preadaptací na bipedii, se nevyskytuje u žádného fosilního primáta. Zatím se nenalezl ani jediný miocenní nebo pliocenní lidoop, který by alespoň částečně splňoval biomechanické požadavky Prostových rovnic, avšak mnozí měli proporce končetin podobné šimpanzům, které jsou pro vznik bipedie podle Prosta zcela nevhodné. Ukazuje se však, že mnohé aspekty této hypotézy o vzniku bipedie potvrzují charakteristiky skeletu ardipitéků a také „nelidoopí“ relativně úzká a vysoká pánev u miocenních lidoopů a do jisté míry i ardipitéků (Lovejoy et al. 2009 a další). Bohužel, takové znaky nacházíme u archaických *Hominina* a miocenních lidoopů, nikoliv předků archaických australopitéků, které zatím ani neznáme, což znamená, že problém vzniku a původu bipedální lokomoce stále zůstává obklopen řadou nejasností.

Richard Dawkins formuloval teorii „The Peacock´s Tale“ a domnívá se, že příčinou relativně rychlého a, podle jeho názoru, nahodilého vzniku bipedie je pohlavní výběr (Dawkins, Wong 2016). Jinak podle jeho názoru nelze vysvětlit, proč se hominini začali vyvíjet směrem k bipední lokomoci, zvětšování mozkové kapacity a ztrátě srsti (Dawkins, Wong 2016, s. 222). Bipedie tak mohla vzniknout nahodile, podobně jako rozbíjení ořechů či chytání termitů na větvičku (termite-fishing) u šimpanzů, které se následně rozšířilo cestou imitace a pohlavního výběru (Dawkins, Wong 2016, s. 222). Tato hypotéza má řadu slabin. Hlavním problémem je, že by to předpokládalo reciproční pohlavní výběr a *de facto* paralelní změny působení systému HOX genů u samců a samic. Dalším problémem je problematika ztráta srsti, která rozhodně nebyla součástí vzniku bipedie a ani rozvoje bipedální lokomoce. A už vůbec to nesouvisí se zvětšováním kapacity mozku, velikost mozku miocenních lidoopů a nejstarších hominidů se nijak významně nelišila (Falk 2015). Zvětšování velikosti mozku se týkalo až evoluce rodu *Homo*.

Samostatnou kapitolu pak tvoří teorie aquatické (vodní), propagované a prosazované například Desmondem Morisem (Morris 1967) a Elain Morganovou (Morgan 1982, 1997). Ukazuje se totiž, že i kdyby byly, čistě teoreticky, tyto hypotézy opodstatněné, paleoekologické důkazy je vůbec nepodporují. Nejstarší hominidé se totiž vyskytovali v lesostepních a výjimečně i v otevřenějších typech lesních ekosystémů, kde se rozsáhlejší vodní plochy, přinejmenším v období sucha, obvykle nevyskytují (Begun 2016, Fleagle 2013, Senut et al. 2018).

Navíc tyto teorie vůbec neberou v úvahu řadu důležitých faktorů. Například to jsou metabolické a regulační aspekty, jako je energetika bipedie a udržování rovnováhy na suchu, termoregulace, a především značné nebezpečí hrozící v tomto prostředí jak od vodních, tak i jiných predátorů, jako jsou krokodýli nebo kočkovité či psovité šelmy, možnost uštknutí jedovatými vodními hady, vodním hmyzem atd.

Mnohé z teorií přepokládaly u nejstarších homininů existenci vlastností, které nade vší pochybnost vznikaly až mnohem později, až v dalším průběhu evoluce lidských homininů, a někdy dokonce v průběhu evoluce rodu *Homo*. Do této skupiny patří takové teorie vzniku bipedie, které zdůrazňují vrhání zbraní, pozorování lovených zvířat, přenášení nákladů, například vody a dětí na dlouhé vzdálenosti a další (Fleagle 2013).

Samozřejmě není žádný důvod se domnívat, že při adaptaci na bipedii se u nejstarších homininů objevilo charakteristické lidské dvojesovité prohnutí páteře, podélná a příčná klenba nožní, protože ke vzniku

moderního lidského způsobu života zbývalo ještě několik miliónů let. Pochopitelně stavba lebky, čelistí i zubů nutně zůstávala, s výjimkou jisté redukce špičáku, u nejstarších homininů přinejmenším do jisté míry podobná prvním afrických paninům, protože obě skupiny byly teprve na začátku své evoluční dráhy (Begun 2016, Fleagle 2013).

Můžeme tedy vůbec odpovědět na otázku, proč vznikla bipedie a jaké byly hlavní mechanismy a příčiny jejího vzniku? Vzhledem k tomu, že nikdy nebudeme mít k disposici kompletní skelety ani jednoznačné informace o ekosystémech, a jejich sezónní fluktuaci, ve kterých předci archaických homininů žili, nebudeme nikdy schopni odpovědět přesně na otázku, jaké byly bezprostřední příčiny vzniku bipedie, a ani proč, a za jakých podmínek, se zformovala bipedální lokomoce u předků archaických australopitéků. Nemůžeme totiž ani vyloučit paralelní vznik bipedie u některých svrchně miocenních homininů, jak naznačují vlastnosti skeletu morotopitéka, oreopitéků nebo rodu *Danuvius* (Begun 2016, Böhme et al. 2019, MacLatchy et al. 2023).

Další významnou překážkou pro zodpovězení této otázky je i to, že u skutečně prvních zástupců subtribu *Hominina* nemůžeme mít nikdy jistotu, zda je budeme vůbec kdy schopni identifikovat (například čelist z Lothagamu), a proto nemůžeme komplex znaků typický pro nejstarší homininy jednoznačně vymezit. To prokazují první analýzy skeletu sahelantropa, orrorina a ardipitéka (Daver et al. 2022, Senut et al. 2017, White et al. 2015) – mnohé adaptivní komplexy je zatím těžké jednoznačně pochopit a interpretovat.

Druhou příčinou pochopitelně je i to, že z výše uvedených příčin, mimo jiné i z důvodů fragmentárnosti a malého počtu fosilního materiálu, nebudeme schopni u této skupiny přesně rekonstruovat ani stavbu těla archaických homininů, zejména předků australopitéků, ani sociální strukturu a ani ekosystém, respektive ekologickou niku (Cerling et al. 2010), ve kterém první hominidi skutečně žili.

V případě stavby těla, a tím i odpovídajících rysech skeletu nejstarších homininů, se jednalo o mozaiku znaků podobných jiným homininům (šimpanzům, dryopitékům, apod) a znaků signalizujících probíhající počáteční adaptaci na dvojnohou chůzi. Některé z těchto starobylých znaků mohly mít ještě po dlouhou dobu archaický charakter. Mohly být dokonce výhodné pro jisté druhy činností, a proto mohly ještě poměrně dlouhou dobu přetrvávat a vymizely až v případě přizpůsobení lokomočního aparátu a chování na výkonnou bipedii a převážně pozemní typy chování (McNutt et al. 2019, Mongle et al. 2019, Thorpe et al. 2014, Vančata 1991, 2003 c, Ward 2002).

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

Otázka je, do jaké míry to bylo výhodné u pomalu se pohybujících malých ardipitékovitých a do jaké míry to bylo stejně výhodné u předků australopitéků, u kterých nutně musíme předpokládat vetší velikost těla a aktivnější způsob lokomoce na zemi a případně i ve stromech (Gruss, Schmidt 2015, Young et al. 2015).

Příčiny vzniku bipedie

Současné znalosti nám již dovolují do určité míry vymezit obecné podmínky, za kterých mohla bipedie vzniknout, a také vymezit základní mechanismy, kterými byla udržována. Na tomto místě se budeme zabývat pouze těmi nejdůležitějšími aspekty možných příčin vzniku bipedie.

Bipedie mohla být výhodná, ale i nevýhodná, v různých ekosystémech a v různých behaviorálních i sociálních situacích. Vezmeme-li v úvahu rozvíjející se vlastnosti a funkce mozku, pak důležitý byl nejen rozvoj nástrojové činnosti, znalosti potravních zdrojů, jejich variability a dostupnosti anebo socializace, ale také ochrana skupiny, zejména mláďat, poznávání prostředí z hlediska vyhýbání se predátorům a potravním konkurentům.

Jinými slovy rozvoj schopností učit se a rozvoj kognitivních schopností existoval již u nejstarších homininů. Vždyť učení se bipedii a dvojnohému pohybu po zemi obecně bylo nepochybně složitější než ontogeneze lokomoce u šimpanzů.

Přestože existují desítky studií zabývajících se různými aspekty energetické bilance bipední lokomoce homininů (Fleagle 2013, Hora et al. 2020, 2022, Pawlowski, Nowaczewska 2015), stále není zcela jasné, zda je bipedie ve srovnání s kvadrupedií energeticky výhodná nebo ne. Z toho plyne logický závěr, že za jistých okolností může být bipedie výhodná, za jiných okolností zase ne. Musíme si ale uvědomit, že samotné energetické aspekty mohly hrát při vzniku bipedie zcela zanedbatelnou

roli, protože stavba těla prvních homininů musela být pro bipedii biomechanicky vhodnější než skelet současných šimpanzů, kteří ji přesto občas využívají (Lovejoy et al. 2009, Senut at al 2018, Zirkle, Lovejoy 2019).

Je velmi pravděpodobné, že bipedie byla u archaických homininů používána sice častěji než u lidoopů, ale méně často než u vyloženě bipedálních zástupců rodu *Homo* (Daver et al. 2022, Lovejoy et al. 2009, Gruss, Schmidt 2015, Zirkle, Lovejoy 2019). Přesto však případná vyšší energetická náročnost bipedie raných homininů nebyla na překážku k rozvoji bipedie, a i efektivnější bipedální lokomoce, také vzhledem k tomu, že bipedie u raných homininů, a zřejmě i australopitéků, sloužila spíše k přemísťování na relativně krátké vzdálenosti. Navíc může vhodná motivace a učení, a také mnohé další sociální faktory, odsunout energetické aspekty zcela do pozadí. Podle všeho vzdálenosti, které archaičtí hominini museli překonávat po dvou, nemohly být nijak velké, a to i vzhledem k jejich občasným stromovým aktivitám (Crompton et al. 2023, Daver et al. 2022, Senut at al 2018, Zirkle, Lovejoy 2019).

Vznik bipedie u homininů byl podle všeho spojen nejvíc se změnami chování a sociální struktury, a zřejmě také se změnami v ontogenezi jako takové, nikoliv však se zásadními změnami v morfologii a biomechanice lokomočního aparátu. Prokazuje to i relativně starobylá, dryopitékům podobná, stavba pánve u doposud známých archaických homininů (Daver et al. 2022, Senut at al 2018, Zirkle, Lovejoy 2019). Jednalo se nepochybně o komplexní proces, který musel mít jisté výhody ve větší škále ekosystémů, který musel mít pozitivní reflexi v daném sociálním systému, a který nepřinášel větší riziko ani dospělcům, ani dětem, u kterých ještě nebyla vyvinuta efektivní lokomoce. Jinými slovy rozvoj bipedie u raných homininů nesměl přinášet vysoký ekologický risk, zejména pro samice a děti, a zároveň musel být relativně vhodný pro získávaní přijatelných potravních zdrojů ve všech sezónách.

Bipedie musela vzniknout v ekosystémech, ve kterých nebyl extrémně vysoký predační tlak, protože nejstarší hominini rozhodně nebyli dobří a obratní běžci, spíše naopak. Navíc byli poměrně malí a objektivně méně obratní a pomalí na zemi i ve stromech (Daver et al. 2022, Lovejoy et al. 2009, Senut at al. 2018, Zirkle, Lovejoy 2019).

Museli určitě žít v ekosystémech, které v případě potřeby poskytly vhodné a relativně bezpečné útočiště. Rozhodně muselo to být prostředí poměrně přehledné, a prostředí ve kterém mohly rozvíjet zvýšené manipulační schopnosti, možnost přenášení předmětů, případně i používání nástrojů výhodné. Nálezy starobylých kamenných nástrojů šimpanzů naznačují, že schopnost vyrábět nástroje mohla být u nejstarších homininů mnohem větší, než jsme předpokládali.

Lze to předpokládat i proto, že velikost mozku starobylých hominina (sahelantropa i ardipitéka) byla relativně srovnatelná s velikostí mozku u šimpanzů. Vzhledem k rozvoji bipedie jako takové, musíme předpokládat i postupnou restrukturalizaci mozku přinejmenším v motorických oblastech kůry mozkové, a zřejmě i rozvoj pyramidových drah, což mohlo být výhodné i pro používání nástrojů. Muselo to být také prostředí, ve kterém i samotné vzpřímení postavy a bipedální lokomoce mohly přinášet za jistých okolností určité fyziologické či jiné výhody. Takovým prostředím jsou polootevřené ekosystémy, například řidší lesy, lesostepi a galeriové pralesy, s případnými sezónními výkyvy.

Víme také, že bipedie se nejvíce vyskytuje u mladých lidoopů, kteří mají daleko výhodnější tělesné proporce, než je tomu u dospělců (Vančatová, Vančata 2000, 2002). Víme však také, že nejstarší hominini se vyskytovali nejčastěji v zalesněných sezónně proměnlivých ekotopech (WoldeGabriel et al. 2009, Cerling at al. 2011, Nelson 2014, Senut et al. 2018), ve kterých podle všeho běžně nežili předci šimpanzů, jak můžeme soudit na základě absence jakýchkoliv fosilních dokladů ze všech nalezišť archaických homininů od 6,5 do 4,4 milionu let.

Na základě toho můžeme předpokládat, že bipedie vznikla mimo jiné i působením pohlavního a skupinového výběru u předků homininů žijících v zalesněných nepralesních ekosystémech, a to zejména selekcí typu ontogenetického vývoje, v němž se mimo jiné prodloužilo batolecí a možná i rané dětské období, u afrických lidoopů poměrně krátkého (Vančatová Vančata 2000, 2002), které bylo důležité pro první fáze vývoje bipedie.

Tím se pak mohly synergicky posílit i tendence k prodlužování dolních končetin (například také selekcí specifických HOX genů – Bowers 2006, Pilbeam 2004, Machnicki 2018, Williams et al. 2016, Williams, Pilbeam 2021, atd.), protože zadní končetiny se u všech ostatních vyšších primátů s výjimkou člověka s postupem ontogeneze relativně zkracují. Prodloužení dolních končetin je prokazatelné u sahelantropa, ardipitéka a nepřímo i orrorina. Avšak u doposud známých archaických homininů se zachovávala i relativně dlouhá horní končetina s robustním humerem. Můžeme tak usuzovat, že vzpřímený postoj u obou

rodů mohl být výhodný i pro většinu stromových aktivit jako je pomalé lezení a šplhání (Daver et al. 2022, Lovejoy et al. 2009, Zirkle, Lovejoy 2019).

Způsob lokomoce se nutně odrážel i v rozvoji mozku, například dlouhé pyramidové dráhy lidského typu mohly být výhodné i pro pohyb ve stromech – umožňovaly kompenzovat určité biomechanické nevýhody zčásti bipedně (White at al. 2015) adaptovaného skeletu. Pro pohyb ve stromech bylo důležité znát i prostředí a jeho sezonní změny, které podle všeho získávali archaičtí hominini zvýšenou schopností učení a zvyšujícím se adaptivním významem kognitivních procesů a pro učení se vhodně strukturované sociální prostředí. Tyto schopnosti umožňovaly bezpečnější pohyb ve stromech, znalosti potravních zdrojů i efektivnější pasivní i aktivní vyhýbání se ekologickému a predačnímu risku.

Vzhledem k tomu, že archaičtí hominini úspěšně přežívali minimálně 3 miliony let, byly jejich schopnosti se takto adaptovat nepochybně dostatečné. Výsledkem tohoto procesu pak byla změna průběhu ontogeneze, která se u archaických australopitéků projevila změnami proporcí, tedy prodlužováním dolních končetin a zkracováním končetin horních. Ta byla již plně geneticky fixovaná změnou působení strukturální genů (Bowers 2006, Pilbeam 2004, Machnicki 2018, Williams et al. 2016, Williams, Pilbeam 2021, atd.) a spojená s další transformací těla i orgánů, jak ji známe nebo předpokládáme u nejstarších hominina, i když je jasné, že známí archaičtí hominina nebyli přímými předky australopitéků, ale jejich bratranci (Begun 2016). Je jasné, že předci australopitéků se nemohli zásadně lišit, možná kromě velikosti těla, od ardipitékovitých homininů.

Evoluce afrických lidoopů

O evoluci afrických lidoopů můžeme říct jen velmi málo, a i to málo je založeno na dohadech a spekulacích. Původně se badatelé domnívali, že se lidoopi vyvíjeli v pralesech západní Afriky, a lidé v otevřených formacích Afriky východní. Paleoekologické studie však prokázaly, že situace byla podstatně komplikovanější (Bobe, Wood 2021, Nelson 2014, Senut et al. 2018). Všechny africké ekosystémy byly totiž značně ovlivněny výrazným vysoušením klimatu, paleoekology označovaným jako krize salinity nebo vznik saharského komplexu.

Kromě toho, že se objevily nové poměrně rozsáhlé otevřené a polootevřené ekosystémy, došlo zamezila faunální výměna mezi Afrikou na straně jedné a Evropou a Asií na straně druhé (Senut et al. 2018).

Skutečným problémem je, že vlastně doopravdy nevíme, zda byli šimpanzi skutečně primárně adaptováni na život v tropických deštných pralesech. Současné fosilní doklady prokazují, že ve středním pleistocénu žili šimpanzi v relativně sušších ekosystémech (McBrearty, Jablonski 2005). Jisté pochybnosti vznikají dokonce i u goril, a v ještě větší míře, u orangutanů.

Můžeme mít i pochybnosti, zda byli předci šimpanzů primárně přizpůsobeni k životu v korunách stromů, protože i relativně vysoká arborealita popisovaná u bonobů je některými badateli považována za možnou reakci na lidskou činnost, konkrétně aktivní lov opic místními lidskými populacemi obyvatel pralesa spojený se striktním zvykovým a náboženským zákazem (tabu) lovu bonobů.

Dnes se zdá, že nejdůležitější adaptací šimpanzů je adaptace na kvalitní potravní zdroje, plody a kvalitní bylinnou potravu, bezobratlé i obratlovce a velmi obratný a dynamický pohyb na zemi i ve stromech. Sem můžeme spekulativně zahrnout i schopnost občasného efektivního lovu, kterou mají nejen šimpanzi, ale do jisté míry i bonobové (Newton-Fisher 2015).

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

Archaičtí Hominina

Subtribus *Hominina*, lidská linie podčeledi *Homininae*, se objevuje ve svrchním miocénu mezi 6-7 miliony lety, tedy těsně po předpokládaném rozdělení lidské a šimpanzí linie (Begun 2016). Historicky prvním zástupce této skupiny, kterou označujeme jako archaické homininy nebo ardipitékovití hominini, byl nález některých částí skeletu prvního nalezeného ardipitéka pocházejícího z roku 1994, jehož stáří je

odhadováno na 4,4 milionu let (Johanson, Blake 2006, Johanson, Wong 2009).

Problém interpretace postavení a morfologie archaických homininů je to, že vlastně nemáme zcela přesná kritéria na odlišení hypotetických nejstarších zástupců afrických lidoopů a homininů, a navíc neznáme homininí předky australopitéků. Příčinou je i to, že některé tzv. „lidské“ znaky se objevily už u miocenních hominidů a jiné až u pokročilých homininů. Navíc nálezy nejstarších homininů vykazují překvapivé archaické znaky, které jsme u nejstarších homininů vůbec nepředpokládali, například archaickou morfologii pánve a končetiny adaptované na pohyb ve stromech a relativně velké špičáky (Johanson, Wong 2009).

Základním kritériem pro zařazení do lidské linie by tedy mělo být přizpůsobení skeletu k nějaké formě dvojnohé chůze, včetně přestavby lebky a posunutí velkého týlního otvoru dopředu, přinejmenším částečné zmenšení špičáků a zkrácení a zvýšení korunky stoliček a také „polidštění“ stavby třenových zubů. Tento komplex znaků charakterizuje všechny zástupce lidské linie a měl by se tudíž vyskytovat i u jejích nejstarších zástupců.

Důkazy o nejstarších archaických homininech pocházejí především z východní, a i střední Afriky z období před 7–3,6 milionu let (Begun 2016, Hawks 2023, Senut et al. 2018, Stamos, Alemseged 2023). Z hlediska množství a úplnosti jsou nejdůležitější četné nálezy rodu *Ardipithecus* z Hadaru v Etiopii a také a dalších východoafrických lokalit z období mezi 5,8 až 3,6 milionu let (Lovejoy 2009, Lovejoy et al. 2009, White et al. 2009, White et al. 2015) a 6–7 milionů let staré nálezy lebky a fragmentů postkraniálního skeletu rodu *Sahelanthropus* z Čadu (Guy et al. 2005, Zollikofer et al. 2005, Daver et al. 2022).

Téměř 6 milionů let staré nálezy druhu *Orrorin tugenensis* z Keni (Pickford et al. 2002, Senut et al. 2001) jsou díky problematické interpretaci původního nálezu předmětem diskusí (Kuperavage et al. 2010, Richmond, Jungers 2008). Tento archaický hominin by nicméně mohl představovat velmi archaickou formu homininů (Begun 2016).

Mezi nejstarší nálezy homininů patří také fragmenty čelistí z nalezišť **Lothagam** a **Tabarin** a dětský humerus z lokality **Magabet** (Hawks 2023, Johanson, Edgar 2006). Tyto nálezy odpovídají stáří přelomu miocénu a pliocénu tedy 5,5–5,0 milionu let. Zmíněné nálezy nebyly zatím přiřazeny k žádnému taxonu, zdá se se však, že čelist z Lothagamu může representovat nejstaršího australopitéka (Kissel, Hawks 2015), zatímco v ostatních dvou případech se jedná o ardipitéky nebo orrorina (Hawks 2023). Všechny zmíněné nálezy mají řadu velmi starobylých znaků, a proto je můžeme nazývat, možná s určitými výhradami u druhu *Orrorin tugenensis*, **archaičtí (lidští) hominini**. V současné době se ale ukazuje, že morfologie archaických homininů je typická výskytem nejrůznějších starobylých znaků, takže není žádný přesvědčivý důvod, proč orrorina do skupiny archaických homininů neřadit (Hawks 2024).

Zhruba 6 milionů let starý nález hominida *Orrorin tugenensis* z Tugen Hills v Keni (Pickford et al. 2002, Senut et al. 2001) reprezentuje jednoho z nejstarších zástupců podčeledi *Homininae*, a zároveň je i nálezem nejvíce kontroverzním. V současné době jsou nálezy opočlověka tugenského předmětem rozsáhlých diskusí (Kuperavage et al. 2010, Richmond, Jungers 2008). Někteří badatelé stále vyjadřují pochybnosti o správnosti jeho přímého zařazení do podčeledi *Homininae*, který obhajují jeho objevitelé, zdá se však, že jeho homininí zařazení je oprávněné (Begun 2016, Lieberman 2022). *Orrorin* má mnoho lidoopům podobných archaických znaků na zubech a horní i dolní končetině, které se liší od rodů *Sahelanthropus* i *Ardipithecus*, a proto jejich oprávněnost zařazení do archaických homininů je stále předmětem vědeckých diskusí (Hawks 2024).

Sahelanthropus tchadensis

Jedná se o jeden z nejdůležitějších nálezů hominida v historii paleoantropologie vůbec. Jde o nález téměř kompletní, ale silně deformované lebky a čelistí starých téměř 7 milionů let, který byl zařazen do nového rodu a druhu *Sahelanthropus tchadensis* (Obr. 23) (Bruner et al. 2002, Guy et al. 2005, Zollikofer et al. 2005, Daver et al. 2022).

Sahelantrop je nejstarší známý zástupce hominina s podivuhodnou mozaikou znaků podobných lidoopům, znaků šimpanzích, znaků relativně moderních, homininích, a také znaků zcela unikátních. Neobyčejně zajímavá je stavba obličeje a zubů. Jsou to například relativně krátké čelisti, málo zkosený obličej a relativně malé zuby, zejména špičáky, které jsou jasně menší než u lidoopů. Nápadným a skutečně unikátním znakem je relativně velký nadočnicový val (Bruner et al. 2002, Guy et al. 2005, Zollikofer et al. 2005). Velký týlní otvor je i na zdeformované lebce posunut zřetelně vpřed, na rozdíl od nebipedních šimpanzů, u nichž se týlní otvor nachází spíše v zadní části báze lební (Guy et al. 2005, Zollikofer et al. 2005).

Délka čelistí, poměrně malý sklon obličejové části a malá velikost zubů mohou být zavádějící. Lebka jen o něco mladších ardipitéků se podle všeho příliš nelišila od sahelantropa, protože po 3 D rekonstrukci lebky sahelantropa jsou tvar, stavba i velikost zubů u obou druhů velmi podobné (Obr. 23). Zuby ardipitéků jsou také poměrně malé. Lebka sahelantropa je ovšem značně zdeformovaná a její tvar je i po 3 D počítačové rekonstrukci stále jen pouhou rekonstrukcí ze značně deformovaného tvaru původního (Obr. 23).

Rekonstrukce fragmentární lebky ardipitéků byla ještě komplikovanější než zmíněná rekonstrukce deformované lebky sahelantropa (viz kapitola o ardipitécích, Obr. 25). Už dnes však můžeme téměř s jistotou konstatovat, že například mohutný nadočnicový val se v mnoha podstatných znacích zásadně liší od podobného útvaru, který nacházíme u raných forem rodu *Homo* a není zdaleka tak mohutný jako je na nerekonstruované silně zdeformované lebce (Guy et al. 2005, Zollikofer et al. 2005). Trojrozměrná

CT rekonstrukce potvrzuje homininí status sahelantropa (obr. 21) a potvrzuje také předpokládanou „bipední“ pozici velkého týlního otvoru v centrální části báze lební. Důležitý je také relevantní odhad velikosti mozku sahelantropa, který se nachází mezi 360 a 370 cm^3 (Zollikoffer et al. 2005)

Velký význam mají nálezy postkraniálního skeletu sahelantropa (Daver et al. 2022), které umožňují do jisté míry rekonstruovat lokomoční chování *S. tchadensis*, včetně důkazů o možné bipedii u archaických homininů. Tento výjimečně cenný fosilní materiál pochází z lokality TM 266 v **Toros-Ménalla,** a tvoří ji levá stehenní kosti a pravá a levá loketní kost (Daver et al. 2022). Zatímco morfologie stehenní kosti má znaky potvrzující možnou bipedii, morfologie loketních kostí naznačuje adaptaci na arboreální lokomoci. Zdá se tedy, že archaičtí hominini byli bipední již kolem 7 milionů let, ale že šplhání a další stromové aktivity byly zřejmě ještě významnou součástí jejich pohybového repertoáru a ekologie (Daver et al. 2022).

Orrorin tugenensis

Téměř 6 milionů let staré nálezy druhu *Orrorin tugenensis* z Keni (Pickford et al. 2002, Senut et al. 2001) jsou díky problematické interpretaci předmětem vědeckých diskusí (Hawks 2023, Kuperavage et al. 2010, Richmond, Jungers 2008).

Nález druhu *Orrorin tugenensis* známe z několika nalezišť z vrstev **Lukeino** (6,0-5,7 mil. let) v Tugen Hills v Keni. Nález nazvaný „Millenium Man“ sestává z úlomků čelistí, zubů a fragmentů postkraniálního skeletu, dvou levých a jednoho pravého femuru, velmi robustního humeru a dalších fragmentů (Pickford et al. 2002, Senut et al. 2001). Chrup je morfologicky podobnější chrupu lidoopů, než je tomu u ostatních archaických homininů, a to zejména špičák, který je velký, trojúhelníkovitý a na vrcholu zašpičatělý (Senut et al. 2001).

Morfologie orrorina je mosaikou velmi archaických znaků, znaků naznačujících možnost bipedie a znaků relativně podobných lidoopům, mimo jiné pro některé šimpanzům podobné znaky na zubech (Richmond, Jungers 2008). Z tohoto důvodu se argumenty pro zařazení orrorina jako archaického hominina soustředily na pravděpodobnost bipední lokomoce tohoto druhu (Kuperavage et al. 2010, Richmond, Jungers 2008). Zdá se pravděpodobné, že by tento archaický hominin mohl představovat velmi archaickou formu homininů (Begun 2016).

Po ohlášení nálezu a jeho bombastické prezentaci v nejrůznějších médiích, se vlastní odborná publikace se objevila až více než rok po ohlášení nálezu v médiích (Pickford et al. 2002, Senut et al. 2001). Z tohoto i dalších odborných důvodů měli mnozí badatelé k tomuto nálezu různé výhrady nebo přinejmenším rezervovaný postoj (Begun 2016). Například ho považovali za poněkud mladší nebo špatně datovatelný, anebo obecně problematický z hlediska jeho kontroversních morfologických charakteristik.

K pochybnostem přispěl i fakty málo podložený spekulativní názor autorů, že by se mohlo jednat o přímého předka rodu *Homo* (Pickford et al. 2002, Senut et al. 2001). Vědecká publikace nálezu opočlověka tugenského v odborném tisku a následná diskuse potvrdila stáří i korektnost nálezu, nikoliv však jeho jednoznačnou příbuznost k homininům (Begun 2016, Kuperavage et al. 2010, Richmond, Jungers 2008).

Po podrobné analýze zubů, lebky, a zvláště pak kostry končetin, jsou někteří badatelé přesvědčeni, že *Orrorin* je stejně příbuzný homininům i paninům, a že se možná jedná o předka obou skupin, nebo jednoho ze zástupců prvních hominidů, kteří vznikli na počátku vývoje této skupiny. Žádný z důkazů pro předpokládanou bipedii však není příliš přesvědčivý, naopak některé ze znaků na horní části stehenní kosti připomínají spíše lidoopy, například orangutana nebo dryopitéka (Begun 2016, Kuperavage et al. 2010, Richmond, Jungers 2008).

Nové analýzy kostí končetin ukázaly značné rozdíly mezi ororinem a australopitéky, ale mnohé znaky jsou podobné také lidoopům (Shapiro 2009), a proto se zřejmě jedná o znaky nikoliv pokročilé podobné člověku (kontra Senut 2001), ale o znaky generalizovaných homininů (Aiello, Collard 2001, Shapiro 2009, Strait et al. 2015, Su 2013).

Navíc předpokládat na samém počátku evoluce homininů odvozené a specializované lidské znaky související s bipedální lokomocí blízkou rodu *Homo* (Pickford et al. 2002, Senut et al. 2001) je prostě absurdní. Stále tedy neexistují žádné skutečně jednoznačné důvody, proč považovat orrorina za prokazatelného striktního *Hominina,* jak tvrdí Martin Pickford (Pickford et al. 2002, Senut et al. 2001) a jeho tým (Aiello, Collard 2001, Shapiro 2009, Strait et al. 2015, Su 2013).

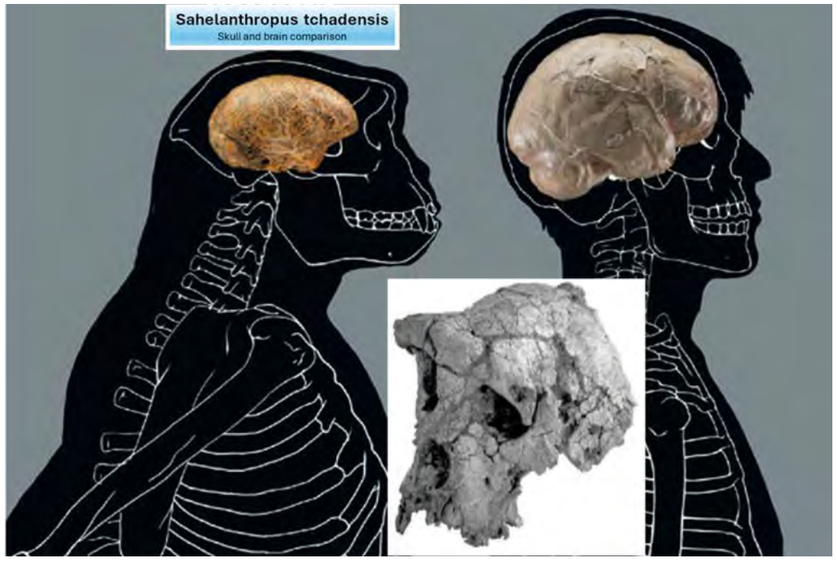
CT studie femuru orrorina naznačují možnost bipední lokomoce a skupina objevitelů se domnívá, že se jednalo o bipedii výkonnější než u daleko mladších homininů australopitéků (Pickford et al. 2002). Původní CT analýza femurů orrorina je z hlediska kvality zpracování diskutabilní (Richmond, Jungers 2008, Su 2013), a proto většina badatelů považuje otázku bipedie rodu *Orrorin*, její průkaznosti a efektivity za nadále otevřenou.

Navíc určité formy bipedie se zřejmě paralelně s homininy mohla vyvinout už u oreopitéka nebo danuvia, a to s jasně lidoopím komplexem stavby postkraniálního skeletu (Begun 2015, 2016). Tedy vznik samotné bipedie, i kdyby se u orrorina nakonec jasně prokázala, ještě neznamená jednoznačnou příslušnost k *Hominina*, byť se dnes většina odborníků přiklání k názoru, že ororin patřil do skupiny archaických homininů.

Faktem je, že některé znaky na zubech jsou dost specifické, a do jisté míry se liší od ostatních archaických homininů. Je třeba si však uvědomit, že známí archaičtí hominini jsou jak z hlediska morfologie, tak i stáří a paleoekologických charakteristik značně variabilní (Begun 2016).

Další druh rodu *Orrorin*, *Orrorin praegens*, je datován na 5,0 – 4,4 milionu let (Hawks 2023) a pochází z keňských nalezišť (fragmentární mandibula – Kissel, Hawks 2015) a **Magabet** (Fragmenty mandibuly). Zuby tohoto druhu mají mírně silnější sklovinu, než mají stejně staří ardipitéci, ale v některých znacích se zuby, konkrétně stoličky, od zubů ardipitéků příliš neodlišují (Hawks 2023).

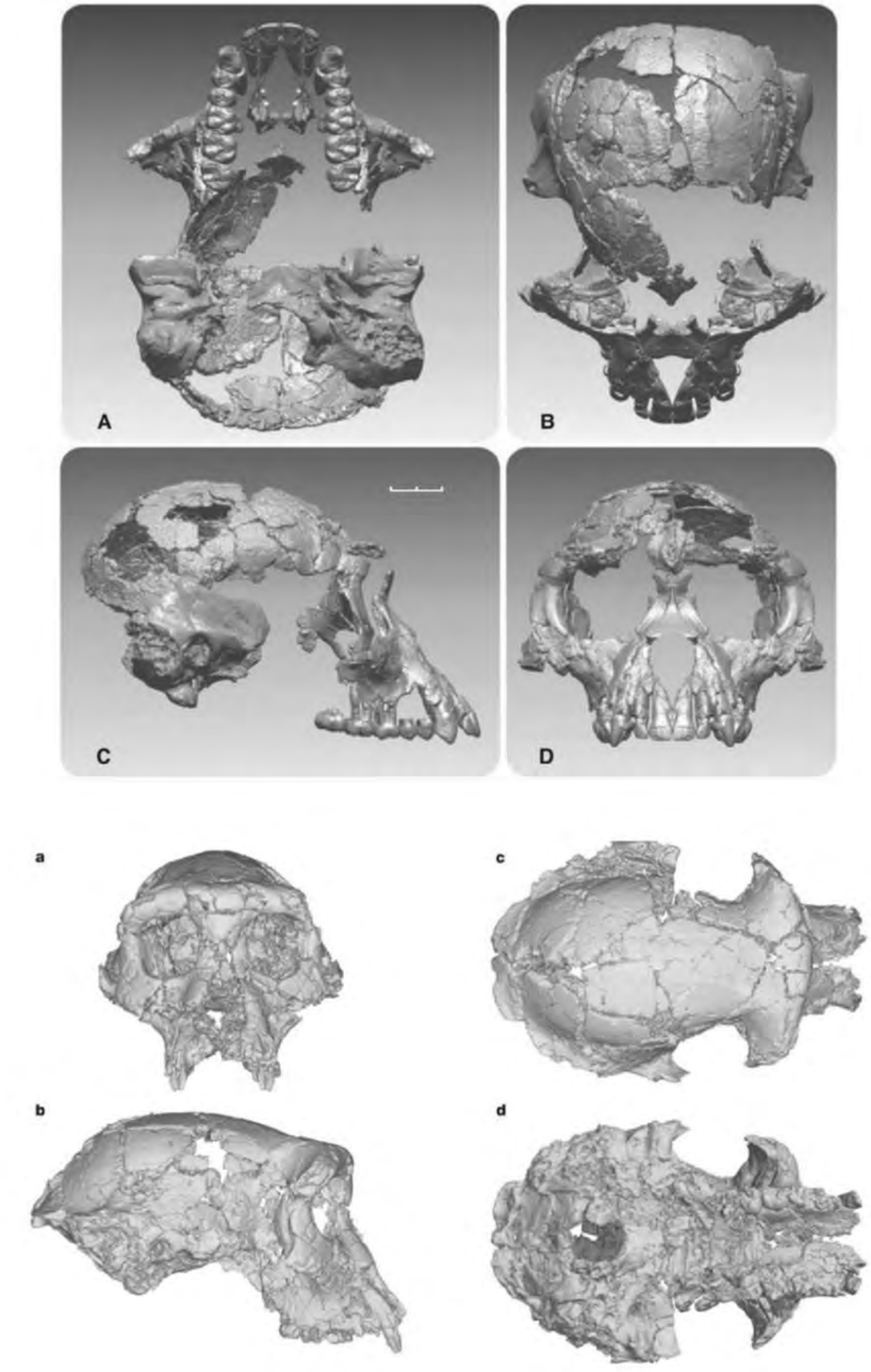
Fosilní materiál orrorina je příliš fragmentární a vzácný a naše informace o stavbě lebky a čelistí jsou nedostatečné. Z těchto a řady dalších důvodů je možno opočlověka tugenského považovat za příslušníka subtribu *Hominina*. Tedy v tomto kontextu je vhodné považovat orrorina za jednoho z nejstarších známých homininů se zatím ne zcela vyjasněným fylogenetickým postavením.



Obr. 23 - Sahelanthropus tchadensis – lebka z poloprofilu – nápadný je obrovský nadočnicový val a vertikálně stavěný obličej. Snímek byl zhotoven tak, aby nebyly patrné značné deformace nalezené lebky. Porovnání relativní velikosti mozku sahelantropa a současného člověka (archiv autora).



Obr. 24 - Skelet druhu Ardipithecus ramidus. Jedná se o poměrně úplný, ale velmi fragmentární skelet, který po rekonstrukci prokazuje, že ardipitéci byli vedle bipedie přizpůsobeni také k pohybu ve stromech. O tom svědčí stavba těla, kostra ruky i nohy s mírně zahnutými články prstů na ruce i na noze i relativně úzká a vysoká pánev, ne nepodobná miocenním lidoopům (© Vančata 2013).



Obr. 25 - Porovnání lebek ardipitéka (nahoře) a sahelantropa (dole). Lebky vykazují mnoho společných rysů ve stavbě obličejového skeletu i neurocrania, které je dlouhé a nízké (© Vančata 2013).

Ardipithecus ramidus

Spodně mio-pliocenní druh homininů *Ardipithecus ramidus/kaddaba* je pro mnohé badatele kandidátem na nejstaršího předka člověka. Je ze všech starobylých homininů bezkonkurenčně nejlépe doložený fosilními doklady (Johanson, Wong 2009, Stamos, Alemseged 2023). Je to jediný archaický hominin, u kterého se již nediskutuje, zda byl skutečně bipední. Dnes je jasné, že bipedie ardipitéků, jako všech ostatních známých archaických homininů byla sice prokazatelná, ale svou kvalitou se jednoznačně lišila od bipedální lokomoce australopitéků (Prang 2019, Prang et al. 2021, Senut et al. 2018, Stamos, Alemseged 2023, White et al. 2015, Zirkle, Lovejoy 2019).

Počátkem 90. let 20. století objevil Timothy White na středním toku řeky Awash v Etiopii velmi staré fosilie (4,4 milionu let) a popsal je jako druh *Australopithecus ramidus* (White *et al*. 1994, 2009 a, WoldeGabriel *et al*. 1994, Semaw *et al*. 2005). Později byl tento nález revidován a přiřazen k rodu *Ardipithecus*, druh *ramidus*, kde *ardi* znamená „země“, což mělo vyjádřit velkou starobylost tohoto rodu (White et al. 2009 a, Suwa et al. 2009, Semaw et al. 2005). Je nutno poznamenat, že definice rodu *Ardipithecus* nesplňuje všechny taxonomické náležitosti nezbytné pro ustavení nového rodu (například není korektně uveden holotyp), ale jednotlivé druhy i poddruhy tohoto rodu jsou definovány řádně včetně holotypů.

Po prvním nálezu z roku 1994 (Obr. 24) následovaly další nálezy ardipitéků. Ještě starší forma ardipitéka, pravděpodobně i jiný druh, byla nalezena na etiopské lokalitě Kadabba. Její stáří se odhaduje na 5,54 až 5,77 milionu let. Tento druh ardipitéků, *Ardipithecus kadabba*, pochází z regionu Middle Awash v Etiopii, z lokalit **Saitune Dora**, **Alaya**, **Asa Koma**, **Digiba Dora** a **Amba East** z formace **Adu – Asa** (Haile-Selassie 2001, Wolde Gabriel et al. 2001, Haile-Selassie et al. 2004, Renne et al. 2009).

Ardipithecus kadabba je znám také z pozdně miocenních lokalit na západním okraji Středního Awaše v Etiopii. Nalezené fosilní doklady o tomto druhu se skládají z úlomků čelistí, izolovaných zubů a několika postkraniálních prvků získaných z lokalit **Asa Koma** (5,54-5,77 mil. let) a **Kuseralee** (cca 5,2 mil. let) ze studované oblasti středního Awaše (Haile-Selassie 2001, WoldeGabriel et al. 2001, Haile-Selassie et al. 2004, Renne et al. 2009).

Původně byly nálezy těchto nejstarších ardipitéků klasifikovány jako poddruh *Ardipithecus ramidus* (Haile-Selassie 2001), ale později byly reklasifikovány na nový druh, a to především na základě primitivní morfologie komplexu C/P3 (Haile-Selassie et al. 2004, 2009). Mezi nalezené části postkraniálního skeletu patří proximální falanx nohy, na níž je proximální kloubní plocha dorzálně. Tento rys je spojen s abdukcí palce na noze typickou adaptací pro bipední lokomoci (Latimer, Lovejoy 1990) - spojuje tedy *Ar. kaddaba* s pozdějšími homininy (Haile-Selassie 2001, Haile-Selassie et al. 2009). Nicméně skutečnost, že falanx z nohy byl získán z mladších vrstev **Kuseralee**, zatímco chrup ze starších vrstev **Asa Koma**, není jisté přiřazení této části skeletu k *Ar. kadabba* (Begun 2004).

Nálezy z lokality **Gona** v Etiopii (Semaw et al. 2005), zuby, čelisti a fragmenty postkraniálního skeletu odpovídají stářím i morfologií mladší formě ardipitéků – stáří se odhaduje zhruba na 4,5 milionu let. Nicméně několik zubů z lokality **Asa Koma**, Middle Awash, v Etiopii odpovídá stářím i morfologií starší formě ardipitéků, *A. kaddaba*.

Nálezy kostry nohy z **Woranso Mille**, z lokality **Burtele**, v Etiopii jsou naopak o něco mladší než původní nálezy *Ardipithecus ramidus*. Jsou datované na 3,4 miliony let a představují přežívající formu ardipitéků (Haile-Selassie et al. 2012). Protože nemáme žádné podobné nálezy postkraniálního skeletu z tohoto naleziště, nelze zcela vyloučit, že se jedná o nějakou přechodovou formu od archaických homininů k australopitékům, nebo formu předcházející archaickému *Australopithecus anamensis*. Analýzy skeletu *A. ramidus* však ukazují, že to je málo pravděpodobné (Vančata 2015, Vilmoare et al. 2015), jak ostatně naznačuje i morfologická analýza v původní publikaci tohoto nálezu (Haile-Selassie et al. 2012).

Současné analýzy skeletu ardipitéka založené na rozsáhlých morfologických, biomechanických a počítačových analýzách (Prang 2019, Prang et al. 2021, Stamos, Alemseged 2023, White et al. 2009, 2015, Zirkle, Lovejoy 2019) veškerého fosilního materiálů z původního nálezu z roku 1994 a velmi podrobných paleobiologických a paleoekologických analýzách ukazují (Prang 2019, Prang et al. 2021, Senut et al. 2018, Stamos, Alemseged 2023, White et al. 2015, Zirkle, Lovejoy 2019), že ardipiték si zachoval mnohem více archaických znaků, než jsme předpokládali. Zejména se jedná o znaky postkraniálního skeletu, které, stejně jako u předchozích archaických homininů, prokazují vedle možné bipedální lokomoce i adaptaci na pohyb ve stromovém prostředí. Z tohoto důvodu ardipiték rozhodně nemohl představovat bezprostředního předka archaických australopitéků – nejstarších bipedálních homininů.

Nálezy ardipitéků jsou sice poměrně hojné, ale dosti fragmentární. Pro srovnávací analýzy archaických homininů a archaických australopitéků mají význam především nálezy čelistí a zubů. Z dochovaných zlomků spánkové a týlní části lebky lze soudit, že lebka ardipitéka byla celkově menší než u australopitéka afarského a morfologicky připomíná v některých rysech lebku šimpanze (White et al. 2015). Počítačová 3D analýza však ukázala překvapivá fakta. Rekonstruovaná lebka ardipitéka je nápadně podobná lebce sahelantropa (Guy et al. 2005, Su 2014, White et al. 2015, Zollikofer et al. 2005, Obr. 25). Má poměrně vertikálně stavěnou obličejovou část skeletu, poměrně dlouhou a nízkou mozkovnu, stejně jako sahelantrop (Guy et al. 2005, Su 2013, White et al. 2015, Zollikofer et al. 2005). Velikost mozku ardipitéka byla zhruba 320 cm^3 (Suwa et al. 2009, 300–350 cm^3, Tattersall 2023) a byla srovnatelná se sahelantropem (355-360 cm^3 Tattersall 2023). Srovnávací analýza zubů a čelistí pak prokázala, že ani ororin není tak odlišný, jak se původně předpokládalo. Na skeletu obličeje ardipitéka existují ještě velmi archaické znaky podobné miocenním hominidům (Guy et al. 2005, Su 2014, White et al. 2015, Zollikofer et al. 2005).

Analýzy zubů ardipitéků také prokazují, že hominina měli od samého počátku své evoluce již jasně redukované, i když stále viditelně přečnívající, špičáky (Johanson, Blake 2006, Su 2013, White et al. 2015). Vedle toho ale nacházíme u ardipitéka ještě také znaky do značné míry podobné šimpanzům, například přetrvávající diastemu, malé nízké stoličky s tenkou sklovinou, poměrně robustní a dlouhou horní končetinu (Begun 2016, Su 2013, White et al. 2015). Mezi šimpanzům podobné znaky patřila také morfologie špičáků, dvojhrotý tvar prvního premoláru, stavba dolní čelisti a relativně dlouhé a úzké čelisti (Begun 2016, Su 2013, White et al. 2015).

Zdá se, že jak čelisti, tak zuby, a nakonec i velikost mozku, se v průběhu evoluce archaických hominina, a do značné míry i u archaických australopitéků, zásadně neměnily (Begun 2016, Su 2013, Tattersall 2023, White et al. 2015). To je v ostrém kontrastu k evoluci skeletu postkraniálnímu, kde se u australopitéků velmi výrazně projevuje adaptace na rozvíjející se homininí bipedální lokomoci a specializaci na převážně pozemní způsob života (Begun 2016, Fleagle 2013, Ward 2015).

Nanejvýš zajímavé jsou funkční a biomechanické analýzy skeletu ardipitéka (obr. 20). Morfologické analýzy skeletu ardipitéka, a také orrorina, totiž prokazují, že *Ardipithecus ramidus* i *Orrorin tugenensis*, a zřejmě i všichni další archaičtí hominina, byli již přinejmenším v nejzákladnějších charakteristikách přizpůsobeni ke dvojnohé chůzi (Begun 2016, Su 2013, White et al. 2015). Vedle znaků skeletu ardipitéků, které ukazují jejich možnou bipedii, existuje celá řada znaků na horní i dolní končetině, které prokazují specifický stromový způsob lokomoce, nikoliv však kotníkochodectví nebo jakýkoliv jiný způsob pohybu typický pro současné lidoopy (Stamos, Alemseged 2023).

Horní končetina byla sice kratší než dolní, ale byla stále relativně dlouhá a znaky na ruce ukazují adaptaci na poměrně časté stromové aktivity jako je silové a pomalé šplhání i přemosťování (Senut et al. 2018, Stamos, Alemseged 2023). Dolní končetina byla sice již prodloužená, ale noha byla do jisté míry stále adaptována pro šplhání. Zachovala si, mimo jiné, i jisté uchopovací schopnosti, což dokumentuje částečně zachovaná, byť již ne výrazná, schopnost odtahovat (abdukovat) palec na noze (Lovejoy at al. 2009, Ward et al. 2015).

Tento adaptivní komplex prokazuje, že ardipitéci museli mít lokomoci dosti odlišnou od dnešních šimpanzů (Stamos, Alemseged 2023). Toto překvapivě potvrzuje názor Prosta (Prost 1980), který vytvořil alternativní model vzniku bipedie založeného na stromovém pohybu výrazně odlišném od lokomoce žijících lidoopů. Z toho vyplývá, že lokomoce ardipitéků nebyla kvadrupední, ale antipronográdní, a zahrnovala poměrně výrazný podíl aktivit s vertikálně orientovaný trupem tedy bipedii v kombinaci s opatrným šplháním, přemosťováním a sezením v korunách stromů (Obr 26).

O bipedii ardipitéka jasně svědčí i poloha týlního otvoru, který je posunutý ve srovnání se šimpanzem vpřed, a nachází se tak blízko středu basicrania (Kimbel at al. 2014, Suwa et al. 2009). Existenci bipedie u ardipitéků podporují také stavba skeletu nohy i ruky a dalších částí postkraniálního skeletu. Dolní končetina byla již prodloužená, poměr délky končetin je však proporčně odlišný od pozdějších homininů, protože ardipitéci měli, podobně jako ororin, relativně dlouhou a masivní horní končetinu (Hawks 2023).

Bohužel není zachován hrbol patní, který by naznačoval stupeň rozvoje bipedie. Na femuru se je možno pozorovat specificky homininí znak *linea aspera* charakterizující rozvoj čtyřhlavého svalu stehenního. Podle analýz postkraniálního skeletu (White et al, 2009, Lovejoy 2009, Lovejoy et al. 2009) se trup zkracuje, kratší je i oblast bederních obratlů, kterých je šest stejně jako u archaických australopitéků. Tento názor je však velmi spekulativní, zachoval se jediný obratel, a ještě ne obratel bederní (Su 2013).

Pánev je sice mírně širší a nižší ve srovnání s miocenními lidoopy, ale je relativně užší a vyšší než u australopitéků. Do jisté míry prostorovou strukturou podobná africkým lidoopům (Daver et al. 2022, Ward et al. 2015). Toto, spolu s morfologií drsnatin proximální části femuru, ukazuje na specificky se rozvíjející soustavě gluteálních svalů, jejichž funkce byla do jisté míry odlišná než u jednoznačně bipedně adaptovaných homininů – australopitéků a rodu *Homo* (Lieberman 2023, White et al. 2015, Zirkle, Lovejoy 2019). Interpretace funkce pánve je však zatím nejednoznačná, rekonstrukce pánve z extrémně fragmentárního materiálu nemusí být zcela přesná a porovnávat ji s člověku podobnou širokou pánví australopitéků může být zavádějící (White et al. 2015, Zirkle, Lovejoy 2019).

Bipedie archaických homininů musela být vzhledem k výsledkům analýz ardipitéka i orrorina dostatečně výkonná, ale zřejmě se nepodobala dvojnohé chůzi žádného ze žijících primátů (White et al. 2009, 2015, Zirkle, Lovejoy 2019).

Objevitel ardipitéka, americký antropolog Tim White, použil následující bonmot (White osobní sdělení): *Chůze ardipitéka se nejspíš podobala nějakému mimozemšťanovi, kterého můžeme vidět v barech ve filmech Hvězdné války* (Obr. 26). Nové nálezy ardipitéků z Etiopie, více jak o milion let starší než nález původní, potvrzují jejich adaptaci na nevýkonnou bipedii (Su 2013, White et al. 2015, Zirkle, Lovejoy 2019).

Důležitým nálezem byly zlomky levé horní končetiny a také nověji nalezené části postkraniálního skeletu ardipitéků z různých lokalit (**Su 2013**), které umožňují rámcově srovnávat také velikost postavy a způsob lokomoce ardipitéků. Významným způsobem k tomu přispěla i analýza původního nálezu z roku 1994 (Lovejoy 2009, Lovejoy et al. 2009, Stamos, Alemseged 2023, White et al. 2009, 2015, Prang et al. 2019. (Obr. 24, 25). Tato analýza však neposkytla příliš věrohodné údaje ohledně velikosti těla ardipitéků, navíc byla v rozporu i s přechozími analýzami, které předpokládaly, že ardipitéci byli poměrně malí a jejich hmotnost nejspíše nepřesahovala 30 kg.

Výsledky publikované v roce 2009, tedy hmotnost 50 kg a výška 120 cm jsou v naprostém rozporu se současnými poznatky vývojové biologie (Bogin et al. 2017). Hodnota BMI totiž dosahuje 35 bodů, což je více než u plně dospělého samce orangutana, mnohem více než u obézních nebo výrazně svalnatých lidí. Je to dokonce i v rozporu s názory samotných autorů (Lovejoy 2009), že ardipitéci byli drobní a měli nevýrazný sexuální dimorfismus. Přepočtené údaje (Vančata 2000, 2005) ukazují na výšku mezi 125 až 130 cm a hmotnost mezi 35 až 40 kg. Měli tedy hmotnost srovnatelnou se svými potenciálními předchůdci – dryopitéky (Begun 2015, 2016), ale relativně větší mozek, než měli dryopitéci.

Tělesné proporce ardipitéků jsou stále předmětem diskuse – původní rekonstrukce stavby těla a poměrů končetin ardipitéka (Lovejoy et al. 2009) je dosti spekulativní, schází podstatné části kosti pažní i kosti stehenní a neexistuje ani seriózní pokus o jejich rekonstrukci. Nicméně je zcela zřejmé, že dolní končetina je sice relativně delší než u afrických lidoopů, ale podle všeho relativně mnohem kratší než u archaických australopitéků. Končetina horní je naopak relativně delší a robustnější než u australopitéků (Daver et al. 2022, Liebermann 2022, Stamos, Alemseged 2023, 2015, Prang et al. 2019, White et al. 2009).

Někteří badatelé se proto domnívají, že ardipitéci nebyli přímou součástí evoluce člověka, a že prvním skutečně homininím předkem člověka, rodu *Homo*, byli až australopitéci (Begun 2016).

Nové nálezy ardipitéků potvrzují hypotézu, že se jedná o skutečně nejstarší známé homininy, kteří by mohli být v širším okruhu předků australopitéků. Samotní ardipitéci, a všichni dnes známí další archaičtí hominidi, zřejmě nebyli přímými předchůdci australopitéků, ale vyvíjeli se s nimi paralelně od zhruba 5,5 do 3,5 milionu let (Lovejoy 2009, Lovejoy et al. 2009, Prang et al. 2019 Stamos, Alemseged 2023, Tattersall 2023, White et al. 2009, 2015).

Přestože někteří badatelé zůstávají ohledně významu ardipitéků pro evoluci hominina skeptičtí, není pochyb o tom, že tento druh hominina je klíčový pro pochopení počátku celého hominizačního procesu, a to bez ohledu na to, zda byl ardipiték přímou součástí linie *hominina* nebo nebyl (Lieberman 2023, Lovejoy 2009, Lovejoy et al. 2009, Prang et al. 2019, Stamos, Alemseged 2023, Tattersall 2023, White et al. 2009, 2015).

Přes všechny nové a důležité poznatky o evoluci archaických homininů zůstává ještě mnoho nezodpovězených otázek. Jednou z nejdůležitějších je otázka, zda ardipitéci skutečně přímo souviseli s evolucí dalších hominidů. Pokud ne, pak je třeba odpovědět na otázku, kdy a z jakých archaických homininů vznikli archaičtí australopitéci (Begun 2016, Lieberman 2023, Tattersall 2023, White et al. 2015, Zirkle, Lovejoy 2019).

Problém je však obecnější, protože všichni známí archaičtí hominini mají řadu společných rysů, a je téměř jisté, že se v základních charakteristikách podobali. Měli poměrně velkou velikost mozku, odpovídající zhruba relativní velikosti mozku archaických australopitéků nebo šimpanzů (Tattersall 2023), byli relativně malí a nepříliš robustní. Bipedie byla nepříliš výkonná díky relativně dlouhým horním končetinám a zatím na bipedii méně adaptovanou pánev a stehenní kost. V neposlední řadě stromový způsob života byl stále důležitou součástí jejich života, pro který rozvoj výkonné bipedie nebyl nijak podstatný (Lieberman 2023, Lovejoy 2009, Lovejoy et al. 2009, Prang et al. 2019, Stamos, Alemseged 2023, Tattersall 2023, White et al. 2009, 2015, Obr. 26).

Dalším nevyjasněným problémem je, proč u všech druhů raných australopitéků došlo k výraznému zvětšení těla, a také proč se australopitéci tak rychle a progresivně adaptovali na „typicky“ homininí dvojnohou chůzi (Fleagle 2013). Z tohoto důvodu se zdá velmi pravděpodobné, že australopitéci vznikli mnohem dříve, než jsme přepokládali. Vždyť před 4,2 miliony let již žilo několik plně bipedních druhů australopitéků ve východní i jižní Africe. Takže předpoklad, že archaičtí australopitéci se mohli začít formovat před téměř 6 miliony lety, se zdá být dost realistický.



Obr. 26 – Tři bipední hominidi Oreopithecus (nahoře), Danuvius (vpravo dole) a hominin Ardipithecus (vlevo dole) - rekonstrukce jejich vzhledu a životního prostředí. Podle všeho se bipedie mohla vyvinout nezávisle v různých typech prostředí (archiv autora).

Evoluce raných homininů – australopitéci

Vznik a fylogeneze australopitéků

Vznik australopitéků

Otázka vlastního vzniku australopitéků je stále otevřená. Jisté je, že explicitní adaptace na bipedální lokomoci spojená se zásadní přestavbou postkraniálního skeletu australopitéků není kompatibilní s morfologií skeletu ardipitéků (Lieberman 2023, Lovejoy 2009, Lovejoy et al. 2009, Prang et al. 2019, Stamos, Alemseged 2023, Tattersall 2023, White et al. 2009, 2015). Podle současných názorů je velmi pravděpodobné, že *Ardipithecus (ramidus) kaddaba*, tedy nejstarší forma ardipitéků, sahelantropus a ani ororin nemohli být blízkými předky australopitéků (Simpson 2013).

To by ale znamenalo, že zatím neznámí předci archaických australopitéků by se museli mnohem více adaptovat na život v pozemních patrech lesostepních a lesních ekosystémů než všichni doposud známí archaičtí hominini. Musela by mít také větší jak velikost těla tak i sexuální dimorfismus a jejich bipední lokomoce by musela být efektivnější než u doposud známých archaických homininů.

Zatím nemáme žádné fosilní doklady pro takový evoluční trend, který je ale podle mého názoru, nezbytným předpokladem pro vznik archaických australopitéků. Zdá se tedy, že předkem archaických australopitéků byl doposud neznámý větší druh archaických homininů s morfologií postkraniálního skeletu vhodnější pro vznik výkonné bipedie, která prokazatelně existuje u všech známých druhů australopitéků od 4,2 milionu let (Fleagle 2013, Ward 2015).

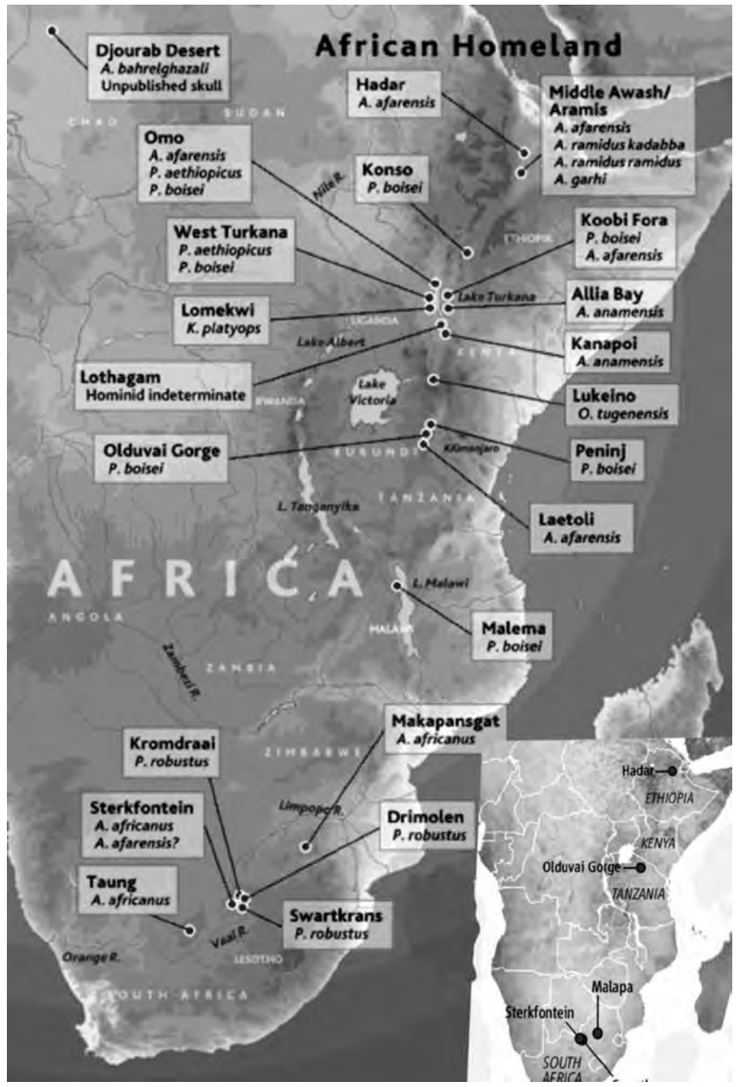
Skutečně revolučním objevem pro hlubší poznání evoluce australopitéků je první popis DNA australopitéků, konkrétně rodu *Paranthropus*, pomocí paleoproteomické analýzy zubů parantropů (Callaway 2023, Madupe et al, 2023).

Základní charakteristiky australopitéků a jejich evoluce

Australopitéci, rod *Australopithecus*, jsou pliocenním a spodně pleistocenním rodem homininů, který žil v období minimálně od (5,5???) 4,3 do 1,4 milionu let na území dnešní subsaharské Afriky (Kaye et al. 2013, Kimbel 2015, Strait et al. 2015, Obr. 27). Megadontní druhy australopitéků, které se objevují na přelomu pliocénu a pleistocénu, se dnes řadí do samostatného rodu *Paranthropus* (Kaye et al. 2013, Kimbel 2015, Strait et al. 2015). V současné době máme ale nepřímé důkazy, že australopitéci se mohli vyskytovat i mimo Afriku, jak naznačují nálezy 2,5 – 2,2 milionu let starých ranných oldovánských nástrojů a doprovodné fauny z lokality Zarqa Valley v Jordánsku (Scardia et al. 2019). Bohužel nemáme žádné nálezy homininů z tohoto naleziště. Mohlo by jít i již o rané formy rodu *Homo*, což je méně pravděpodobné, i když ani tuto variantu nelze vyloučit vzhledem k existenci více jak dva miliony let starých nástrojů v Číně.

Starší, archaičtí australopitéci obývali častěji více, či méně zalesněné ekosystémy a používali již kamenné nástroje (Kaye et al. 2013, Kimbel 2015, Strait et al. 2015). Mladší druhy australopitéků a parantropů z konce pliocénu a staršího pleistocénu žili v otevřenějších ekosystémech, lesostepích a zalesněných savanách (Cerling et al. 2011, Kaye et al. 2013, Senut et al. 2018). Často je nacházíme spolu s nejstaršími druhy rodu *Homo*, tedy můžeme předpokládat, že obě skupiny žily po statisíce let více či méně sympatricky.

Australopitéci *sensu lato* (tedy rody *Australopithecus* a *Paranthropus*) měli již všechny podstatné znaky, které by se podle většiny vědců měly vyskytovat u potenciálních předků člověka. I když některé z těchto znaků nebyly plně rozvinuté, podobaly do se jisté míry obdobným znakům u pokročilejších homininů, tedy rodu *Homo* a jeho bezprostředním možným předchůdcům (Haile-Selassie et al. 2016, Kaye et al. 2013, Kimbel 2015, Strait et al. 2015). Velmi pravděpodobná je i možnost, že některé z těchto znaků jsou homoplasie, tedy znaky vzniklé paralelně. Jiné komplexy znaků, například poměr končetin a relativní délka kostí či stavba kloubů pak reprezentovaly adaptace typické pouze pro australopitéky (Reno, Lovejoy 2015), nikoliv však pro rod *Homo* (Haile-Selassie et al. 2016, Kimbel WH, Villmoare 2016).



Obr. 27 -Mapa nejdůležitějších nalezišť australopitéků z pliocénu a spodního pleistocénu Afriky. U všech nalezišť jsou označeny také nalezené druhy (P. -Paranthropus, K – Kenyanthropus). Vpravo dole je schematická mapka udávající polohu lokality Malapa (A. sediba) (z archivu autora). Nejdůležitější a nejpodrobnější informace o afarských australopitécích pocházejí z Etiopie, především z oblasti Hadar, která se nachází v regionu řeky Awash. Většina nálezů pochází z různých lokalit severně od této řeky (obr. 25) (© Vančata 2013).

Ať už hodnotíme morfologii australopitéků jakkoliv, je zřejmé, že už první australopitéci byli plně a nepochybně přizpůsobeni k bipedální lokomoci. Jejich bipedie se podle současných poznatků v do jisté míry lišila od chůze dnešního člověka a mohla být i energeticky poněkud náročnější (Hora et al. 2021, 2022, Kaye et al. 2013, Kimbel 2015, Strait et al. 2015, Ward 2015). Mnohé z toho musíme přisoudit specifickým tělesným proporcím (Crompton et al. 2023), proto bychom ji mohli připodobnit k chůzi asi tříletého dítěte, kterému se australopitéci dosti podobali proporcemi svého těla a končetin (Tardieu 1999, Tardieu et al. 2006, 2008, Obr. 32). Avšak je třeba vzít v úvahu, že australopitéci byli dospělí plně motoricky rozvinutí jedinci (Crompton et al. 2023, Grabowski et al, 2015, Kaye et al. 2013, Reno, Lovejoy 2015), takže nejvhodnějším modelem lokomoce australopitéků by byla chůze Hercula Poirot v podání Davida Sucheta.

Poprvé byli australopitéci objeveni v roce 1924, kdy získal anatom Raymond Dart v Taungu v jižní Africe lebku dítěte s mosaikou lidoopích a lidských znaků, v níž spatřoval chybějící článek mezi našimi zvířecími předky a člověkem. Nález publikoval v časopise Nature v roce 1925 a nazval jej *Australopithecus africanus* neboli „jižní africká opice“ (Madison, Wood 2021).

Následovala řada dalších nálezů australopitéků z jižní Afriky, většinou tzv. robustních australopitéků řazených do rodu *Paranthropus*, případně gracilních australopitéků z rodu *Plesianthropus* (oba dnes *Australopithecus/Paranthropus*), které nalezl a popsal paleontolog Robert Broom (Broom 1946). V roce 1959 ohlásil britský antropolog Louis S. B. Leakey objev nového robustního australopitéka v Olduvai Gorge v Tanzanii, čímž se oblast výskytu nejstarších homininů rozšířila také do východní Afriky (Kaye et al. 2013, Kimbel 2015, Strait et al. 2015).

Další výzkumy probíhaly podél východoafrického tektonického zlomu, tzv. Velkého riftového údolí, a přinesly objev hominida s objemnější mozkovnou, pravděpodobného výrobce nalezených kamenných nástrojů, který byl pojmenován *Homo habilis* – „člověk zručný“ (Leakey et al. 1964). Následovaly další nálezy lebek i skeletu končetin řazených do tohoto nejstaršího lidského druhu. *Homo habilis* je předmětem vědeckých výzkumů a vědeckých diskusí již po mnoho desetiletí (Haile-Selassie et al. 2016, Kimbel, Villmoare 2016).

Tyto výzkumy mimo jiné ukázaly, že mnohé z do té doby známých nálezů z Olduvaiské rokle jsou pravděpodobně australopitéci. Často se totiž jednalo o nedospělé jedince, a některé z nálezů tedy mohou být samice robustních australopitéků nebo zatím nepopsaný druh „gracilních“ australopitéků. V současné době už známe dva takové druhy – jihoafrický *A. sediba* a východoafrický *A. garhi* (Bobe, Wood 2021, Kaye et al. 2013, Kimbel 2015, Strait et al. 2015). Nálezy australopitéků i člověka (*Homo*) se původně datovaly na 1 až 2 miliony let, v současné době jsou popisovány fosilní nálezy, které dokládají výskyt australopitéků v období od 4,2(3) do 1,4 milionů let (Bobe, Wood 2021, Haile-Selassie et al. 2016, Kaye et al. 2013, Kimbel 2015, Kimbel WH, Villmoare 2016, Strait et al. .2015).

Stavba lebky i zubů se mezi jednotlivými skupinami australopitéků dosti lišily (Kaye et al. 2013, Kimbel 2015, Strait et al. 2015). Bez ohledu na stupeň adaptace i druhovou příslušnost však vždy nacházíme všechny znaky typické pro homininy. Avšak můžeme nalézt také v různé míře znaky archaické a znaky specifické pro australopitéky nebo i specializované znaky pro rod *Homo* zcela netypické (Haile-Selassie et al. 2016, Kaye et al. 2013, Kimbel 2015, Kimbel, Villmoare 2016, Strait et al. 2015).

Australopitéci měli zpravidla nízkou a širokou pánev v zásadě velmi podobnou pánvi lidské (Gruss, Schmitt 2015, Rosenberg, DeSilva 2017). V případě nálezu skeletu *Australopithecus afarensis* **AL-288** je pánev relativně širší a předozadně mělčí, než je tomu u rodu u rodu *Homo* (Kimbel 2015, Ruff 2010), avšak u žádného jiného nálezu pánve australopitéků se podobný typ morfologie nevyskytuje. I když je morfologie pánve australopitéků variabilní, morfologie pánve obecně je relativně velmi podobná rodu *Homo* (Gruss, Schmitt 2015, Ruff 2010, Rosenberg, DeSilva 2017).

Nepochybně je však stavba pánve, společně s prodlouženou dolní končetinou a charakteristickou stavbou femuru a tibie i stavbou kostry nohy, jednoznačnou adaptací na bipedální člověku podobný způsob pohybu u australopitéků (Haile-Selassie et al. 2016, Kaye et al. 2013, Kimbel 2015, Kimbel WH, Villmoare 2016, Strait et al. 2015).

Prodlouženou dolní končetinu nalézáme u všech druhů australopitéků. Stehenní kost však byla všech u známých druhů australopitéků, s výjimkou druhu *A. garhi*, relativně kratší než u rodu *Homo*, ale jasně delší než u jakéhokoliv známého žijícího nebo fosilního lidoopa (Haile-Selassie et al. 2016, Kaye et al. 2013, Kimbel 2015, Kimbel, Villmoare 2016, Strait et al. 2015). Biomechanické analýzy prokazují, že kosti nohy byly dobře přizpůsobené k chůzi po dvou, avšak stále na nich nalézáme některé starobylé morfologické struktury připomínající nohu archaických homininů (Crompton et al. 2023), které je možno u nejstarších forem australopitéků dát do souvislosti se zachováním určitých biomechanických předpokladů pro šplhání (Gruss, Schmitt 2015, Rosenberg, DeSilva 2017, Tardieu et al. 2006).

Horní končetina australopitéků byla ještě poměrně dlouhá a zpravidla robustnější než u zástupců rodu *Homo* (Larson 2013, Ward 2013. Ruka byla již poměrně podobná rodu *Homo*, ale u starších, spodně pliocenních australopitéků si zachovává, podobně jako noha, starobylé morfologické struktury, které podporují domněnku, že ruka mohla být dobře využitelná nejen k manipulaci, ale i ke šplhání a častějšímu využívaní stromového patra ekosystémů (Alemseged 2023, Kiwel 2015, Richmond et al. 2016).

U mladších skupin australopitéků má skelet nohy i ruky modernější charakter morfologie, který prokazuje, že pokročilí australopitéci ve většině případů využívali stromové patro poměrně zřídka (Alemseged 2023, Kiwel 2015, Richmond et al. 2016).

Stavba lebky i zubů se mezi jednotlivými skupinami australopitéků dosti lišily (Haile-Selassie et al. 2016, Kaye et al. 2013, Kimbel 2015, Kimbel WH, Villmoare 2016, Strait et al. 2015). Bez ohledu na stupeň adaptace i druhovou příslušnost však vždy nacházíme všechny znaky typické pro homininy (Alemseged 2023, Haile-Selassie et al. 2016, Kaye et al. 2013, Kimbel 2015, Kimbel, Villmoare 2016, Strait et al. 2015). Stavbu lebky a zubů a základní morfologické charakteristiky postkraniálního skeletu australopitéků bychom mohli rozdělit do tří fylogenetických skupin:

Archaickou skupinu (srov. Alemseged 2023, Haile-Selassie et al. 2016, Kaye et al. 2013, Kimbel 2015, Kimbel, Villmoare 2016, Strait et al. 2015, Obr. 28, 29, 30) **-** s mnoha starobylými znaky na lebce i zubech, mnohdy ještě do jisté míry podobnými archaickým homininům nebo i paninům. Obličej je výrazně zkosený, čelisti dlouhé a v některých charakteristikách podobné lidoopům. Špičáky jsou poměrně velké, i když mnohem menší než u afrických lidoopů. Mají ještě velmi starobylou morfologii, stejně jako první třenové zuby. V chrupu je stále diastema, ale špičáky nejsou v kontaktu s premoláry, jak je tomu třeba u orrorina (Alemseged 2023, Haile-Selassie et al. 2016, Kaye et al. 2013, Kimbel 2015, Strait et al. 2015). Tito australopitéci neměli příliš velký mozek (Tattersall 2023). Jejich mozek se relativní velikostí výrazně nelišil od archaických homininů nebo šimpanzů, a podle všeho se relativní velikost mozku archaických australopitéků zásadně neodlišovala ani od relativní velikosti mozku některých miocenních dryopitéků nebo archaických homininů (Tattersall 2023). Měli však rozvinutou bipedální lokomoci s příslušnými morfologickými adaptacemi (Obr. 28, 30, 31)

I když se ukazuje, že mozek šimpanzů je strukturálně velmi podobný lidskému, a i mnohé geny podmiňující vývoj mozku musely být společné, je jasné, že mezi ranými zástupci subtribu *Hominina* a lidoopy existovaly zřetelné rozdíly strukturální, které naznačují mimo jiné i rozdíly mezi oběma skupinami jak v lokomoci, tak v komunikaci i ve schopnostech manipulace a dalších psychomotorických vlastnostech (Acerbi et al. 2020, Alemseged 2023, Byrne 2015, Haile-Selassie et al. 2016, Kaminski 2015, Tattersall 2023).

Vše nasvědčuje tomu, že archaičtí australopitéci vznikli rozsáhlou adaptivní radiací minimálně před 5,5 - 5 miliony let, tedy v období, kdy žili také zástupci archaických homininů – ardipitéci (Haile-Selassie et al. 2016, Kaye et al. 2013, Kimbel, Villmoare 2016, Strait et al. 2015). Tato skupina je velmi dobře doložena fosilními doklady z východní, jižní a střední Afriky.

Přechodovou skupinu (Alemseged 2023, Haile-Selassie et al. 2016, Kaye et al. 2013, Kimbel 2015, Strait et al. 2015), kdy se objevují již moderní znaky, například zmenšení špičáků, zvětšování stoliček a ztlušťování skloviny, molarizace třenových zubů. Obličejová část i neurokranium stále ještě nese mnohé archaické znaky, například zkosený obličej, a progresivní znaky často nejsou ještě příliš výrazné (Alemseged 2023, Haile-Selassie et al. 2016, Kaye et al. 2013, Kimbel 2015, Strait et al. 2015). Velikost mozku je jen mírně větší ve srovnání s předchozí skupinou (Tattersall 2023). Do přechodové skupiny můžeme řadit mnohé nálezy z období konce pliocénu tedy z období mezi 3 až 2,5 miliony lety, kdy došlo k výrazné klimatické změně, vysušování ekosystémů a vzniku rozsáhlých lesostepních a stepních oblastí a rozvoji opic, období, které označuje Elizabeth Vrba (Vrba 1993, 2005) jako savčí faunální obrat (faunal turnover – turnover pulse theory). Patří do ní dvě skupiny australopitéků – *Australopithecus africanus* a *Australopithecus aethiopicus*. Tato skupina vlastně není skupinou přechodovou v pravém slova smyslu. *A. africanus* je podle všeho přežívající zástupce archaických australopitéků, zatímco *A. aethiopicus* je pravděpodobně velmi archaický zástupce robustních australopitéků (Alemseged 2023, Haile-Selassie et al. 2016, Kaye et al. 2013, Kimbel 2015, Strait et al. 2015). Velikost mozku je jen mírně větší ve srovnání s předchozí skupinou (Tattersall 2023). Zástupci této skupiny známe z několika nalezišť v jižní Africe (*A. africanus*) a východní a střední Africe (*A. aethiopicus*).

Pokročilou skupinu (srov. Alemseged 2023, Haile-Selassie et al. 2016, Kaye et al. .2013, Kimbel 2015), ve které se již lebka australopitéků nepodobá archaickým homininům nebo africkým lidoopům (Kaye et al. 2013, Kimbel 2015). Tato skupina, jak se ukazuje, zahrnuje dva typy australopitéků.

První skupinu, která v mnoha rysech připomíná přelomový nález člověku podobnému australopitéka *Australopithecus garhi* (Alemseged 2023, Haile-Selassie et al. 2016). Je typická morfologií s mosaikou relativně archaických znaků a znaků moderních, velmi blízkých rodu *Homo* (Alemseged 2023, Haile-Selassie et al. 2016). Tito australopitéci byli gracilnější a zřejmě i menší než robustní australopitéci (Grabovski et al. 2015, Ruff et al. 2021), měli relativně malé špičáky a řezáky, ale neměli velké premoláry a moláry (Kaye et al. 2013, Kimbel 2015). Na molárech i premolárech je možno nalézt řadu archaických znaků, ale někdy i znaky moderní, připomínající člověka (Alemseged 2023, Haile-Selassie et al. 2016). Velikost jejich mozku se v zásadě neliší od velikosti mozku druhu *Australopithecus africanus* – tedy pohybuje se mezi 420 a 500 cm^3 (Tattersall 2023). Můžeme sem zařadit například nález **OH 62**, nesprávně považovaný za representanta druhu *Homo habilis*, východoafrický *Australopithecus garhi* a jihoafrický *Australopithecus sediba* (Alemseged 2023, Haile-Selassie et al. 2016, Kimbel 2015). Tato skupina není homogenní a je evidentně produktem adaptivní radiace australopitéků na přelomu pliocénu a pleistocénu, tedy před 2,7 – 2,6 miliony lety (Alemseged 2023).

Druhou skupinou jsou takzvaní robustní australopitéci, kteří jsou díky svým specifickým a specializovaným znakům zpravidla řazeni do samostatného rodu *Paranthropus*. Mozek je ve srovnání s archaickými australopitéky mírně zvětšený (zvětšení mozku není nijak zásadní – Hawks 2011, Tattersall 2023), čelisti jsou krátké, obličej je z profilu vertikální. Zuby jsou moderní, i když mají mnohem tlustší sklovinu a robustní australopitéci měli mnohem větší moláry a premoláry ve srovnání s rodem *Homo* i rodem *Australopithecus*. Pokročilá skupina australopitéků vznikla, spolu s předchůdci rodu *Homo*, v rámci adaptivní radiace homininů ve středním pliocénu (Alemseged 2023).

Tedy podle současných poznatků se australopitéci vyvíjeli ve dvou základních fylogenetických fázích, a vytvářejí tak dvě morfologicky a funkčně jasně odlišné skupiny. Tyto skupiny lze označit jako archaické, starobylé, a pokročilé, člověku podobnější, australopitéky. Odlišnosti mezi jednotlivými skupinami byly nejen morfologické, ve funkci skeletu a jeho morfologických adaptacích, ale také v klimatických a ekologických podmínkách ve kterých probíhala evoluce těchto skupin (Alemseged 2023, Haile-Selassie et al. 2016, Kaye et al. 2013, Kimbel 2015, Senut et al. 2018, Strait et al. 2015,). Nicméně dvě věci mají všechny skupiny společné; jednoznačnou adaptaci na bipedální lokomoci, včetně relativně moderní stavby pánve a v mnoha rysech archaickou stavbu lebky a čelistí, a relativně malý mozek (Alemseged 2023, Haile-Selassie et al. 2016, Kaye et al. 2013, Kimbel 2015, Strait et al. 2015, Tattersall 2023).

Archaičtí australopitéci

Archaičtí australopitéci se objevují před více než 4,2 miliony let a žili zhruba do 3 milionů let na území dnešní východní, střední a jižní Afriky. Obývali podle všeho různé typy ekosystémů, většinou se ale jednalo o lesní nebo lesostepní ekosystémy, výjimečně i o otevřenější savanové ekosystémy (Cerling et al. 2011).

Poprvé byli objeveni ve východní Africe, v etiopském regionu Afar (Johanson et al. 1978). Prvním nálezem byly dolní části stehenní kosti a horní části kosti holenní (skelet kolenního kloubu) v roce 1973 a pak následoval slavný skelet Lucy (Obr. 32), nalezený v roce 1974 a popsaný v roce 1976 (Johnson, Taieb 1976, Johanson et al. 1978, Johanson, White 1979). Velmi důležitý byl nález skupiny jedinců AL 333, označovaný jako „první rodina“. „První rodina“, objevená v roce 1975 týmem Donalda Johansona v etiopském Hadaru, je podle odhadů stará asi 3,2 milionu let a skládá se z pozůstatků nejméně třinácti jedinců různého stáří (Johanson, Blake 1996).

Objem mozku Lucy se odhaduje okolo 365-417 cm^3, další lebky mají odhadovaný objem: AL 822-1 má zhruba 374-392 cm^3, AL 333-45 okolo 486-492 cm^3 a největší známá mužská lebka afarských australopitéků AL 444-2 má obsah mozkovny mezi 519-526 cm^3 (Gunz et al. 2020).

Vedle množství různě zachovaných částí skeletu z nalezišť ve východní, střední a jižní Africe, včetně relativně výše zmíněných úplných lebek (Alemseged 2023, Haile-Selassie et al. 2016, Kaye et al. 2013, Kimbel 2015, Strait et al. 2015) patří mezi nejdůležitější nálezy poměrně úplné lebky a postkraniálního skeletu dítěte (**Selam**, Lucy´s Child, little Lucy, Obr. 33) z oblasti **Dikika** (zde byly nalezeny také 3.39 milionů let staré dvě kosti s prokazatelnými zářezy po užívání kamenných nástrojů), jižně od řeky **Awash** ve střední Etiopii (Alemseged et al. 2006).

Další důležité nálezy pocházejí z etiopské lokality **Woranso Mille** (Haile-Selassie 2010, Haile-Selassie et al. 2010 a, Haile-Selassie et al. 2010 b, Saylor et al. 2019, Su, Haile-Selassie 2022).

Vedle nepochybných nálezů *Australopithecus afarensis*, byla objevena čelist morfologicky do jisté míry odlišná od *Australopithecus afarensis*. Podle některých badatelů se jedná o samostatný druh *Australopithecus deyiremeda* (Haile-Selassie et al. 2015, Vančata 2015).

Velmi důležitý je nálezy postkraniálního skeletu relativně vysokého jedince (cca 155–162 cm) z **Woranso-Mille** v Etiopii (Haile-Selassie et al. 2010 a, Haile-Selassie, Su 2016), který prokazuje, že australopitéci měli stavbu pánve podobnou člověku, a že tělesná výška australopitéků byla srovnatelná s nízkorostlými lidskými populacemi (Lovejoy at al. 2016, Ryan, Sukhdeo 2016).

Nálezy stop afarských australopitéků z naleziště **Laetoli** v Tanzanii (Leakey, Hay 1979, White, Suwa 1987) mají naprosto zásadní význam pro analýzu bipedální lokomoce australopitéků, protože prokazují, společně s kostrou nohy (Obr. 31,34), že už archaičtí australopitéci byli plně bipedální a jejich lokomoce se v nejdůležitějších rysech zásadně nelišila od lokomoce rodu *Homo* (Massao et al. 2016).

Pravděpodobně nejstarším a možná i nejstarobylejším zástupcem archaických australopitéků je *Australopithecus anamensis* (Leakey et al. 1995, 1998, Ward et al. 1999, Patterson B., Howells W. W. 1967), jehož nálezy pocházejí převážně z nalezišť v Keni (Ward et al. 1999). Je ale otázkou, zda se nejedná o chronospecies, tedy starší formu, druhu *A. afarensis* (Kimbel et al. 2006), anebo o projev značné variability východoafrických archaických australopitéků (Alemseged 2023, Haile-Selassie et al. 2016, Kaye et al. 2013, Kimbel 2015, Strait et al. 2015).

Velmi důležitý je nález fragmentu mandibuly a zubů *Australopithecus bahrelghazali* z Čadu (Brunet et al. 2005, 2006), který spolu s jihoafrickými nálezy archaických australopitéků prokazuje, že archaičtí australopitéci velmi pravděpodobně obývali velkou část subsaharské Afriky (Kaye et al. 2013, Kimbel 2015, Strait et al. 2015, Obr. 27).

Neobyčejně kompletní a velmi pravděpodobně nepatologický skelet StW 252 „**Little Foot**“ (Clark 2008) ze **Sterkfontain**, a také a fragmenty lebky a postkraniálních kostí z naleziště **Sterkfontain – Jacovec** v jižní Africe (Obr. 27), byly v posledních letech podrobeny podrobným analýzám morfologickým i biomechanickým. Nálezy ze Sterkfontain StW 252, 505, 575, byly zařazeny do nového druhu *Australopithecus prometheus*, který je velmi archaický a zřejmě příbuzný východoafrickým archaickým australopitékům *A. afarensis* a *A. anamensis*, ale také *A. africanus* (Clark, Kuman 2019, Crompton et al. 2019).

Mezi typické znaky skupiny archaických australopitéků patří: prognátní obličej a dlouhé čelisti, mírně přečnívající špičáky (Obr. 28), často se vyskytující diastema, a také středně velké premoláry i moláry, relativně zvětšené ve srovnání s ardipitéky (Alemseged 2023, Haile-Selassie et al. 2016, Kaye et al. 2013, Kimbel 2015, Strait et al. 2015). Zuby měly středně tlustou sklovinu a také některé starobylé znaky, zejména na špičácích a premolárech. Míra výskytu starobylých znaků na zubech a skeletu však byla u různých druhů různá (Alemseged 2023, Haile-Selassie et al. 2016, Kaye et al. 2013, Kimbel 2015, Strait et al. 2015).

Tyto znaky existovaly v různých proporcích spolu se znaky pokročilými, typicky homininími. 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 (Alemseged 2023, Haile-Selassie et al. 2016, Kaye et al. 2013, Kimbel 2015, Strait et al. 2015). Mozek byl relativně malý, jen mírně větší než u šimpanzů (Tattersall 2023). Vzhledem k tomu, že nemáme k dispozici dostatečné množství fosilního materiálu, a i k tomu, že existovaly velké rozdíly mezi pohlavími a variabilita velikosti mozku archaických australopitéků je zatím obtížně odhadnutelná, takže nejsme schopni s jistotou stanovit, jaká byla skutečná velikost mozku archaických australopitéků. Nevíme například, zda byla jejich velikost mozku výrazně menší než velikost mozku u pokročilých australopitéků. Některé studie naznačují (Carlson et al. 2011, Hawks 2011, Tattersall 2023), že tyto rozdíly nebyly nijak zásadní, pokud vůbec byly významné.

Charakteristická byla jak poměrně dlouhá stehenní kost, tak v menší míře také kost pažní, která byla nejen dlouhá, ale i poměrně robustní (Richmond, Hatala 2013). Na skeletu ruky i nohy zpravidla nalézáme mnoho starobylých znaků (Alemsged 2023, Kiwel 2015). 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 (Haile-Selassie et al. 2012).

Je možné, že se jednalo o adaptace vhodné k občasnému šplhání. Někteří badatelé dokonce nevylučují, že určité morfologické znaky naznačují, že by předkem australopitéků mohl být i nespecializovaný kotníkochodec (Crompton et al. 2010). Analýzy skeletu trupu i končetin ardipitéka i orrorina však tuto

variantu prakticky vylučují. Nutným předpokladem pro takové tvrzení je, že skupina archaických hominiů nestojí zcela mimo kmenovou linii homina. To je však velmi nepravděpodobné, protože relativně pokročilé jejich homininí znaky jsou nezpochybnitelné (Alemsged 2023).

Také morfologie jihoafrických archaických australopitéků ukazuje, že tato hypotéza je nepravděpodobná, avšak prokazuje i to, že lokomoce a ekologie jednotlivých forem archaických australopitéků mohla být v některých rysech odlišná (Crompton et al. 2021, Obr. 29). Soudě podle morfologie horních i dolních končetin ardipitéka, nelze nějaké zásadní odlišnosti v lokomoci předpokládat. I u šimpanzů existují různé varianty lokomoce v závislosti na daném typu ekosystému a jeho sezónnosti (Alemsged et al. 2023, Crompton et al. 2010, Obr. 35).

Pro archaické australopitéky byla ve srovnání s ardipitéky charakteristická poměrně značná velikost těla a velký velikostní rozdíl mezi pohlavími. Samci (muži) podle všeho dosahovali výšky i výrazně přes 150 cm a hmotnosti až 50 kg, nejmenší samice (ženy) pak byly menší než 110 cm s hmotností pod 30 kg. Nicméně ženy byly v průměru vysoké mezi 120 a 130 cm, u mužů pak mezi 140–160 cm (Crompton et al. 2021, Prabhat et al. 2021, Vančata 2013).

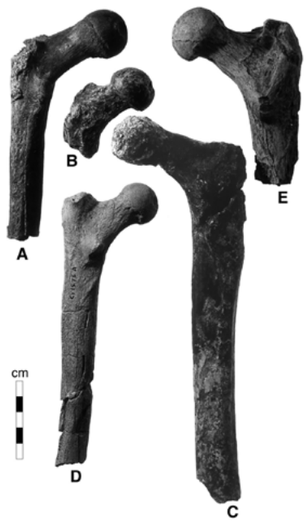
Fylogenetické analýzy ukazují, že skupina archaických australopitéků nebyla skupinou homogenní, ale byla tvořena čtyřmi skupinami (Alemseged 2023, Haile-Selassie et al. 2016, Kaye et al. 2013, Kimbel 2015, Strait et al. 2015):

1. Poměrně velkým druhem *Australopithecus anamensis*, který měl řadu archaických znaků a vyvíjel se pouze ve východní Africe a vyhynul ve středním pliocénu,

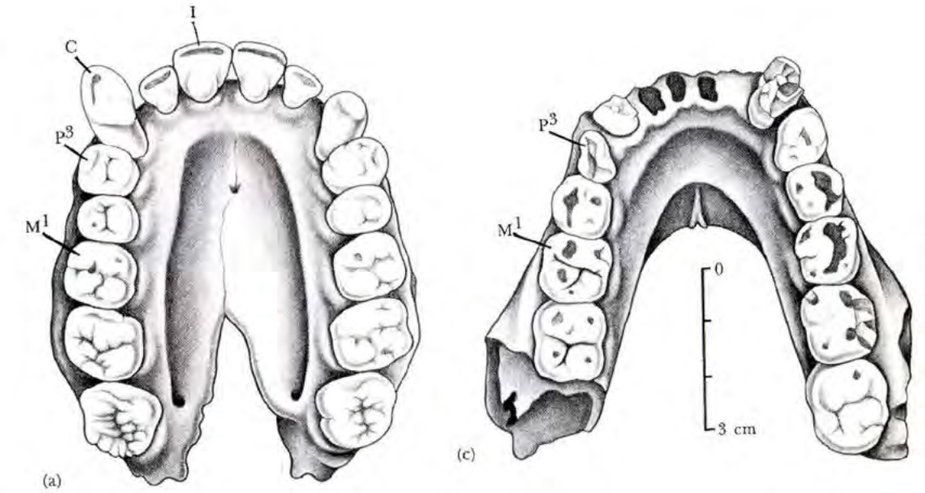
2. Skupinou relativně variabilního druhu *Australopithecus afarensis*, jejíž zástupci žili po celé subsaharské Africe, o níž lze předpokládat, že byli skupinou, ze které se vyvinuli pokročilí australopitéci a později i rod *Homo* (Obr. 30, 35),

3. Jihoafričtí archaičtí australopitéci (Grine 2013, 2019) – dnes již poměrně dobře prozkoumaná skupina, která je kvalitou kosterních zbytků velmi reprezentativní skupinou. Vyznačovala se některými specifickými znaky na postkraniálním skeletu, odlišnými od druhu *A. afarensis* (Grine 2013, 2019),

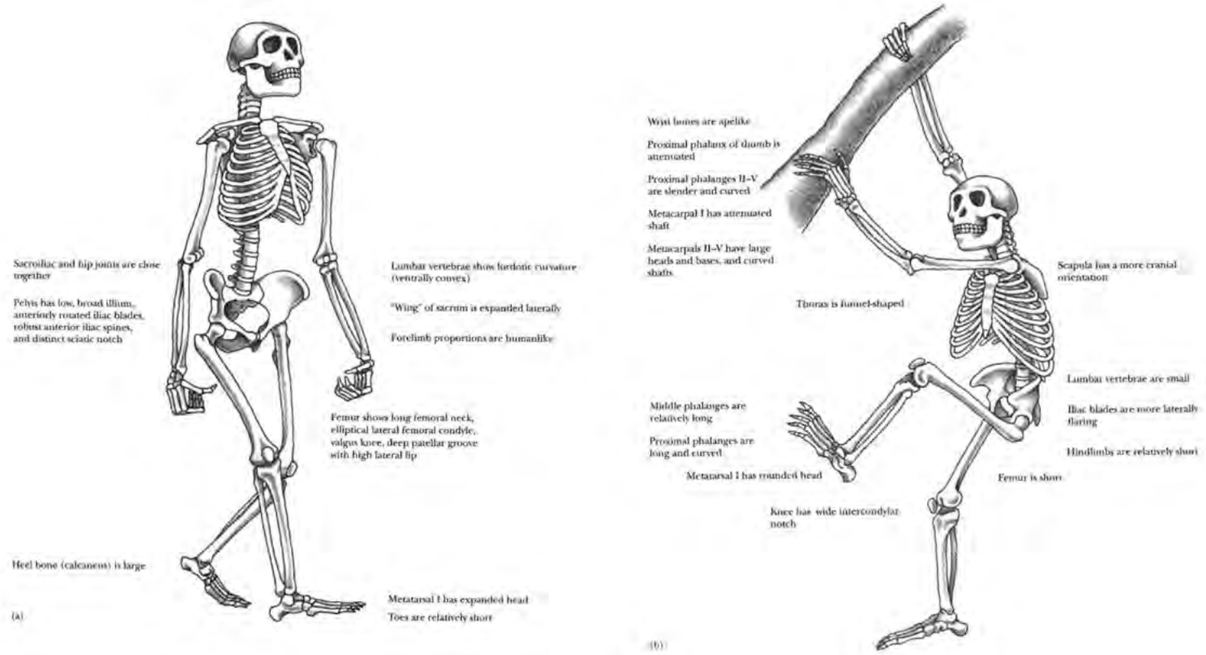
4. *Kenyanthropus* –archaický australopiték s deklarovaným velmi specifickým ploským obličejem, znakem, který je do jisté míry odlišuje od výše uvedených tří skupin (Leakey et al. 2001, Spoor et al. 2010) K taxonomii i morfologii druhu *Kenyanthropus platyops* probíhala rozsáhlá diskuse, která, mimo jiné, zpochybňuje jak typické znaky kenyantropa, tak i jeho systematické zařazení. Velké výhrady má pak Tim White (White 2003), který tvrdí, a to zcela oprávněně, že „ploskolící“ interpretace morfologie této extrémně fragmentární lebky (přes 1100 fragmentů) je velmi problematická, a spíše se jedná o nějakou variantu afarských australopitéků (Alemseged 2023, Kaye et al. 2013, Kimbel 2015).



Obr. 28 - Femury Australopithecus sp. z jihoafrického naleziště Sterkfontain – Jacovec staré 4,2 milionu let. Tyto femury, i další části skeletu, mají znaky prokazující rozvinutou bipedii a jednoznačně pozemní způsob života (© Vančata 2013).



Obr. 29 -Schematické zobrazení maxilly (vlevo) a mandibuly (vpravo) archaických australopitéků. Dobře jsou patrné poměrně velké špičáky a dlouhé čelisti, znaky typické pro všechny archaické australopitéky, především však pro A. anamensis a A. afarensis (© Vančata 2013).



Obr. 30 - Vlevo: Základní adaptace postkraniálního skeletu archaických australopitéků na bipední lokomoci. Vpravo: Základní starobylé znaky postkraniálního skeletu archaických australopitéků, které mohly teoreticky souviset i s jejich občasnými stromovými aktivitami (© Hulačová, Telecká - podle Conroy1997).

Australopithecus anamensis

Pravděpodobně nejstarším, a možná i nejstarobylejším, zástupcem archaických australopitéků je *Australopithecus anamensis* (Leakey et al. 1995, 1998, Ward et al. 1999, Patterson, Howells1967), jehož nálezy pocházejí převážně z nalezišť v Keni (Ward et al. 1999, Obr. 27). Zatím ale není zcela jasné, zda se jedná o samostatný druh, a nikoliv o chronospecies, tedy starší formu, druhu *A. afarensis* (Kimbel et al. 2006), anebo prostě jde o projev značné variability východoafrických archaických australopitéků (Alemseged 2023, Haile-Selassie et al. 2016, Kaye et al. 2013, Kimbel 2015, Strait et al. 2015).

Bez ohledu na taxonomický status je druh *Australopithecus anamensis* zřejmě nejstarobylejším, a jedním z nejstarších, zástupců skupiny archaických australopitéků (Leakey et al. 1995, 1998, Ward et al. 1999, Patterson, Howells 1967), který žil ve východní Africe před 4,3 až 3,8 milionu let. Nálezy většinou pocházejí z okolí jezera Turkana, například z lokalit **Alia Bay, Ileret** a **Kanapoi** (Alemseged 2023, Haile-Selassie et al. 2016, Kaye et al. 2013, Kimbel 2015, Lewis et al. 2024, Strait et al. 2015). Je možné, že lze uvažovat o zařazení do druhu *A. anamensis* i u některých dalších nálezů archaických australopitéků z východní Afriky (Kimbel et al. 2006, Ward et al. 1999). Valná většina nových nálezů z Etiopie a Keni ale prokazuje, že tito archaičtí australopitéci, například z etiopských lokalit **Maka** a **Fejej** i keňského naleziště **Lomekwi**, nejspíš náleží k druhu *A. afarensis*, a nikoliv k druhu *A. anamensis* (Johanson, Edgar 2006).

Tento druh australopitéků patřil z hlediska velikosti těla k větším, lépe řečeno robustnějším, zástupcům rodu *Australopithecus*. V mnoha znacích na skeletu končetin, i v řadě znaků na lebce a čelistech, je tento druh velmi podobný afarským archaickým australopitékům (Alemseged 2013, 2023, Haile-Selassie et al. 2016, Kaye et al. 2013, Kimbel 2015).

Současné srovnávací studie však ukazují, že u *A. anamensis* se vyskytovaly ještě určité znaky na zubech a lebce, které byly svými archaickými charakteristikami do jisté míry odlišné od afarských australopitéků, možná dokonce, podle některých názorů, daleko starobylejší než podobné znaky u afarských australopitéků (Alemseged 2013, 2023, Kimbel 2015). Zvláště důležité jsou nízké a poměrně dlouhé stoličky i starobylý tvar molárů (nízký stupeň „molarizace“). Faktem ovšem je, že archaické znaky mohou být typickým znakem starší chronospecies nebo prostě známkou velké variability východoafrických archaických australopitéků (Alemseged 2013, 2023, Haile-Selassie et al. 2016, Kaye et al. 2013, Kimbel 2015, Strait et al. 2015).

Někteří badatelé považují tyto rozdíly za fylogeneticky důležité a domnívají se, že obě skupiny mohly vzniknout vznikly a vyvíjely se paralelně od adaptivní radiace archaických australopitéků, protože stáří některých nálezů afarských australopitéků se pohybuje mezi 3,8 – 4,2 milionu let (Alemseged 2013, 2023), což je velmi pravděpodobná varianta.

Nicméně se tento komplex znaků do jisté míry liší od ostatních archaických australopitéků, a podle všeho opravňuje zařazení této skupiny archaických australopitéků do samostatného druhu (Kimbel et al. 2006, Lewis et al. 2024). Postkraniální skelet byl nepochybně velmi dobře adaptován k bipedii, což dokládá například stavba holenní kosti, které je známá a stavbou podobná u obou skupin australopitéků (Kimbel 2015). Naopak některé rozdíly existují ve stavbě horní končetiny, například v robusticitě a stavbě kosti pažní (Kaye et al. 2013, Kimbel 2015).

Je tedy pravděpodobné, že se jedná o starobylý druh homininů – australopitéků, který mohl vzniknout a vyvíjet se paralelně, pravděpodobně alopatricky, s druhem *A. afarensis*, a dal základ nezávislé linii východoafrických archaických australopitéků. Pokud budeme předpokládat, že archaičtí australopitéci mohli vzniknou už před více jak 5 miliony let, pak by se mohlo jednat i o starobylejší verzi druhu *A. afarensis*, či fylogenetického předchůdce *A. afarensis*. Oba názory však podporují novější nálezy z etiopské lokality **Fejej**, i nalezišť z etiopského Afaru, které mají srovnatelné stáří jako nejstarší zástupci druhu *A. anamensis* (Alemseged 2013, 2023, Kimbel 2015). *Australopithecus anamensis* je, spolu s jihoafrickými *Australopithecus prometheus*, starými až 4,2 milionu let, spíše dobrým dokladem o velmi úspěšné adaptivní radiaci archaických australopitéků, než reprezentantem předků afarských a dalších archaických australopitéků.

Australopithecus afarensis

Australopithecus afarensis žil v období od 4,2 milionů let do 3 milionů let na území východní Afriky a byl daleko nejrozšířenějším a evolučně nejúspěšnějším druhem archaických australopitéků (Obr. 27). Většina nálezů pochází z Etiopie převážně z oblastí **Hadar** a **Woranso Mille**, další pak i z Keni a také Tanzanie (Alemseged 2013, 2023, Haile-Selassie et al. 2016, Kaye et al. 2013, Kimbel 2015).

S jistou nadsázkou můžeme říct, že se jedná o jediný skutečně dobře známý druh archaických australopitéků, protože máme poměrně detailní informace z řady nalezišť z východní Afriky z období trvajícího téměř jeden milion let (Alemseged 2013, Stamos, Alemseged 2023). Odhaduje se, že byly nalezeny různě zachovalé zbytky několika set jedinců. Máme velmi dobré informace o všech částech skeletu tohoto druhu, lebky i zubů, o velikosti mozku, manipulačních schopnostech ruky a biomechanických vlastnostech končetin a trupu (Alemseged 2013, Stamos, Alemseged 2023, Haile-Selassie et al. 2016, Kaye et al. 2013, Kimbel 2015), variabilitě a rozdílech mezi pohlavími, a také ekologických parametrech lokalit, na kterých byl tento druh nalezen (Cerling et al. 2011, Vrba 2015).

Jak jsme již zmínili, první nálezy pocházejí již roku 1973, jako druh byl *Australopithecus afarensis* popsán až v roce 1976 (Johanson, Taieb 1976,), kdy pro něj navrhli Johanson, White a Coppens v roce 1978 (Johanson et al. 1978, srov. Harrison 2011) současný druhový název na základě holotypu čelisti **LH-4** z **Laetoli** v Tanzanii. Bohužel, vzhledem k ukvapené publikaci nového druhu výše zmíněnými autory (holotyp druhu je taxonomicky nejednoznačný, nikoliv holotyp rodu a druhu, který je v pořádku) je jeho druhový status z taxonomického hlediska stále trochu problematický (Harrison 2011, Kaye et al. 2013, Kimbel 2015). Prvním relevantním nálezem z roku 1973 byly *in situ* nalezená distální část femuru a proximální část tibie z lokality Hadar v Etiopii označené jako **Al-129**. O rok později v roce 1974 a pak následoval slavný skelet Lucy (**Al-288**), nalezený taktéž v Hadaru v Etiopii (Johnson, Taieb 1976, Johanson et al. 1978, Johanson, White 1979).

Afarští australopitéci nemají skutečně archaické znaky na zubech a lebce, které jsou typické pro anamské australopitéky (Kimbel et al. 2006). Podle známých nálezů skeletu *A. anamensis* mohli být samci afarských australopitéků možná méně robustní (Alemseged 2013, 2023, Haile-Selassie 2010, Haile-Selassie et al. 2010 a, Haile-Selassie et al. 2010 b, 2013 Kimbel 2015), ale jejich tělesná výška mohla dosahovat i přes 160 cm, jak prokazuje nález postkraniálního skeletu vysokého jedince (cca 155–160 cm) z **Woranso-Mille** v Etiopii (Haile-Selassie et al. 2010 a), se stavbou pánve podobnou člověku.

Zajímavý nález *A. afarensis* pochází z lokality **Burtele** v oblasti **Woranso Mille** v Etiopii. Je z období mezi 3,3 a 3,5 milionu let a není možno vyloučit, že se jedná o nový druh australopitéků. Tvoří jej levá část horní čelisti (je holotypem nálezu, na jehož základě byl předpokládaný nový druh vědecky popsán) s poměrně dobře zachovalými zuby a relativně malými špičáky a malými řezáky, a téměř kompletní tělo dolní čelisti s dosti poškozenými zuby a zcela chybějícími rameny dolní čelisti. Dolní čelist australopitéka z Burtele je poměrně robustní. Tento nález řadí někteří antropologové do samostatného druhu *Australopithecus deyiremeda* (Haile-Selassie et al. 2015). Nicméně je stanovení samostatného druhu taxonomicky problematické, už proto, že je to nález fragmentární a druhově specifické znaky jsou nepřesvědčivé, protože zatím dostatečně neznáme variabilitu druhu *A afarensis* (Haile-Selassie et al. 2022, Vančata 2015).

Nalezení téměř úplné lebky a postkraniálního skeletu dítěte (Selam, Lucy´s Child, little Lucy) z oblasti **Dikika** jižně od řeky Awash ve střední Etiopii (Alemseged et al. 2006) poskytlo první, velmi důležité, informace o ontogenezi archaických australopitéků. Autoři studie mimo jiné tvrdí, že postkraniální skelet, zejména lopatka, tohoto jedince má některé znaky podobné gorile, což je velmi problematické tvrzení, protože lokomoce gorily a australopitéků, včetně její ontogeneze, byly neslučitelně rozdílné. Bohužel i odhady věku tohoto jedince provedené na základě regresní analýzy růstu afrických lidoopů jsou zavádějící (Vančata, Vančatová 2002) a věk dítěte je pravděpodobně okolo 2,5 roku. Proto odhad velikosti mozku **little Lucy** je nepřesný, jeho velikost je nadhodnocena a měla by být okolo 250 cm^3, tím vznikly příliš nízké odhady velikosti mozku dospělých australopitéků. Aproximace velikosti dospělého mozku z velikosti mozku 2,5letého dítěte by pak zřejmě odpovídala velikosti mozku okolo 400 cm^3, což je velikost mozku běžná u dospělých afarských australopitéků (Gunz et al. 2020). Z těchto důvodů význam tohoto nálezu nelze přeceňovat, protože prakticky neznáme charakteristiky ontogeneze australopitéků, a přímé srovnávání se současnými lidoopy je kontraproduktivní, zejména z hlediska zásadních rozdílů v lokomoci – bipedální lokomoci australopitéků a knuckle-walking u afrických lidoopů. Z toho vyplývají i různá tempa ontogeneze (DeSilva et al. 2018) a s tím i souvisejících rozdílů v mozku a jeho vývoje.

Zuby afarských australopitéků nemají prakticky žádné vyloženě starobylé znaky (Obr. 29), což je zvlášť patrné na morfologii špičáků, zubů třenových a stoliček. Nicméně jsou patrné i některé archaické znaky, například zvětšení špičáků, dlouhé čelisti a poměrně častý výskyt diastemy. Liší se také stavba mandibuly (Alemseged 2013, Haile-Selassie 2010, Haile-Selassie et al. 2022, 2013 Kimbel 2015). Kapacita mozku se pohybovala od 375 do 500 cm^3 (Tattersall 2023) a relativní velikost mozku byla jen o málo větší, než mají současní šimpanzi.

O zásadnějších rozdílech na postkraniálním skeletu mezi anamskými a afarskými australopitéky lze jen těžko mluvit, protože jsou si oba druhy velmi podobné zvláště pak v morfologii dolní končetiny (Alemseged 2013, 2023, Green et al. 2007, Haile-Selassie, Su, 2015, Kimbel 2015, Reno, Lovejoy 2015). I u afarských australopitéků se objevuje mozaika znaků souvisejících s pokročilou adaptací na bipedii a některých znaků archaických naznačujících, že morfologie horních končetin a zejména kostry ruky mohla být výhodná i pro šplhání na stromy (Haile-Selassie, Su, 2015, Kimbel 2015, Prabhat et al. 2021). Analýza kostry nohy (Haile-Selassie, Su, 2015, Ward et al. 2011) však jednoznačně prokázala pokročilou adaptaci nohy na bipední lokomoci.

Je ovšem sporné, nakolik by mohly být starobylé znaky na skeletu archaických australopitéků (obr. 24), například stavba dlouhých kostí horních končetin a ruky, adaptací na pohyb ve stromech a nakolik jsou prostě retencí starobylých znaků. Ty samy o sobě nevznikly nějakou specifickou adaptací, ale prostě byly výhodné pro určité činnosti, jako je sbírání potravy ve stromech nebo jako součást antipredační strategie (Crompton et al. 2023, Fleagle 2013, Haile-Selassie, Su, 2015, Kimbel 2015, Prabhat et al. 2021, Thorpe et al. 2014).

Je tedy otázkou, nakolik takové specifické rozdíly znamenají také rozdíly fylogenetické, i když se vyloženě starobylé znaky na skeletu u afarských australopitéků nikdy nevyskytovaly (Alemseged 2013, Stamos, Alemseged 2023). Podle různě zaměřených analýz nálezů archaických australopitéků z jednotlivých lokalit z východní Afriky se také afarští australopitéci jako druh vyvíjeli a mnohé archaické znaky se u nich v průběhu času mění a stávají se méně výrazné (Alemseged 2013, Stamos, Alemseged 2023, Green et al. 2007, Haile-Selassie, Su 2015, Kimbel 2015, Reno, Lovejoy 2015).

Výzkum fosilních nálezů z oblasti Etiopie nám zatím poskytl doklady o několika stech jedincích, kteří žili v období téměř půl milionu let (3,5 až 3 miliony let). Nejstarší zástupce afarských australopitéků reprezentují nálezy z nalezišť **Belohdelie** (Asfaw 1987, Wong 2919) a **Fejej** (Alemseged 2013, Ward 2014, stáří 4 – 4,2 milionu let), nejmladší, okolo 3 milionů let, pak jsou z lokality **Omo** (Alemseged 2013). Velký význam získávají stále četnější fosilní zbytky tohoto typu australopitéků z etiopské lokality **Maka** (White et al. 1993, Alemseged 2013). Z dlouhodobého hlediska je ale stále nejvýznamnější etiopská lokalita **Hadar**, která nám poskytla a poskytuje zásadně důležité informace o biomechanických vlastnostech skeletu, variabilitě, a zvláště o pohlavním dimorfismu archaických australopitéků (Johanson 2004).

Z hlediska současné paleoantropologie je velmi důležitý nález poměrně úplného a velmi dobře zachovalého skeletu **Al 288** (Johanson 2004), všeobecně známého pod názvem Lucy (Obr. 32), jehož „úplnost (40 % dosti fragmentárního skeletu)“ způsobila názorovou revoluci v paleoantropologii, ale zároveň i řadu chybných interpretací a názorových zmatků. Jak se ukázalo, relativní úplnost skeletu, ať v té době nevídaná, neznamená automaticky objektivitu „fosilní informace“.

Jedná se totiž o skelet, který velmi pravděpodobně náležel australopitéčí samici, avšak samici téměř trpasličího vzrůstu, a to i na australopitéky (Reno, Lovejoy 2015). Mnohé z vlastností tohoto skeletu, okolo kterých se vedly bouřlivé diskuse, byly způsobeny spíše velmi malou velikostí těla tohoto jedince, nebo dokonce vývojovou patologií, a ne jeho specifickými vlastnostmi jako příslušníka druhu *A. afarensis*. Předozadně zúžená a velmi široká pánev, posuzovaná v rámci variability doposud známých pánví australopitéků, je buď výsledkem nějaké vývojové poruchy nebo nepřesné rekonstrukce (jedna polovina byla domodelována). Nicméně právě analýzy tohoto skeletu vedly k formulování hypotézy, že archaičtí australopitéci byli sice výkonně bipední, ale zároveň mohli příležitostně také šplhat na stromy (Fleagle 1998), což dnešní biomechanické i morfologické analýzy postkraniálního skeletu australopitéků nijak nepotvrzují (Crompton et al. 2023, Haile-Selassie, Su, 2015, Kimbel 2015, Prabhat et al. 2021, Thorpe et al. 2014).

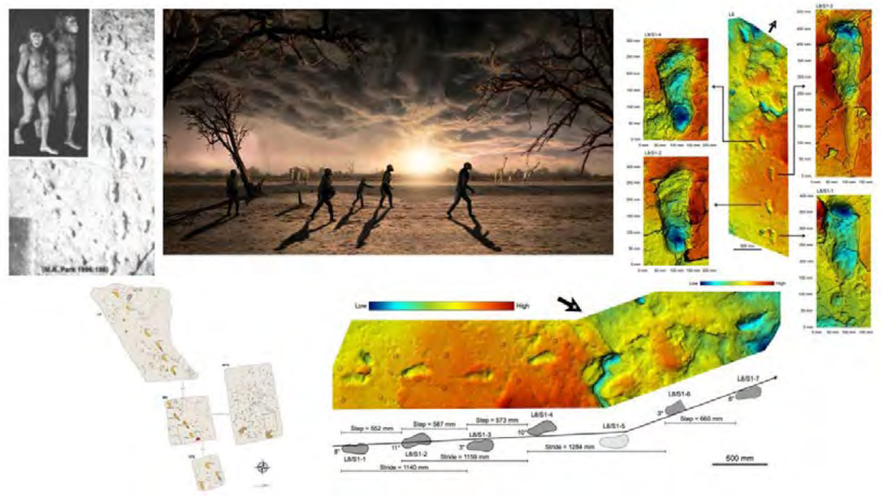
Neméně významné jsou i další nálezy z **Hadaru**. Je to v první řadě nález skupiny nejméně 13 jedinců (**Al-333**, *„The First Family“* - Johanson 2004, Johanson, Blake 2006), kteří podle nálezových okolností a tafonomické analýzy mohli zahynout současně při nějaké živelní pohromě. Nález skupiny jedinců Al-333 nám poskytl zásadně důležité informace o variabilitě druhu *Australopithecus afarensis*.

Velmi důležité jsou i nálezy z let devadesátých, *in situ* nález **AL-444**, který zahrnuje kosti jedinců mužských a ženských jedinců (z toho jedné poměrně kompletní velké mužské lebky **AL 444-2**), prokazující míru pohlavních rozdílů (Johanson 2004, Johanson, Blake 2006). Zároveň to byl i první nález relativně úplné lebky tohoto druhu, který umožnil, spolu s novějšími nálezy z **Woranso Mille**, identifikaci některých taxonomicky problematických nálezů jako je čelní kost z **Belohdelie** (Alemseged 2013, Johanson 2013, Wong 2019). Důležité byly i další nálezy, například nález velmi dobře zachovalé horní čelisti **AL-200** s jedním úplným špičákem a četné nálezy skeletu postkraniálního, například ulna samce a samice druhu *A. afarensis* nalezené in situ (Johanson, White 1979). Kosti kolenního kloubu **AL-129** (distální femur a proximální tibie) byly vůbec prvním nálezem afarských australopitéků (Johnson, Taieb 1976, Johanson et al. 1978).

V roce 2006 byl popsán dosti úplný skelet dítěte z naleziště **Dikika**, jižně od řeky Awash, včetně relativně úplné lebky (Alemseged et al. 2006) (obr. 33). Pochází z lokality DIK – 1, vrstev **Sidi Hakoma Member**, Hadar Formation starých zhruba 3, 35 milionu let. Někteří badatelé tvrdí, že se jedná asi o více jak tříletého jedince, avšak data jsou natolik nová a vzácná, že jejich přesná interpretace je zatím předčasná (Wood 2006). Je totiž dosti pravděpodobné, že jedinec byl o něco mladší. Znaky na postkraniálním skeletu v mnohém sice připomínají africké velké lidoopy, a je zřejmé, že starobylé znaky *A. afarensis* související s možnou adaptací k občasnému šplhání, se objevují už u velmi mladých jedinců tohoto druhu (Green, Alemseged 2012). Analýza skeletu nohy toto však nepotvrzuje, dětská noha vykazuje charakteristiky typické pro bipedální lokomoci, přestože některé znaky skeletu nohy jsou archaické (DeSilva et al. 2018). Diskutabilní je odhadovaná velikost „dospělého“ mozku, která je zřejmě autory (Alemseged et al. 2006) podhodnocena (275–330 cm^3), a byla nepochybně větší. Pokud by byl věk jedince nižší, a vše nasvědčuje spíše věku 2,5 let, pak by velikost mozku v dospělosti byla v rámci hodnot známých pro *A. afarensis*, tedy okolo 400 cm^3 (Tattersall 2023).

Velmi důležitý je nález postkraniálního skeletu vysokého jedince **KSD-VP-1/1** z lokality **Woranso-Mille** v Etiopii (Alemseged 2013, Haile-Selassie 2010, Haile-Selassie et al. 2010 a, Haile-Selassie et al. 2010 b, Haile-Selassie et al. 2011, 2013 Kimbel 2015). Tento skelet datovaný na 3,58 milionu let patřil jedinci jehož odhadovaná tělesná výška se pohybovala mezi 157–162 cm. Proporce končetin tohoto jedince odpovídají proporcím známým u *A. afarensis* (Alemseged 2013, Haile-Selassie 2010). I když se jednalo o relativně vysokého jedince, jeho výška se zásadně neodlišuje od některých dalších mužských jedinců nalezených v Afaru, jejichž výška odhadnutá podle délky jejich femuru, také přesahovala 150 cm (Vančata 1993, 1994,1996). Nález tohoto skeletu podporuje názor, že velikostní pohlavní rozdíly u archaických australopitéků byly velmi výrazné. i když by možná mohly být do jisté míry srovnatelné i s pohlavními rozdíly u některých lidských populací (kontra Reno, Lovejoy 2015).

Skelet **KSD-VP-1/1** z Woranso-Mille nepochybně patří druhu *Australopithecus afarensis*, a representuje relativně vysokého jedince jednoznačně adaptovaného na bipedální lokomoci. Tento nález spolu s nálezy čtvrtého metatarsu **AL 333-160** a skeletu nohy **DIK-1**, které prokazují plně rozvinutou bipedální lokomoci archaických australopitéků. Z toho vyplývá, že mnohé naše představy o archaických australopitécích byly přinejmenším zkreslené a zaujaté (Alemseged et al. 2006, DeSilva et al. 2018, Haile-Selassie et al. 2012).





▲ *Obr. 31 na předcházející straně. Ober. 31a - Stopy z Laetoli – původní stopy z lokality G (nahoře, vlevo a uprostřed) a nové stopy z lokality S a jejich biomechanická analýza. Snímek stop dvou jedinců z lokality G z tanzanské pliocenní lokality Laetoli (vzadu na snímku je americký antropolog Tim White). Stopy dalších jedinců byly objeveny na lokalitě S, vzdálené asi 150 metrů od původní lokality G. Tento slavný nález stop australopitéků zachovaných v sopečném popelu je jedním z mála přímých dokladů o bipedii australopitéků (Hatala et al. 2016, 2024). Dnes je jasné, že lokomoce australopitéků byla dvojnohá a výkonná, ale že se díky odlišným proporcím těla u australopitéků, kratší dolní končetina a delší trup, v mnoha aspektech lišila od chůze současného člověka (© Vančata 2013. archiv autora).*

Neobyčejný význam mají některé fosilní doklady z Tanzanie z naleziště **Laetoli** (Obr. 31). Kromě většího množství čelistí a zubů afarských australopitéků (Harrison 2011) nám toto naleziště poskytlo přímé doklady o bipedii australopitéků, totiž řadu 3,5 milionu let starých stop dvou jedinců, které se zachovaly v sopečném popelu (Leakey, Hay 1979, White, Suwa 1987). Ty měly naprosto zásadní význam pro rekonstrukci bipedální lokomoce australopitéků, protože australopitéci byli bipedální. Diskuse o charakteru těchto stop trvala bez výraznější shody mezi badateli mnoho let a jednou z jejích příčin bylo mimo jiné i to, že si jednotlivé týmy vybírali určité specifické stopy a také to, že nebrali v úvahu specifiku otisků nohy v jemném sopečném popelu.

Nález stop na nové lokalitě S (Masao et al. 2016) se nachází asi 150 m jižně od původní lokality G, kde byly nalezeny stopy dvou jedinců, na povrchu stejné morfologické terasy (obr 29). Podrobná analýza stop z obou lokalit, která se mimo jiné zabývala možností rekonstrukce výšky a váhy australopitéků ze otisků nohy, ukázala, že odhady výšky i váhy australopitéků byly pravděpodobně podhodnocovány (Masao et al. 2016).

Teprve moderní biomechanické analýzy prokázaly, že lokomoce australopitéků se v nejdůležitějších rysech zásadně nelišila od lokomoce rodu *Homo*, i když měla určité specifické rysy dané mimo jiné i odlišnými proporcemi končetin a velikostí těla člověka a australopitéků (Hatala et al. 2016, Massao et al. 2016, McNutt et al. 2021).

V každém případě lze dnes považovat za prokázané, že chůze afarských australopitéků byla výkonná, ale v mnohém odlišná od způsobu chůze rodu *Homo* (Hatala et al. 2016). Například australopitéci měli ve srovnání s druhem *Homo sapiens* kratší délku kroku a také jiný způsob stabilizace těla, který byl nutný vzhledem k jiné poloze těžiště, než má člověk (Leakey, Hay 1979, Massao et al. 2016, McNutt et al. 2021).

Nálezy afarských australopitéků (Obr. 31) jsou známy také jihoetiopského naleziště **Omo** a z některých keňských lokalit, například ze západního i východního břehu jezera Turkana, z nalezišť **Sibilot Hills** a **Turkwel** (Behrensmeyer, Reed 2013). Keňské nálezy jsou však většinou dosti fragmentární a zatím neposkytují příliš mnoho důležitých informací. Navíc není v některých případech, např. u nálezů z **Turkwel** (lokalita jižní **Lomekwi**), nelze jednoznačně stanovit jejich druhový statut (Ward et al. 1999).

Kenyanthropus platyops a Australopithecus barhelghazali

Další nález archaických australopitéků (Obr. 31) byl zařazený do nového rodu a druhu *Kenyanthropus platyops.* Pochází z lokality **Lomekwi** v Keni a je starý asi 3,5 milionu let. Nález vzbudil velkou pozornost, protože rekonstrukce jeho velmi ploché obličejové části se, alespoň podle názorů týmu jeho objevitelů (Leakey et al. 2001, Spoor et al. 2010), podobala druhu *Homo rudolfensis*. To bylo do jisté míry v rozporu s poznatky o stavbě lebky archaických australopitéků. *Kenyanthropus platyops* měl podle původní, a zatím jediné rekonstrukce, velmi plochý obličej, který jej měl odlišovat od ostatních známých archaických australopitéků (Leakey et al. 2001, Spoor et al. 2010). Systematické zařazení, a i morfologie splanchnocrania druhu *Kenyanthropus platyops*, je diskutabilní.

K taxonomii i morfologii druhu *K. platyops* probíhala rozsáhlá diskuse (Alemseged 2013, Kimbel 2015, Spoor et al. 2016), která, mimo jiné, zpochybňuje jak typické znaky kenyapitéka, tak i jeho systematické zařazení. Oprávněné odborné i metodologické připomínky má Tim White (White 2003), který opodstatněně konstatuje, že rekonstrukce „ploskolící" morfologie této extrémně fragmentární lebky (přes 1100 fragmentů) je velmi problematická a nemůže posloužit k jednoznačné fylogenetické interpretaci tohoto ojedinělého nálezu. Podle současných studií se spíše jedná o nějakou variantu afarských australopitéků (Alemseged 2023, Kaye et al. 2013, Kimbel 2015). Tyto analýzy, mimo jiné, zpochybňují jak typické znaky kenyapitéka, tak i jeho systematické zařazení.

Australopiték ploskolící (*Australopithecus/Kenyanthropus platyops*) zřejmě má, na rozdíl od ostatních archaických australopitéků plošší obličej než ostatní archaičtí australopitéci (Leakey et al. 2001, Spoor et al. 2010). To je způsobeno především tím, že lícní oblouky začínají více vpředu, než je tomu u ostatních archaických australopitéků. Je však otázkou, zda jsou lícní oblouky správně zrekonstruované (White 2003). Podle původní kontroverzní analýzy (Leakey et al. 2001, Spoor et al. 2010) se zdál vykazovat určité podobnosti v morfologii splanchnocrania s mnohem pozdějším lidským druhem *Homo rudolfensis*, který měl také poměrně plochý obličej. Tento názor je přinejmenším velmi sporný.

Australopiték ploskolící měl však, na rozdíl od *Homo rudolfensis*, ještě velmi malý mozek (Leakey et al. 2001) a relativně archaickou morfologii ostatních částí lebky. Na základě uvedeného komplexu znaků někteří badatelé soudili, že se jedná o zástupce paralelně se vyvíjející linie vedoucí přímo od druhu *A. anamensis*, přes *Kenyanthropus (Australopithecus) platyops* až k jednomu ze zástupců raných forem rodu *Homo*, druhu *Homo (Kenyanthropus) rudolfensis* (Leakey et al. 2001, Spoor et al. 2010).

V současné době již tuto hypotézu nezastávají (Spoor et al. 2016). Jakékoliv přímé vazby mezi *K. platyops* a *Homo rudolfensis*, i přes některé „podobné" znaky, jsou tedy krajně nepravděpodobné.

Mnozí badatelé však důrazně upozorňují, že zatím dobře neznáme variabilitu těchto raných homininů a kusé informace, které o tomto druhu zatím máme, nás jen stěží opravňují provádět tak dalekosáhlé změny ve fylogenezi na základě jednoho sporného nálezu (Alemseged 2013, 2023, Kimbel 2015 atd.). Navíc diskuse kolem raných forem rodu *Homo* je stále velmi intenzivní a řada badatelů druh *Homo rudolfensis* vůbec nepovažuje za platný druh (Fleagle 2013). Prokazatelně totiž existuje řada velmi důležitých rozdílů mezi australopitéky a rodem *Homo*, a tyto typicky „australopitéčí" znaky existují i u druhu *Kenyanthropus platyops* (Spoor et al. 2016).

Velmi důležité, i když velmi fragmentární, jsou nálezy pocházejí ze střední Afriky, z lokality blízko jezera Čad (lokalita Bahr el Ghazal) (jedna velmi poškozená a jedna méně poškozená mandibula a zuby) druhu *Australopithecus bahrelghazali* (Brunet et al. 2005, 2006), které spolu s jihoafrickými nálezy archaických australopitéků prokazují, že archaičtí australopitéci velmi pravděpodobně obývali velkou část subsaharské Afriky (Kaye et al. 2013, Kimbel 2015, Strait et al. 2015).

Zásadní význam těchto objevů spočívá také v tom, že jednoznačně prokazují existenci archaických australopitéků mimo území poblíž Velkého riftového údolí (obr. 25), a to na území, na kterém se původně předpokládal pouze vývoj afrických lidoopů (tzv. „West Side Story" profesorů Coppense a Kortlandta – Brunet et al. 2002, Kortlandt 1974).

Australopithecus prometheus a další nálezy archaických australopitéků z jižní Afriky

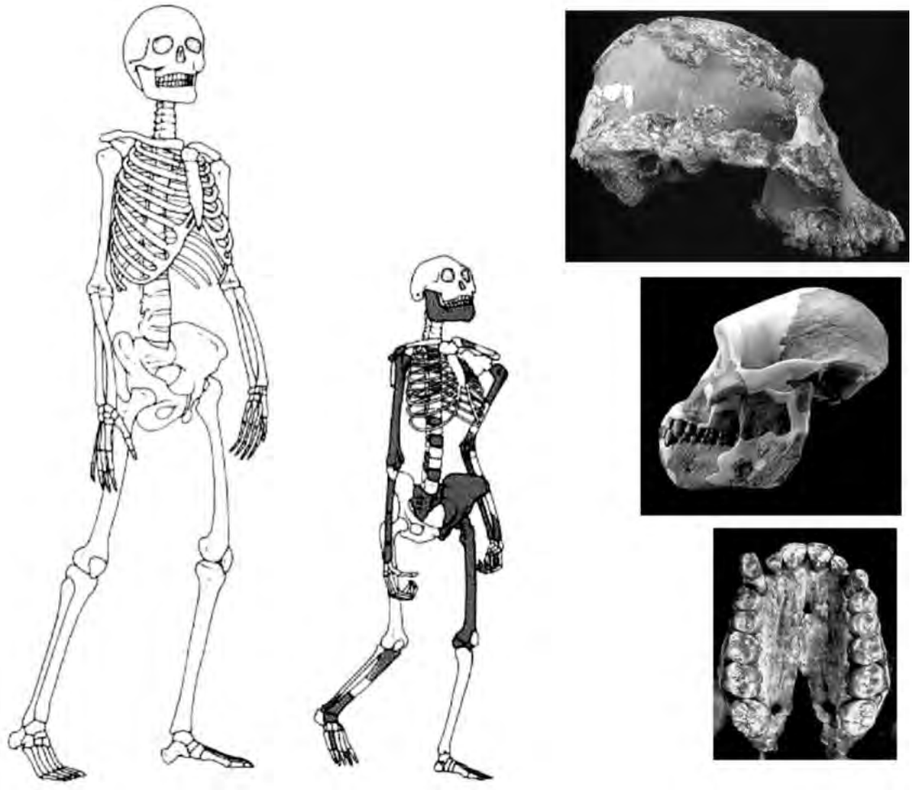
Jihoafričtí archaičtí australopitéci (Grine 2013, 2019) – dnes již poměrně dobře prozkoumaná skupina, která je kvalitou kosterních zbytků velmi reprezentativní skupinou (Obr. 31). Vyznačovala se některými specifickými znaky na postkraniálním skeletu, odlišných od druhu *A. afarensis* (Grine 2013, 2019),

Kromě klasických nálezů druhů *Australopithecus africanus* a *Paranthropus robustus*, jsou velmi důležité i nálezy archaických australopitéků druhu *Australopithecus prometheus* z jižní Afriky z nejstarších vrstev naleziště **Sterkfontain StW 252**, **StW 505**, **StW 573** (Clark 1998, 2002), z vrstev **Member 2**. Jedná se o nálezy mnohem starší než nálezy dříve objevených australopitéků, ale jejich přesné stáří i taxonomický status jsou stále předmětem vědecké diskuse (Berger, Hawks 2019). Původně bylo stáří vrstev, ve kterých byl nalezen téměř úplný skelet Stw 573 stanoveno na téměř 3,5 milionu let, nové datování ukazuje možné ještě větší stáří – okolo 4,0–4,2 milionu let (Pickering, Kramers 2010, Granger et al. 2022).

Na rozdíl od nálezů *Australopithecus bahrelghazali* (Brunet et al. 2005, 2006) z Čadu bylo nalezeno více částí skeletu, a dokonce jedna téměř úplná kostra (skelet nohy **Stw 573**, který nalezený v muzeální sbírkách se ukázal jako součást celé kostry – Clarke 1998). Bohužel, kostra **Stw 573** byla nalezena v kamenném bloku (Clark 1998, Clarke, Tobias 1995). S postupným očišťováním a rekonstrukcí jednotlivých částí skeletu probíhala postupně jejich analýza (Clark 2002, Crompton et al. 2021). Velikost mozku byla odhadnuta na 408 ccm (Granger et al. 2019). Podle předběžných výsledků jsou charakteristiky tohoto nálezu v mnoha rysech podobné afarským australopitékům, postupně se však ukazují i některé specifické znaky (Clarke, Kuman 2019, Clarke et al. 2021, Grine 2013, 2019).

Proporce končetin, stavba skeletu ruky i nohy, i charakteristiky trupu byly v zásadě srovnatelné s východoafrickými archaickými australopitéky (Crompton et al. 2021). Jedná se bezpochyby o zástupce skupiny archaických australopitéků. Není pochyb o tom, že jihoafrické nálezy archaických australopitéků prokazují existenci australopitéků i v jižní části afrického kontinentu, doplňují znalosti o variabilitě této skupiny a prokazují fakt, že bipedální australopitéci existovali na většině území subsaharské Afriky od samého počátku evoluce australopitéků (Cerling et al. 2011, Clarke et al. 2021, Crompton et al. 2021, Levin 2015).

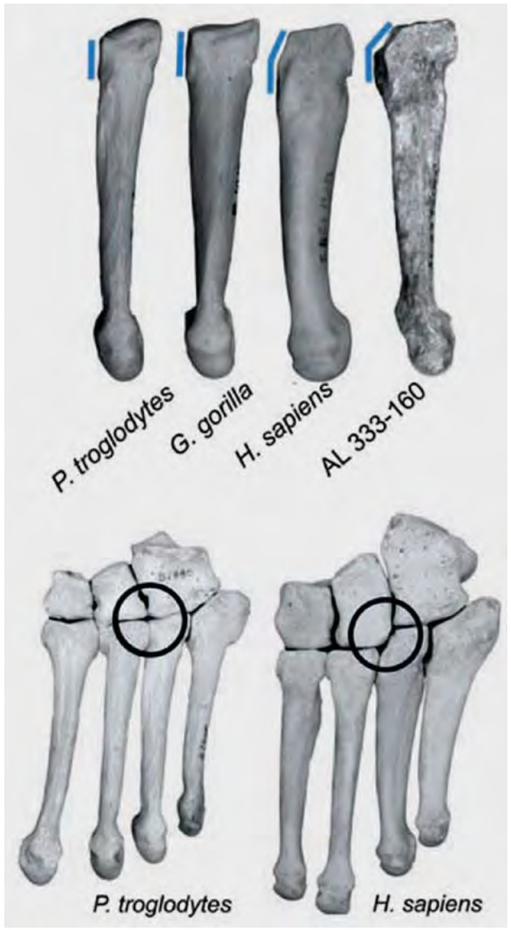
Velmi mnoho pak napovídají nálezy z jeskynního komplexu **Sterkfontain** – z jeskyně **Jacovec** (Patridge et al. 2003), jejichž stáří rovněž přesahuje 4 miliony let (Granger et al. 2022). Na lebce nacházíme vedle znaků typických pro archaické australopitéky, i některé velmi archaické, šimpanzům podobné, znaky (Partridge et al. 2003). Naopak postkraniální skelet má některé znaky pokročilé, odlišné do jisté míry od afarských australopitéků. Zvláště nápadný je dlouhý krček femuru, který je podobný mladším formám jihoafrických australopitéků (Partridge et al. 2003).



Obr. 32 - Vlevo: – Skelet samice Al 288 (Lucy) ve dvojnohé pozici a jeho porovnání se skeletem současného člověka (tmavé části jsou zachované části skeletu Al 288). Vedle značných rozdílů velikostních, Lucy je jedním ze dvou nejmenších doposud popsaných australopitéků, jsou dobře patrné i rozdíly proporcionální, relativně dlouhý trup a horní končetiny a poměrně krátké končetiny dolní. Také je nápadný rozdíl ve velikosti neurokrania u člověka a archaických australopitéků – mozek archaických australopitéků byl jen nepatrně větší než u šimpanzů (Vančata 1996, 1997) (©Vančata 2013). Vpravo: lebky a čelist A. afarensis (shora): AL 444 (lebka velkého samce), AL 288 (lebka velmi malé samice), Al 200 (mandibula s velmi dobře patrným vyčnívajícím špičákem (© Vančata 2013).



Obr. 33 - Lebka asi 2,5letého dítěte DIK-1-1 druhu A. afarensis známá jako „Malá Lucy" (Lucinka) z etiopského Afaru, lokalita Dikika (© Vančata 2013).



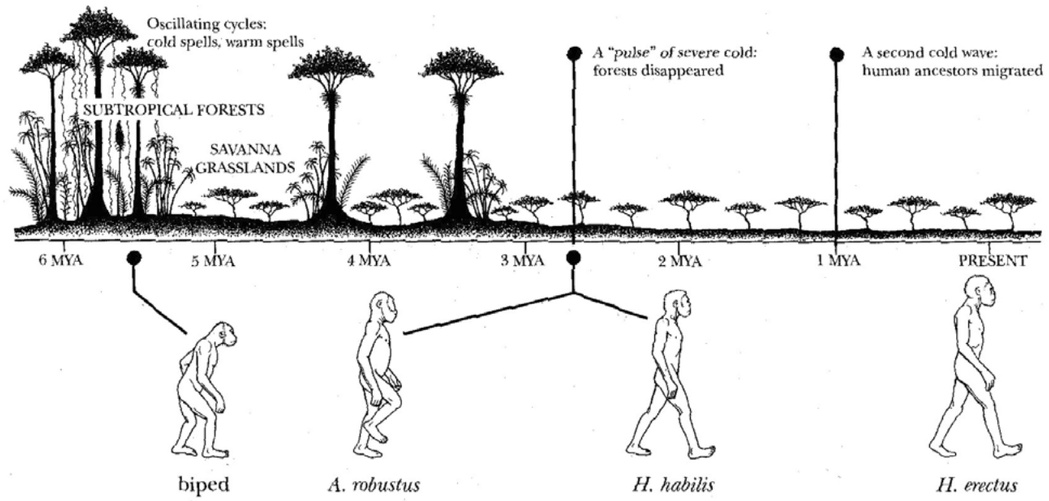
Obr. 34 - Nález části skeletu nohy Australopithecus afarensis AL 333-160 představující levý čtvrtý metatarsus. Tento nález je zvláště významný, protože dokazuje – viz schematicky na obrázku – existenci výkonné bipedie s člověku podobnými biomechanickými charakteristikami u A. afarensis (© Vančata 2013).

Jedna nebo více linií archaických australopitéků?

Klasickým problémem je to, co je při rekonstrukci fylogenetických linií důležitější, zda specifický tvar obličeje, nebo jakýkoliv jiný jednotlivý znak, nebo je fylogeneticky nejdůležitější znak komplexnější, jako je například velikost a charakter mozku nebo morfologie zubů a chrupu. Pro fylogenetickou analýzu je nepochybně důležitý representativní komplex znaků. V případě evoluce australopitéků je sice k dispozici velké množství fosilních dokladů, ale často s problematickým datováním a velkým poškozením fosilního materiálu a jeho nahodilou neúplností.

Nicméně hlavním problémem je, že máme co do činění s vrcholovou linií archaických australopitéků, ale jejich předci, mio-pliocéní archaičtí hominini nejsou zatím známi.

Není pochyb, že v případě archaických australopitéků, až na možnou výjimku australopitéka ploskolícího, se jedná o skupinu striktně monofyletickou. Nicméně ať už bude status australopitéka ploskolícího jakýkoliv, dnes není pochyb o tom, že od počátku vzniku archaických australopitéků existovalo několik vrcholových forem archaických australopitéků, které osídlili velkou část subsaharské Afriky. To může znamenat jediné.



Obr. 35 - Schéma ekologických změn v průběhu pliocénu a vznik jednotlivých typů homininů. Na počátku evoluce homininů spíše převažovaly pralesní a lesostepní ekosystémy, ve kterých také žili hominini. Ve středním a mladším pliocénu pozvolna vznikají otevřenější ekosystémy a ke konci pliocénu, v období mezi 3,0 a 2,6 milionem let, dochází k rychlému vzniku rozsáhlejších polootevřených a otevřených ekosystémů, a to zřejmě rychlým a výrazným ochlazením a vysoušením klimatu. V tomto období vznikají robustní australopitéci, různé formy „gracilních" australopitéků s člověku podobnými znaky a rod Homo. Podle Cerlinga a kol. (Cerling et al. 2011) však australopitéci i první formy rodu Homo žili spíše v mosaikových ekosystémech typu savan a lesostepí. K dalšímu výraznému „chladovému" pulzu dochází také před 1 milionem let, tedy v době, kdy rod Homo již kolonizoval svět (© Vančata 2013).

Australopitéci tedy vznikli rozsáhlou a úspěšnou adaptivní radiací, která započala před více jak 5 miliony let a vrcholila vznikem různých skupin archaických australopitéků mezi 4 – 4,5 miliony let (Alemseged 2023, Cerling et al. 2011, Hernández Fernández, Vrba 2005, Levin 2015, Vrba 2005, Obr. 27, 35). Typický byl rozvoj adaptací skeletu na bipedální lokomoci (člověku podobný tvar pánve, prodloužení femuru a přestavba skeletu nohy), a velmi konzervativní rozvoj kraniálního skeletu a mozku, které se za celou dobu příliš neměnily a v některých aspektech se stále ještě do jisté míry podobaly šimpanzům nebo pozdně miocenním lidoopům (Alemseged 2003).

Adaptivní radiace australopitéků ve svrchním pliocénu

Ve středním pliocénu archaičtí australopitéci, stejně jako řada dalších savčích skupin, vymírají (Alemseged 2023, Fleagle 2013, Kimbel 2013). Vymírání některých skupin savců v tomto období považují paleoekologové a evoluční biologové za signál přicházejících fylogenetických změn v evoluci savců. Totiž v období mezi 3 a 2,6 miliony lety se začalo výrazně měnit klima, postupně se ochlazovalo a snižovalo se také množství srážek (Alemseged 2023, Cerling et al. 2011, Fleagle 2013, Hernández Fernández, Levin 2015, Vrba 2005, 2015).

Začínají se objevovat rozsáhlé oblasti pokryté savanovými a stepními formacemi (Obr. 35). Objevují se nové typy středně velkých a velkých savců, včetně velkého množství druhů pozemních opic, většinou zástupců tribu *Papionini*, tedy paviáni, dželady a mangabejové (Fleagle 2013, Foley 2013, Lockwood 2013, Strait 2013, Vrba 2005, 2015). Podle většiny autorů prodělali hominini v tomto období další adaptivní radiaci, v jejímž průběhu se u australopitéků poprvé objevují typicky lidské znaky na lebce, zubech i postkraniálním skeletu (Alemseged 2023, Cerling et al. 2011, Fleagle 2013, Foley 2013, Levin 2015, Lockwood 2013, Strait 2013, Vrba 2015).

Na přelomu pliocénu a pleistocénu, tedy před 2,6 miliony lety se postupně objevují nové formy homininů (Obr. 35). V jižní a východní Africe jsou to tzv. robustní australopitéci (Constantino 2013), dále pak

nerobustní „gracilní“ australopitéci s některými znaky podobnými rodu *Homo* (např. *A. sediba*, *A. garhi*, a i některé nálezy připisované *Homo habilis* atd.) a různé formy rodu „*Homo“*. Mnohé jsou ale taxonomicky problematické a mohlo by jít o „gracilní“ australopitéky s člověku podobnými znaky (Alemseged 2023, Fleagle 2013, Haile-Selassie et al. 2016, Kimbel 2015, Levin 2015).

Moderní formy spodně pleistocenních homininů se podle všeho vyvinuly z afarských australopitéků, a mají s nimi i mnoho společných znaků (Alemseged 2023, Fleagle 2013, Kimbel 2015). Vznik robustních australopitéků (Constantino 2013) mohl však být složitější a jako alternativu předpokládají někteří badatelé jejich vznik nezávisle na sobě: v jižní Africe z gracilních australopitéků (*A. africanus*) a ve východní z archaických robustních australopitéků (Constantino 2013, Grine 2013, 2019, Strait et al. 2015). Na samém konci pliocénu se totiž objevují dva specifické druhu australopitéků – *Australopithecus africanus* v Africe jižní a *Paranthropus (Australopithecus) aethiopicus* v Africe východní (Fleagle 2013, Kimbel 2015, Obr. 36, 37, 38, 39).

Podle pokročilých CT studií lebek druhu *Australopithecus africanus* je skutečně možné, že tento druh mohl předkem jihoafrických robustních australopitéků (Villmoare, Kimbel 2011), je však také možné, že jak jihoafričtí, tak i východoafričtí, robustní australopitéci vznikli ze starobylé formy robustních australopitéků podobné *Australopithecus aethiopicus* na konci pliocénu (Alemseged 2023, Fleagle 2013). Archaická forma robustních australopitéků podobná *A. aethiopicus* však nebyla mezi četnými nálezy jihoafrických australopitéků zatím popsána, takže *A. africanus* jako předek jihoafrických robustních australopitéků stále zůstává jednou z reálných možností.

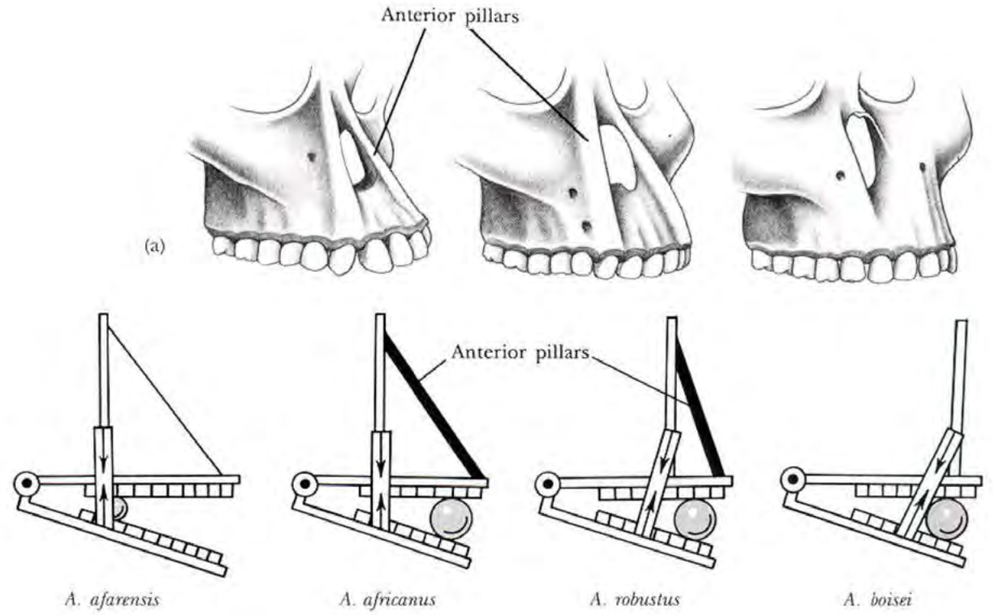
Všechny tři uvedené skupiny, a do značné míry i *Australopithecus africanus*, však mají mnoho společných znaků (Obr 37. 38). Například mizí diastema a špičáky získávají typicky lidskou formu (Fleagle 2013, Kimbel 2015, Strait et al. 2015). Řezáky se zmenšují, stoličky zvětšují, a čelisti se zkracují. U některých skupin se také poněkud zvětšuje mozek (Tattersall 2023). Avšak tento dříve všeobecně uznávaný rys pokročilých australopitéků není jednoznačně prokazatelný (Hawks 2011).

Posouzení nálezů lebek, které jsou dostatečně zachovalé a umožňují relativně přesnou rekonstrukci velikosti mozku, ukazuje, že velikost mozku byla velmi proměnlivá, což nad jiné prokazují letité diskuse o nejstarších zástupcích rodu *Homo* (D'Amore et al. 2001, Du et al. 2018, Holloway 2015). To by naznačovalo, a výzkum *Australopithecus sediba* to potvrzuje dost jednoznačně (Berger 2013), že evoluce samotné velikosti mozku se neoprávněně přeceňovala na úkor restrukturalizace mozku. Velikost mozku včetně jeho restrukturalizace se zdá být u většiny forem pokročilých australopitéků i raných zástupců rodu *Homo* dobře doložitelná na sofistikovaných 3D výlitcích mozkovny (Carlson et al. 2011, Du et al. 2018, Tattersall 2023).

U všech skupin se také rozvíjejí adaptace na bipedální chůzi, pánev je dobře adaptovaná na bipedii, a dolní končetina se stává biomechanicky výhodnější pro tento typ lokomoce (Stamos, Alemseged 2023). Nicméně u všech pokročilých australopitéků i u homininů ze skupiny *Homo habilis* (někdy také řazených do rodu *Australopithecus* – *A. rudolfensis/habilis* – Fleagle 2013) je charakter těchto pokročilých znaků odlišný od komplexu pokročilých forem rodu *Homo*, počínaje *H. ergaster/erectus* (Fleagle 2013). U australopitéků mohou tyto změny spíše souviset i se značným omezením stromových aktivit a zvýšením pozemních aktivit, včetně sezení, než vysloveně s rozvojem výkonné bipedie lidského typu (Stamos, Alemseged 2023). Australopitéci měli stále relativně dlouhý trup a horní končetiny a relativně kratší končetiny dolní, tedy měli biomechanicky chůzi jinou než „dlouhonohý“ rod Homo.

Ze srovnání jednotlivých skupin je zřejmé, že od samotného počátku se jednotlivé skupiny spodně pleistocenních homininů vyvíjejí zcela odlišným směrem a svůj adaptivní potenciál realizují v různých ekologických nikách (Cerling et al. 2011, Levin 2015, Vrba 2015). Zvláště patrné je to na robustních australopitécích a skupině *Homo ergaster/erectus*, avšak i *Australopithecus sediba* vykazuje řadu specifických komplexů znaků (malé moláry, člověku podobný komplex pánev – femur, skelet nohy s velmi specifickými „nelidskými“ znaky), které naznačují jejich adaptaci na niky odlišné u robustních australopitéků i raných zástupců rodu *Homo* (Kimbel, Villmoare 2016, Stamos, Alemseged 2023). Pokročilé CT analýzy však prokázaly pravděpodobný monofyletický vývoj robustních australopitéků (Villmoare, Kimbel 2011). Tyto analýzy prokázaly (Constantino 2013, Wood, Strait 2004, Strait et al. 2015), na rozdíl od starších názorů (např. Conroy1997), že spodně pliocenní *Australopithecus africanus* se stavbou skeletu obličeje podstatně lišil od všech ostatních robustních australopitéků.

Jak ukazuje stavba lebky, a zvláště pak zubů, robustní australopitéci se postupně ekologicky specializovali a stali se úspěšnou skupinou homininů přežívající až do středního spodního pleistocénu (cca 1,4 milionu let – Fleagle 2013, Kimbel 2015).



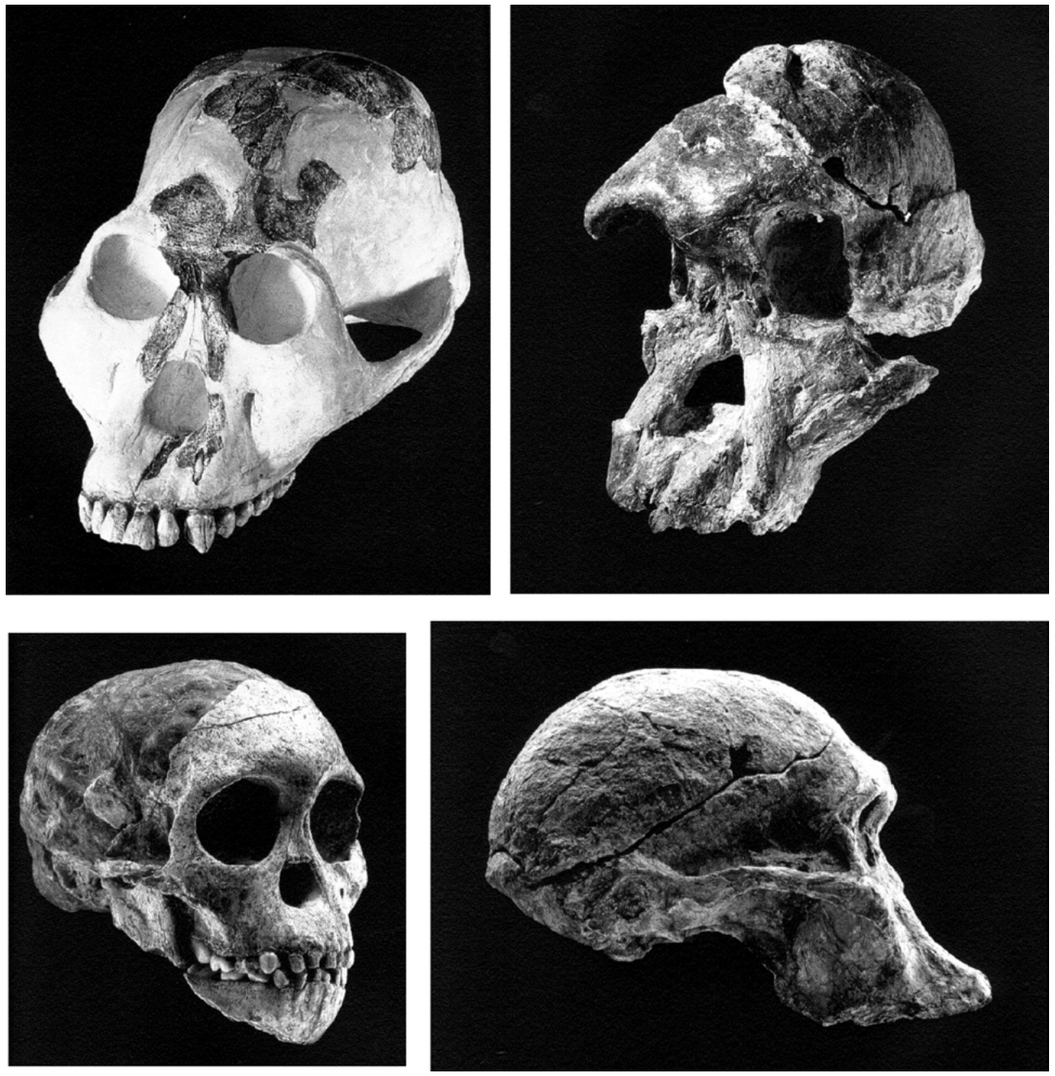
Obr. 36 - Robustní australopitéci si zachovali původní australopitéčí stavbu těla, výrazně se však zvětšuje velikost stoliček a třenových zubů, mění se jejich tvar a tloustne sklovina, a mění se také tvar čelistí, které jsou stále mohutnější. Dochází i k přestavbě lebky, obličejová část se zkracuje a mohutní, zvětšuje se neurokranium, nejen však samotným zvětšováním mozku, ale také vývojem mohutných kostních struktur a hřebenů (Kimbel 2015) (© Vančata 2013).

Podle původního názoru měly existovat tři paralelní evoluční linie, linie robustních australopitéků, linie gracilních australopitéků s člověku podobnými znaky a linie předků a nejstarších zástupců rodu *Homo*. Dnešní fosilní doklady však jednoznačně prokazují, že se rozhodně nejednalo o prostou diverzifikaci druhů pozdně pliocenních homininů. Podle doposud známých fosilních dokladů vznikly tyto nové evoluční linie homininů adaptivní radiací na přelomu pliocénu a pleistocénu, tedy před zhruba 2,6 milionem let (Fleagle 2013, Levin 2015, Vrba 2015).

Podle současných paleontologických, paleoklimatologických a geologických analýz došlo v tomto období k tak zásadním klimatickým a ekologickým změnám, že se ukázalo jako nutné posunout počátek čtvrtohor až na 2,59 milionu let (Head et al. 2021, Obr. 35). Tyto změny vedly nakonec i k adaptivní radiaci homininů, opic i dalších savčích skupin, které se musely přizpůsobit změnám klimatu a životu v jiných typech ekosystémů (Levin 2015, Vrba 2015).

V linii vedoucí k rodu *Homo* se to projevilo v přestavbě celého organismu (Tattersall 2022, Wood 2014, 2019). Tělo se zvětšuje, mění se jeho stavba a proporce. V první řadě se prodlužují dolní končetiny a zmenšují se zuby (Fleagle 2013, Kimbel 2015, Wood 2019).

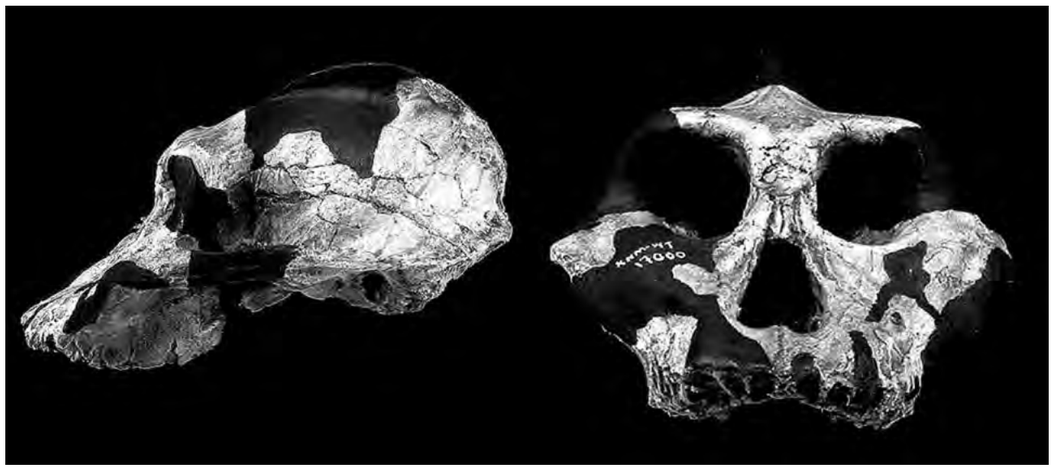
Postupně se dále zvětšuje mozek a tím i neurocranium, zkracuje se a zmenšuje, „gracilizuje“ kostra obličeje, a relativně se zkracují končetiny horní (Fleagle 2013, Dunsworth 2010, Kimbel 2015 Tattersall 2022). Celá kostra se stává štíhlejší, postava se zvětšuje jak co do výšky, tak i co do hmotnosti. Tělo prvních zástupců rodu *Homo* získává charakteristický lidský tvar a proporce a také se objevuje soustavná výroba kamenných nástrojů, které se pravidelně objevují na většině důležitých nalezišť, kde se rod *Homo* nachází (Fleagle 2013, Dunsworth 2010, Tattersall 2022, Wood 2014, 2019).



Obr. 37 - Lebka Sts 5 (vpravo dole) samice australopitéka z jihoafrické lokality Sterkfontain – druhý nález australopitéka druhu Australopithecus africanus z jižní Afriky (první nález dětské lebky z Taung, vlevo dole) a vůbec první nález dospělého hominina, který nepatřil do rodu Homo. Tento nález fosilizované lebky známý pod názvem Mrs. Ples byl středem pozornosti paleoantropologů po několik desetiletí a stal se prvním důkazem o existenci starobylých předků, člověku méně podobných, než byly nálezy Homo erectus z Asie. Lebka Australopithecus sp. Stw 252 (vlevo nahoře) představuje archaického australopitéka s velkými špičáky, ale také s některými rysy velmi blízkými A. africanus. Nález lebky samce druhu A. africanus Stw 505 (vpravo nahoře) má poměrně velký mozek (505–515 cm3) a naznačuje, že u A. africanus mohl existovat poměrně velký sexuální dimorfismus. Lebka Taung (vlevo dole) je lebka asi tři a půlletého dítěte z jihoafrického naleziště Taung. Jedná se o historicky první nález australopitéka a starobylého hominina jako takového. Nález z roku 1924 vzbudil desítky let trvající diskusi, která skončila až v osmdesátých letech minulého století. (© Vančata 2013).



Obr. 38 - Částečně zachovalý skelet Sts14, zejména pánev a stehenní kost, byly prvními důležitými důkazy pro existenci výkonné bipedie u australopitéků (© Vančata 2013).



Obr. 39 - Lebka KNM-WT 15 000 - holotyp druhu Australopithecus aethiopicus. Tato lebka, nazývaná Černá lebka (Black Skull – byla nalezena ve vrstvách bohatých na minerály), má některé znaky typické pro robustní australopitéky, například sagitální hřeben, široké jařmové zuby a velké premoláry a moláry a robustní čelisti. Má však také řadu znaků typických pro australopitéky archaické, jako je velmi malý mozek a šikmý, vpřed směřující obličej (srov. Wolpoff 1999) (© Vančata 2013).

Pokročilí australopitéci a nejstarší zástupci rodu Homo

Do této skupiny patří robustní australopitéci, gracilní (nerobustní) australopitéci s některými znaky podobnými rodu *Homo*, a předchůdci a první zástupci rodu *Homo* až do vzniku *Homo ergaster/erectus* (Antón, Kuzawa, 2017, Antón et al. 2012, Antón, Snodgrass 2014, Fleagle 2013, Grine et al. 2009, Grine, Fleagle 2009, Wood 2009).

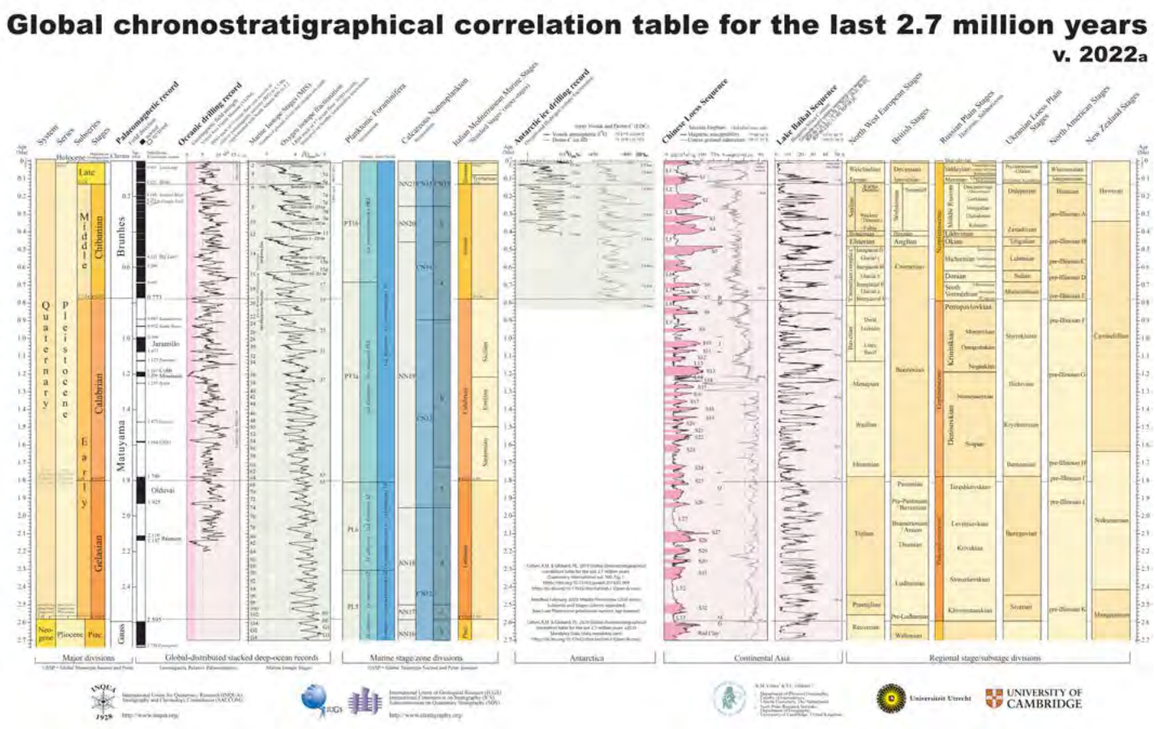


Schéma 3 - Mezinárodní stratigrafické schéma – čtvrtohory (Cohen et al. 2023).

Robustní australopitéci

Robustní australopitéci se v mnoha podstatných znacích velmi odlišují jak od afarských australopitéků, tak od raných forem rodu *Homo* a gracilních (nerobustních) australopitéků, jako je *Australopithecus sediba* nebo *Australopithecus garhi* (Fleagle 2013). Tato skupina pokročilých australopitéků, dnes řazená do samostatného rodu *Paranthropus* (Grine, Fleagle 2009, Wood 2009), se člení do dvou skupin – tzv. robustních australopitéků jihoafrických australopitéků druhu *Paranthropus robustus* a východoafrických hyperrobustních australopitéků druhu *Paranthropus boisei* (původně rod *Zinjanthropus*).

První z nich pocházejí z řady jihoafrických lokalit, druzí pak z nalezišť v okolí Velkého riftového údolí ve východní Africe (Fleagle 2013, Tattersall 2022, Wood 2019). *Paranthropus boisei* je v mnoha znacích výrazně robustnější než jihoafrický *Paranthropus robustus* (Conroy 1997, Constantino, Wood 2004, Fleagle 2013, Grine 2007). Předpokládá se, že robustní australopitéci mohli vznikout ze starobylejší východoafrické formy druhu *Paranthropus aethiopicus* (Suwa at al. 1989, Grine 2007) (první nález lebky tohoto druhu **KNM-WT 15 000** (Obr. 39) byl popsán jako **Black Skull** – Černá lebka – Kimbel et al. 1988).

Někteří badatelé se však domnívají, že předchůdcem robustních australopitéků mohli být jihoafričtí gracilní australopitéci druhu *Australopithecus africanus* (Villmoare, Kimbel 2011) a také východoafrický *A. aethiopicus,* kteří mohli vzniknout přímo z archaických australopitéků (Fleagle 2013. Zdá se však, že byť má *Australopithecus africanus* některé znaky robustních australopitéků, nebyl s nimi jednoznačně fylogeneticky příbuzný (Villmoare, Kimbel 2011). Spíše navazoval na některé jihoafrické archaické australopitéky (např. **Stw 252** – Johanson, Blake 2006, Obr. 37). Z tohoto důvodu budeme považovat druh *Australopithecus africanus* za tzv. přechodovou či archaickou formu (Obr. 37, 38), jejíž fylogenetické vztahy jsou zatím nejednoznačné (Constantino, Wood 2004, Grine 2007, Fleagle 2013, Tattersall 2022, Wood 2019).

V každém případě byla pro celou skupinu robustních australopitéků typická tzv. megadoncie, tedy disproporční zvětšování zubů a také čelistí spojené s výrazným ztlušťováním skloviny zubů a přestavbou obličejové části skeletu, kdy vznikl charakteristický komplex širokého vertikálního obličeje se specializovanými zpevňujícími strukturami (obr. 36), které umožňovaly efektivní využití mohutného žvýkacího aparátu (Conroy 1997, Constantino 2013, Fleagle 2013, Grine 2007). Pro robustní australopitéky jsou typické velké, robustní až obrovské dolní čelisti, relativně malé řezáky, výrazně zvětšené zuby třenové a stoličky (stolička může být až 2x2 cm velká) s velmi silnou sklovinou (Grine 2007).

Elektron-mikroskopové analýzy otěru zubů naznačují časté pojídání méně kvalitní tužší potravy, ve větší míře rostlinného původu s eventuální příměsí abrasivních látek, které zvyšovaly otěr skloviny. Bohužel jednoznačná interpretace těchto analýz není možná, protože jednak si výsledky jednotlivých analýz do jisté míry odporují, a hlavně výsledky ukazují nejen rozdíly na druhové úrovni, ale také vnitropopulační diverzitu biomechaniky zubů robustních australopitéků (Constantino et al. 2018, Sperber 2017).

Obličej robustních australopitéků je z profilu velmi krátký a téměř vertikální. Na obličeji jsou dva výrazné vertikální kostěné pilíře procházející v blízkosti nosního otvoru (obr. 36), které jsou považovány za kostěné zpevnění obličejové části zvyšující biomechanickou odolnost horní čelisti vůči vertikálním tlakům (Conroy 1997, Fleagle 2013, Lockwood 2013). Jařmové oblouky se oddělují od lícní části dosti vpředu, čímž se obličej rozšiřuje a získává charakteristický plochý tvar. U většiny lebek robustních australopitéků je patrný nízký sagitální hřeben a velmi široké a robustní jařmové oblouky (Conroy 1997, Grine 2007).

Jak ukazují současné nálezy této skupiny homininů z jižní Afriky z lokality **Drimolen**, je pravděpodobné, že samice měly tyto kostěné hřebeny ve srovnání se samci mnohem menší, nebo, což je pravděpodobnější, jim chyběly úplně (Herries et al. 2020, Keyser 2000). Objem mozku se ve srovnání s archaickými australopitéky poněkud zvětšil a u pokročilých forem *P. robustus* a *P. boisei* dosahoval průměrných hodnot přes 500 cm^3 (Elton et al. 2001, Tattersall 2023).

Pro robustní australopitéky je typická i poměrně dlouhá robustní horní končetina se stavbou ruky morfologicky daleko bližší člověku, než měli afarští australopitéci. Na horní končetině pokročilých australopitéků nejsou žádné vysloveně archaické znaky a ani znaky, které by naznačovaly přizpůsobení šplhání (Stamos, Alemseged 2023). Dolní končetiny nesou některé strukturální znaky, které potvrzují efektivní adaptaci skeletu dolní končetiny na bipedální lokomoci. Na kostře dolní končetiny nenalézáme prakticky žádné vyloženě starobylé znaky, avšak existují specifické znaky jako je charakteristická morfologie femuru nebo talu a kalkaneu (Cazenave, Kiwell 2023, Jungers 1988, 2009, McHenry 1978, 1992, 1994, 1996, Ward 2015).

Morfologie pánve se zdá být v některých rysech podobnější morfologii lidské pánve (Obr. 38), než byla pánev archaických australopitéků (Cazenave, Kiwell, 2023, Ward 2015), ale rozdíly nejsou nijak velké a detailní analýza možných rozdílů, vzhledem k velmi malému množství relativně zachovalých pánevních kostí jednotlivých skupin australopitéků, zatím není reálná (Gruss, Schmitt 2015).

Bipedie robustních australopitéků byla zřejmě poněkud odlišná od bipedie afarských australopitéků a podle morfologie ruky se zdá, že jejich stromové aktivity, pokud se skutečně u afarských australopitéků vyskytovaly, byly více omezené (Richmond et al. 2020). Zřejmě i proto, že tito australopitéci žili již v otevřenějších typech ekosystémů a pohybovali se většinou po zemi (Cerling et al. 2011, Domínguez-Rodrigo et al. 2015).

Robustní australopitéci byli poněkud menší než afarští, zvláště samci, kteří zřídka dosahovali výšky 140 cm a hmotnosti přes 45 kg (Domínguez-Rodrigo et al. 2013, McHenry 1991, Will et al. 2017, Wood, Richmond 2000). Tato skupina žila ve východní a zřejmě i jižní Africe sympatricky s rodem *Homo* (Fleagle 2013).

U robustních australopitéků byla velmi pravděpodobně prokázána výroba kamenných nástrojů (Plummer et al. 2023). Nejstarší nástroje pochází z naleziště **Nyayanga** v Keni a jsou datované v rozmezí 3 až 2, 5 milionu let a jejich opracování je podobné jako u mladších oldovánských souborů. Je velmi pravděpodobné, že tyto nástroje lze spojit se dvěma lokalitami kde byly nalezeny kosti vykazujícími zářezy po užití kamenných nástrojů. Obě tyto lokality vykazují mozaikovitou vegetaci a faunou s převahou ekosystémů typu C^4 (Plummer et al. 2023).

Australopithecus africanus

Druh homininů popsaný jako *Australopithecus africanus* (Obr. 37, 38) byl objeven ve dvacátých letech minulého století v jižní Africe a byl vůbec historicky prvním objeveným druhem australopitéků (Broom 1938, Dart 1925). Od té doby se fylogenetické postavení tohoto druhu několikrát změnilo. Dlouhou dobu byl tento australopiték pokládán za žhavého kandidáta na předka rodu *Homo* (Broom 1949, Broom, Robinson 1949, Campbell 1963, Robinson 1972). Také z tohoto důvodu byli tehdy známí australopitéci děleni na dvě skupiny, člověku příbuzné gracilní australopitéky a specializované robustní australopitéky (Conroy 1997, Fleagle 2013, Grine 2007).

Na základě podrobných analýz početných nálezů australopitéků, archaických i moderních, z devadesátých let minulého století, byli tito hominini, tedy „gracilní australopitéci", které v současnosti reprezentuje jediný jihoafrický druh – *Australopithecus africanus*, řazeni do linie robustních australopitéků, a to především z důvodu existence „pilířovitých" struktur na skeletu obličeje a relativně velkých premolárů a molárů (Conroy 1997, Fleagle 2013, Grine 2007).

Současné výzkumy však ukazují, že jediným skutečně „moderním" znakem je zmenšený špičák, mnohé další znaky, zejména pak stavba skeletu obličeje, se dosti odlišují od robustních australopitéků *sensu stricto* (Fleagle 2013). Nicméně v důležitých znacích jsou mladším robustním australopitékům do jisté míry podobní, a proto není možno vyloučit, že by mohli být předky jihoafrických robustních australopitéků (Villmoare, Kimbel 2011).

Názor o blízké příbuznosti robustních a gracilních australopitéků (*A. africanus*) sdílí dnes většina paleoantropologů, ale, jak už jsme zmínili, typické „robustní" znaky v archetypální podobě nacházíme jen na čelistech a zubech, ve stavbě obličejového skeletu nacházíme morfologické odlišnosti (Villmoare, Kimbel 2011).

Tento druh tedy může být teoreticky považován za eventuálního nejstaršího možného zástupce skupiny robustních australopitéků *sensu lato*, ale, jak už jsme zmínili, pravděpodobnější je, že se jedná o vrcholovou formu archaických australopitéků, která mohla předcházet robustní jihoafrické australopitéky. Nález gracilního australopitéka **Stw 252** (Obr. 32) má totiž výrazně přečnívají špičák podobný archaickým australopitékům (Johanson, Blake 2006). Předpokládá se, že *A. africanus* žil pouze v jižní Africe v období před 3,3 až 2,5 milionů let (Fleagle 2013). *Australopithecus africanus* vymírá na přelomu pliocénu a pleistocénu, a podle všeho bez jakýchkoliv přímých fylogenetických vazeb na pokročilé australopitéky.

Jak už jsme zmínili, u druhu *Australopithecus africanus* existují některé morfologické znaky do jisté míry podobné robustním australopitékům, avšak mnohé charakteristiky skeletu obličeje jsou podobné robustním australopitékům pouze vnějškově (Conroy 1997). Například čelisti i zuby třenové a stoličky jsou sice mírně zvětšené, ale zdaleka nedosahují olbřímích rozměrů pozdějších robustních australopitéků (Fleagle 2013, Grine 2007).

V některých znacích, jako je chybění kostěných hřebenů a struktura lebečních žilních splavů se *A. africanus* do jisté míry podobá starobylým formám rodu *Homo*. Avšak s největší pravděpodobností, pokud by taková podobnost byla vůbec prokazatelná, se jedná o homoplasie, tedy souběžně a nezávisle vzniklé znaky. Moderní výzkumné techniky pomohly nalézt u gracilních australopitéků některé struktury na lebce, které byly podobné robustním australopitékům a jednoznačně odlišné od analogické morfologie rodu *Homo* (Villmoare, Kimbel 2011).

První nález druhu *Australopithecus africanu*s, dětská lebka včetně výlitku mozkovny, pochází z jihoafrického naleziště Taung (Dart 1925). Nálezů druhu *Australopithecus africanus* jsou poměrně hojné, i když většina z nich pochází z jednoho jihoafrického naleziště, lokalit v jeskyním komplexu ***Sterkfontain*** (Clarke 2013). V současné době máme k disposici kromě několika pozoruhodně úplných lebek, také řadu částí skeletu postkraniálního, například dvě částečně zachovalé kostry (obr. 33).

Některé analýzy kostry trupu a končetin naznačují, že gracilní australopitéci byli méně specializovaní než fylogeneticky mladší robustní australopitéci, a že jejich stavba těla je podobnější nejstarším zástupcům rodu *Homo* a člověku podobným australopitékům než stavbě těla robustních australopitéků. Mnoho takových závěrů vycházelo mimo jiné už z charakteristik prvního nálezu australopitéků (Obr. 32), dětské lebky z ***Taung*** (Dart 1925). Interpretace dětského materiálu je ale sama o sobě obtížná, a proto je třeba ho posuzovat velmi obezřetně a mnohá fakta nasvědčují tomu, že podobnost této lebky s člověkem je dána juvenilním charakterem lebky, a nikoliv fylogenetickou podobností (srov. Conroy 1997).

Dříve předpokládané fylogenetické příbuznosti gracilních australopitéků a rodu *Homo* však nijak nepodporují ani novější nálezy druhu *Australopithecus africanus*, které ukazují, že se gracilní australopitéci od robustních v některých znacích, například stavbou postkraniálního skeletu, příliš nelišili (Grine 2007, Ward 2013). Zatím toho víme poměrně málo o pohlavních rozdílech u *Australopithecus africanus*, i když nález lebky muže **Stw 505** (Mr. Ples – Lockwood, Tobias1999, Obr 32) naznačuje, že pohlavní rozdíly byly u tohoto druhu homininů asi větší, než se dříve přepokládalo (Grine et al. 2012). Víme, že relativně velké velikostní pohlavní rozdíly byly typické pro archaické australopitéky, proto je lze logicky předpokládat i u fylogeneticky mladšího druhu *A. africanus*.

Je pravděpodobné, že gracilní australopitéci neměli nějakou složitější materiální kulturu, jak tvrdil jejich objevitel Raymond Dart (Dart 1982), a už vůbec ne osteo-donto-keratickou kulturu, tedy prakulturu tvořenou částmi skeletu nebo rohy a parohy zvířat (Brain 1981, Kuhn et al. 2010). *Australopithecus africanus* byl, stejně jako většina ostatních raných homininů, zřejmě všežravý jako jsou šimpanzi (Fleagle 2013, Vančata 2002c). Maso získávali oportunisticky, tedy i z mršin, a rozhodně soustavně nelovili za pomoci nástrojů (Fleagle 2013).

Nálezy druhu *Australopithecus africanus* známe z některých jihoafrických, ale možná i východoafrických, lokalit. V případě jihoafrických lokalit v mnoha případech nepanuje úplná shoda ohledně absolutního stáří nálezů *Australopithecus africanus* (Fleagle 2013, Herries et al. 2013). Moderní datovací metody spolu s metodami biostratigrafickými však ukazují většinou na stáří mezi 3–2,8 milionu let, některé nálezy však mohou být i mladší až do 2,5 milionu let (Behrensmeyer, Reed, 2013, Fleagle 2013). Dnes je jasné, že ve všech případech jde u jihoafrických gracilních australopitéků o spodně pliocenní stáří, což by také odpovídalo výskytu podobných stejně starých nálezů „gracilních" australopitéků z východní Afriky, například z lokality **Omo** (Villaseñor et al. 2020). Byli tedy mladší než afarští australopitéci a starší než australopitéci pokročilí.

Podrobné analýzy naopak stále více prokazují u druhu *Australopithecus africanus* řadu archaických znaků, což nutně vede k závěru, že gracilní australopitéci byli méně pokročilí, než jsme se dříve domnívali. Jejich mozek, například, nebyl výrazně větší než u afarských australopitéků (cca 440–450 cm^3), i když nález lebky **Stw 505** (505–515 cm^3) prokazuje, že k jistému zvětšení objemu mozku mohlo dojít i u gracilních australopitéků (Tattersall 2023).

Podle charakteru nálezu druhu *A. robustus* z lokality **Drimolen** (Keyser et al. 2000) se gracilní australopitéci podobali nejspíše samicím fylogeneticky mladších robustních australopitéků.

Zatím nevíme, kde robustní australopitéci vznikli, ale podle všeho se vyvíjeli jako vrcholová forma australopitéků paralelně v jižní a východní Africe (Fleagle 2013). Nemáme žádné přesvědčivé důkazy, které by naznačovaly, zda robustní australopitéci vznikli nezávisle ve východní Africe, odkud známe nejstarší známou formu *Paranthropus aethiopicus*, a v Africe jižní z jiného zatím neznámého druhu (Villmoare, Kimbel 2011). Kromě toho je nutno vznik skupiny robustních australopitéků chápat v souvislosti se vznikem dalších skupin australopitéků a možných předchůdců rodu *Homo* a adaptivní radiací savců ve svrchním pliocénu, tedy v období mezi 3,0 až 2,6 milionu let (Vrba 2015).

Prvním nálezem gracilního australopitéka vůbec, jak už jsme zmínili, byl světoznámý nález dětské lebky z lokality ***Taung*** v roce 1925 (Dart 1925). Mnoho dalších významných nálezů ze skupiny „gracilních australopitéků" pak poskytly lokality ***Sterkfontain***, ***Makapansgat*** a ***Gladyswale*** (Berger et al. 1993, Clarke 2013, Grine 2013, Rayner et al. 1993). Z lokality v jeskynním komplexu **Sterkfontain** známe několik set nálezů, které reprezentují mnoho desítek jedinců (Clarke 2013). Zvláště důležité jsou částečně zachovalé skelety **Sts 14** a **Stw 431**. Důležité jsou nálezy ženských lebek **Sts 5** (Mrs. Ples – první nález dospělého gracilního australopitéka) a **Sts 71** a mužské lebky **Stw 505** (Mr. Ples), které umožňují popsat stupeň pohlavních rozdílů u gracilních australopitéků (Grine 2013).

Paranthropus aethiopicus

Paranthropus/Australopithecus aethiopicus (Obr. 39) je nejstarším známým východoafrickým druhem robustních australopitéků nebo minimálně jejich možným předchůdcem. Tento druh homininů žil před 2,7 až 2,3 milionu let, tedy na přelomu pliocénu a pleistocénu (Walker et al. 1986). Měl některé znaky typické pro robustní australopitéky, jako jsou relativně velké premoláry a moláry se silnou sklovinou a mohutné lícní oblouky a hřebeny na lebce (Conroy 1997, Constantino, Wood 2007, Wood, Constantino 2007).

Jeho přímé zařazení do robustních australopitéků je stále předmětem vědecké diskuse, protože vedle znaků typických pro robustní australopitéky má také celou řadu znaků velmi podobných afarským australopitékům, jako například prognátní obličej s dlouhými čelistmi, charakteristický nízký a dlouhý tvar neurokrania (obr. 34) a velmi nízkou mozkovou kapacitu okolo 400–420 cm^3 (Constantino, Wood 2007, Wood, Constantino 2007). Nicméně i stavba obličeje, jakkoliv archaická, má i znaky typické pro robustní australopitéky (Villmoare, Kimbel 2011).

Bohužel, naše informace o tomto druhu jsou stále ještě velmi neúplné. Vzhledem k tomu, že většina nálezů, byť relativně početných a úplných, pochází z jedné lokality, jsou ve skutečnosti naše informace o variabilitě lebky i zubů, o rozdílech mezi pohlavími dosti omezené (Constantino, Wood 2007, Wood, Constantino 2007). A nálezy postkraniálního skeletu neexistují, takže naše znalosti o stavbě jejich těla a charakteristikách jejich postkraniálního skeletu jsou nedostatečné. Nevíme, zda měl tento druh také archaické znaky na rukou a nohou, a zda byli ještě schopni častěji šplhat na stromy tak jako archaičtí australopitéci nebo se v tomto ohledu spíše podobali spíše robustním australopitékům (Ward 2013, Stamos, Alemseged 2023).

Většina nálezů tohoto druhu pochází z lokalit na západním břehu jezera Turkana, například z lokality **Lomekwi** (Walker et al. 1986), známe také ale některé nálezy *Australopithecus aethiopicus* z lokality **Omo** v jižní Etiopii jako neurocranium juvenilního jedince L338y-6 (Holloway 1981) a řadu dalších fragmentárních nálezů z této lokality, které podle všeho také patří k tomuto druhu australopitéků. Dalším nálezem *A. aethiopicus* je 2.7–2.5 milionu leta stará maxilla **EP 1500** z Laetoli v Tanzanii (Wood, Constantino 2007).

Nejdůležitějším z nálezů tohoto druhu homininů je patrně nález takzvané „černé lebky" (Black Skull – **KNM WT – 17000** – Walker et al. 1986, obr. 34), který patří mezi nejúplnější nález lebek australopitéků vůbec. Na této lebce jsou velmi dobře patrné právě zmiňované archaické znaky, jako velmi zkosený prognátní obličej a dlouhá nízká lebka s řadou rysů typických pro archaické australopitéky (Wolpoff 1999). Neméně důležité jsou ovšem přirozené výlitky mozkoven nalezené spolu se zbytky lebek o něco později než vlastní nález Black Skull (Constantino, Wood 2007, Wood et al. 1994, Wood, Constantino 2007), například lebka **KNM WT - 17400**.

Výše uvedená fakta jsou také důvodem, proč se například Milford Wolpoff a další badatelé (Fleagle 2013, Wolpoff 1999) domnívají, že *A. aethiopicus* nepatří do linie robustních australopitéků. Podle nich tento druh vznikl v rámci adaptivní radiace homininů ve východní Africe přímo z druhu *A. afarensis* nezávisle na robustních australopitécích, a „robustní" znaky vznikly paralelně (Obr. 40). To však analýzy skeletu obličeje nepotvrdily (Villmoare, Kimbel 2011), a proto nelze vyloučit, že právě tento druh australopitéků by mohl představovat nejstarší zástupce linie robustních australopitéků.

V období mezi 2,4 – 2 miliony let se v různých částech Afriky, především ve východní a jižní Africe, objevují pokročilejší druhy takzvaných robustních australopitéků, které se již ve všech znacích výrazně odlišují od afarských australopitéků (Alemseged 2023) a v některých, jako jsou malé špičáky a řezáky nebo morfologie pánve se dokonce do jisté míry podobají rodu *Homo*. Zda jsou tyto druhy skutečně potomky druhu *P. aethiopicus* nebo zda vznikly z jiných předků a *A. aethiopicus* reprezentuje pouze jejich vzdáleného příbuzného, není stále příliš jasné (Constantino 2013).

Jisté je, že v průběhu tohoto období, ve svrchním pliocénu, se objevuje jeden druh robustních australopitéků, *Paranthropus robustus* v jižní Africe a druhý hyperrobustní druh *Paranthropus boisei* v Africe východní (Grine 2007). Tyto dva druhy pak, často s různými druhy rodu *Homo*, společně žily více než jeden milion let (Fleagle 2013, Obr. 40).

Paranthropus robustus

Tento druh australopitéků je typický mohutnými čelistmi a plochými kostěnými strukturami (kostěné pilíře – bone pillars, Obr. 36, 40), zesíleným obličejem, malými řezáky a špičáky a absolutně i relativně značně velkými třenovými zuby, a ještě většími stoličkami (Conroy 1997, Grine 2007). Žil výhradně v jižní Africe zhruba v období od 2,2 do 1,5 milionu let.

Paranthropus robustus měl velké, vpředu posazené jařmové oblouky a plochý poměrně vertikální obličej se dvěma zřetelnými zpevňujícími kostěnými pilíři (Conroy 1997). Třenové zuby a zejména stoličky jsou neproporcionálně velké, vysloveně megadontní, a mají také velmi silnou sklovinu. Ve srovnání se stoličkami jsou řezáky velmi malé (Clark 2013, Kimbel 2015).

Čelisti jsou v porovnání se zástupci rodu *Homo*, ale i ostatními fylogeneticky staršími druhy australopitéků, skutečně robustní a velké (Fleagle 2013, Grine 2007). Velikost mozku je vzhledem k druhu *A. africanus* relativně i absolutně větší cca 510–520 cm^3, ale v údajích je značná variabilita (D´Amore et al. 2001, Tattersall 2023). Velikostí postavy i proporcemi se ale *P. robustus* od druhu *A. africanus* příliš nelišil, což dokazuje, že se mozek v průběhu evoluce robustních australopitéků mírně relativně zvětšoval, avšak absolutní významnější zvětšování velikosti mozku je po vyhodnocení doposud známých nálezů zřejmě neprůkazné (Hawks 2011, Tattersall 2023).

Tento druh je dobře znám z několika jihoafrických lokalit jako je **Swartkrans**, **Kromdraai**, **Drimolen** a **Gladysvale**, které poskytly fosilizované zbytky skeletu několika set jedinců (Constantino 2013). Zvláště naleziště **Swartkrans** poskytlo velké množství fosilních nálezů tohoto druhu homininů. Podle všeho existují určité rozdíly mezi robustními australopitéky ze **Swartkrans** a **Kromdraai**, dříve klasifikovanými do dvou druhů *A. robustus* (Swartkrans) a *A. crassidens* (Kromdraai), avšak tyto rozdíly nejsou dostatečné ke stanovení dalšího druhu robustních australopitéků (Grine 2007). Bohužel, kromě několika poměrně dobře zachovalých lebek (např. **SK–48**, **SK–46**, **TM 1517**, **DNH 7**), se jedná o poměrně fragmentární a nekompletní materiál. Morfologie postkraniálního skeletu tohoto druhu robustních australopitéků je podobná druhu *Australopithecus africanus* (Wood 2007).

Nálezy z lokality ***Drimolen*** (Orfeus – **DNH 8** a Euridika – **DNH 7 –** Keyser, 2000, Keyser, et al. 2000) ukazují, že velikostní i tvarové rozdíly mezi samci a samicemi byly zřejmě větší, než se předpokládalo, stejně jako u gracilních australopitéků. Samice byly menší než samci, měly méně robustní čelisti a na lebce neměly výrazné kostěné hřebeny jako samci. Je možné, že rozdíly na postkraniálním skeletu a také pohlavní dimorfismus u *P. robustus* mohly být výraznější, než ukazují současné nálezy jihoafrických robustních australopitéků.

To by pak mohlo znamenat, že mnohé enigmatické nálezy spodně pleistocenních australopitéků z východní Afriky by mohly být samice robustních australopitéků, a právě tak i některé nálezy s výhradami řazené do raných forem rodu *Homo* (Fleagle 2013).

Paranthropus boisei

Tento druh australopitéků, *Paranthropus boisei*, se objevuje ve východní Africe v období spodního pleistocénu od 2,3 do nejméně 1,4 milionu let. Některými paleoantropology bývají označováni jako hyperrobustní australopitéci (Conroy 1997, Fleagle 2013, Johanson, Blake 2006). Je to proto, že všechny znaky typické pro jihoafrické robustní australopitéky jsou u tohoto druhu jakoby zvýrazněné a zvětšené co do velikosti. Tito robustní australopitéci nemají velké, ale mají doslova mohutné dolní čelisti, obrovské stoličky a velké zuby třenové, mohutné jařmové oblouky a výrazné kostěné hřebeny (Conroy 1997, Johanson, Blake 2006, Obr. 36, 40).

Skelet obličeje je z profilu výrazně vertikální, široký a plochý. Stavbou těla i velikostí však byli tito australopitéci velmi podobní svým jihoafrickým příbuzným, tedy robustním australopitékům (Jungers 2007). I když počtem nalezených skeletů nijak nepřevyšují nálezy z jižní Afriky, lebky i další části skeletu z východní Afriky jsou často lépe zachovalé, také proto, že jsou nalézány v geologických vrstvách v půdě, a nikoliv v hornině jako v jižní Africe (Constantino, Wood 2007, Wood et al. 1994, Wood, Constantino 2007). V současné době máme k disposici dokonce i několik částečně zachovalých skeletů (např. **KNM-ER 1500**), i když stav jejich zachovalosti není příliš uspokojivý, protože povrch kostí je silně abradovaný (Domínguez-Rodrigo et al. 2013).

Nicméně přes špatnou zachovalost postkraniálního skeletu, jsou naše informace o stavbě těla i lebky mnohem úplnější než u jihoafrických australopitéků. Stejně jako u jihoafrických robustních australopitéků má i tento druh poměrně velký mozek (502 cm^3– k disposici je větší počet vhodných lebek, přesto velikost je méně variabilní než u jihoafrických robustních australopitéků (D´Amore et al. 2001, Tattersall 2023).

Velikost postavy je srovnatelná s gracilními i robustními australopitéky, tedy samci byli zřejmě menší než samci afarských australopitéků (předpokládá se výška od 135 do 155 cm), samice byly zhruba stejně velké (tedy průměr mezi 120–130 cm) (Jungers 2009). Dá se předpokládat jisté relativní zvětšování mozku u robustních australopitéků, i když tento trend není příliš výrazný a jednoznačně prokazatelný (D´Amore et al. 2001, Hawks 2011). Extrémní velikost čelistí, zubů třenových a zejména stoliček u *P. boisei* potvrzuje obecnou tendenci robustních australopitéků k výrazné megadoncii a neproporčnímu zvětšování čelistí, zejména mandibuly.

I když existují mezi pokročilými robustními australopitéky zjevné podobnosti, a zřejmě i znaky svědčící o jejich příbuznosti, nacházíme mezi oběma skupinami také řadu rozdílů ve stavbě lebky, zejména její obličejové části, mandibuly i zubů (Conroy 1997, Grine 2007).

Někteří badatelé soudí, že to jsou znaky vzniklé v důsledku extrémní robusticity čelistí i premolárů a molárů, jiní se domnívají, že se jedná o znaky dokumentující možná i fylogenetické rozdíly mezi oběma druhy, tedy jejich paralelní vývoj v jižní, respektive ve východní Africe (Grine 2007). Druhá hypotéza se však dnes zdá méně pravděpodobná, i když je zřejmé, že se oba druhy robustních australopitéků se musely odštěpit již v raném pleistocénu v období mezi 2,6 až 2,3 milióny let a dále se vyvíjet v obou regionech nezávisle (Constantino, Wood 2007, Wood, Constantino 2007).

Mezi nejznámější naleziště hyperrobustních australopitéků patří ***Olduvai Gorge*** (Olduvaiská rokle) v Tanzanii, historicky první naleziště robustních australopitéků ve východní Africe, kde byl nalezen počátkem šedesátých let první robustní australopiték z východní Afriky, lebka **OH 5** (Louskáček – Nutcraker, Leakey 1959). Stáří této lokality se odhaduje na 1,8 – 1,7 milionu let. Jedinec **OH 80** je prvním nálezem zubů a malých fragmentů čelistí, humeru, radiu, ulny, femuru a tibie, tedy představuje první nález částečné kostry parantropa z východní Afriky. Morfologie a velikost jejích částí naznačují, že se jednalo o mimořádně robustního jedince, který byl datován na 1,34 mil. let (Domínguez-Rodrigo et al. 2013). Důležitý je i objev 1,4 milionu let staré čelisti z tanzanské lokality **Peninj** (Leakey, Leakey 1964).

Nejdůležitějším nalezištěm robustních australopitéků jsou však ***Koobi Fora*** a další lokality z východního i západního břehu jezera ***Turkana*** v Keni (i vzdálenějšího okolí), které poskytly stovky nálezů australopitéků druhu *A. boisei*. Jsou to například dobře zachovalé lebky **KNM ER – 405**, **KNM ER – 73** (obr. 32), **KNM ER – 13750** a **KNM ER – 23000** a částečně zachovalý skelet **KNM ER – 1500** (Constantino 2013). Skelet horní končetiny **KNM-ER 47000** lokality **Ileret** v Keni z období 1,51 až 1,53 milionů let je první relativně kompletní kostra ruky a horní končetiny *P. boisei* (Richmond et al. 2020). Skelet horní končetiny vykazuje kombinaci primitivních a odvozených znaků, ale celková stavba horní končetiny je podobná morfologii známé u australopitéků. Některé specifické, starobylé, morfologické znaky jsou zřetelné na lopatce, na relativně dlouhé a zakřivené loketní kosti, i na morfologii kostry ruky včetně zakřivení článků prstů. Morfologie této horní končetiny mohla odrážet i vyšší podíl stromové lokomoce, než je u robustních australopitéků běžné (Richmond et al. 2020). Stavba ruky prokazuje, že ruka byla biomechanicky vhodná k vytváření a používání kamenných nástrojů.

Důležité nálezy poskytly i lokality **Konso Gardula** (nejmladší spolehlivě datovaná lokalita jejíž stáří je odhadováno na 1,4 milionu let), kde žili robustní australopitéci sympatricky s *Homo erectus* (Suwa et al. 1997), dále pak **Omo** v Etiopii a **Malema** v republice Malawi (2,3 – 2,4 milionu let) (Constantino, Wood 2007, Wood et al. 1994, Wood, Constantino 2007).

Zvláštní význam má velmi dobře zachovalá lebka ze spodně pleistocenního naleziště **Konso Gardula** (**KGA-10**) stará 1,4 milionu let, která reprezentuje podle všeho nejmladší nález robustních australopitéků vůbec (Suwa et al, 1997). Z lokality **Konso** známe velké množství acheullenských nástrojů, jedny z nejstarších známých nástrojů tohoto typu, což je jedním z důležitých dokladů o tom, že robustní australopitéci žili nejméně půl miliónu let společně a mnohdy i sympatricky s lidským druhem *Homo erectus* (Fleagle 2013).

Naopak nález 2,3 milionu let staré části horní čelisti z malawské lokality **Malema** (**HPCR MC 911**) představuje zřejmě nejstarší nález druhu *A. boisei*, a možná i jakýsi záznam migračního mostu homininů mezi jižní a východní Afrikou (Kulmer et al. 1999).

Robustní australopitéci a adaptivní radiace homininů na konci pliocénu

Specializovaní robustní australopitéci byli po desetiletí považování za skupinu protikladnou „gracilním“ australopitékům, později pak raným formám rodu *Homo*, se kterými pravděpodobně žili mnoho set tisíc let sympatricky (Conroy 1997). Skutečnost však je mnohem složitější.

Prvním problémem je, že zřejmě existoval výrazný tvarový sexuální dimorfismus mezi samci a samicemi, což je mezi hominini poměrně neobvyklé a napovídá to o možném adolescentním spurtu samců, podobně jako u orangutanů (Vančata 2003 c).

Nemůžeme ani vyloučit existenci pro jiné *Hominini* netypické sociální organizace, kde by se mohl takový adolescentní spurt uplatnit. Jisté je, že největší rozdíl s lidoopy jako je orangutan a gorila by spočíval především v remodelaci morfologie lebky, zatímco u lidoopů je to remodelace dlouhých kostí a distribuce svalové, případně i tukové a vazivové hmoty, i když u samců goril dochází také k vytvoření výrazného sagitálního hřebenu (Vančata 2003 c).

Druhým problémem je „*Paranthropus“ aethiopicus* (Walker et al. 1986) jehož stavba lebky je velmi archaická a doslova v protikladu s „moderním“ vývojem čelistí a zubů, jak s megadoncií, tak, a to především, se zmenšením špičáků a řezáků. Tento druh má však také výrazný sagitální hřeben.

V posledních letech se stále častěji objevují nálezy raně pleistocenních australopitéků, kteří nejsou robustní, ale ani to nejsou typičtí zástupci rodu *Homo* (Antón, Kuzawa 2017). Mnozí z nich mají řadu znaků podobných rodu *Homo*. Do této skupiny patří i sporní zástupci raných forem rodu *Homo*, jako je **OH-62** nebo maxilla z Afaru **A. L. 666-1**. (Bobe, Leakey 2009).

Na konci nejstaršího období pleistocénu se pak okolo 1,9 milionu let objevují minimálně dva lidské druhy – velmi archaický a systematicky stále sporný *Homo habilis/rudolfensis* a pokročilejší, člověku mnohem příbuznější *Homo erectus/ergaster* (Fleagle 2013).

Každá z raně pleistocenních skupin homininů, předpokládaných zástupců rodu *Homo*, robustních i gracilních australopitéků, měla pravděpodobně jiné ekologické nároky, což potvrzuje například koexistence robustních australopitéků a nejstarších forem rodu *Homo* nebo specifické a neobvyklé adaptace skeletu u východoafrického *Australopithecus garhi* a jihoafrického druhu *Australopithecus sediba* (Kimbel 2009).

Tato systematická i ekologická různorodost homininů napovídá, že na konci pliocénu, kdy dochází ke změnám klimatu i ekosystémů, ve kterých hominini žili, došlo k adaptivní radiaci, která se projevila, stejně jako v případě předchozích adaptivních radiací homininů, vznikem několika odlišných forem homininů a formování prvních skutečně lidských druhů (Spoor et al. 2007, Vrba 2015).

„Gracilní“ australopitéci s některými znaky podobnými rodu Homo

Ve spodním pleistocénu se objevují některé nálezy, které v mnohém vybočují z „evolučního klišé“. Mají totiž některé znaky, které jsou velmi podobné člověku a jiné, které jsou zcela mimo variabilitu jak nejstarších lidských forem, tak robustních australopitéků. První ukázkou byl stále diskutovaný nález **OH-62** některými badateli pro jistotu „uklizený“ do dubiózního druhu *Australopithecus habilis* (Leakey et al. 1964).

Hlava lidská, tedy aspoň trochu, tělo australopitéčí. Ještě více matoucí je pak *Australopithecus garhi*, který má prodloužené dolní končetiny a extrémně (na hominina samozřejmě) dlouhé horní končetiny (Asfaw et al. 1999) (obr. 36). Badatelé se snažili najít jakékoliv člověku podobné znaky a takový nález interpretovat v evoluční linii rodu *Homo*, ale často bylo těžké takový krok zdůvodnit, protože vždy se nutně muselo přihlédnout k tomu, že tito hominini měli mnoho znaků blízkých australopitékům a nikoliv člověku, což se zjevně stalo v případě druhu *Kenyanthropus platyops* nebo druhu *Australopithecus garhi*.

Australopithecus garhi

Nejbližším příbuzným rodu *Homo* by podle některých dříve publikovaných názorů (Asfaw et al. 1999, De Heinzelin et al. 1999) mohl být *Australopithecus garhi* z východní Afriky (Obr. 41), druh australopitéka, který se od ostatních australopitéků výrazně odlišuje stavbou dolních končetin podobnou rodu *Homo* a dalšími vlastnostmi skeletu a chování (používání nástrojů k odřezávání masa od kostí). Nález pochází z vrstev **Hata beds, Middle Awash** v Etiopii starých zhruba 2,5 milionu let, tedy ze samého počátku pleistocénu. *Australopithecus garhi* měl ještě některé starobylé znaky na lebce, poměrně dlouhé čelisti a velké zuby třenové i stoličky (Asfaw et al. 1999, De Heinzelin et al. 1999).

Podle počítačové rekonstrukce měl ještě relativně malý mozek o objemu 450-500 cm^3. Porovnáme-li však tuto velikost mozku s velikostí mozku jiných podobně starých homininů, *P. aethiopicus* nebo *A. africanus*, pak by nás taková velikost mozku, i tak poněkud větší než u archaických homininů, neměla překva-

pit. Navíc, rekonstrukce není přesná a již poněkud vyšší hodnoty objemu mozku, tedy hodnoty okolo 500 cm^3 by byly již bez problému v rámci variability raných forem rodu *Homo* (D´Amore et al. 2001).

Tento druh zřejmě neměl vysokou postavu (asi 135–140 cm – Culotta 1999), i když z jediné kostry nelze usuzovat na variabilitu druhu, mohlo jít například o samici. Měl dlouhé stehenní kosti, a i dolní končetiny jako takové. Horní končetina naopak má některé starobylé znaky a je neobyčejně dlouhá, zejména humerus, ale i kosti předloktí (Asfaw et al. 1999). Morfologie humeru i jeho proporce jsou, na rozdíl od femuru, v některých znacích stále ještě podobné archaickým australopitékům.

Délka horní končetiny je na hranici rámce variability doposud popsaných fosilních homininů. Důvody pro takové prodloužení dolních i horních končetin jsou u homininů zcela ojedinělé (Harmon et al. 2013). Velikost mozku *A. garhi* a jeho variabilita je zatím těžko odhadnutelná, protože jde o jediný relativně zachovalý skelet, jehož lebka je v části mozkové velmi fragmentární a neúplné.

Australopithecus garhi byl jedním z prvních výrobců kamenných nástrojů (Semaw et al. 2003), i když kamenné nástroje nebyly nalezeny *in situ*, ale v identických vrstvách asi 10 km od této lokality (lokalita **Gona, Middle Awash**, Etiopie).

Používání kamenných nástrojů však bylo prokázáno trasologicky. Na několika stech kostí byly totiž nalezeny vrypy jasně svědčící o používání nástrojů. *A. garhi* byl tedy výrobcem kamenných nástrojů, kterými například prokazatelně odřezával maso od kostí (Semaw et al. 2003). Shrneme-li všechny pokročilé a starobylé znaky, vzniká otázka, jaké mohl mít tento druh australopitéků fylogenetické vztahy s ranými druhy rodu *Homo*, protože vlastně nevíme, zda dlouhé dolní končetiny a používání nástrojů má vůbec nějaký vztah k podobným charakteristikám známým u raných forem rodu *Homo*.

Australopithecus sediba

V roce 2010 popsán nový druh australopitéků *Australopithecus sediba* nalezený na jihoafrické lokalitě **Malapa** (Berger et al. 2010). V 1,98 milionu let starých sedimentech byly nalezeny zbytky několika jedinců, dva velmi dobře zachovalé fragmentární skelety a fragmenty skeletu několika dalších jedinců (Holliday et al. 2018). V současné době byly podrobně popsány dva částečně zachované skelety, skelet raného pubescenta MH-1 (věk odpovídá cca 12–13 let současného člověka) a skelet dospělé ženy MH-2 (Cameron et al. 2018) (Obr. 42).

Lebka je dobře zachovalá pouze u nedospělého jedince. Je poměrně gracilní, má převahu znaků typických pro australopitéky, ale také některé znaky blízké rodu *Homo* (Berger et al. 2010). Vzhledem k tomu, že se nejedná o dospělého jedince je nutno předpokládat, že některé typické znaky ještě nebudou plně rozvinuté (Cameron et al. 2018).

Lebka je natolik kompletní a zachovalá, že umožňuje poměrně přesnou počítačovou rekonstrukci výlitku mozkovny (Berger et al. 2010, Kibii et al. 2011) (obr. 42). Bohužel schází prakticky celá týlní oblast a pravá část lebky je málo zachovaná. Zuby jsou zachované pouze zčásti, lépe u nedospělého jedince. Řezáky a špičáky jsou velikostí i strukturou v zásadě podobné *A. africanus*. Premoláry a moláry jsou relativně velmi malé a mají směsici australopitéčích a člověku podobných znaků (Berger et al. 2010).

Mozek je sice malý, má asi 420 cm^3(Berger 2013), ale mnohé struktury prokazují reorganizaci mozku podobnou raným formám rodu *Homo*, změny mohou souviset se specifickými formami lokomoce, které je možno vidět na horní i dolní končetině. Specifické jsou také prominentní párové záhyby ve frontální oblasti mozku velmi podobné jako u *Homo floresiensis* (Berger 2013). Mozek má sice v zásadě velikost i obecnou stavbu typickou pro australopitéky, možná je o něco menší, než bychom u pokročilého australopitéka předpokládali (Hawks 2011), nicméně fronto-orbitální oblast vykazuje jasné znaky restrukturalizace mozku (Berger 2013). Navíc se jedná o poměrně malého jedince, takže relativní velikost mozku by měla být plně v rámci pokročilých australopitéků.

Kostra ruky (Obr. 43) má mozaiku některých dosti archaických znaků, zřejmě vhodných ke šplhání, a znaků člověku podobných, především palcovou partii a osvalení thenaru vhodné k přesnému úchopu díky vhodné opozici palce (precision grip) (Berger 2013), tedy rukou vhodných k výrobě technologicky pokročilejší kamenné kultury – oldovánu.

Pánev je velmi podobná pánvi lidské, nemá některé znaky typické pro morfologii běžnou pro jiné australopitéky (Berger 2013, Kibii et al. 2011) (Obr. 44). Podle znaků na pánvi je nedospělec zřejmě muž a dospělý jedinec žena (některé znaky by mohly naznačovat opakované porody). Kost kyčelní měla

člověku podobný tvar i mnohé další znaky, stydká kost však byla relativně dlouhá a morfologií podobná australopitékům. U nedospělého jedince je typicky lidské zesílení pánevní kosti (buttressing of pelvis – sloupovitá struktura zesilující pánev), u dospělé ženy tato struktura schází (Kibii et al. 2011).

Přes prokazatelně malý mozek nedospělce se zdá, že pánev ženského jedince byla schopna rodit fétus s větším obsahem mozkovny, než tomu bylo u ostatních druhů australopitéků. Krček femuru je, stejně jako u ostatních australopitéků, relativně dlouhý (Berger 2013). V celkové struktuře jsou obě pánve velmi podobné pánvi lidské. Existují dvě možnosti interpretace takové stavby pánve – buď se jedná o fylogenetickou příbuznost s rodem *Homo*, anebo se jedná o homoplasii – tedy analogické struktury pánve vznikly paralelně (Berger 2013).

Kostra nohy je spíše archaická (Obr. 45), kost patní má malý patní hrbol a řadu archaických znaků. Talus pak ukazuje na poměrně vysokou pohyblivost, signalizující lepší ohebnost nebo pružnost kostry nohy. Zároveň ale existují důkazy pro existenci člověku podobného ligamentum plantare, které je důležité pro stabilizaci střední části nohy – tedy existovalo něco jako primitivní nožní klenba, ale bez výrazné paty (Berger 2013) (obr. 45). Stavba hlezenního kloubu (obr. 45) je v podstatě lidská a nepřímo indikuje valgózní pozici femuru typickou pro rod *Homo*. Můžeme předpokládat i jakousi archaickou klenbu nožní. Kombinace stavby hlezenního kloubu a malého patního hrbolu je velmi neobvyklá (Berger 2013) a u žádného jiného hominina nebyla zatím popsána (u ardipitéka neznáme patní kost, ale oblast hlezenního kloubu má archaickou stavbu).

Analýzy ukazují, že při bipedii mohla být zátěž přenášena přes vnitřní hranu nohy, což by vysvětlovalo i existenci silného ligamenta plantare. Stavba nohy vypovídá o možném přizpůsobení na specifický bipední pohyb (biomechanicky zatím neobjasněný) i na případný pohyb ve stromech (Berger 2013). Protože některé znaky ruky *Australopithecus sediba* se zdají být naopak archaické a nevylučují retenci šplhání, pak by spolu s velmi zvláštní strukturou nohy – chůze ne přes patu, ale po palcové hraně chodidla, mohlo ukazovat na velmi specifickou kombinaci bipedie a šplhání. Tedy stavba nohy může být kompromisem k adaptaci využívání pozemních i stromových potravních zdrojů, využívání stromů jako součásti antipredační strategie atd (Berger 2013).

Takový způsob života jsme zčásti předpokládali pouze u některých archaických australopitéků, ale v žádném případě ne u pokročilých australopitéků, navíc s některými znaky blízkými nejstarším zástupcům rodu *Homo*.

V některých ohledech je stavba skeletu nohy *Australopithecus afarensis* bližší rodu *Homo,* než je skelet nohy *Australopithecus sediba* (Zipfel et al. 2011). Pokud by se to prokázalo, tak by podle všeho šlo o konvergentní vývoj u obou skupin (Berger 2013). V každém případě to ukazuje, že vývoj bipedie měl u *A. sediba* specifické biomechanické rysy (DaSilva et al. 2013, Holliday et a. 2018). Příklad morfologie postkraniálního skeletu tohoto druhu ukazuje, že energetická náročnost bipedie nemusela být jednoznačných selektivním faktorem v evoluci všech homininů obecně, protože rozhodující byla zřejmě její ekologická hodnota v prostředí, ve kterém ten či onen druh homininů dlouhodobě žil (Berger 2013).

Samozřejmě je velkou otázkou, nakolik je *Australopithecus sediba* fylogeneticky příbuzný rodu *Homo*. To, že je o něco starší než většina známých plně rozvinutých forem rodu *Homo* (*Homo erectus/ergaster*), a že na jeho skeletu nacházíme některé znaky podobné rodu *Homo* (Berger 2010), z něj předchůdce člověka rozhodně nedělá. Navíc směsice znaků, archaických, specializovaných a člověku podobných, ukazuje spíše na specializovaného hominina, než na předchůdce lidských forem (Berger 2013).

Dlouholetá diskuse o raných formách rodu *Homo* navíc ukazují, že mnozí předpokládaní zástupci rodu *Homo* buď do rodu *Homo* vůbec nepatří, anebo je nelze jednoznačně přiřadit k žádnému ze známých druhů rodu *Homo*. (Antón, Kuzawa 2017). V každém případě je nezbytná revize nálezů připisovaných raným formám rodu *Homo*, protože v některých případech by se mohlo jednat o samice australopitéků, tak jak se dá předpokládat z analýzy nálezů v Olduwai Gorge.

Zde vyvstává problém. Zdá se, že ani *Homo habilis/rudolfensis sensu stricto*, tedy ty nálezy, které jsou jasně lidské, nemusely být nutně v linii skutečných lidských druhů rodu *Homo* (tedy *H. erectus/ ergaster* atd. Fleagle 2013). Jaký je tedy význam nálezů *A. sediba* z Malapy?

Nepochybně nález dvou poměrně úplných skeletů je sám o sobě neobvyklý, ale velmi specifická kombinace znaků tohoto druhu australopitéka (Berger 2013) ukazuje na fylogeneticky důležitá fakta a potvrzuje některé dříve formulované evoluční hypotézy evoluce pokročilých homininů (Constantino, Wood 2007, Fleagle 2013, Wood, Constantino 2007, Obr. 47):

1. Na konci pliocénu a začátku pleistocénu (tj před cca 2,6 miliony let) došlo k významné adaptivní radiaci homininů, která vyústila ve vzniku minimálně čtyř různých skupin homininů – specializovaných robustních australopitéků, dříve nepředpokládané skupiny australopitéků s některými člověku podobnými znaky, skupinu *Homo habilis/rudolfensis* s některými znaky australopitéků a skupinu *Homo ergaster/erectus* – jedinou jasně lidskou skupinu (Obr. 46).

2. Vývoj bipedie byl daleko složitější a méně přímočarý a „účelový“, než se dříve soudilo. Energetická výhodnost bipedální lokomoce zřejmě nebyla rozhodujícím faktorem. Bipedální 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 bipedální lokomoce u některých druhů homininů slučitelná i s pravidelnějším využíváním stromů, mohlo to být výhodné jak potravně, tak i z hlediska ochrany před predátory.

3. Velikostní evoluce mozku sama o sobě nebyla tak důležitá, jako jeho restrukturalizace. *Australopithecus sediba* měl relativně malý mozek s některými strukturálními rysy podobnými relativně velmi malému *Homo floresiensis.* Relativně malý mozek však měl i *Homo ergaster* z gruzínského Dmanisi, takže se zdá, že menší velikost mozku pokročilých australopitéků nebo raných zástupců rodu *Homo* nebyla známkou evoluční „nevyspělosti“, respektive v raných fázích rodu *Homo* nebyl velký mozek evoluční prioritou.

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

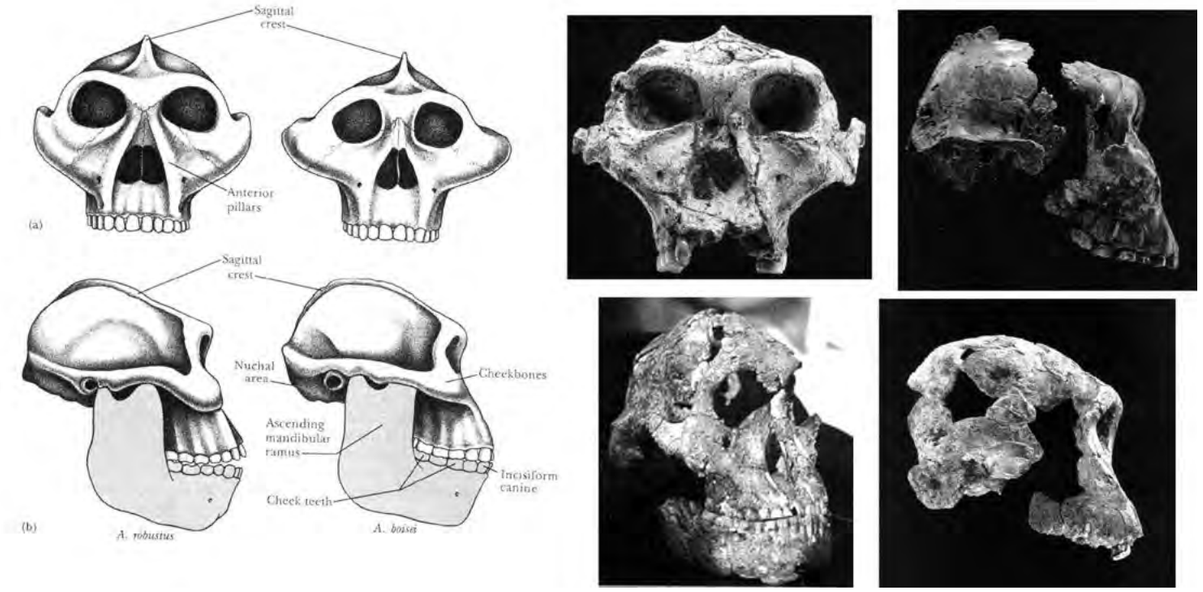
5. Vývoj ruky v eventuální souvislosti se zlepšováním jejích vlastností vhodných pro výrobu kamenných nástrojů, technologicky složitějších než u šimpanzů, nemusel nutně souviset s bezprostředním vymizením starobylých znaků ani eventuálními stromovými aktivitami. Takový vývoj byl typický zřejmě jen pro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

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

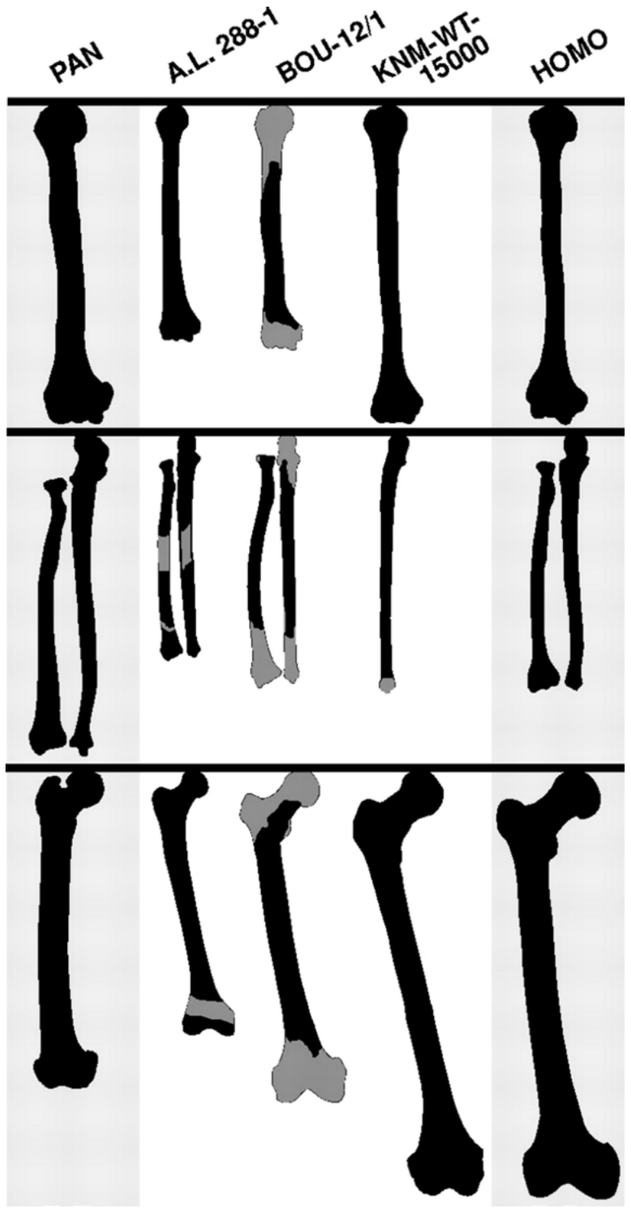
a) část nálezů připisovaných raným formám rodu *Homo* zřejmě představuje formy „gracilních“ australopitéků s přítomností různých člověku podobných znaků, a pouze některé z nich jsme identifikovali jako australopitéky – *Australopithecus sediba, Australopithecus garhi*, jiní pak byli sice původně zařazeni do rodu *Homo*, ale jejich systematické postavení je dlouhodobě předmětem vědecké diskuse,

b) Pokud skutečně existoval druh *Homo habilis*, pak do něj můžeme řadit pouze ty nálezy, které splňují kritéria rodu *Homo*, a to jak na zubech, lebce i na kostře trupu a končetin. Takové nálezy zatím nemáme k dispozici (Antón, Kuzawa 2017) a samotná lebka může být pro určení druhu značně problematická – viz diskuse v souvislosti s *Homo rudolfensis* (Bromage et al. 2008, Guimarães, Lorenzo 2015).

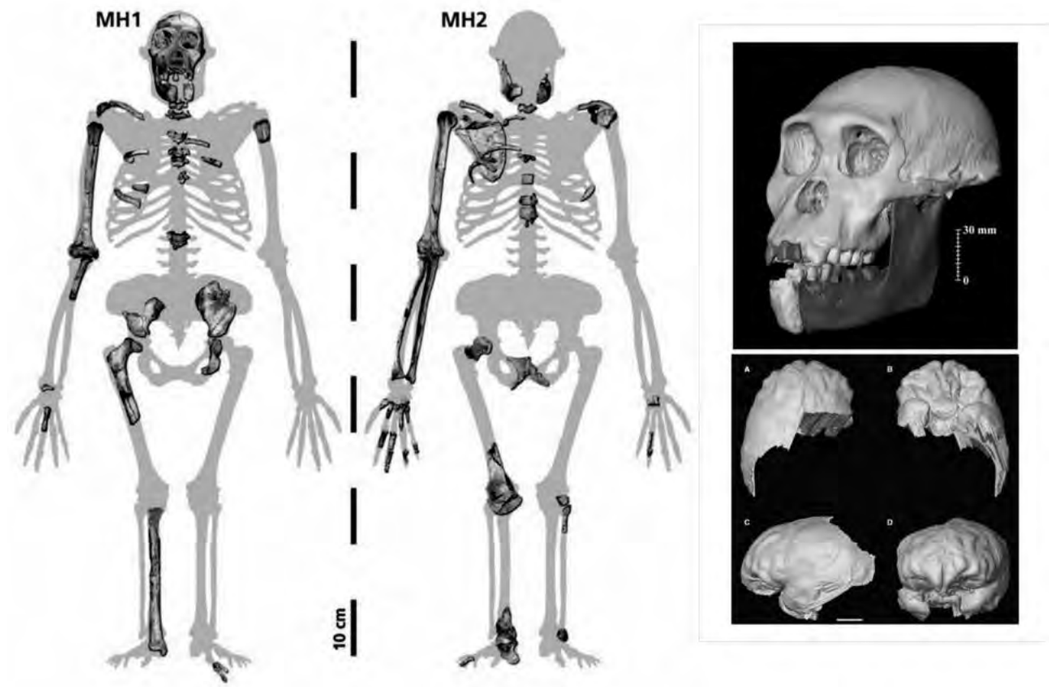
c) Pokud opravdu nálezy rodu *Homo sensu stricto* výrazně nepřekračují dva miliony let, jak prokazují současné analýzy, pak by se *Homo habilis* (*sensu stricto*), který je zpravidla datován pod 2 miliony let, vyvíjel paralelně s *Homo erectus/ergaster,* ergo naši předci vznikli nezávisle na linii *Homo habilis.* To znamená, že *Homo habilis/rudolfensis* nemusí být vůbec v přímém fylogenetickém vztahu k pokročilým lidským druhům (Antón, Kuzawa 2017, Constantino, Wood 2007, Fleagle 2013, Wood, Constantino 2007).



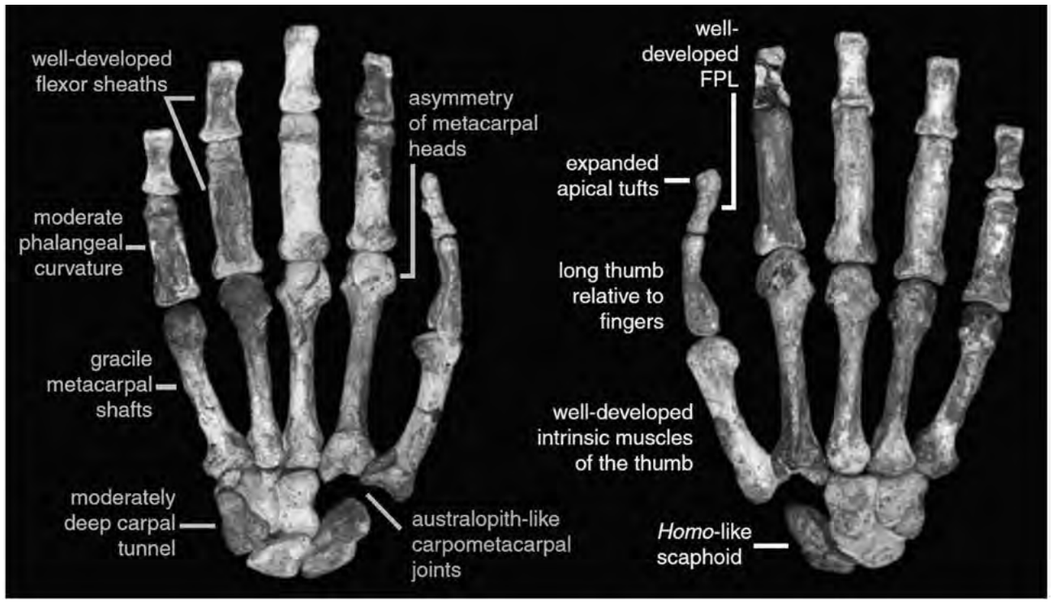
Obr. 40 - Vlevo: Srovnání dvou druhů robustních australopitéků – jihoafrického druhu Paranthropus robustus a východoafrického druhu Paranthropus boisei, někdy označovaného jako hyperrobustní australopitéci. Oba druhy si byly nepochybně podobné, ale P. boisei měl méně výrazné kostěné hřebeny a vertikální, plochý obličej, mohutnější čelisti a široké, mírně vpřed prominující jařmové oblouky, doslova obrovské stoličky (až 2 x 2 cm) a větší zuby třenové a řezákům podobné špičáky (© Vančata 2013). Vpravo: Lebka samce druhu Paranthropus robustus Sk 48 (vlevo nahoře) z jihoafrické lokality Swartkrans. Dobře patrné jsou typické znaky jako sagitální hřeben, široké jařmové oblouky, velký plochý obličej a mohutné čelisti (© Vančata 2013). Lebka DNH 7 (Euridice – vlevo dole) – lebka samice druhu Australopithecus robustus z naleziště Drimolen v jižní Africe. Byla nalezena spolu s mohutnou, téměř jistě samčí mandibulou DNH 8 (Orpheus). Tato lebka prokazuje, že samice robustních australopitéků totiž nemusely mít sagitální hřeben a byly mnohem menší než samci (archiv autora). Lebka samce Olduvai Hominid 5 – Louskáček (OH–5 - Nutcracker – vpravo nahoře) představuje vůbec první nález australopitéka (Paranthropus boisei) z východní Afriky. Tato samčí lebka, která sestává ze dvou oddělených částí a reprezentuje znaky typické pro hyperrobustní australopitéky – má nápadný sagitální hřeben, mírně vpřed přečnívající jařmové oblouky, plochý, téměř vertikální obličej a mohutné stoličky (© Vančata 2013). Lebka samice Paranthropus boisei KNM–ER 732 (vpravo dole) nalezená na lokalitě Koobi Fora na východním břehu jezera Turkana v Keni. Jedná se s největší pravděpodobností o lebku samice. Stejně jako Euridice (DNH–7) z jižní Afriky je tato lebka menší než samčí a nemá sagitální hřeben. Má však také poměrně plochý obličej (ale menší a méně vyčnívající jařmové oblouky) a mohutné stoličky (© Vančata 2013).



Obr. 41 - Humerus, radius, ulna a femur náležející druhu Australopithecus garhi (BOU-12/1). Jednotlivé kosti jsou schematicky porovnány s analogickými kostmi šimpanze (Pan), A. afarensis (Al 288), Homo ergaster (KNM-WT 15 000) a člověka. Ze schématu je patrné nápadné prodloužení femuru ve srovnání s archaickými australopitéky, ale také nápadně dlouhé kosti horní končetiny, které prokazují, že tento druh měl dlouhé nejen dolní, ale také horní končetiny (©Vančata 2013).



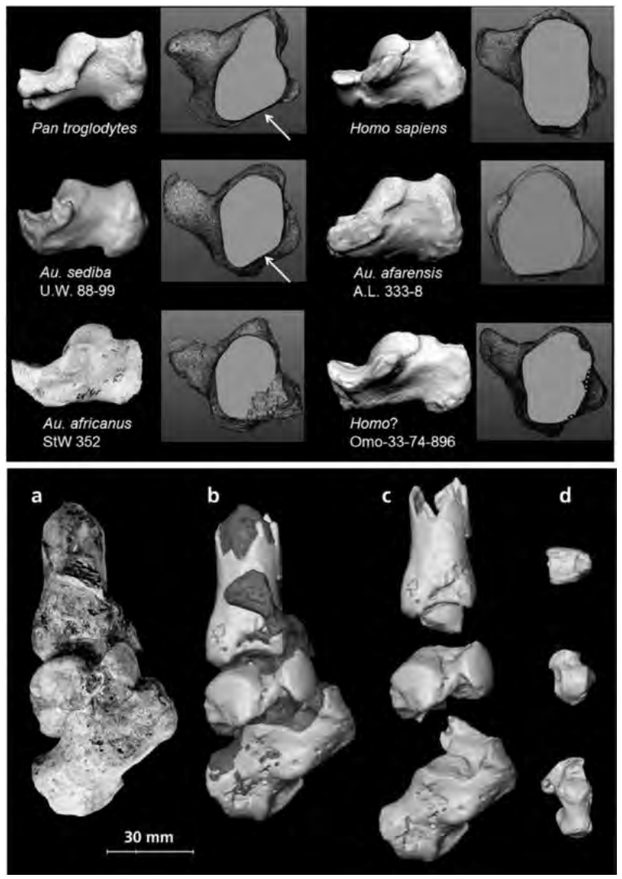
Obr. 42 - Dvě poměrně úplné kostry z naleziště Malapa – Sediba: Kostra dospělé samice MH2 (vpravo) a adolescentního samce MH1 (vlevo). Rekonstruovaná lebka dospělé samice MH 1 a HD CT virtuální výlitek přední části mozkovny (©Vančata 2013).



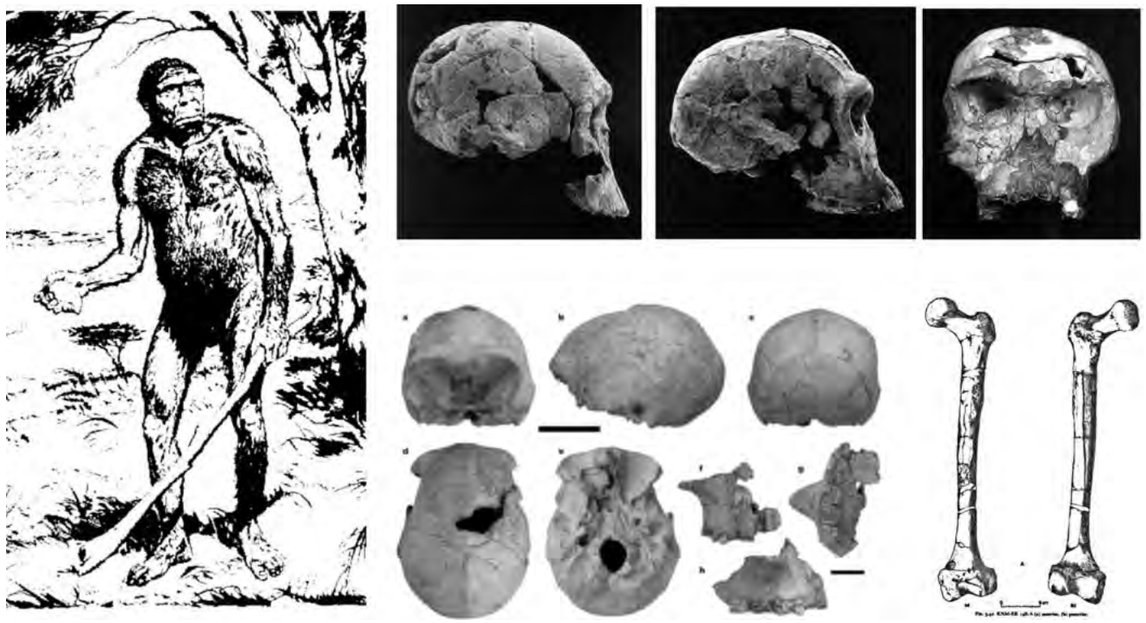
Obr. 43 -Skelet ruky A. sediba prokazuje jednak znaky pokročilé v oblasti skeletu palce a jednak znaky archaické, kosti karpální i kostra prstů 2–5 (©Vančata 2013).



Obr. 44 - Porovnání dvou rekonstruovaných pánví A. sediba – MH1 (vlevo) a MH2 (vpravo) – s pánví A. afarensis (Al 288 Lucy – uprostřed). Obě pánve A. sediba se velmi podobají pánvi rodu Homo, jsou relativně vysoké a přiměřeně široké, a jasně se liší od velmi široké pánve afarských australopitéků (©Vančata 2013).



Obr. 45 -A. sediba calcaneus MH2 (nahoře) s charakteristickou směsicí archaických a „moderních" znaků. Patní hrbol i kloubní plošky mají archaickou „šimpanzoidní" morfologii, ale je patrný „moderní" úpon pro ligamentum plantare. Jak talus MH2, tak distální tibie MH2 mají naopak velmi moderní charakter, a ukazuje na biomechanickou adaptaci podobnou moderním lidským formám (©Vančata 2013).



Obr. 46 - Rekonstrukce Homo habilis, podle akademického malíře Z. Buriana ve spolupráci s V. Mazákem (Mazák 1977), která představuje rekonstrukci jakéhosi archetypu rodu Homo s typicky lidskými proporcemi těla a končetin spolu s existencí kamenné industrie. Tomu odpovídají i ekologické parametry, jako je zvětšení velikosti postavy a teritoria, vyšší podíl živočišné potravy v potravním spektru spojený se zkracováním střev i absolutní, byť nevelké, zvětšování a restrukturalizace mozku. Homo habilis zřejmě nepředstavoval skutečně první lidskou formu, ale toto schéma platí i pro předka člověka jako Homo ergaster/erectus viz text (©Vančata 2013). Lebka KNM–ER 1470 (vlevo nahoře), která byla díky značné kapacitě mozkovny (775 cm3) okamžitě klasifikovaná jako lebka náležející zástupci raných forem rodu Homo (Homo habilis). Lebka nalezená v roce 1972 na lokalitě Koobi Fora je stará 1,8–1,9 milionu let. Nález byl v devadesátých letech minulého století přeřazen z druhu Homo habilis do nového druhu Homo rudolfensis. Důvodem byla zejména morfologie obličejového skeletu, který je nápadně plochý (diskutabilní znak – poznámka autora – Bromage et al. 2008, Guimarães, Lorenzo 2015), a morfologie premolárů, které mají tři kořeny (diskutabilní znak – poznámka autora). (©Vančata 2013). Lebka KNM–ER 1813 (nahoře uprostřed) je řazena do druhu Homo habilis. Na rozdíl od lebky KNM–ER 1470 má poměrně malý obsah mozkovny (mírně přesahuje 510 cm3), ale mnohem „lidštější" morfologii, zejména kostry obličeje. Zmíněné dvě lebky jsou často porovnávány jako rozdílné druhové typy, ale může jít i o mužskou a ženskou lebku (viz Tobias 1991) (©Vančata 2013). Lebka Olduwai Hominid 24 (OH 24 – Twigy – nahoře vpravo) byla objevena na lokalitě Olduvai Gorge (Olduvaiská rokle) v Tanzanii. Je považována za typovou lebku pro druh Homo habilis (nepředstavuje však holotyp). Lebka dospělce má obsah mozkovny asi 590–600 cm3. (©Vančata 2013). Femur KNM–ER 1481 (vpravo dole – vpravo) byl nalezen na stejné lokalitě jako lebka KNM–ER 1470 (vpravo dole – vlevo) a je stejně starý. Má velmi lidskou morfologii a je relativně dlouhý, zjevně delší než femur Australopithecus garhi. Má však na rozdíl od Homo ergaster/erectus tenčí kompaktu. Spolu s ním byly nalezeny také dvě části tibie, které mají typicky lidskou morfologii (©Vančata 2013). Částečně zachovalá lebka, kalva, KNM-ER 42700 (dole uprostřed) patří druhu Homo ergaster a částečně zachovaná maxila KNM-ER 42703 (dole uprostřed – vpravo dole) řazená do druhu Homo habilis. Oba nálezy pocházejí z keňské lokality Ileret. Lebka KNM-ER 42700 (Homo ergaster) má obsah mozkovny asi 700 cm3 a je stará asi 1,55 milionu let. Maxila KNM-ER 42703 (Homo habilis) je o něco mladší. Její stáří je 1,44 milionu let a je to vůbec nejmladší nález archaických forem rodu Homo (©Vančata 2013).

Vznik prvních zástupců rodu Homo

Vznik rodu Homo

Vznik rodu *Homo*, jako otázka prvopočátku lidského rodu, je od momentu, kdy si vědci tuto otázku pokládají, obklopen bouřlivými diskusemi (Antón, Kuzawa 2017, Constantino, Wood 2007, Fleagle 2013, Wood, Constantino 2007). A to jak debatami čistě teoretickými, tak debatami vedenými z hlediska jednotlivých vědních oborů, které se touto problematikou zabývají (Antón, Kuzawa 2017).

Nejčastější jsou diskuse paleoantropologické, které se zabývají konkrétními fosilními doklady o vzniku a fylogenezi člověka a jeho jednotlivých druhů, a nezřídka i samotnou definicí klíčových druhů člověka (Antón 2012, Antón et al. 2014, Antón, Middleton 2023, Bobe, Wood 2021, Collard, Wood 2015, Constantino, Wood 2007, Fleagle 2013, Kimbel, Rak 2017, Kimbel, Villmoare 2016, Wood, Constantino 2007).

Podle tradičních názorů byl nejpravděpodobnější model, ve kterém vznik a evoluce rodu *Homo* probíhaly ve dvou fázích (Antón 2012, Antón et al. 2014, Antón, Middleton 2023, Foley at al. 2016). Fáze raných forem rodu *Homo* (kam byl řazen například *Homo habilis*), která by měla mít přechodový charakter od australopitéků k rodu *Homo*, a fáze pokročilých forem rodu *Homo* (kam řadíme například druhy *Homo ergaster/erectus* a *Homo sapiens*), která již představuje evoluci člověka se všemi lidskými znaky, biologickými i kulturními (Antón, Middleton 2023, Conroy 1997, Fleagle 2013, Wolpoff 1999).

Podle toho, co ukazují výsledky současných výzkumů (Antón, Kuzawa 2017, Antón, Middleton 2023, Bobe, Wood 2021, Dunsworth, Walker 2002, Grine, Fleagle 2009, Vilmoare 2018) by bylo vhodnější za první fázi vývoje člověka považovat fázi *Homo erectus/ergaster* a za druhou fázi vývoj bezprostředně vedoucí k moderním formám rodu *Homo* (*Homo sapiens* a jeho evoluční formy). *Homo habilis* sensu lato se totiž podle současných poznatků vznikl a vyvíjel se paralelně s *Homo ergaster/erectus*, a tudíž nemohl být jeho předkem (Antón, Middleton 2023, Collard, Wood 2015, Constantino, Wood 2007, Fleagle 2013, Grine, Fleagle 2009, Wood, Constantino 2007).

Základním problémem řešení otázek vzniku lidského rodu je relevantní definice rodu *Homo* (srovnej Collard and Wood 2007, 2015), která by vyhovovala jak tomu, co známe u dnešního člověka, tak i těm nejstarším zástupcům rodu *Homo*, kteří nutně museli mít ještě mnoho archaických znaků po svých předchůdcích, které se u současného člověka nevyskytují a ani vyskytovat nemohou (Obr. 46).

Objektivně zásadním problémem definice rodu *Homo* je: 1) dichotomie mezi korektností definice, které by měla vycházet z výzkumu relativně kompletních skeletů v přijatelném archeologicko-paleontologickém kontextu, 2) a paleoantropologickou realitou, tedy fragmentárními neúplnými skelety často v problematickém archeologicko-paleontologickém kontextu.

Navíc samotná taxonomie takových fragmentárních nálezů je v mnoha ohledech problematická (Antón, Middleton 2023, Villmoare 2018).

Vzhledem k tomu, že fosilní pozůstatky raných forem rodu *Homo* jsou velmi neúplné a prakticky nemáme žádný průkazný nález alespoň částečně zachovalého skeletu jednoho jedince nějakého druhu raných forem rodu *Homo* typu *Homo habilis*, badatelé se soustředili především analýzy zubů a čelistí, a také výzkum několika relativně dobře zachovalých lebek. To dodnes působí velké komplikace při vytváření přesné a zároveň dostatečně obecné definice rodu *Homo* (Antón, Kuzawa 2017, Antón, Middleton 2023). Hlavní důvody jsou dva:

Zaprvé, neznáme dobře variabilitu skeletu, zejména zubů a čelistí, a ani přesnější základní parametry tělesné stavby a pohlavních rozdílů. Většina názorů je spekulativních a vychází z definice rodu *Homo* daného autora, či dané názorové školy (např Wolpoff 1999). To vedlo k situaci, kdy je, podle většiny odborníků, za rané formy rodu *Homo* považována celá škála homininů od evidentních australopitéků (například OH-62) až po pokročilejší formy náležející k druhu *Homo erectus* (Antón, Kuzawa 2017, Antón, Middleton 2023, Fleagle 2013, Villmoare 2018, Wolpoff 1999).

Zadruhé, diskuse se stále více soustředí na tzv. kladistické analýzy, které ovšem využívají přednostně kraniální materiál, a především zuby a čelisti (Grine, Fleagle 2009, Strait et al. 2015). Tím se ale definice rodu *Homo* zcela nepřípustně zjednodušuje. Nezanedbatelný je i s tím související fakt, totiž že nemáme přesnou představu, kolik bylo, a kolik reálně mohlo být, druhů raných forem rodu *Homo* a zda jsou tzv. rané formy rodu *Homo* skutečně monofyletické (Antón, Kuzawa 2017, Antón, Middleton 2023, Villmoare 2018). Tuto diskusi velmi citelně znovu rozvířily nálezy australopitéka ploskolícího (*Kenyanthropus platyops*), ale i současné revize statutu rodu *Homo* (Collard, Wood 2007, Strait et al. 2015) spojené s molekulární antropologií a kladistickými analýzami hominidů (Antón, Middleton 2023, Disotell 2015, Obr. 47).

Specialisté na fylogenezi primátů v poslední době stále více a důrazněji upozorňují, že zuby, které jsou nejčastěji používány pro systematiku hominidů, jsou ze všech zdrojů informací zdrojem nejméně přesným (Begun 2016). Výsledkem je pak obrovské množství nejrůznějších interpretací fylogeneze rodu *Homo* (Antón, Middleton 2023).

V podstatě se dnes všichni badatelé shodují, že v linii vedoucí k rodu *Homo*, pokud o ní má vůbec smysl hovořit před vznikem druhu *Homo ergaster/erectus*, se nutně musely objevit nové adaptace odlišné od australopitéků (Antón, Kuzawa 2017, Antón, Middleton 2023, Villmoare 2018). Mnozí autoři zdůrazňují zejména zvětšení postavy a prodloužení dolních končetin, zkrácení obličeje a přestavbu frontální a obličejové části lebky, zvětšení mozku, a také některé změny na čelistech a premolárech a molárech (Fleagle 2013, Tattersall 2022, Wood 2019, Obr. 46).

U raných forem rodu *Homo* by se měla objevit také systematická výroba kamenných nástrojů, což je jedna z mála vlastností, která je skutečně jednoznačně doložena fosilními doklady (Fleagle 2013). I když kamenné nástroje vyráběli i někteří australopitéci, jejich skutečně systematický a nenahodilý výskyt je možno pozorovat až u rodu *Homo* (Plummer et al. 2023, Semaw et al. 1997).

První zástupci raných homininů, kteří by mohli být spojováni s evolucí rodu *Homo*, se objevují zhruba před 2,8-2 miliony lety, avšak prakticky u žádného z těchto nálezů, kromě těch příslušících k *Homo ergaster/erectus*, nejsou v jakékoliv přímé fylogenetické příbuznosti s rodem *Homo* průkazné (Fleagle 2013, Tattersall 2022, Wood 2019). V problematice definice a hodnocení rodu *Homo* je podle současných poznatků vzít v úvahu, že v evoluci rodu *Homo* existovaly minimálně dvě nezávisle se vyvíjející linie – archaická *Homo habilis/rudolfensis* a modernímu člověku blízká *Homo ergaster/erectus*.

Raní zástupci rodu Homo – linie Homo habilis/rudolfensis

První potenciální zástupci rodu *Homo* se podle současných znalostí objevují po *A. garhi*, zhruba o 200 000 let později, tedy asi před 2,3 miliony let, tedy na přelomu pliocénu a pleistocénu (Antón et al. 2012, 2014). Nejstarší nálezy člověka pocházejí z východní Afriky, z naleziště ***Uraha*** **(Uh-501)** v Malawi a z lokality ***Hadar*** **(Al - 666)** v Etiopii. Podrobná morfologická analýza čelistí i zubů však ukazuje, že oba nálezy nemusí nutně reprezentovat rod *Homo*, ale spíše představují jinou formu homininů (Antón et al. 2012, 2014, Antón, Middleton 2023), možná jsou to australopitéci analogičtí jihoafrickému *A. sediba*. O něco později, před 2,1 – 1,7 miliony let se objevují nepochybní reprezentanti rodu *Homo* ve východní a jižní Africe (Baab et al. 2021, Spoor et al. 2007, Tattersall 2022). Ve východní Africe to již byli před 2,1 milionu let i zástupci *Homo ergaster/erectus* (Hammond et al. 2021, Mussi et al. 2023)

Vůbec nejstarší možný nález rodu *Homo*, nebo spíše blízkého příbuzného rodu *Homo*, by mohl representovat fragment mandibuly bez zubů z naleziště **Ledi-Geraru** Afar Regional State v Etiopii, jehož stáří je od 2.80 do 2.75 milionu let (Villmoare et al. 2015). Zdá se, že tento nález má kombinaci starobylých znaků typických pro archaické australopitéky a odvozených znaků, do jisté míry podobných rodu **Homo**. Vzhledem k fragmentárnosti a stáří nálezu je blízká příbuznost mandibuly z **Ledi-Geraru** k rodu *Homo* problematická.

Rané dobře definované formy rodu *Homo* se objevují až v období okolo 2 milionů let (Obr. 47). V časovém úseku od 2,1 do 1,7 milionu let se pak rané formy rodu *Homo* objevují společně s robustními australopitéky na řadě lokalit ve východní a jižní Africe (Antón et al. 2012, 2014). Mnohé z nich representují archaickou linii *Homo habilis/rudolfensis*.

Jsou to ve východní Africe například skelety a fragmenty skeletů z naleziště ***Koobi Fora*** v Keni (např. **KNM ER 1470, KNM ER 1813, KNM ER 1481, KNM ER 1472 -** Obr. 41), z ***Olduvai Gorge*** **(OH 13, OH 7)**, nový zásadně důležitý nález **OH 65**, v Tanzanii, z ***Omo*** (většinou nepříliš dobře zachovalé čelisti a zuby) v Etiopii a také z jihoafrické lokality ***Swartkrans*** (např. **Skw 71**) v jižní Africe (Antón et al. 2012, 2014).

Značně problematické jsou některé nálezy z Olduvaiské rokle jako **OH 24, OH 62** a **OH 8,** které vůbec nemusí vůbec reprezentovat rod *Homo*, ale mohou to být gracilní australopitéci nebo samice či subadultní jedinci robustních australopitéků (Obr. 46).

I když jsou okolo raných zástupců rodu *Homo* stále rozsáhlé diskuse, faktem je, že zástupci rodu *Homo,* u nichž byl nalezen skelet dolní končetiny, byli asi větší než australopitéci, možná i o deset nebo

i více centimetrů (Vančata 1993, 1994, 1996, 2005), a také měli poněkud větší mozek (D´Amore 2021, Tattersall 2023). Typická je i velká variabilita a mozaikovitost znaků nových, lidských, a starobylých znaků, které jsou podobné různým druhům australopitéků.

Nejstarší reprezentanti rodu *Homo* jsou předmětem detailních a nezřídka kontroverzních taxonomických diskusí (Conroy 1996, Wolpoff 1999, Wood, Collard 1999, atd.), a často i nepodložených spekulací. Kromě klasického druhu *Homo habilis* je vyčleňován minimálně ještě jeden další druh, *Homo rudolfensis*. Situace kolem *Homo habilis* je dnes velmi komplikovaná, nejen systematicky, ale také historicky (Grine, Fleagle 2009). První nálezy *Homo habilis*, které pocházely z **Olduvaiské rokle** v Tanzanii (Leakey et al. 1964), vzbudily ve své době obrovskou vlnu nadšení a také rozsáhlých, ne vždy souhlasných, diskusí (Wolpoff 1999). Dnes víme, že souběžně se s *Homo habilis/rudolfensis* vyvíjela člověku blízká linie *Homo ergaster/erectus*, jejíž první zástupci jsou dokonce starší než representanti *Homo habilis/rudolfensis*.

Diskuse o taxonomickém zařazení *Homo habilis* byly věcné a oprávněné, a někteří badatelé proto navrhovali změnit, i vzhledem k archaickým znakům *Homo habilis*, taxonomický status na *Australopithecus/Homo habilis* (Wolpoff 1999, Wood 1982, 2014), což však problém s fylogenetickým postavením *Homo habilis* nijak nevyřešilo.

Spolu s novými nálezy a hypotézami je dnes jasné, že tento lidský druh podle všeho nebyl druhem, který zahájil evoluci rodu *Homo sensu stricto*, a to bez ohledu na to, na jakém rodu se badatelé pro tento druh nakonec shodnou (Antón et al. 2012, 2914, Grine, Fleagle 2009, Prat 2022, Spoor et al. 2007, Antón, Middleton 2023, Kimbel, Villmoare 2016) (Obr. 46, 47).

Homo habilis

Fosilní materiál původně připisovaný druhu *Homo habilis* je z hlediska dnešních znalostí evoluce rodu *Homo* dosti problematický. V prvé řadě nálezy „*Homo habilis*“ z ***Olduvaiské rokle*** sestávají z větší části z nedospělých skeletů. Někteří jedinci mohli být v rané pubertě nebo i mladší. Nálezy připisované rodu *Homo* z tohoto naleziště mají mnohé odvozené člověku podobné znaky, například zvětšený mozek, ale také řadu znaků starobylých blízkých australopitékům (Tobias 2009).

Mezi nejdůležitější nálezy patří lebky a částečné skelety z **Olduvai Gorge** jako jsou **OH 7**, **OH 13** a **OH 16**, dále pak nálezy postkraniálního skeletu jako je kostra nohy (**OH 8, OH 10**) a končetin (**OH 35**). Velmi důležité jsou nálezy různě zachovaných skeletů z keňské lokality **Koobi Fora** (jezero Turkana) například lebky **KNM-ER 1805, KNM-ER 1813** (Obr. 46) a nálezy z jihoetiopského **Omo** jako jsou části lebek **L894-1** a **Omo 222-2744**.

Podle některých názorů je do tohoto druhu možné řadit i jihoafrický nález skeletu obličeje **Stw 53 (**Richmond, Wood 2000, Tobias 2009) z lokality **Sterkfontain**. Patrně nejmladším nálezem *Homo habilis* je 1,44 milionu let stará maxila **KNM-ER 42703** z naleziště **Ileret** v Keni, která naznačuje, že *Homo habilis* mohl žít sympatricky s pokročilejším *Homo erectus* (1,55 milionu let stará lebka *Homo erectus* **KNM-ER 42700**) (Spoor et al. 2007).

Interpretace nálezů z Olduvaiské rokle, nálezů velmi fragmentárních a poškozených, je krajně obtížná i dnes, v době třírozměrných počítačových rekonstrukcí. Dalším velkým problémem je i to, že někteří z jedinců z tohoto naleziště, původně řazených do druhu *Homo habilis*, jsou pravděpodobně australopitéci (přinejmenším OH 24 a OH 62) (Tobias 2009, Wolpoff 1999).

Evoluce rodu *Homo* je spojována se zvětšováním mozku jako důležitého faktoru evoluce homininů. Problém je ale v tom, že ke statisticky významnému zvětšování lidského mozku došlo až ve fázi těsně před samotným vnikem moderních forem *Homo sapiens* (Antón, Kuzawa 2017, D´Amore et al. 2001, Tattersall 2023), tedy u pokročilých forem archaického *Homo sapiens*, a nikoliv u raných forem rodu *Homo*. Mozek prvních zástupců rodu *Homo* byl zřejmě menší, než byly optimistické odhady velikosti, které byly prováděny koncem minulého století (D´Amore et al. 2001). Současné studie revidující velikost mozku raných hominidů ukazují, že v mnoha případech byly odhady až o 20 % větší, než je skutečnost (Bauer, Harvati 2015, Benazzi et al. 2014, Bromage et al. 2008, D´Amore et al. 2001, Neubauer et al. 2018, Tattersall 2023).

Někteří jedinci neodpovídali předpokladům pro kritéria předpokládaná u zástupců rodu *Homo*. Rekonstrukce jejich velikosti těla a proporcí končetin ukázala, že byli relativně malí s velmi starobylými znaky

na jejich postkraniálním skeletu, což je *ad definicio* vylučuje jako reprezentanty rodu *Homo* (Haeusler, McHenry 2004).

Zastavme se u velmi fragmentární, ale jediné relativně kompletní kostry **OH 62** (Olduvai Hominid 62, Johanson et al. 1987), která by teoreticky mohla representovat *Homo habilis* (*Australopithecus habilis*) a má z tohoto hlediska klíčový význam pro pochopení problému raných forem rodu *Homo*. Skelet **OH 62** (Luciina dcera) má velmi starobylý charakter postkraniálního skeletu, ne nepodobný v mnoha znacích, s výjimkou proximální části femuru, afarským australopitékům (Haeusler, McHenry 2004, Will, Stock 2015, Wood 2014).

Hlavním argumentem pro zařazení **OH 62** do druhu *Homo habilis* jsou zuby, a především morfologie horní čelisti podobné některým dalším nálezům z Olduvaiské rokle (Tobias 2009). Lidské charakteristiky kostry **OH-62**, zejména proporce vysloveně podobné samicím afarských australopitéků, byly v průběhu devadesátých let minulého století řadou badatelů přesvědčivě zpochybněny (Haeusler, McHenry 2004).

Hlavní argument, podobnost horní čelisti jihoafrickým zástupcům raných forem rodu *Homo*, utrpěl v poslední době také na věrohodnosti. Ukázalo se totiž, že tito jihoafričtí raní zástupci rodu *Homo* jsou ve skutečnosti velmi podobní gracilním australopitékům, ale jen málo rodu *Homo* (Wood 2014), nebo že se jedná o nový druh rodu *Homo*, *Homo gautengensis* (Curnoe 2010).

Tím se sice nález **OH-62** může stát holotypem nového druhu nebo dokonce i rodu homininů, ale jeho zařazení do rodu *Homo* nemá žádné skutečně podložené systematické odůvodnění (Tobias 2009, Wolpoff 1999, Wood 2014). Vadou na kráse ale je, že žádné taxonomické přesuny nemohou samy o sobě vyřešit problém, co vlastně patří nebo nepatří do raných forem rodu *Homo*.

Situaci ovšem zásadně změnil nález horní čelisti Olduvai Hominid 65 (**OH 65**), která prokazuje nejen lidský status druhu *Homo habilis* (Clark 2012), ale především ukazuje, že regionální variabilita raných forem rodu *Homo* byla značná, a proto je oprávněné řadit přinejmenším východoafrické formy (Blumenschine et al. 2003) do jediného druhu, *Homo habilis*. Tento téměř 1,9 milionu let starý nález homininů byl nalezen *in situ* s nástroji oldovánského typu a také s kostmi, které na sobě mají jasné stopy po odřezávání masa pomocí kamenných nástrojů (Frayer et al. 2016).

Homo rudolfensis

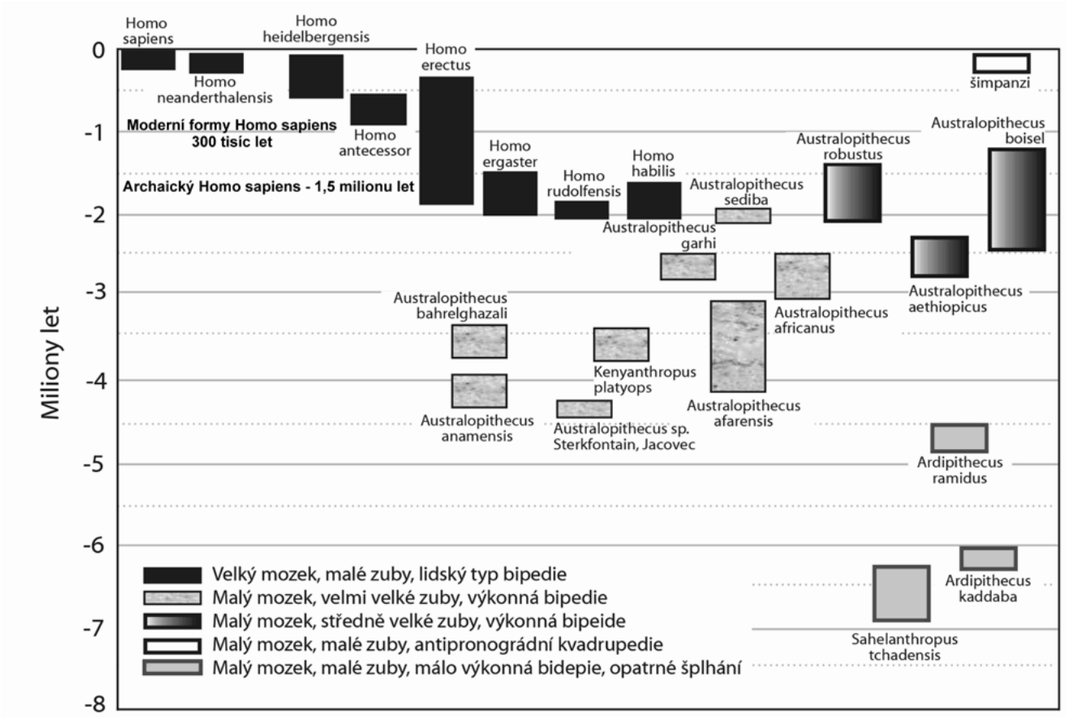
Původní názor na první ranou formu rodu *Homo*, *Homo habilis*, jakož i názory na vznik rodu *Homo*, podstatně zkomplikovaly nálezy možných raných zástupců rodu *Homo* z nalezišť na východním břehu jezera Turkana (lokalita ***Koobi Fora***) a jihoetiopského naleziště ***Omo***. Tyto lokality totiž poskytly fosilní zbytky homininů, které jsou ještě více enigmatické než nálezy z Olduvaiské rokle (Walker, Leakey 1978).

Například slavný nález lebky **KNM ER 1470** z **Koobi Fora,** *East Turkana*, holotyp druhu *Homo rudolfensis* (Alexeev 1986), představuje kombinaci znaků lidských, jako je relativně značně velký a relativně moderně strukturovaný mozek a tenké klenuté neurocranium (obr. 46), a znaků morfologie obličejového skeletu do jisté míry blízkých, podle některých badatelů, pokročilým australopitékům, a možná i některým starobylým australopitékům (*Kenyanthropus platyops*) (Fleagle 2013). Dnes víme, že rekonstrukce lebky **KNM ER 1470** byla nepřesná (Bromage et al. 2008) a v případě její morfologie se může jednat o nahodilou podobnost nebo i homoplasii.

Další lebky **KNM-ER 1590**, **KNM-ER 3732,** nebo nálezy z **Omo** – Omo **75-14**, jsou mnohem méně kompletní, takže diagnóza, respektive systematická revize, druhu *Homo rudolfensis* je velmi obtížná (Antón, Kuzawa 2017, Schwartz, Tattersall 2015). K tomuto druhu bývají řazeny i některé vysloveně člověku podobné části postkraniálního skeletu, například femur **KNM-ER 1472** a femur a tibie **KNM-ER 1481** (obr. 41) (Ward et al. 2015, Will, Stock 2015). Tyto kosti bohužel nebyly nalezeny *in situ* s lebkami nebo zuby a jejich morfologie je natolik moderní, že by mohly být částmi skeletu modernějších homininů, *Homo ergaster/erectus*. (Ward et al. 2015).

Podle některých autorů je pro *Homo rudolfensis* typická například plochá subnasální oblast maxily, celková plochost obličeje i tvar lícních kostí a některé znaky na stoličkách a třenových zubech (Fleagle 2013, Schrenk et al. 2015). Tito zástupci rodu *Homo*, často řazení do druhu *Homo rudolfensis*, byli navíc velcí a měli prodloužené dolní končetiny, které se proporcemi blížily modernějším formám rodu *Homo*. Stehenní kost je výrazně prodloužená a v mnoha znacích podobná člověku, i když v některých případech můžeme nalézt i znaky blízké pokročilým, zejména gracilním, australopitékům. Holenní kost je ale vysloveně moderní, typická pro rod *Homo* (Ward et al. 2015).

Podrobné analýzy však ukázaly, že rozdíly mezi těmito druhy raných forem rodu **Homo** nejsou až tak propastné, a navíc datování ukazuje, že *Homo rudolfensis* je v některých případech poněkud starší než tzv. *Homo habilis* (Blumenschine et al. 2003, Ferreira Guimarães, Lorenzo 2015, Tobias 2003). Řada znaků na zubech a splanchnocranium specifických pro *Homo rudolfensis* mohla vzniknout genetickými procesy typickými pro malé izolované populace (genetický drift, efekt zakladatele, atd). Tento názor potvrzuje právě již zmíněný nález **OH 65,** má totiž vedle znaků typických pro skupinu *Homo habilis* také znaky charakteristické pro skupinu *Homo rudolfensis* (Blumenschine et al. 2003, Tobias 2003).



Obr. 47 - Schéma fylogeneze hominidů zdůrazňující adaptivní radiace a velkou druhovou diverzitu v evoluci hominidů, tedy je vypracováno již v rámci nového nelineárního paradigmatu. Toto schéma vychází ze současných poznatků, tedy zahrnuje i A. sediba, ale nezahrnuje sporný druh archaických hominidů Orrorin tugenensis, jehož pozice ve fylogenezi subtribu Hominina je nejistá a interpretace nálezu jsou rozporuplné. (© Telecká, Vančata).

Kolik bylo druhů raných forem rodu Homo?

Na tomto místě je třeba zdůraznit, jak má být tato otázka správně položena. Stejně jako v evoluci jiných skupin primátů i v tomto případě existují kmenové skupiny rodu *Homo* (Stem groups), které jsou obtížně identifikovatelné vzhledem k malému množství a fragmentárnosti fosilního materiálu, a také chybějících přijatelných systematických kritérií, které by nám umožnily jednoznačně identifikovat nejstarší zástupce rodu Homo.

Jsou to například nálezy z Etiopie **LD 350-1** starý 2.8 my z Ledi-Geraru, Afar, **A.L. 666-1** Hadar, Etiopie datovaný na 2,33 milionu let a Uraha **UR 501** z Malawi datovaný na 2,4 milionu let (Antón, Kuzawa 2017, Schwartz, Tattersall 2015, Villmoare et al. 2015).

U vrcholových skupin nám přesnou identifikaci jednotlivých druhů komplikuje také fakt, že na stejných lokalitách (ale většinou v různě datovaných vrstvách), je *Homo rudolfensis* nalézán společně s jinými lidskými typy, obvykle popisovaným jako *Homo habilis* nebo *Homo ergaster/erectus*.

I když některé nálezy připisované druhu *H. habilis* z Keni a Etiopie podle všeho reprezentují, podobně jako v ***Olduvaiské rokli***, australopitéky, a ne rod *Homo*, zbytek nálezů nese charakteristiky typické pro rod

Homo. Mají však relativně menší mozek, moderněji stavěné čelní a týlní partie lebky a liší se také morfologií zubů. Mnohé další části lebek z jižní i východní Afriky pak představují ještě složitější mozaiku. Je vůbec nějaká možnost, jak tuto složitou situaci vyřešit?

Takové možnosti jsou v podstatě tři.

První z nich, relativně nejjednodušší a také nejproblematičtější, je přeřadit habiliny do rodu *Australopithecus*, nebo do nějakého nového rodu. Jednu z možností zvolil například Milford Wolpoff (1999), který habiliny nazval „člověku podobní australopitéci" a považuje je za druh *A. habilis*. Podobně i Bernard Wood (Wood, Collard 1999, Collard, Wood 2007) navíc zařadil oba druhy do rodu *Australopithecus – A. habilis* a *A. rudolfensis*. Tím se ale situace nijak nevyjasní, protože celou řadu nálezů habilinů je možno jednoznačně taxonomicky řadit do rodu *Homo*. Navíc archaické znaky na skeletu prvních zástupců rodu *Homo* lze oprávněně předpokládat, protože rod *Homo* nepochybně vznikl z nějakého druhu rodu *Australopithecus* v rámci stejné spodně pleistocéní adaptivní radiace jako gracilní australopitéci s lidskými znaky a robustní australopitéci.

Mnohé znaky tak mohly vzniknout paralelně, protože předci všech skupin byli nepochybně geneticky blízce příbuzní, jak prokazují některé společné znaky na chrupu i postkraniálním skeletu (řezáky, špičáky, morfologie pánve atd.) anebo jsou prostě homoplasie příbuzných druhů homininů. Pochopitelně je třeba vzít v úvahu co s nepochybnými zástupci rodu *Homo* (tedy *Homo ergaster/erectus*), kteří žili velmi pravděpodobně spolu s habiliny.

Druhou možností je, že dva typy raných zástupců rodu *Homo* zařadíme do dvou druhů, protože rozdíly mezi oběma typy by mohli představovat dva druhy. Otázka však zní, které dva druhy to mají být. *Homo habilis* a *Homo rudolfensis*? Ale tento přístup je *de facto* irelevantní, protože nepochybní zástupci rodu *Homo* žili velmi pravděpodobně spolu s habiliny, a kolik jich bylo druhů není z hlediska evoluce rodu *Homo* nijak zásadní otázka (Spoor et al. 2007).

Prvním problémem je, že většina jedinců řazených do *Homo rudolfensis* je datováním starších než těch zpravidla zařazovaných do druhu *Homo habilis*. V tomto ohledu lze předpokládat více starobylých znaků u nepochybně staršího druhu *Homo rudolfensis,* takže archaičtější morfologie nijak nepřekvapuje, ať už by se jednalo o validní druh nebo jen archaičtější poddruh *Homo habilis* (Antón, Kuzawa 2017, Antón, Middleton 2023, Schwartz, Tattersall 2015, Villmoare et al. 2015).

Druhým problémem pak je, že pohlavní rozdíly u *Homo habilis* a *Homo rudolfensis*, jsou-li analyzovány odděleně, jsou výrazně menší než u australopitéků nebo u *Homo erectus*, a dokonce menší než u *Homo sapiens* (Antón 2012, Ferreira Guimarães, Lorenzo 2015, Vančata 1996). Kromě toho by muži *Homo habilis* byli vesměs velmi malí s minimální variabilitou. Tyto dva argumenty staví celou hypotézu do velmi problematického světla a ukazují, jak velmi málo zatím víme o variabilitě a pohlavních rozdílech lebky, zubů i postkraniálního skeletu nejstarších zástupců rodu *Homo*.

Třetí možností je, že se jedná o jeden polytypický druh, *Homo habilis*, s obdobným pohlavním dimorfismem jako měli australopitéci, a který žil, podobně jako robustní australopitéci, společně s druhem *Homo erectus/ergaster*. Tomu nasvědčuje fakt, že rozdíly ve stáří nálezů, nebudeme-li počítat ty nejstarší problematické nálezy, jsou poměrně malé (Schrenk et al. 2015, Spoor et al. 2007). Ani tato hypotéza však není bez problémů. Rozdíly mezi hypotetickými muži a ženami *Homo habilis* jsou nejen velikostní, ale i tvarové a kvalitativní (například rozdílný charakter kořenů zubů a korunek), a že obdobný typ pohlavních rozdílů se u žijících hominidů nevyskytuje (Antón 2012, Ferreira Guimarães, Lorenzo 2015, Leakey et al. 2012). Tyto rozdíly mezi pohlavími jsou však, vzhledem k některým významným rozdílům na zubech a splanchnocraniu, na hranici přijatelnosti této hypotézy, ale ani jí nevylučují.

Je třeba upozornit, že holotyp *Homo rudolfensis* s plochým obličejem podobným australopitekům má velmi poškozené, téměř chybějící zuby a také poškozenou horní čelist a podle nových výzkumů jsou znaky považované za typické pro *Homo rudolfensis* velmi diskutabilní (Bromage et al. 2008, Ferreira Guimarães, Lorenzo 2015).

Podobně i další často diskutovaný nález Homo habilis, **OH 62**, má kraniální partie silně poškozené a jeho kostra postkraniální je ve většině znaků podobná australopitékům. Naopak všechny nálezy postkraniálního skeletu, které by mohly náležet k druhu *Homo rudolfensis* (obr. 41), jsou jasně odlišné od australopitéků, jsou velmi moderní. Zde se nabízí i kontroverzní otázka, totiž zda lebky nepatří druhu

Homo habilis a postkraniální skelet nereprezentuje nejstarší formy *Homo ergaster/erectus*. To není zdaleka vyloučené, když máme kraniální materiál prokazující paralelní vývoj obou druhů rodu *Homo* (Leakey et al. 2012, Ward et al. 2015).

Důkazy pro existenci polytypického druhu Homo habilis

Mnohé z těchto do této doby obtížně vysvětlitelných problémů vyjasňuje objev lebky **OH 65**, která vykazuje vlastnosti obou druhů habilinů, a také srovnávací analýzy dostatečně úplných nálezu obou druhů habilinů.

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

Pro ověření výše zmíněných hypotéz budeme muset vyčkat, než budeme mít dostatečné množství informací. Také bude naprosto nezbytné provést důkladnou a kritickou revizi všech nálezů z tohoto období, která nám umožní lépe vymezit nálezy náležející k rodu *Homo* a nálezy, které je nutno zařadit do rodu *Australopithecus* nebo jiného rodu homininů. Pak budeme moci skutečně pochopit druhové vlastnosti, variabilitu i pohlavní rozdíly u raných forem rodu *Homo* a také odlišnosti, které existovaly mezi rodem *Homo* a australopitéky. Nicméně analýzy **OH 65** i **KNM-ER 1470** a **KNM-ER 1813** a ukazují, že koncepce jednoho polytypického druhu *Homo habilis* je zřejmě v současné době hypotézou nejlépe podloženou – fosilními nálezy i teoreticky.

Neméně důležité jsou i jisté podobnosti raných forem *Homo ergaster* a *Homo habilis* (**Dmanisi**, **KNM ER 42700** a další - Lordkipanidze et al. 2005, 2006, 2007, 2013), které prokazují, že některé z populací dříve řazených *Homo habilis/ rudolfensis* (zejména části postkraniálního skeletu) by mohly teoreticky představovat předky modernějších lidských forem (druhu *Homo ergaster*), ale i tyto populace prokazují značnou morfologickou variabilitu (Antón, Kuzawa 2017, Antón, Middleton 2023), a navíc nálezy *Homo erectus/ergaster* jsou starší než nálezy *Homo habilis*.

Problémem je, že postkraniální skelet by mohl náležet jedincům druhu *Homo erectus/ ergaster* a pak je to spíše otázkou variability této skupiny a nikoliv důkazem, že *Homo habilis* byl předkem *Homo ergaster*. Rovněž velké stáří nálezů modernějších forem člověka svědčí o nepravděpodobnosti této hypotézy (Antón 2012, Antón, Kuzawa 2017). Vše tedy nasvědčuje tomu, že *Homo erectus* vznikl zřejmě až z *Homo ergaster*, tedy starobylých „erektoidních" forem, a nikoliv z raných zástupců rodu *Homo* typu *Homo habilis*. Nejstarší formy této skutečně lidské skupiny *Homo ergaster/erectus* zřejmě vznikly současně jako skupina *Homo habilis/rudolfensis*, tedy vývoj obou skupin homininů přiřaditelných k rodu *Homo* byl ve skutečnosti paralelní (Antón 2012, Antón, Middleton 2023, Fleagle 2013).

Vznik a evoluce Homo ergaster/erectus – cesta k Homo sapiens

Shrneme-li dosavadní poznatky, není zatím jasné, kolik bylo vlastně druhů raných forem rodu *Homo*, a ani to, zda je skutečně správné řadit rané formy rodu *Homo* již do rodu ***Homo*** *sensu stricto*. V každém případě skupinu homininů (australopitéků??) bezprostředně předcházející nepochybné zástupce rodu *Homo*, člověka vzpřímeného, *Homo ergaster/erectus,* ve skutečnosti neznáme. Dá se oprávněně předpokládat, že člověk *Homo ergaster/erectus* nemusel vzniknout až v na konci spodního pleistocénu, ale mohl vzniknout již na počátku pleistocénu, někdy v období mezi 2,6–2,0 miliony let (Antón 2012, Fleagle 2013. Grine, Fleagle 2009).

Ve většině znaků byl *Homo ergaster/erectus* poměrně blízký druhu *Homo sapiens*, a to jak ve stavbě těla, délce a proporcích končetin, tak ve stavbě pánve a základní stavbě lebky (Antón, Middleton 2023, Fleagle 2013). *Homo ergaster/ erectus* byl podle všeho větší než *Homo habilis*, podle dosavadních nálezů skeletu končetin afrických populací mohli někteří muži dosahovat výšky okolo 180 cm, ale byli současně štíhlí (Baab 2015, Fleagle 2013, Schrenk et al. 2015, Tattersall 2015). Tyto charakteristiky ale neplatí pro mimoafrické populace, například populace z gruzínského Dmanisi, které byly relativně menší a robustnější (Lordkipanidze et al. 2007).

Podle všeho byla stavba těla i proporce pokročilých forem rodu *Homo*, stejně variabilní jako jsou u současných lidských populací. Nálezy dvou skeletů z Dmanisi ukazují, že v některých regionech mohla být stavba těla a proporce výrazně jiné než u populací afrických (Gabunia et al. 2002, Lordkipanidze et al. 2007, Tattersall 2015).

Některé archaické znaky, třeba relativně malý mozek s kapacitou v průměru od 600 do 1200 cm^3 a mnohé znaky na lebce jsou pochopitelné a vyplývají z fylogenetické pozice člověka vzpřímeného (Antón, Middleton 2023, Baab 2015, Tattersall 2015). Je to nejstarší skutečný člověk.

Od samého počátku vyráběl *Homo ergaster/erectus* kamenné nástroje, které měly v mnoha aspktech vyspělejší technologii opracování kamene, vedle oldovánu se objevuje i modernější acheuléenská technologie. Jednoznačně je lepší výběrem kamenného materiálu ve srovnání s nástroji raných hominidů (Conroy 1997, Fleagle 2013, Tennie 2023, Wolpoff 1999), možná i včetně nástrojů produkovaných *Homo habilis*. Podle všeho měl člověk vzpřímený sběračsko-lovecký způsob života. *Homo erectus/ergaster* zřejmě nebyl lovec *sensu stricto*, ale spíše byl příležitostným lovcem menších a mladých zvířat a mrchožrout. Zdá se tedy, že se jeho způsob života podobal do jisté míry lesostepním šimpanzům.

Pro některé badatele, například Milforda Wolpoffa nebo Jana Jelínka (Wolpoff 1999), byly rozdíly mezi pokročilými druhy rodu *Homo* natolik zanedbatelné, že tito badatelé považovali druh *Homo erectus sensu lato* (tedy různé formy prvních nepochybných zástupců rodu *Homo*), a samozřejmě také mladší lidské druhy, za velmi starobylou formu našeho lidského druhu *Homo sapiens* (Wolpoff 1999). Tento názor je sice poněkud extrémní a *Homo ergaster/erectus* se od *Homo sapiens* v mnohém lišil (Antón, Middleton 2023), ale současné genetické výzkumy prokázaly, že archaický *Homo sapiens* vznikl minimálně před 1,5 milionem let (Welker et al. 2020) což názory Milforda Wolpoffa a Jana Jelínka od jisté míry potvrzuje.

Existuje celá řada znaků na lebce i zubech, které *Homo ergaster/erectus* odlišují od *Homo sapiens*. Jsou to například velmi starobylé znaky *Homo ergaster* (Tattersall 2015), včetně archaické kamenné technologie pokročilého oldovánu nebo starobylého acheuléenu, která se v některých příliš nelišila od technologie nástrojů vyráběných *Homo habilis/rudolfensis*.

Dalším důležitým a velmi sporným bodem pro status *Homo sapiens* sensu Wolpoff (1999) je izolovaná a značně konzervativní evoluce *Homo erectus* v Asii na východ od Mőviovy linie, a to jak evoluce morfologické včetně jen mírného zvětšování mozku, tak vývoje technologie kamenných nástrojů (Baab 2015).

I když přístup Wolpoffa, Jelínka a Thorna byl v osmdesátých letech katalyzátorem velmi plodné vědecké diskuse, valná většina badatelů považuje tuto hypotézu v původní podobě za neudržitelnou (Antón, Middleton 2023).

Hominizační proces

Definice hominizačního procesu a problematika jeho interpretace

Podle většiny názorů byl člověk, v dnešním pojetí různé formy rodu Homo, výsledkem hominizačního procesu. Hominizace, byla původně chápaná jako proces polidštění lidoopů. Ve skutečnosti jde o proces specifických změn v evoluci čeledi *Hominidae* (**fosilní i velcí lidoopi** – *např. dryopitéci, grekopitéci, orangutani, gorily, šimpanzi* a **lidé**), který předcházel, podmiňoval a rozvíjel znaky typické pro fylogenetickou linii vedoucí od miocenních hominidních lidoopů k lidoopům současným a k modernímu člověku, přesněji k archaickému *Homo sapiens*. Jedná se o komplexní evoluční proces, který nutně zahrnuje aspekty biologické, a to od genetických až po somatické aspekty, dále pak otázky chování, ekologie, sociální struktury i kultury v širokém slova smyslu.

Chápání významu, struktury a faktorů hominizačního procesu je velmi široké a jeho pojetí se v jednotlivých vědních antropologických, evolučních i sociálně vědních a historických oborech je značně odlišné. Zvláště výrazné jsou rozdíly mezi biology a badateli z oblasti sociálních a historických věd. Navíc různí badatelé ze stejného oboru zdůrazňují obvykle jen některé z faktorů hominizačního procesu a jiné prakticky opomíjejí. V současné době dochází ke sbližování názorů různých biologických i sociálně vědních disciplín, a to zejména rozvojem molekulární antropologie, etologie primátů a člověka, sociobiologie, a i dalších oborů jako jsou neurovědy (srov. Soukup 2011, Vančata 2002, 2003, 2012, 2017). Na analýze

tohoto procesu se výrazně podílejí i některé další obory jako je archeologie a psychologie, zejména ty jejich oblasti, které soustavněji využívají biologické a paleobiologické vědní obory.

V tomto ohledu je třeba zdůraznit velký a pozitivní vliv moderní srovnávací a kognitivní psychologie, které pomáhají objasňovat řadu jevů a mechanismů umožňujících hlubší pochopení hominizačního procesu a jeho příčin a faktorů, které jej ovlivňovaly. Podobně se na hlubším pochopení hominizačního procesu podílí i paleolitická archeologie, která pomáhá, mimo jiné, objasňovat i paleoekologické problémy evoluce homininů, a zejména ekologii rodu *Homo*.

Člověk je však druhem primátů s některými zcela unikátními vlastnostmi a musí být chápán přísně jako tvor biosociální, u něhož měla kultura, ať už materiální nebo sociální, vždy velký adaptivní význam. To prokazují nálezy nástrojů a jejich používání u všech homininů od spodního pleistocénu.

Právě integrální pojetí hominizačního procesu je klíčové pro pochopení hominizace jako fenoménu evoluce hominidů. Procesu, kde morfologické změny jsou stejně důležité jako změny genetické či fyziologické, a kde změny v materiální kultuře a jejím používání nepochybně indikují změny v chování a sociální organizaci, a nakonec i v biologických a reprodukčních vlastnostech dané populace.

Mnozí paleoantropologové jsou velmi skeptičtí v souvislosti s rekonstrukcemi, pro které neexistují tzv. přímé doklady, tedy fosilní doklady o morfologii a životním prostředí daného druhu. Výjimkou byla, a stále je, srovnávací morfologie primátů, a dnes i etologie a neurobiologie primátů. Ale i to má své problémy, protože někteří paleoantropologové jsou málo objektivní, důslední a kritičtí a hledají analogie mezi fosilními a žijícími primáty bez ohledu na fakt, zda je taková analogie korektní a reálná.

V mnoha případech jsou u autorů hypotéz o hominizačním procesu znalosti o žijících primátech buď dosti povrchní, nebo se omezují na jeden speciální problém, například srovnávací morfologii určitých částí skeletu apod (Fleagle 2013). V některých případech nekriticky přebírají poznatky z ještě nedokončených výzkumů, nebo příliš specializovaných studií.

Výjimkou nejsou ani výsledky pilotních studií, které se později nepotvrdily, nebo v nich výzkumné týmy z různých důvodů dále nepokračovali. Použití takových výsledků je evidentně vědecky nekorektní a zavádějící. V důsledku toho se objevila v průběhu posledních šedesáti let řada modelů hominizačního procesu, které buď vycházejí z osamoceného a problematického aspektu hominizace, anebo jsou to modely zjevně nedůsledné a často i nekompetentní a nelogické (Begun 2016, Wood 2019, Tattersall 2022).

Moderní komplexní pojetí hominizačního procesu

V současné době se objevuje, také díky stále důsledné týmové práci v oblasti evoluční antropologie, více a více komplexně pojímaných hypotéz, které se pokoušejí vysvětlit hominizační proces, jeho podstatu a hlavní faktory, které jej ovlivňovaly.

Většina badatelů se dnes shoduje na tom, že klíčovým momentem hominizačního procesu, jeho spouštěcím mechanismem byl vznik lidské bipedie, který podle všeho zásadně změnil nejen vlastnosti lidského těla a lidské reprodukce, ale také chování homininů a jejich sociální struktury (Begun 2016, Fleagle 2013, Wood 2019, Tattersall 2022). Také vytvořil předpoklady k progresivnímu vývoji velikosti a struktury mozku a nástrojové činnosti, která tím mohla získat výrazný adaptivní charakter.

Zde hrají velmi důležitou roli také poznatky paleontologické, paleoklimatologické a paleobiogeografické, které umožňují zasadit danou etapu hominizačního procesu do konkrétního a evolučně i ekologicky definovatelného rámce. Velmi významné jsou také poznatky biomechanické, genetické, vývojové a fyziologické a také paleoekologické, které umožňují zpřesnit definici a vymezení možných mechanismů, které umožnily vznik a vývoj bipedie a příslušných částí regulačního systému, jak mozku, tak i fyziologických mechanismů.

Z pohledu přestavby těla homininů po vzniku efektivní bipedální lokomoce byly nepochybně důležité i změny ve schopnosti termoregulace (Hora et al. 2020, 2021). I když tyto změny možná vznikly jako „vedlejší fyziologický produkt“ vzpřímené postavy a změn ve struktuře dvojnohého těla, záhy zřejmě získaly rozhodující adaptivní význam.

Efektivní termoregulace, která nepochybně zahrnovala i odpovídající chování, totiž umožňovala prvním homininům aktivitu v době, kdy většina potravních konkurentů i predátorů byla málo aktivních. Zahrnovalo to aktivní vyhledávání stínu, protože jim v případě dlouhodobějšího pohybu na slunci hrozilo přehřátí. Navíc vzpřímená postava znamenala relativní zmenšení povrchu těla. Tyto adaptace jim umožňovaly se efektivněji vyhýbat ekologickému risku a plně rozvinout typickou hominidní všežravost, kterou známe například u současných šimpanzů: To pak vedlo k efektivnějšímu a bezpečnějšímu využívání ekosystémů, jak z hlediska potravní, tak i antipredační strategie.

Dovolilo to pak rozvinout schopnosti výroby a efektivního používání i výroby nástrojů a rozvíjení komunikace. V důsledku to umožňovalo strukturální přestavbu hominidního mozku a rozvoje výkonné paměti, analytického myšlení, schopnosti učení a integrace získaných poznatků. Restrukturalizace mozku a rozvoj jeho kognitivních funkcí byly výhodné jak z hlediska získávání potravy, vyhýbání se predátorům a ekologickému riziku, a tak i schopností rychle a efektivně se učit. To bylo zřejmě největší výhodou archaických homininů, protože bez těchto vlastností a schopností by se možnosti jejich přežití blížily nule.

A tak se mohli nejstarší předci člověka, první lidští hominini, postupně ekologicky diferencovat od svých nejbližších příbuzných, předků šimpanzů. Hominini tak postupně ovládli novou ekologickou niku, ve které se u archaických homininů začínala uplatňovat málo efektivní bipedie spojená s pohybem ve stromech.

U jejich daleko pokročilejších příbuzných archaických homininů, bipedálních australopitéků, se objevují důležité nové adaptace jako byla dvojnohá výkonná lokomoce a výkonná termoregulace umožňující fyziologicky přijatelný pohyb i na přímém slunci v době nejvyšších teplot rozhodujícími ekologickými parametry. Stabilizuje se změna vnitřního uspořádání orgánů, která zahrnovala více živočišných bílkovin, rychlejší trávení, a u pozdějších homininů i úpravy jídla.

Velmi důležité se stalo také používání nástrojů, které se u australopitéků stává materiální kulturou v pravém slova smyslu s klíčovým významem pro přežití prvních homininů, přinejmenším v určitých sezónách roku, například v období sucha, které jim umožnovalo získávat potravu jako je maso z mršin nebo hlízy a jiné podzemní části rostlin.

Pro vznik a vývoj hominidů měly nepochybně velký význam i faktory ekologické, které vyplývaly z toho, že na rozdíl od šimpanzů obývali hominini spíše otevřenější ekosystémy (Cerling et al. 2011, Vrba 2015) s většími sezónními výkyvy v množství potravních zdrojů, struktuře ekosystému, srážek a také v sezónní a denní a noční teplotě. Proto nepochybně sezónnost v množství a dostupnosti potravních zdrojů a vody, teplotní výkyvy i strukturální změny v ekosystémech a zvětšený predační tlak v období sucha zásadně formovala a usměrňovala vývoj biologických i sociálních vlastností prvních homininů. Staly se tím i rozhodujícími faktory přírodního, pohlavního i skupinového výběru v hominizačním procesu.

Základní faktory hominizace

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

1. Faktor bipední/bipedální lokomoce – faktor rozhodující v počátečních etapách hominizačního procesu a zároveň spouštěcí mechanismus pro působení dalších faktorů. Je třeba zdůraznit, že na počátku evoluce homininů se v žádném případě nejednalo o bipedii podobnou dnešnímu člověku a význam i vlastní biomechanika bipední lokomoce byly zcela odlišné od toho, co známe u současných primátů (Prost 1980). Podle všeho byl vývoj bipedie postupný. U archaických homininů se jednalo o málo efektivní bipedii kombinovanou se stromovým pohybem (Crompton et al. 2023, Daver et al. 2022, Lieberman 2022, Thorpe et al. 2014). Výkonná bipedální lokomoce spojená s přestavbou skeletu dolní končetiny se objevuje až u australopitéků. Obě varianty bipedie byly jako způsob lokomoce funkční. V žádném případě totiž nemohla bipedie první homininy adaptivně znevýhodňovat. Bipedie, a později i efektivní bipedální lokomoce, nepochybně ovlivnila i způsob získávání potravy a nepřímo i přestavbu žvýkacího aparátu a formování chrupu. Některé behaviorální specifické možnosti bipedie, například možnost „wrestlingu“ samců a manifestace pohlavních orgánů, mohly ovlivnit také postupné zmenšování špičáků u nejstarších zástupců homininů jako typicky dimorfického znaku lidoopů. Pro vznik a vývoj bipední a později bipedální lokomoce existuje velké množství přímých, tedy fosilních, i nepřímých dokladů. Patří mezi nejlépe prozkoumané faktory hominizačního procesu a je intenzivně zkoumán z nejrůznějších hledisek od paleoantropologických až po biomechanické a neurologické. Zdá se, že v prvních fázích vzniku bipedie hrál ještě velmi důležitou roli pohyb ve stromech, což není nijak v rozporu s primárním významem tohoto faktoru (Prost 1980). Mnozí srovnávací a funkční anatomové upozorňovali na význam stromových aktivit pro rozvoj svalových skupin důležitých pro funkčnost rozvinuté bipedie (Crompton et al. 2023,

Harcourt-Smith 2015, Lieberman 2022, O'Neill et al. 2022, Prost 1980, Tuttle et al. 1974). Druhým důležitým faktem je i to, že vzhledem k neobratné a pomalé bipedii byla pro první bipedy stromová patra mnohem méně nebezpečná ve srovnání s patrem pozemním z hlediska predačního rizika (Crompton et al. 2022, Lieberman 2022, Thorpe et al. 2014). Nepochybně byly stromy výhodné i tím, že poskytovaly ochranu před přímým slunečním zářením a byly důležitým zdrojem potravy, rostlinné i živočišné. U výkonných bipedů, australopitéků, pak došlo k nevratným adaptacím lokomočního aparátu, jako je prodloužení dolní končetiny a odpovídající přestavba kostry nohy, trupu a pánve a zřejmě i zvětšením velikosti těla. Přestavba těla, vertikalizace a bipedální lokomoce byly nutně spojeny i se strukturálními změnami mozku, a nervového a regulačního systému jako celku. Například musel se vytvořit komplexní systém stabilizace posturálních i pohybových vzorců chůze pomocí koordinace podkorových motorických center a rozvojem motorických center ve frontálním laloku a prodloužení pyramidových drah až do bederní oblasti. Velmi důležitý doklad pro bipedální lokomoci australopitéků poskytuje analýza stop z Laetoli (Obr. 31), které umožnuje odhadovat i další vlastnosti těla australopitéků jako je jejich výška, hmotnost a způsob stabilizace těla při bipedální lokomoci (Hatala et al. 2016, 2024).

2. Faktor vývoje komplexu mozek – ruka – tento faktor je podle všeho rozhodující pro další etapy hominizačního procesu, a to nejen pro rozvoj nástrojové činnosti, ale také pro rozvoj motoriky, kognitivních schopností, komunikace a učení, i pro formování lidského chování a sociální organizace (Beaudet 2021, Falk 2015, Holloway 2015). Dnes je jisté, že kvantitativní zvětšování mozku nebylo primárním faktorem hominizace. Daleko důležitější byla podle všeho funkční restrukturalizace a, ve srovnání se šimpanzi, změněný způsob využívání mozku (Du et al. 2018, Ponce de León et al. 2021). Toto jednoznačně potvrzují současné poznatky paleoantropologie (Beaudet 2021, Ponce de León 2021, Tattersall 2023). Komplex mozek-ruka měl nepochybně velký, v pozdějších fázích hominizace možná rozhodující, význam pro způsob získávání potravy, vývoj ekologických vlastností homininů i rozvoj mozku a jeho motorických center, a nepřímo i pro rozvoj kognitivních funkcí a komunikace. Evoluce faktoru mozek-ruka je také podpořen velkým množstvím přímých i nepřímých dokladů. Zásadním způsobem k tomu přispěla například analýza skeletu a výlitku mozkovny *A. sediba* a nejstarších zástupců *Homo ergaster/erectus* z Dmanisi (Beaudet 2021, Ponce de León 2021, Tattersall 2023) nebo výzkum starobylých kamenných nástrojů šimpanzů. Činnost mozku a jeho struktura jako taková je i u současného člověka a lidoopů stále ještě obestřená celou řadou nejednoznačných výsledků a rozporných interpretací, mnohdy způsobených i určitou předpojatostí jednotlivých badatelů. V mnoha případech jsou nekriticky přeceňovány nebo podceňovány výzkumy šimpanzů i lidoopů obecně. Nejčastější příčinou bývá povrchní znalost, nebo i neznalost, etologie a sociální struktury lidoopů. To se může rozporuplně odrážet i v kvalitě rekonstrukce struktury mozku a jeho vlastností u předků člověka (Beaudet 2021, Falk 2015, Holloway 2015). Mnoho nejasností je také ve výzkumech motoriky a dalších vlastností komplexu mozek – ruka. Například zatím nevíme, zda výraznější lateralita vznikla u všech hominidů, anebo až u homininů (Vančatová 2012, Vančatová, Vančata 2021).

3. Faktor vzniku a vývoje materiální kultury – tento, podle dnešních znalostí kultury a kulturních tradic šimpanzů a orangutanů, nepochybně biosociální faktor, postupně získával v evoluci homininů větší a větší význam (Tennie 2023). Nejprve šlo o význam materiální kultury pro přežití jedince a jeho sociální skupiny až po faktor formující sociální strukturu a chování. Materiální kultura nepochybně ovlivnila také vznik zcela nových a unikátních vlastností rodu *Homo*, prvních distančních predátorů mezi primáty, kteří k lovu a zpracování potravy používají nástroje. Materiální kultura jako biosociální adaptivní fenomén pak zpětně formovala rozvoj sociální organizace a jejích vlastností, a také vlastnosti biologické a reprodukční. Vznik a vývoj materiální kultury (Mercader et al. 2007), je, zejména v pozdějších etapách hominizačního procesu, doložen řadou přímých dokladů, ať už vznikem a rozvojem kamenných industrií, které podle současných poznatků vyráběli všichni hominini včetně archaických, robustních i gracilních australopitéků, nebo doklady o způsobu života zkoumaných populací (Muller et al. 2022, Pawlowski, Nowaczewska 2015). Způsob života homininů lze poměrně přesně vyvozovat ze složení fauny, flory a vodních zdrojů na daném nalezišti, dostupnosti zdrojů surovin pro výrobu nástrojů, charakteristik jako jsou stopy na nástrojích (Profitt et al. 2022) a případně kostech lovené (nebo pojídané) zvěře, a další (Cerling 2011, Fleagle 2013, Vrba 2015). K hlubšímu pochopení tohoto faktoru zásadně přispívá etologie a evoluční a kognitivní psychologie (Bandini et al. 2021), jež poskytly řadu poznatků důležitých pro stanovení konkrétních mechanismů, které mohly vést nebo které významně přispěly k rozvoji materiální kultury jako součásti adaptivní biosociální strategie homininů (Coward, Gamble 2008). Nejstarší 3,3 milionu staré kamenné nástroje homininů pocházejí z lokality **Lomekwi** v Keni, další pak z etiopských lokalit **Gona** a **Ledi-Geraru** jsou staré 2,6 milionu let. Dva miliony staré kamenné nástroje, oldovanské, ale i acheuléenské, *Homo erectus* pocházejí z lokality **Garba IV** (**Melka Kunture**) v Etiopii, a nejstarší mimoafrické nástroje z lokality **Zarqa Valley** v Jordánsku jsou staré téměř 2,5 milionu let (Scardia et al. 2019). Jen o málo mladší kamenné industrie známe z Alžírska, a dokonce i z Číny (Scardia et al. 2019).

4. Faktor homininí sociální organizace – je faktorem, pro který máme jen velmi málo přímých dokladů. Nicméně je to rozhodující faktor pro rozvinuté fáze hominizačního procesu. O roli sociální organizace v evoluci člověka bylo publikováno množství nejrůznějších studií a hypotéz, a i nepodložených spekulací, které se pokouší vyjasnit, jak mohla vzniknout a dále se vyvíjet sociální organizace předků člověka (Kaplan et al. 2009, Plavcan 2012). Ve skutečnosti, jak bezprostředně dokazují například četné diskuse o sociálních a behaviorálních rozdílech mezi neandertálci a anatomicky moderním člověkem, jsou naše informace o tomto faktoru hominizace stále málo úplné. Jisté je, že sociální struktura byla od samého počátku komplexní a variabilní, se složitou sociální sítí s důležitou rolí efektivní komunikace (Dunbar 2020). V nevelkých skupinách, čítajících maximálně okolo 20 jedinců včetně dětí, bylo větší množství dospělých samců a samic. Téměř jistě nežili samci a samice v monogamních párech. Můžeme ale předpokládat, že významnou roli pro socializaci ve skupině mohly hrát konsortní páry a také koalice a aliance mezi samci, možná i mezi samicemi (Foley, Gamble 2009). Podle všeho byli samci spíše filopatričtí a samice migrovaly. Zcela určitě měla pro formování sociální organizace velký význam také prodloužená preadultní ontogeneze, zejména prodloužené dětství a puberta. Stejně tak byl důležitý rozvoj materiální kultury včetně osvojování si schopností výroby a používání nástrojů v průběhu ontogeneze (Profitt et al. 2022), rozvoj schopností učení jako takového a také rozvoj komunikace, zejména komunikace strukturované s generalizovanými prvky umožňujícími mezipopulační komunikaci – ať už komunikaci verbální či neverbální (Coward, Gamble 2008). V neposlední řadě to byla také efektivní ochrana mláďat i celé skupiny před predátory a ekologickým rizikem, například přizpůsobení se v období nečekaných ekologických nebo sociálních změn (Bandini et al. 2021, Kaminsky 2015, Profitt et al. 2022).

Hlavní etapy hominizačního procesu

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

1. Etapa vzniku a diferenciace homininů na lidoopí a lidskou linii (*Hominina*) - probíhala u hominidů na konci svrchního miocénu, a později pak obou skupin hominidů, tedy u lidoopů – šimpanzů, tak u nejstarších homininů. Postupně dochází k mírnému zvětšování mozku a zejména však k jeho přestavbě i přestavbě celého CNS a regulačního systému. U obou skupin se zvyšuje se pohyblivost horní končetiny a manipulační schopnosti ruky, mění se morfologie hrudníku a zejména pánve typické pro žijící velké lidoopy a pokročilé homininy, tedy australopitéky a rod *Homo*. Později se objevuje výroba a používání jednoduchých nástrojů, sezónní predace na malé a střední savce. Vzniká vysoce organizovaná pružná sociální struktura s některými specifickými rysy, jako je sdílení potravy. U lidoopů se zdokonaluje specifická čtyřnohá lokomoce (knuckle-walking???) s efektivním využíváním pozemního i stromového patra, která byla nutně spojena i s odpovídajícím rozvojem nervového systému. V linii homininů pak se objevuje nový specificky lidský znak, bipední lokomoce. S rozvojem bipedie, respektive bipedální lokomoce, souvisela přestavba těla, prodloužení dolních končetin a zkrácení trupu, přestavba cévního zásobení mozku a reprodukčního aparátu samic, a také změny fyziologické. Konkrétně se jednalo změny v hormonální činnosti související s vertikální polohou těla, a samozřejmě změny v nervové činnosti, ať už se jedná o rozvoj motoriky a senzitivních vlastností nervového systému souvisejícími s udržováním rovnováhy a funkcí lokomočního aparátu. U obou skupin se výrazně rozvíjela percepce a vyhodnocování získaných poznatků, a také kognitivní schopnosti homininů, Nezanedbatelné byly i změny související s hormonální regulací a činností vegetativního nervstva. Od samého počátku vzniku homininů byl důležitý také rozvoj systému termoregulace u bipedních homininů. Zpočátku ještě nešlo o termoregulaci lidského typu, protože zřejmě ještě nedošlo k výraznější redukci srsti (resp. chlupů) a i vzhledem k typu ekosystémů, ve kterých nejstarší hominini žili. V této fázi hominizace dochází podle všeho i ke změnám etologickým a sociálním, například to byl nový způsob používání a výroby nástrojů. Nástroje se staly později, zřejmě už u australopitéků, ale

rozhodně u rodu *Homo*, integrální součástí komplexu chování, ovlivňovaly formování sociální struktury a mohly mít bezprostředně adaptivní význam, a to i z hlediska učení a rozvoje kognitivních schopností.

2. Etapa evoluce rodu *Australopithecus* a vzniku rodu *Homo* – v této fázi hominizačního procesu dochází k formování základních lidských biologických, etologických i sociálních vlastností a vytvářejí se také předpoklady pro vznik lidské kultury. Počátkem tohoto evolučního procesu byl vznik australopitéků před více jak 5 miliony lety ze zatím neznámých archaických homininů spojený se vznikem bipedální lokomoce a vznikem materiální kultury. Další důležitým momentem této etapy evoluce homininů byla adaptivní radiace homininů a dalších skupin savců na přelomu pliocénu a pleistocénu, kdy se zformovaly dvě skupiny australopitéků a nejstarší zástupci rodu *Homo* (Fleagle 2013, Vrba 2015). Jak prokazují četné fosilní doklady, v této etapě hominizace dochází k postupnému zvětšování postavy, zvětšování a restrukturalizaci mozku, prodloužení femuru a dolních končetin obecně a změnám morfologie pánve, která se zkracuje a rozšiřuje. Mění se morfologie lebky a také chrupu. Prokazatelně se zmenšují špičáky a zvětšují se stoličky i zuby třenové, postupně se zkracují čelisti a zároveň se zvětšuje mandibula. Na lebce se zmenšuje, a především zkracuje, obličejová část a zároveň se zaobluje a mírně zvětšuje neurocranium. Ruka má pohyblivý relativně dlouhý palec schopný dokonalé manipulační opozice (precission grip). Především díky rozvoji mozku a motorického nervového systému se její manipulační schopnosti zvětšují a stává se důležitým orgánem manipulace a poznávání světa. Nástrojová činnost začíná být významným adaptivním mechanismem v evoluci homininů. Pro první období rozvoje materiální kultury je typická výroba jednoduchých úštěpů – oldovan. Pokročilá technologie výroby nástrojů (acheuléen, výroba jednoduchých bifaciálních nástrojů) se objevuje u rodu *Homo* záhy po jeho vniku, a to již před dvěma miliony lety. Řada fosilních dokladů a archeologických nálezů ukazuje na to, že sociální organizace je ve srovnání s předchozí etapou hominizačního procesu mnohem rozvinutější a komplexnější. Objevuje se soustavná výroba kamenných industrií, nejprve jednoduché kamenné nástroje u všech australopitéků a později vzniká komplexnější technologie, kterou je možno dávat do souvislosti s nálezy nejstarších zástupců rodu *Homo*. Se změnami způsobu života, ekologie a chování nutně souvisel i rozvoj komunikace. V potravě se podle všeho postupně zvyšuje podíl bílkovin živočišného původu, masa a hmyzu, k jehož získávání jsou stále častěji používány kamenné nástroje. Na základě analogie se současnými lidoopy a analýzy chrupu australopitéků mohly být nástroje využívány i k získávání některých druhů rostlinné stravy, jako jsou kořínky a hlízy.

3. Evoluce rodu *Homo* a vznik druhu *Homo sapiens* – v průběhu této fáze se dokončuje tělesná přestavba v rámci rodu *Homo*. Tělo australopitéků, které ještě v některých aspektech připomínalo do jisté míry velké lidoopy (relativně mohutný trup a relativně dlouhé horní končetiny), se mění na tělo lidského typu. Dochází k podstatnému zvětšení velikosti těla a také progresivnímu zvětšování a přestavbě mozku. Vznikají a dotvářejí se typicky lidské struktury mozku, jako jsou *gyrus precentralis*, pyramidové dráhy, Brokovo centrum řeči a sluchové Wernickovo centrum (Beaudet 2021, Ponce de León 2021, Tattersall 2023). Dovršuje se také řada důležitých fyziologických a morfologických změn od vytvoření termoregulace a lokomočního aparátu lidského typu, přes změny v reprodukci až po změny trávicího traktu, metabolismu a sytému percepce. V této etapě hominizace podle všeho dochází k redukci množství chlupů a vytvářejí se morfologické, fyziologické a neurologické předpoklady pro vznik komunikace lidského typu (Wood 2019, Tattersall 2022). Výkonný typ bipedální lokomoce vhodný k delším usilovným pochodům a nástroje vhodné k distančnímu, tedy nekontaktnímu, lovu se vyvíjejí spolu s rozvojem nové predační strategie založené na používání nástrojů. Rod *Homo*, přesněji *Homo ergaster/erectus*, vytváří zcela novou specificky lidskou niku (Antón, Middleton 2023, Fleagle 2013, Hora et al. 2020, 2021, Tattersall 2021). Jedním ze základních rysů této etapy hominizace je, že se objevují standardizované kamenné nástroje, u kterých je patrný výrazný rozvoj technologie opracování. Nástroje se v průběhu evoluce rodu *Homo* specializují a postupně vznikají i složené (kompozitní) nástroje (Toth, Schick 2015). Na konci spodního pleistocénu, před 1,5 miliony let, vznikají první starobylé formy archaického H*omo sapiens.* Na počátku Risského zalednění, tedy zhruba před 300 tisíci lety, se populace pokročilého archaického *Homo sapiens* definitivně diferencují na tři, minimálně, geneticky odlišné, avšak příbuzné lidské formy, afrického anatomicky moderního člověka, euroasijské neandertálce a východo – a jihoasijské denisovany. Vzniká a postupně se vyvíjí sociální organizace lidského typu, artikulovaná řeč, zdobení těla a pohřební rituály. Biologický, etologický, sociální a kulturní vývoj anatomicky moderního člověka se završuje až na konci

středního a zejména ve svrchním paleolitu, kdy vymírají neandertálci a denisované a také přežívající lidské druhy jako *Homo floresiensis*.

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

Rozšíření a variabilita druhů Homo ergaster/erectus

Homo ergaster/erectus – první skutečný člověk

Homo ergaster/erectus, člověk vzpřímený *sensu lato*, přináleží mezi nejstarší, a také nejdéle se vyvíjející lidské formy (Baab 2015, Tattersall 2015, 2022, Wood 2019). Jeho evoluce probíhala více jak dva miliony let, a v průběhu této doby se v hlavních rysech příliš nezměnil ani morfologicky ani kulturně (Obr. 48, Tab. 11).

Zvláštní skupinou jsou nejstarší afro-mediterránní zástupci tohoto druhu, kteří se v některých znacích liší od ostatních mimoafrických a mladších forem řazených do druhu *Homo erectus* (Antón, Middleton 2023). Vyznačovali se zejména archaickými znaky na lebce i postkraniálním skeletu a také poměrně malou velikostí mozku, která se příliš nelišila od raných zástupců skupiny *Homo habilis/rudolfensis*. Z tohoto důvodu jsou také řazeni do samostatného druhu rodu *Homo*, druhu *Homo ergaster* (Groves, Mazák – Mazák 1977), který je však mnohými badateli považován buď za chronospecies (starší archaickou formu určitého druhu), nebo za starobylou variantu *Homo erectus* (Antón, Middleton 2023, Baab 2015).

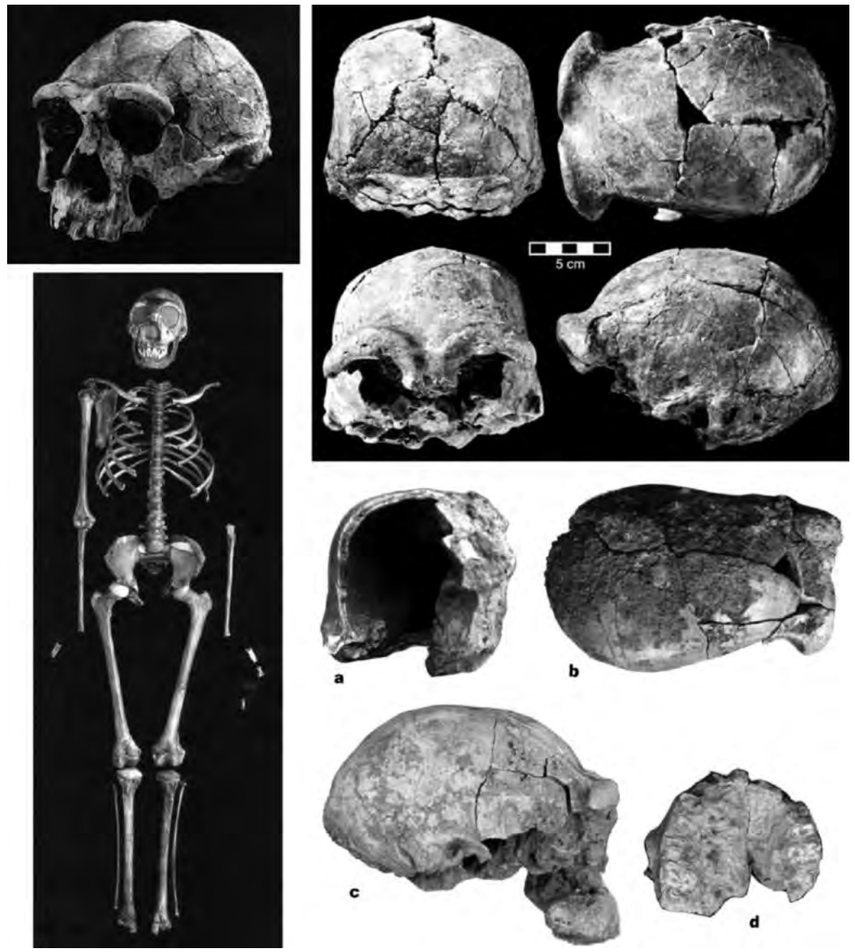
Jedním z typických znaků pro člověka vzpřímeného, a to u obou výše zmíněných druhů, je ztluštění kompakty i zvětšení masivnosti kostí jako takových. Ztluštění je zvláště patrné na plochých kostech neurokrania a také na některých dlouhých kostech, například na kosti stehenní. Na lebce mohla kost dosahovat i tloušťky okolo jednoho centimetru (Conroy 1997, Tattersall 2015, Baab 2015).

Tato lidská forma měla ve srovnání s druhem *Homo sapiens* ještě odlišnou stavbu lebky, čelistí a do jisté míry i zubů (Baab 2015, Conroy 1997). *Homo erectus* měl výrazné až mohutné nadočnicové valy (tedy neměl nadočnicové oblouky, *ergo* chyběla glabela) a charakteristicky zalomený týl s velkou nuchální plochou. V týlní části byl vyvinut takzvaný transversální torus, který vytvářel charakteristické zalomení v týlní oblasti, za nadočnicovým valem byl patrný typický supraorbitální žlábek. Charakteristické je výrazné postorbitální zúžení a dlouhá, většinou dosti nízká mozkovna. Ve střední části se často nacházel specifický zesílený kostní útvar, frontální kýl (Antón 2003, Antón, Middleton 2023, Baab 2015).

U některých jedinců tohoto druhu, jak ukazují zejména nálezy *Homo erectus* z Asie (Obr. 48), nacházíme specificky oploštěné temenní kosti, které vytvářely sagitální kýl a horní část mozkovny tím získávala charakteristickou „střechovitou“ podobu (Antón 2003, Baab 2015). Typický byl také malý *processus mastoideus* (bradavkovitý výběžek). Na tomto místě je třeba zdůraznit, že mnohé z uvedených znaků jsou velmi variabilní, zejména tloušťka kostí a výraznost drsnatin a podobných struktur na lebce (Antón 2003. Fleagle 2013, Wolpoff 1999). Zdá se, že asijští zástupci *Homo erectus/ergaster* jsou robustnější, ale měli méně vysokou a robustnější postavu, africko-mediteránní *Homo erectus/ergaster* je stavba těla výrazně proměnlivější – v tomto regionu se vyskytovalo obrovské množství forem těchto lidských forem.

Pro člověka vzpřímeného (*Homo ergaster/erectus*) byly charakteristické také (Antón, Middleton 2023, Conroy 1997, Wolpoff 1999) široké a ploché nosní kosti a výrazný alveolární prognathismus. *Homo ergaster/erectus* neměl bradu, mandibula byla mohutná, robustní a široká. Na mandibule nacházíme běžně větší počet *foramina mentale* než jeden, který je obvyklý u moderního člověka. Řezáky byly poměrně robustní a směřovaly vpřed, stoličky se zvětšovaly směrem od první ke třetí a měly velkou zubní dutinu, byly tedy taurodontní.

Nejstarší, první skutečně lidské druhy měly většinou relativně malý mozek, jehož velikost se pohybovala od 550 do 1200 cm^3 s průměrnou hodnotou necelých 900 cm^3 (Conroy, Smith 2007, Holloway 2015, Ponce de León et al. 2021, Tattersall 2023). Nejstarší formy, zčásti řazené do samostatného druhu *Homo ergaster* (obr. 43), měly mnohem menší mozek než pokročilejší zástupci člověka vzpřímeného ze středního pleistocénu (Ponce de León et al. 2021, Zollikofer 2012, 2013). Podle všeho se u *Homo ergaster/erectus* v průběhu evoluce mírně zvětšoval mozek, a to zejména u asijských populací.



Obr. 48 - Skelet devíti až desetiletého jedince druhu Homo ergaster KNM–WT 15000 (Turkana nebo Nariokotome Boy, vpravo dole), který byl nalezen v roce 1984 na lokalitě Nariokotome na západním břehu jezera Turkana v Keni, je starý asi 1,6 milionu let a je to pravděpodobně jeden z nejúplnějších skeletů pravěkého člověka. Jedinec byl vysoký více než 160 cm, v dospělosti by teoreticky mohl dosáhnout výšky i přes 180 cm. Tento jedinec reprezentoval rod Homo sensu stricto, měl lidskou stavbu těla i proporce. Pánev byla poměrně úzká a vysoká. Měl však ještě některé archaické a patologické znaky jako trojúhelníkovitý míšní kanál, 6 bederních obratlů a nálevkovitý hrudník, zdánlivě podobný archaickým australopitékům (©Vančata 2013). Lebka KNM–ER 3733 (vlevo nahoře) nalezená na lokalitě Koobi Fora v Keni je stará asi 1,85 milionu let. Lebka je velmi dobře zachovaná a má obsah mozkovny 850 cm3. Nadočnicový val je gracilní a prakticky sestává ze dvou propojených oblouků, což je znak odlišný od Homo erectus sensu stricto. Rovněž zalomení v týlu je méně výrazné a v některých znacích lebka připomíná spíše mladší formy rodu Homo. (©Vančata 2013). Lebka BOU–VP–2/66 (vpravo nahoře) pochází z lokality Bouri v Etiopii z vrstev Daka, starých asi jeden milion let (©Vančata 2013). Lebka je poměrně klenutá a zalomení v týlu málo výrazné. Obsah mozkovny je odhadován na 995 cm3. Tento nález je provizorně klasifikován jako archaický Homo sapiens sensu lato. Zcela zvláštní jsou dva jasně oddělené a velmi klenuté nadočnicové oblouky, které se u Homo erectus nikdy nevyskytují, a proto je téměř jisté, že se jedná o zástupce starobylé formy archaického Homo sapiens. Lebka UA–31 (vpravo dole) nalezená v Buia v Eritrei. Lebka byla nalezena spolu se dvěma fragmenty pánve a je stará asi 1 milion let. Má poměrně velký obsah mozkovny (950 cm3). Má sice ještě některé archaické znaky, ale také mnoho znaků moderních, například zaoblený tvar mozkovny v temenní oblasti a jedná se nepochybně o jednoho z prvních dobře doložených zástupců starobylých forem archaického Homo sapiens (Antón, Middleton, 2023, Ponce de León et al., 2021).

Dlouhé kosti měly sice v mnoha případech silnou kompaktní kost, ale zároveň byly poměrně štíhlé a dlouhé a měly nepříliš robustní epifýzy. Naneštěstí máme k disposici jen nevelké množství kostí dolních končetin druhu *Homo erectus*, a to zejména u starších forem člověka vzpřímeného (Antón et al. 2007). Z tohoto důvodu jsou naše informace o stavbě těla tohoto druhu člověka zatím dosti neúplné. Víme, že člověk vzpřímený, respektive jeho nejstarší formy, mohl mít i hruškovitý tvar hrudníku podobný jaký měli australopitéci, a že nelze vyloučit rovněž větší počet, šest bederních obratlů (Tattersall 2015, 2021). Zdá se však, že se spíše jednalo o vývojovou patologii skeletu ***KNM WT 15000*** chlapce z Nariokotome (Obr. 48), která byla bez kritické analýzy zobecňována na celý druh. Pánev *Homo ergaster/erectus* byla ale typicky lidská, i když byla mírně vyšší a užší, než je tomu u *Homo sapiens*.

Homo ergaster/erectus mohl být, 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. Podrobná srovnávací analýza ukázala, že štíhlá postava, a také relativně úzká pánev, mohla být takzvanou „tropickou adaptací", tedy přizpůsobením horkému, suchému klimatu, ve kterém běžně žijí současné africké populace v oblastech subsaharské a východní Afriky.

Mnohé další analýzy i nálezy nejstarších forem člověka vzpřímeného z **Dmanisi** v Gruzii (obr. 449 však tento názor zpochybňují (Lordkipanidze et al. 2007). Člověk vzpřímený nemusel být na počátku své evoluce ani vysoký a štíhlý, protože klima při vzniku *Homo ergaster/erectus* zřejmě nebylo vyloženě suché a horké. V průběhu evoluce se u *Homo ergaster/erectus* postava spíše zmenšovala a stávala se robustnější (Antón, Middleton 2023, Baab 2015, Tattersall 2015). Mezi muži a ženami byly zpočátku, podle doposud známých fosilních dokladů, poměrně velké velikostní rozdíly, ty se postupně zmenšovaly a u nejmladších forem tohoto druhu byly již srovnatelné s pravěkými zástupci pokročilých forem rodu *Homo* (Antón, Middleton 2023).

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

Nejstarší africké a mediterránní formy člověka vzpřímeného měly řadu zvláštních, často archaických nebo pro mladší formy *Homo erectus* netypických znaků (Antón, Middleton 2023, Tattersall 2015). Z tohoto důvodu, jak už jsme zmínili, jsou rané formy člověka vzpřímeného z tohoto regionu řazeny některými badateli do samostatného druhu, druhu *Homo ergaster*. Pro tuto formu člověka vzpřímeného byly ve srovnání s *Homo erectus* typickými znaky například poněkud menší tloušťka kostí, chybění typického střechovitého tvaru horní části mozkovny a také kratší lebka s výrazným, ale morfologicky variabilním nadočnicovým valem (Tattersall 2015).

Původní popis tohoto druhu, který společně publikovali australský antropolog Colin Groves a význačný český zoolog Vratislav Mazák (viz Mazák 1977), se opíral o analýzu dolních čelistí a zubů. Tento holotyp, **KNM-ER 992**, však nezahrnuje kostru obličeje a neurocranium, a proto se vede ohledně systematického postavení tohoto nálezu určitá diskuse (Tattersall 2015). Mnozí antropologové jsou ohledně definice *Homo ergaster* jako samostatného druhu dlouhodobě skeptičtí. Někteří badatelé jsou stále přesvědčeni, že se nejedná o taxonomicky dobře vymezitelný druh rodu *Homo*, buď ho považují za součást druhu *Homo erectus* (Antón, Middleton 2023) nebo dokonce za nejstarší formu druhu *Homo sapiens* (Wolpoff 1999)

Bez ohledu na názory jednotlivých badatelů není však pochyb o tom, že nejstarší formy *Homo erectus*, tedy *Homo ergaster*, se v mnohém výrazně lišily od svých potomků, a ani o tom, že mezi africkými a asijskými zástupci *Homo erectus* existuje mnoho důležitých rozdílů (Antón, Middleton 2023). To prokazují například podrobné analýzy přibližně 1,6 milionu let (datování mezi 1,38-1,87) starého skeletu ***KNM WT 15000*** chlapce z Nariokotome (obr. 48), který, i přes pravděpodobné patologie, vykazuje řadu archaických znaků, které se u pozdějších forem člověka vzpřímeného, ale ani u jiných zástupců této skupiny, nevyskytují (Walker, Leakey 1993).

Také 1,55 milionu let stará lebka ***KNMER 42700 z Ileret*** v Keni má mnoho archaických znaků, a navíc relativně malý mozek (kolem 700 cm^3) (Baab 2008 a, b). Podobně i podrobné analýzy 1,85 milionu let starých nálezů z Dmanisi ukazují, že u nejstarších zástupců této nesporně lidské skupiny existuje řada velmi archaických znaků, a to nejen na lebce, ale i na skeletu dolní končetiny (obr. 48) (Antón, Middleton 2023).

Tabulka 11 – nejdůležitější nálezy člověka vzpřímeného Homo ergaster/erectus.

Naleziště	***Region***	***Datování***	***Druh***
Afrika			
Garba IV, Melka Kunture	Etiopie	2,0 mil. let	Homo ergaster
Burgi Member, East Turkana	Keňa	1,9 mil. let	Homo ergaster
Koobi Fora, East Turkana	Keňa	1,9 - 1,4 mil. let	Homo ergaster
Nariokotome, West Turkana	Keňa	1,6 mil. let	Homo ergaster
Ileret, East Turkana	Keňa	1,54 mil. let	Homo ergaster
Gombore I	Etiopie	1,5 mil. let	? Homo erectus
Omo	Etiopie	1,5 mil. let	? Homo erectus
Olduvai Gorge, Bed II	Tanzanie	1,5 - 1,3 mil. let	Homo ergaster
Konso-Gardula	Etiopie	1,4 mil. let	Homo ergaster
Gona – Bushidima formation	Etiopie	1,4 mil. let	? Homo erectus
Olduvai Gorge, Bed III	Tanzanie	1,3 mil. let	? Homo erectus
Gombore II	Etiopie	1,2 mil. let	? Homo erectus
Bouri (Lower Dalca Beds)	Etiopie	1,0 mil. let	Homo sapiens – archaický
Buya	Eritrea	1,0 mil. let	Homo sapiens – archaický
Busidima Formation, Gona	Etiopie	1,4 (- 0,9?) mil. let	Homo erectus
Olduvai Gorge, Bed IV	Tanzanie	0,9 - 0,7 mil. let	Homo erectus
Ternifine	Alžírsko	0,7 mil. let	Homo erectus
Asie			
Mojokerto	Indonésie	?? 1,8 - 1,2 mil. let	Homo erectus
Sangiran	Indonésie	?? 1,7 mil. let	Homo erectus
Sangiran	Indonésie	1,4 - 1,0 mil. let	Homo erectus
Trinil	Indonésie	1,2 mil. let	Homo erectus
Sangiran	Indonésie	1,0 mil. let	Homo erectus
Hanoman	Indonésie	1,0 mil. let	Homo erectus
Ardjuna	Indonésie	1,0 mil. let	Homo erectus
Gongwangling	Čína	1,0 mil. let	Homo erectus
Luonan	Čína	1,0 mil. let	Homo erectus
Yuanmou	Čína	0,9 mil. let	Homo erectus
Jianshi	Čína	0,8 mil. let	Homo erectus
Západní Asie a Evropa			
Dmanisi	Gruzie	1,85 mil. let	Homo ergaster/georgicus
Ubeidyia	Palestina	1,6 mil. let	Homo erectus/ergaster
Gran Dolina, Atapuerca	Španělsko	1,4 mil. let	Homo antecessor/archaický Homo sapiens
Kocabaş (Denizli)	Turecko	1,6 - 1,2 mil. let	?? Homo antecessor

Z hlediska vzniku *Homo ergaster/erectus* mají zásadní význam nálezy týlní kosti ***KNM-ER 2598*** a částí postkraniálního skeletu ***KNM-ER 3228, KNM-ER 5881, KNM-ER 77071, KNM-ER 77072,*** jejichž stáří přesahuje 1,9 milionu let (Hammond et al. 2021). Vůbec nejstarším nálezem *Homo ergaster/erectus* je dětská čelist **Garba IV E** z lokality **Garba IV (Melka Kunture)** v Etiopii jejíž stáří je téměř 2,1 milionu let (Mussi et al. 2023). Z této lokality pocházejí také dva miliony let staré kamenné nástroje jek oldovánského tak acheuléenského typu.

Nálezy ze spodně pleistocéní lokality z ***Dmanisi*** v Gruzii, staré okolo 1,85 milionu let velmi významně mění naše názory na fylogenezi *Homo erectus/ergaster,* protože ukazují, že *Homo ergaster* (starobylý *Homo erectus*) byl podle všeho skutečně v mnohém odlišný od pozdějšího *Homo erectus* (Lordkipanidze et al. 2007), Z těch nejdůležitějších znaků to je řada velmi starobylých znaků na lebce a čelistech a také neočekávaně malá velikost mozku (Antón, Middleton 2023, Beaudet 2021).

Jak vyplývá z uvedených dokladů *Homo ergaster* bývá mnohdy považován spíše za archaickou formu,

chronospecies, *Homo erectus* než za samostatný druh. Argumenty o jeho zařazení nebo nezařazení do samostatného druhu *Homo ergaste*r vycházejí z porovnání morfologie jednotlivých částí skeletu *Homo ergaster* a *Homo erectus* a existují poměrně přesvědčivé argumenty jak pro, tak proti. U *Homo ergaster* se totiž většina taxonomických znaků typických pro asijského *Homo erectus* ve vyhraněné podobě prakticky nevyskytuje a lze je interpretovat různým způsobem (Tattersall 2015). Vzhledem k velké morfologické variabilitě starobylých nálezů existují i přesvědčivé argumenty, které zase jednoznačně nepodporují zařazení *Homo ergaster* do samostatného druhu (Baab 2015, Antón, Middleton 2023).

Faktem je, že druhový status jednotlivých spodně pleistocenních nálezů z oblasti Afriky a západní Asie není ve většině případů jednoznačný, a proto označení *Homo ergaster* budeme chápat spíše jako chronospecies (časově starší formu splňující většinu kritérií k zařazení do samostatného druhu) než jako zcela samostatný druh.

Homo ergaster měl poměrně vysokou a štíhlou postavu. Ta mohla teoreticky dosahovat u afrických forem výšky i 180 cm. Tyto odhady tělesné výšky však mohou představovat, viz nálezy z Dmanisi, horní meze variability tohoto druhu. V každém případě byl větší než *Homo habilis* a byl zřejmě i vyšší než *Homo erectus sensu stricto*, zejména pokud se jedná o populace *Homo erectus* z Číny. Některé nálezy, například z **Dmanisi** nebo **Ileret** však obecný názor na vysokorostlost archaických populací *Homo erectus/ergaster* zpochybňují (Dean, Smith 2009), tito jedinci svojí tělesnou výškou rozhodně nepřesahovali 170 centimetrů.

To podporuje názor, že afro-evropská skupina *Homo erectus/ergaster* byla z hlediska svých vlastností velmi variabilní. Také dospělá výška pubertálního chlapce z **Nariokotome** je jen velmi přibližný odhad, závislý na odhadu věku (patologického) jedince a nejistém předpokladu, že charakter růstu raných forem rodu *Homo* byl stejný jako u současného člověka (Dean, Smith 2009).

Podle všeho neměli archaičtí zástupci *H. erectus/ergaster* příliš velký mozek a podle v současnosti známých fosilních nálezů se jeho velikost mohla pohybovat od 500 do 950 cm^3 (Tattersall 2023). Encefalizační kvocient (relativní velikost mozku vzhledem k velikosti těla) byl jen mírně větší, než předpokládáme u *Homo habilis*. Některé znaky skeletu se výrazně liší od *H. erectus* a mohou připomínat *H. habilis* (Lordkipanidze et al. 2007). Například ne vždy se vyskytuje typické zalomení v týlní oblasti a typické střechovité tvarování temenních kostí (to není ale ani u všech nálezů *Homo erectus*) a nadočnicový val je většinou málo výrazný. *Homo ergaster*, přesněji nález poměrně kompletní, ale patologické kostry nedospělého jedince ***KNM-WT 15000*** z **Nariokotome**, měl některé znaky připomínající dokonce některé archaické australopitéky; například šest bederních obratlů a hruškovitý tvar hrudníku (Walker, Leakey 1993), ale je velmi pravděpodobné, že tyto znaky jsou výsledkem vývojové patologie.

Nálezy z gruzínské jeskyně **Dmanisi** (např. Balter, Gibbons, 2002, Gabunia et al., 2000, Vekua et al., 2002, Lordkipanidze et al. 2005, 2007, Obr.49**)** staré 1,85 milionu let prokazují, že *Homo ergaster* migroval z Afriky do západní Asie těsně po svém vzniku a měl ještě málo vyspělé kamenné nástroje oldovánského typu (Obr. 50) (Ferring et al. 2011). Někteří badatelé se domnívají, že nálezy z Gruzie reprezentují velmi archaickou formu vzniklou z nejstarších forem *Homo ergaster*, nebo i dříve, a řadí je do nového druhu *Homo georgicus* (Lordkipanidze et al. 2005, 2007).

Nálezy z této lokality jsou „atypické“. Svým charakterem jasně prokazují, že modely vzniku *Homo ergaster/erectus*, formy rodu *Homo* vzniklé paralelně s *Homo habilis*, u kterých se předpokládala tzv. tropická adaptace spojená s velmi výkonnou chůzí na delší vzdálenosti, jsou zřejmě příliš spekulativní a současné fosilní doklady takový model nepodporují. Nálezy z Dmanisi spíše podporují názor, že moderní formy rodu *Homo*, *Homo erectus/ergaster*, vznikaly nezávisle na habilinech druhu *Homo habilis/rudolfensis*.

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

Zdá se tedy, že druh *Homo ergaster* bychom měli spíše považovat za platný starobylý druh (podruh) homininů typický pro jihozápadní areál výskytu člověka vzpřímeného. Zatím však přesně neznáme jeho variabilitu, která je asi podobně velká jako u jiných archaických forem rodu *Homo*. Nicméně otázka, jakou sehrál „*Homo ergaster*“ roli ve fylogenezi rodu *Homo* zůstává stále otevřená, protože se nabízí několik variant, avšak žádná z nich není zatím dostatečně dokumentována fosilními doklady a některé nálezy z Keni a Tanzanie ukazují, že odpověď rozhodně nebude jednoduchá (Obr. 51).

Výroba kamenných nástrojů

Homo ergaster/erectus byl prvním výrobcem standardizovaných kamenných nástrojů. Nejstarší zástupci tohoto druhu, žijící zhruba od 2,1 do 1,5 milionu let a řazení do druhu *Homo ergaster*, většinou vyráběli takzvané pokročilé oldovanské nástroje, které byly podobné nástrojům nalézaným v souvislosti s ranými formami rodu *Homo* (Toth, Schick 2015).

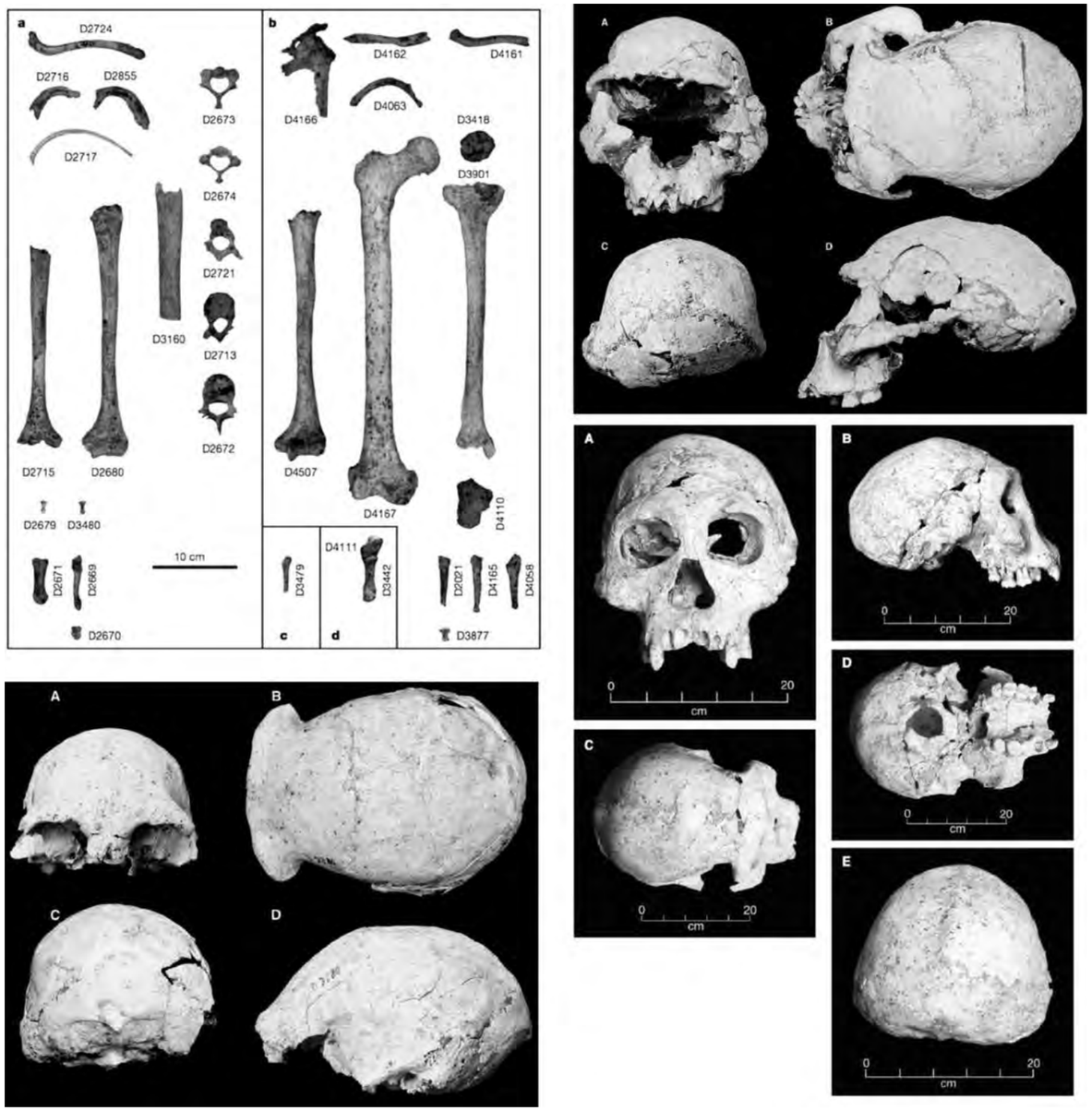
Nástroje tohoto typu nebyly často zhotovovány z nejvhodnějších materiálů a měly jen hrubě opracovaný tvar. Přesto tato úštěpová technologie jasně předčila podobné nástroje nalezené v souvislosti s nálezy *Homo habilis* nebo australopitéků. Tento typ nástrojů nacházíme v daném období nejen v Africe, ale také na gruzínské spodně pleistocenní lokalitě **Dmanisi** a na téměř 2 miliony staré rumunské lokalitě **Grăunceanu** (obr. 45) (Curran et al. 2025, Toth, Schick 2015). Přesto se však objevuje pokročilejší acheuléenské technologie, a to, proti všem předpokladům, prakticky souběžně (de la Torre 2016, Mussi et al. 2023). První prokázané dva miliony let staré kamenné nástroje u *Homo erectus* byly nejen nástroje oldovanské, ale i nástroje acheuléenskou industrii, pocházejí z lokality **Garba IV (Melka Kunture)** v Etiopii.

Nejstarší mimoafrické nástroje jsou z lokality **Zarqa Valley** v Jordánsku jsou staré téměř 2,5 milionu let (Scardia et al. 2019). Jen o málo mladší kamenné industrie známe z Alžírska, a dokonce i z Číny (Scardia et al. 2019). Některé nálezy kamenných industrií z Číny jsou starší než dva miliony let, ale nejsou doprovázeny žádnými lidskými fosiliemi. Zda tyto nástroje vyráběl *Homo erectus* zůstává otevřenou otázkou.

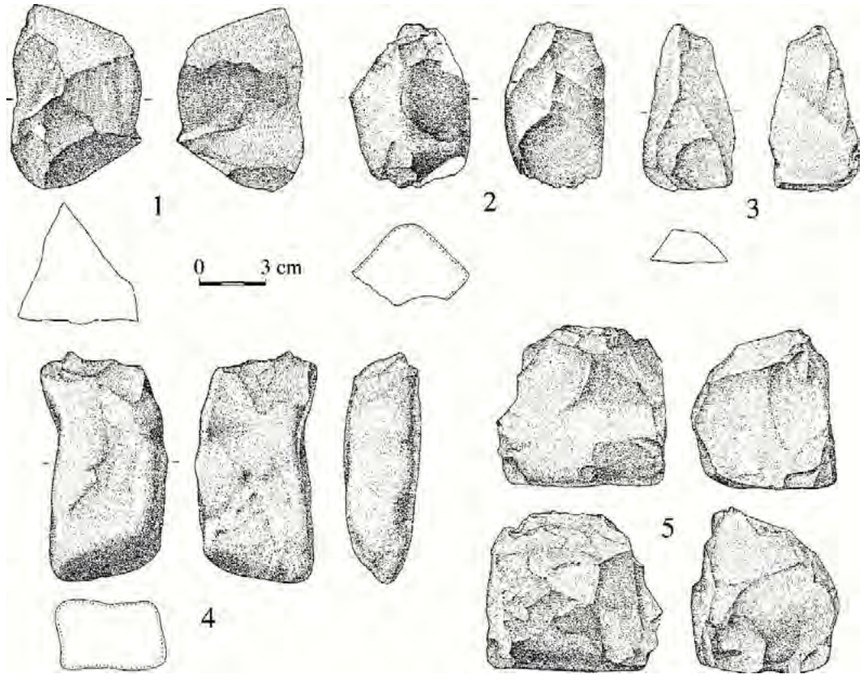
Co se týká starobylých kamenných industrií jejichž stáří je mezi dvěma a jedním, milionem let, a které byly nalezeny v souvislosti s rodem *Homo*, pak jsou to následující nálezy: lokality **Drimolen**, **Swartkrans** a **Sterkfontain** v jižní Africe, **Dmanisi** v Gruzii a evropské lokality **Kozarnika, Dimovo Municipality** v Bulharsku, **Pirro Nord** v Itálii, **Barranco León** ve Španělsku, **Bois de Riquet US 2** ve Francii a **Happisburgh** z Anglie (Scardia et al. 2019).

Z důvodů, které zatím neznáme, některé populace *Homo ergaster/erectus* už od samého vzniku tohoto druhu, tedy minimálně od dvou milionů let, začaly používat a vyrábět takzvanou acheuléenskou industrii (lokalita Konso-Gardula, lokalita Melka Kunture – Garba IV), která však již měla poměrně vyspělou technologii výroby a zpravidla byla zhotovována z kvalitnější kamenné suroviny (Lepre et al. 2011). Acheuléenská industrie byla velmi konzervativní a vyvíjela se spolu s člověkem vzpřímeným i dalšími lidskými druhy s nepatrnými technologickými změnami téměř jeden milion let (de la Torre 2016). Její využívání je evidentně závislé na schopnosti a motivaci získávání dostatečně kvalitního kamenného materiálu, a proto často nacházíme u *Homo erectus* ještě technologicky méně dokonalou pokročilou oldovánskou industrii (Lepre et al. 2011).

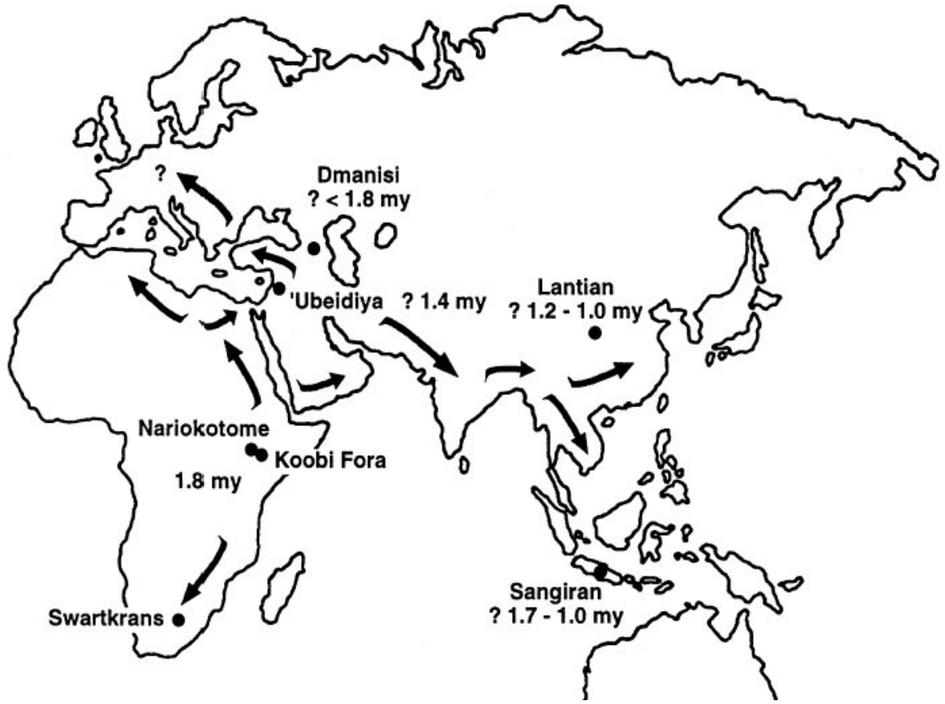
Archeologické analýzy však prokazují, že acheuléenský typ industrie se, až na výjimky, nevyskytoval ve východní a jihovýchodní Asii, kde člověk používal kamenné industrie velmi podobné pokročilému oldovánu (Toth, Schick 2015). Výjimkou jsou nálezy pěstních klínů z Bose Basin v jižní Číně staré asi 800 000 let. Podrobná analýza ekologie lokalit naznačuje, že používání a acheuléenské industrie může souviset s životem v otevřených ekosystémech, kde je nedostatek alternativních materiálů na výrobu nástrojů, jako je dřevo, respektive bambus (Hou et al. 2000). Ukazuje se, že ani v Africe a mediteránní oblasti se tato moderní industrie nevyskytovala zdaleka u všech populací *Homo ergaster/erectus* a nalézáme ji soustavně až u lidských forem zahrnovaných do skupiny pokročilého archaického *Homo sapiens (Homo heidelbergensis)* (Toth, Schick 2015). Není vyloučeno, že i v tomto regionu hrály ekologické faktory podobnou roli jako ve východní Asii.



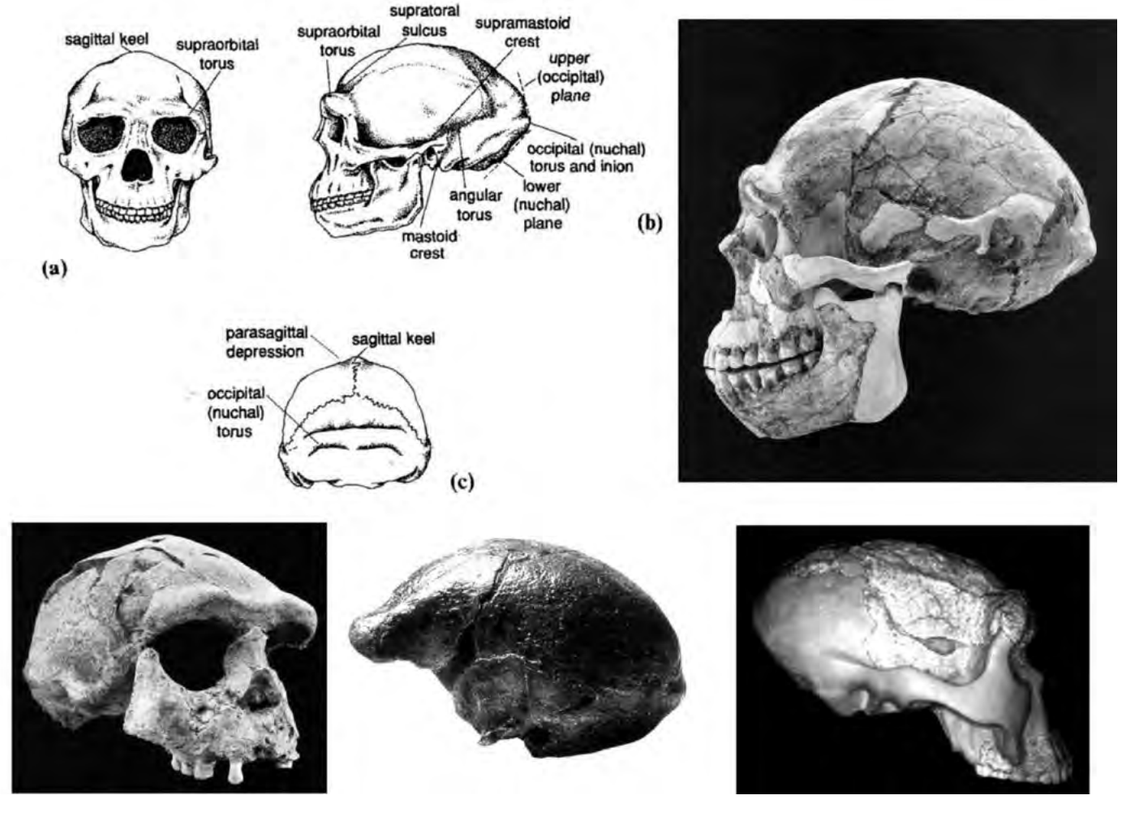
Obr. 49 - Nálezy Homo ergaster z gruzínského Dmanisi: Postkraniální skelet adolescentního jedince (vlevo) a dospělého jedince (vpravo) -femur, tibie, humerus a kosti trupu (vlevo nahoře). Mužská lebka Homo ergaster D 2882 (vpravo nahoře) - schází část skeletu obličeje a je vidět velmi dlouhá a nízká mozkovna (pouhých 650 cm3) bez výrazného zalomení týlu. Mužská lebka Homo ergaster D 2880 (vlevo dole), zezadu a ze strany (dole). Lebka je nekompletní, schází celá dolní část skeletu obličeje až po očnice. Tato lebka má také dlouhou, ale vyšší mozkovnu (s kapacitou okolo 775 cm3) s naznačeným zalomením v týlní části (z archivu autora). Ženská lebka Homo ergaster D 2700 (vpravo dole). Je vidět poměrně krátká a okrouhlá mozkovna (s kapacitou pouhých 600 cm3) bez jakéhokoliv zalomení týlu. Na rozdíl od mužských lebek Homo ergaster je obličej postaven poměrně vertikálně. (©Vančata 2013).



Obr. 50 -Nástroje z Dmanisi jsou starobylé, valounového typu, podobné nástrojům z pokročilého oldovánu, jaké známe z nalezišť Homo ergaster v Africe (©Vančata 2013).



Obr. 51 - Schéma možných migrací Homo ergaster z Afriky ve spodním pleistocénu – podle Philipa Rigthtmira (©Vančata 2013). Podle dnešních revidovaných datování nalezišť je nutné dobu migrací posunout minimálně o 100 tisíc let dříve.



Obr. 52 - Základní charakteristiky lebky Homo erectus (vždy zleva doprava: a) sagitální kýl (střechovité neurocranium); souvislý nadočnicový val (oba znaky mají značnou variabilitu, pozn. autor); b) vpřed silně vyčnívající torus supraorbitalis; sulcus supratoralis; crista supramastoidea; planum nuchale superior; torus occipitalis a výrazný inion; planum nuchale inferior; torus angularis; crista mastoidea; c) torus occipitalis; parasagitální deprese; sagitální kýl (střechovité neurocranium) (archiv autora). Lebky Homo erectus z indonéských nalezišť: Sangiran 17 – spodní pleistocén (vlevo dole) a Trinil – střední pleistocén (dole uprostřed); lebky Homo erectus z oblasti Číny: Zhou-gou-dien – střední pleistocén (vpravo nahoře) a Gongwangling (Lantian) – spodní pleistocén (vlevo dole) (©Vančata 2013).

Rozšíření a evoluce člověka vzpřímeného (Homo ergaster/erectus)

První reprezentanti této skupiny rodu *Homo* (Tab. 11), respektive vrcholových zástupců této skupiny, se objevili minimálně před 1,95 milionem let v Africe (Antón, Middleton 2023, Wolpoff 1999). Nejstarším nálezem je pak 2,05 milionu let stará dětská mandibula z lokality Melka Kunture, ***Garba IV E*** z etiopské vysočiny a nálezy z Keni, východního břehu jezera Turkana, a to týlní kosti ***KNM-ER 2598*** a částí postkraniálního skeletu ***KNM-ER 3228, KNM-ER 5881, KNM-ER 77071, KNM-ER 77072,*** jejichž stáří přesahuje 1,9 milionu let.

Mezi další důležité nálezy patří lebky a čelisti z východního břehu jezera ***Turkana*** (lebky – Koobi Fora – **KNM ER 3733, KNM ER 3783** a Ileret **– KNM ER 42700 –** Obr. 48), ze západního břehu tohoto jezera z naleziště ***Nariokotome*** (**KNM WT 15000 –** Obr. 48) slavný nález téměř úplného ale patologického skeletu asi dvanáctiletého chlapce (Walker, Leakey 1993), jejichž stáří se pohybuje mezi 1,8 a 1,6 milionu let. Významné jsou také etiopské lokality ***Omo*** a ***KonsoGardula*** (Antón, Kuzawa 2017). **Konso-Gardula** stará 1, 4 milionu let je velmi důležitá nejen proto, že představuje poměrně dobře zachovalou lebku, ale i pro jeden z nejstarších nálezů nástrojů acheuléenského typu, a důkazu koexistence *Homo erectus* a ro-

bustních australopitéků. Navíc se jedná o jeden z nejmladších nepochybných nálezů *Homo erectus/ergaster*. Koexistenci *Homo erectus/ergaster* a parantropů prokazují také 1,5 milionu let staré stopy z keňské lokality Koobi Fora (Hatala et al. 2024).

Z hlediska demonstrace velké variability afrických zástupců *Homo erectus/ergaster* (Obr. 52) je důležitý nález **OH 9** z ***Olduvaiské rokle*** (někdy řazený do samostatného druhu *Homo leakey*). Podobné charakteristiky mají i poněkud mladší lebky z keňského naleziště **Olorgesailie *KNM OL 45000*** a dalšího nálezu z **OH 12 *Olduvaiské rokle.*** Důležité jsou i mladší nálezy z Olduvaiské rokle (**OH 9**, obr. 48) v Tanzanii a z etiopských nalezišť ***BouriDaka*** a ***Buia*** (Eritrea) (Baab 2015, Tattersall 2015). Poměrně úplná lebka **BOU-VP-2/66** z ***BouriDaka*** (Asfaw et al. 2002, Gilbert, Asfaw 2008) s chybějící spodní částí splanchnocrania má naprosto atypické téměř půlkruhové nadočnicové oblouky (nikoliv nadočnicové valy). Morfologie lebky má však většinu znaků, které odpovídá charakteristikám typickým pro starobylého archaického *Homo sapiens.*

Klíčový význam má nález lebky a pánve z eritrejského naleziště **Buia**. Lebka **UA 31** má na *Homo erectus* velmi pokročilou stavbu s obsahem mozkovny 995 cm^3, a nepochybně reprezentuje nejstarší formy archaického *Homo sapiens* (*„Homo heidelbergensis“*) (Machiarelli et al. 2004, Brunner et al. 2016). Rovněž nalezená pánev má celou řadu moderních rysů (Hammond et al. 2018). Je téměř jisté, že na rozdíl od většiny afrických nálezů připisovaných druhu *Homo erectus/ergaster*, nález z lokality **Buia**, a zřejmě i ***BouriDaka***, představuje již zástupce starobylého archaického *Homo sapiens*. To je ve shodě s výsledky paleogenetických a paleoproteomických analýz, které prokazují, že archaický *Homo sapiens* vznikl už před více jak půldruhým milionem let (Welker et al. 2020).

Velmi důležitý je nález z vrstev ***Busidima*** Formation v lokalitě **Gona** (stáří 1,4 (- 0,9?) milionu let), který představuje pánev velmi malé ženy (140-150 cm) jejíž morfologie vykazovala postupné rozšiřování pánevního kanálu (Simpson et al. 2008). Je možné, že i v tomto případě se jedná o archaického *Homo sapiens*.

Podle současných poznatků byl *Homo erectus (ergaster)* schopen překonat saharské aridní ekosystémy začal záhy po svém vzniku migrovat z Afriky, a to v období minimálně před 2 miliony let, možná i dříve. Okolo 1,85 milionu let se dostává do Gruzie a zřejmě i na Blízký východ, a také do Indonésie a Číny (Obr. 51) (Antón, Middleton 2023).

Pro pochopení evoluce vrcholových forem *Homo erectus/ergaster* mimo Afriku mají zásadní význam nálezy *Homo ergaster (georgicus)* z Gruzie, z lokality Dmanisi. Doposud bylo na této gruzínské lokalitě objeveno pět lebek, tři mandibuly, postkraniální kosti dvou jedinců a také kamenné nástroje staré 1,85 milionu let (Lordkipanidze et al. 2013). Lebky mají celou řadu starobylých znaků. Nálezy postkraniálního skeletu dvou jedinců z Dmanisi prokazují, že *Homo ergaster* migroval do mediteránní oblasti velmi rychle a jednalo se o archaickou formu tohoto druhu *Homo ergaster*.

Lebky z **Dmanisi** mají vesměs malý mozek (Lordkipanidze et al. 2013), archaickou stavbu lebky, dolní čelisti jsou však velikostně velmi variabilní (obr. 49) (Lordkipanidze et al. 2007). 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) (Jungers et al. 2016). Stavba skeletu nohy a distální části tibie lidí z Dmanisi vykazují některé starobylé znaky, které by mohly naznačovat určité rozdíly v lokomoci mezi nejstaršími a mladšími formami *Homo erectus/ergaster*.

Specifika kostry nohy a talokrurálního kloubu (Lordkipanidze et al. 2007) však nutně neznamenají archaický typ bipedie a za daných ekologických podmínek – život v horském lese – mohou představovat adaptaci skeletu nohy na pohyb v členitém horském prostředí. Nálezy z **Dmanisi** representují značnou morfologickou variabilitu jedné populace *Homo ergaster* (Rightmire et al. 2019). Lebka **D3444** (Lordkipanidze et al. 2005, 2013) reprezentuje kompletně a dlouhodobě bezzubého jedince (zachoval se jediný zub), což prokazuje jednak toleranci těchto lidí k handicapovaným jedincům a také to, že si takový jedinec byl schopen nalézat dlouhodobě vhodné potravní zdroje. Mohl se sice zčásti živit morkem a dalšími měkkými částmi těl ulovených zvířat jako vnitřnosti a mozek, ale určitě si musel umět vyhledávat také vhodnou rostlinnou stravu, která byla dostupná v horských lesích, ve kterých tito lidé ve spodním pleistocénu žili (Garcia et al. 2010, Mgeladze et al. 2011).

Podle ještě nedávných modelů migroval *Homo ergaster/erectus* podle všeho do Asie mnohem dříve než před 1,5 milionem let (Antón 2012, Antón, Middleton 2021, Baab 2015, Rightmire 2001, Wolpoff 1999, Obr. 51), patrně v období mezi 1,8 až 1,4 milionu let, jak ukazují nejstarší nálezy fosilních dokladů z Indonésie, definitivně však kolonizoval Asii asi před jedním milionem let (obr. 46). Nejstarší fosilní důkazy o *Homo erectus* z Číny jsou dosti vzácné, mnohem více dokladů pochází až z období kolem jednoho

milionu let (Tab. 9). Pro tyto formy člověka vzpřímeného je typická dlouhá, nízká lebka a velká tloušťka kompakty (Antón, Middleton 2021, Baab 2015).

To prokazuje, spolu s poněkud mladšími nástroji z izraelského naleziště ***Ubeidyia***, že *Homo erectus*, respektive *Homo ergaster* nebo jinak řečeno nejstarší formy této skupiny homininů, migroval do mediterránní oblasti dříve než do ostatních částí světa (Barash et al. 2022, Belmaker et al. 2002). *Homo erectus* podle všeho migroval do Asie mnohem dříve než před jedním milionem let, podle všeho v období minimálně před 1,8 milionu let, jak ukazují nejstarší nálezy z Číny a Indonésie, definitivně však kolonizoval Asii asi před 1 milionem let. Nejstarší dobře doložené fosilní důkazy o *Homo erectus* z Číny pocházejí až z období 1,2 – 1,0 milionu let. Pro tyto formy člověka vzpřímeného je typická dlouhá, nízká lebka a velmi tlustá kompaktní část kostí (Obr. 52).

O charakteru a době osídlení Indonésie, a jihovýchodní Asie obecně, se vedou dlouholeté diskuse (Baab 2015, Conroy 1997, Wolpoff 1999). Přesné datování nálezů indonéského *Homo erectus* je ale v mnoha případech sporné, a většina z nich zřejmě nedosahuje většího stáří než jeden milion let. Přinejmenším několik z nich však může být skutečně z mladšího spodního pleistocénu, možná i z vrstev starších než 1,7 milionu let (Antón, Middleton 2023).

Situaci ohledně osídlení Asie populacemi erektoidních forem člověka výrazně mění nález kamenných nástrojů z Číny. Nejstarší nález je datován na 2,1 milionu let (Zhu et al. 2018), dalších nálezy jsou mírně mladší než 2 miliony let. Ani jeden z těchto nálezů však není doprovázen jakýmikoliv nálezy lidských fosilií. Kromě faktu, že Asie byla velmi pravděpodobně osídlena pokročilejšími lidskými formami s kamennými nástroji podobnými nástrojům z **Dmanisi**, se totiž otevírá mnohem obecnější otázku, a to, jak vlastně vznikl *Homo erectus/ergaster* a jaký měly osud jeho předchůdci. To, co doposud víme, a podrobně jsme popisovali v předchozích částech, jsou pouze vrcholoví zástupci skupiny *Homo erectus/ergaster*. Ti nejstarší jsou datováni na 2 miliony let (Antón, Middleton 2023), avšak existují starší nálezy, které nereprezentují *Homo habilis/rudolfensis*, ale ani vrcholové formu erektoidů.

Některé z těchto nálezů mají znaky, které se výrazně odlišují od habilinů (Antón, Middleton 2023), a v tomto smyslu by mohly representovat kmenové zástupce skupiny *Homo erectus/ergaster*. Jedná se zejména o nálezy postkraniálního skeletu, ale i o mnohé fragmenty lebeční. Můžeme tedy spekulovat, že migrační vlny byly minimálně dvě.

První tvořili kmenové, archaické, formy erektoidů, kteří v rámci této migrace mohly proniknout i na Kavkaz, kde vznikla specifická populace s menším vzrůstem, malým mozkem a celou řadou archaických, habilinům podobných, znaků na lebce a postkraniálním skeletu. Podle stáří kamenných nástrojů v Číně je možné předpokládat, že tyto archaické formy *Homo ergaster/erectus* migrovaly až do východní Asie, kde se pak zformoval *Homo erectus*.

V době přibližně odpovídající nálezům z izraelské lokality **Ubeidyia**, tedy minimálně před 1,5 milionem let, kolonizují zástupci rodu *Homo* jako druhá kolonizační vlna, která zahrnovala již i první formy archaického *Homo sapiens*, také mediterránní oblast, a možná i východní Evropu, jak naznačuje kontroverzní a vágně datovaný (asi 1,4 milionu let) nález oldovánských nástrojů z ukrajinské lokality **Korolevo** (Garba et al. 2024). Důležitý je také 1,6 – 1,2 milionu let starý nález *Homo? erectus* z lokality **Kocabaş** (Denizli) v Turecku (Vialet et al. 2018, Tab. 11). Taxonomický status tohoto nálezu je problematický, ale zdá se, že by se mohlo jednat o pozdní formu *Homo ergaster/erectus* (Lebatard et al. 2014, Vialet et al. 2018). Nálezy nástrojů z francouzského **Grotte di Vallonnet** jsou staré zhruba 1,2 milionu let a biostratigraficky odpovídají poněkud starším nálezům starobylého archaického *Homo sapiens* (*Homo antecessor*) z **Atapuerky** a **Orce** (Cauche D., 2022, Michel et al. 2017). Podle všeho tedy již byly vyrobeny starobylými formami archaického *Homo sapiens* (pozn. autor).

I v rámci této migrace mohli proniknout kmenoví erektoidi do východní Asie, kterou ale podle všeho ještě nekolonizovali, podobně jako populace z Kavkazu. Tak či onak minimálně před 1,8 milionem let se zformovali vrcholoví zástupci této skupiny, které měli znaky typické pro asijské formy *Homo erectus*; tedy silné kompaktní kosti a robustní lebku s výraznými nadočnicovými valy, zalomeným týlem atd. (Conroy 1997). Tyto morfologické charakteristiky jsou v podstatě konstantní pro asijské populace, zatímco vrcholoví zástupci afrických populací mají morfologické charakteristiky velmi variabilní (Baab 2015, Tattersall 2015). Jinými slovy typické formy asijského *Homo erectus* mohly vzniknout a formovat se v Asii nezávisle na afro-mediterránních populacích erektoidů.

I když *Homo erectus* nepochybně migroval do Asie v období starším než 1,8 milionu let (možná i před více jak 2 miliony let), definitivně kolonizoval tento kontinent jako typický *Homo erectus* (Obr. 52) v ob-

dobí mezi jeden a půl až jedním milionem let, tedy v období, kdy archaický *Homo sapiens* kolonizoval Evropu a západní Asii a mediterán.

Mezi nejstarší indonéská naleziště (Tab. 11) *Homo erectus* patří ***Mojokerto,*** a zvláště pak ***Sangiran*** (1,2 milionu let), kde byla nalezena řada nových velmi důležitých nálezů druhu *Homo erectus* (Baab 2015). Mladší jsou pak slavné nálezy z ***Trinilu*** a také některá novější naleziště (obr. 52) (Wolpoff 1999). Nález *Homo erectus* z lokality **Trinil** původně tvořila kalva s nadočnicovými oblouky a femur, který ovšem nepatří k *Homo erectus*, ale je mnohem mladší; je to patologický femur současného člověka (Wolpoff 1999).

Přestože první a nejstarší čínské nálezy *Homo erectus* nálezy z jeskyně ***Zhoukoudian*** (***Čukutien*** obr. 52), měly pro objasnění evoluce člověka obrovský význam, nepatří mezi nejstarší zástupce *Homo erectus* v této oblasti (Baab 2015, Zhao et al. 2009, Zhu et al. 2008). Naleziště je však velmi významné, protože ukazuje variabilitu dané populace *Homo erectus* a její kulturní adaptace, včetně dlouhodobého používání ohně.

Nejstarší fosilní důkazy o člověku vzpřímeném ve východní Asii pocházející z období okolo jednoho milionu let (Tab. 11), z nalezišť ***Gongwangling (Lantian)*** a ***Yuanmou***, byly učiněny až ve druhé polovině minulého století. Jsou tak zhruba stejně staré jako mladší formy *Homo erectus* z **Olduvaiské rokle** (Conroy 1997, Wolpoff 1999). Pro nejstarší asijské zástupce *Homo erectus* byla typická dlouhá, nízká lebka a velmi tlusté kosti. Většina starých asijských nálezů je však velmi fragmentárních a deformovaných a, s výjimkou zubů a chrupu, neposkytuje dostatek informací o morfologii asijských forem *Homo erectus* (Baab 2015, Wolpoff 1999, Zanolli et al. 2019).

Kolonizace Evropy – Homo erectus nebo Homo sapiens?

Původ a evoluce anatomicky moderního člověka je jednou z nejdůležitějších problematik současné antropologie. Během poslední let se však tato problematika výrazně rozšiřuje a mění, a to i díky bouřlivému rozvoji paleogenetiky (Krause, Trappe 2022, 2023, Reich 2018, Vančata 2018).

Stejně jako v případě evoluce *Homo erectus* je možné v současné době vznik člověka rozdělit na vznik archaických forem člověka (**most recent common ancestor MRCA** – archaický *Homo sapiens sensu lato*) a vznik a evoluci moderních forem člověka. V případě archaických forem existují dva přístupy hodnocení této fáze a to připustit, že genetické studie prokazují, že se jedná již o druh *Homo sapiens*, nebo trvat na tradičním paleoantropologickém přístupu a vymezit různé druhy starobylých forem, předchůdců, člověka.

Dlouhá léta byl takovým druhem *Homo heidelbergensis,* reprezentující primárně evropské středně pleistocenní populace. Logicky však někteří paleoantropologové navrhují i další druhy, například *Homo bodoensis* (Roksandic et al. 2022 a, b), které representují neevropské, respektive africké populace archaického člověka. Paleogenetické studie jsou prakticky ve shodě s výsledky studií paleoantropologických. Vymezování různých druhů, potenciálních předchůdců moderních lidských forem, kam patří anatomicky moderní člověk, neandertálci a denisované, jsou výsledkem jednak relativně malého množství fosilií, které máme k dispozici, a také neznalosti celkové variability geneticky doložených forem archaického *Homo sapiens*.

V zásadě se jedná o problematiku tzv. chronospecies v evoluci archaického *Homo sapiens* v různých regionech, což je případ většiny druhů jako je *Homo heidelbergensis* nebo *Homo bodoensis*. V každém případě je dnes jisté, že archaické formy *Homo sapiens* musely vzniknout, jak prokazují paleogenetické studie (Meyer et al. 2014, 2016, Welker et al. 2020), před více 1,5 milionem let. To časově odpovídá vzniku adaptivní radiace erektoidních forem člověka v Africe a mediteránu (Buia, Bouri Daka, jeskyní komplex Atapuerca), a především předpokládaným vyhynutím *Homo ergaster sensu stricto* před cca 1,3 milionu let.

Nejstarší formy archaického *Homo sapiens* (*Homo antecessor* – MRCA???) osídlily jižní Evropu, a Blízký východ minimálně před 1,4 milionem let. I když se jedná o významné nálezy, jsou důkazy o osídlení Evropy stále neúplné a některé z nich podle všeho patří mladším formám archaického *Homo sapiens*, dříve řazených do druhu *Homo heidelbergensis* (Roksandic et al. 2022 a, b), které mohou mít již přímý vztah k formování moderních lidských forem jako jsou neandertálci nebo anatomicky moderní člověk (AMH – AMČ).

Zásadním způsobem však mění situaci model osídlení Evropy (Kay, Aston 2023), který prokazuje, že Evropa byla osídlena před více než 1,1 milionu let, a to dokonce i Evropa severní i východní. Tento model

je ve shodě s genetickými studiemi (Meyer et al. 2014, 2016, Welker et al. 2020), které prokazují, že první formy archaického *Homo sapiens* osídlují Evropu zhruba před 1,4 milionu let (Garba et al. 2024, Reich 2018, Welker at al. 2020) a téměř vymírají před 900 až 800 tisíci lety (Wangjie Hu et al., 2023, Aston, Stringer 2023). Zhruba před 700 tisíci lety se pak objevují pokročilé formy archaického *Homo sapiens* (*„Homo heidelbergensis“* v Evropě a *„Homo bodoensis“* v Africe; Roksandic et al. 2022 a, b).

Nálezy ze Španělska z jeskyně ***Gran Dolina*** (jeskynní komplex ***Atapuerca***) byly španělskými antropology zařazeny do nového druhu *Homo antecessor* (Bermúdez de Castro et al. 2017 a, b), což ale mnoho antropologů přijalo se značnou skepsí. Jednalo se totiž o velmi fragmentární pozůstatky nedospělého jedince, který zemřel asi před více jak 1,4 milion lety. I když z tohoto naleziště byla získána řada nových dokladů o nejstarších evropských homininech, převažuje názor, že se jednalo buď o mladší formy druhu člověka vzpřímeného nebo, častěji, o nejstaršího zástupce archaického *Homo sapiens*, a nikoliv o nový, výhradně evropský, lidský druh (Bermúdez de Castro et al. 2017 a, b, Rightmire 2013, 2015). Stejně staré jsou i lidské fosilie z lokality **Sima de los Elefante** (Demuro et al. 2022) z Atapuerky. Stáří prvních zástupců *Homo sapiens* dokládají i nálezy ze španělského **Orce** (lokality – **Venta Micena**, **Barranco Le´on-5** a **Fuente Nueva-3**), jejichž stáří by mohlo být okolo 1,3 milionu let, avšak v tomto případě jde především o nálezy kamenných industrií bez přesvědčivých fosilních lidských dokladů.

Na druhé straně je však třeba zdůraznit, že fosilní doklady z lokality Gran Dolina jsou už dostatečně početné, zahrnují také jeden částečně zachovalý skelet dospělého jedince, aby jednoznačně prokázaly existenci forem podobných forem archaického člověka v jižní Evropě (Bermúdez de Castro et al. 2017 a, b, Rightmire 2013, 2015). Vzhledem k tomu, že některé africké nálezy tzv. *Homo erectus,* jejichž stáří se pohybuje okolo milionu let (Buia, Bouri – Daka, viz Obr. 43) mají mnoho znaků značně odlišných od klasických forem *Homo erectus*, a je téměř jisté, že druh *Homo antecessor* představuje ve skutečnosti starobylé formy archaického *Homo sapiens*, které evolučně navazují na africké populace *Homo ergaster* (Roksandic et al. 2022 a, b). Tuto možnost jednoznačně podporují současné paleogenetické a paleoproteomické analýzy (Welker et al. 2020)

Velmi důležitý je rekonstruovaný nález z italské lokality **Ceprano**, který byl původně považovaný za další moderní formu *Homo erectus* (Manzi et al. 2001). Po důkladné geologické revizi stratigrafie lokality je datován jako mnohem mladší než Gran Dolina, asi 400 tisíc let, a morfologické analýzy prokázaly, že se jedná o modernější lidskou formu rodu Homo, *Homo heidelbergensis* (Bermúdez de Castro et al. 2017 a, b), tedy pokročilou formu archaického *Homo sapiens*. Nález z Ceprana ukazuje, že nejstarší formy člověka, jako archaický *Homo sapiens* (*Homo antecessor*), sice mohly osídlit některé části jižní Evropy před více než milionem let, ale že vlastní kolonizace Evropy nastala později, a to mezi 600-700 tisíci lety (Bermúdez de Castro et al. 2017 a, b, Rightmire 2013, 2015).

Vše ukazuje na to, že Evropu jako takovou kolonizovaly až moderní lidské formy rodu *Homo*, pokročilým archaickým *Homo sapiens* (*Homo heidelbergensis*). Z období staršího středního pleistocénu známe nálezy rodu *Homo*, které by bylo možné klasifikovat jako *Homo sapiens sensu lato*, také z jižní, východní i severní Afriky, z Indie, Číny a Indonésie (Antón, Middleton 2023, Antón et al. 2007, Bae 2010). Uvažujeme-li v intencích chronospecies archaického *Homo sapiens* je obtížné rozhodnout, zda to byl opravdu archaický druh člověka (MRCA – archaický *Homo sapiens sensu lato*), anebo zda se již jednalo o zástupce pokročilého archaického *Homo sapiens* (*Homo heidelbergensis*), jak ukazuje právě případ nálezu z Ceprana. Nicméně v případě Ceprana jde nepochybně o representanta skupiny, ze které se vyvinuly moderní formy *Homo sapiens* (Di Vincenzo et al. 2017, Manzi 2016).

Neexistují však žádné přímé ani nepřímé důkazy o osídlení kontinentální Evropy nějakou archaickou formou *Homo erectus sensu lato*. Tyto lidské formy do Evropy, s výjimkou mediteránních oblastí, nepronikly, stejně jako se jim nepodařilo kolonizovat severní a jižní Ameriku a Austrálii. Zdá se tedy, že skutečná kolonizace Evropy byla mimo adaptační možnosti, a relevantní paleoekologické podmínky pro migraci, člověka vzpřímeného a Evropa, a další části světa, byla osídlena až archaickým *Homo sapiens*.

Potomci nejstarších zástupců archaického Homo sapiens – evropský Homo heidelbergensis a další zástupci archaického Homo sapiens

Evoluce pokročilých forem archaického Homo sapiens a příčiny extinkce Homo erectus a starobylých forem Homo sapiens v afro-evropském regionu

Jednou z příčin změn v evoluci archaického *Homo sapiens* byly nepochybně klimatické změny, které se mohly odrazit i charakteru genomu a populační dynamice. Prvním kritickým obdobím byly změny v klimatu a ekologii mezi 1 milionem let a 800 tisíci lety (Abbate, Sargi 2012, Aston, Stringer 2023, Wangjie Hu et al., 2023, Muttoni et al. 2010). V období mezi 700–620 tisíci lety (Oxygen Isotop Stage [OIS] 18–16) pak došlo k ochlazení klimatu s následným oteplením mezi 620–565 tisíci lety (OIS 15) (Abbate, Sargi 2012).

V chladném období definitivně mizí veškeré fosilní doklady o formách starobylých zástupců *Homo sapiens* z oblasti Afriky, Evropy i západní Asie. V teplém období se pak objevují v Africe i v Evropě nové formy archaického *Homo sapiens*, které se dříve řadily do druhu *Homo heidelbergensis* a nálezy mladší 300 tisíc let pak většinou do pokročilých forem *Homo sapiens* (obr. 48) eventuálně anatomicky moderního člověka nebo neandertálce (Rightmire 2013, 2015, Roksandic et al. 2022 a, b).

Jak prokazují současné výzkumy paleoantropologické, archeologické, paleontologické i paleoekologické jednalo se o poměrně vysokorostlé atleticky stavěné jedince (Jungers et al. 2018, Rightmire 2015). Podle stavby těla, zranění, používaných nástrojů i archeologického a paleontologického kontextu se jednalo o první skutečné lovce (Fleagle 2013, Toth, Schick 2015). Vyráběli již technologicky pokročilejší kamenné nástroje, kompozitní (dvousložkové) nástroje a je prokázána i výroba vysloveně loveckých zbraní, dřevěných oštěpů s hrotem tvrzeným v ohni (obr. 51) (Lockey et al. 2023).

Zatímco v Evropě a západní Asii je technologický vývoj pozvolný a vrcholí vznikem mousterského kulturního komplexu, v Africe vidíme v některých regionech doslova technologickou revoluci (ale roztříštěnou do mnoha center), která je zvláště výrazná v období risského zalednění (300–130 tisíc let) (McBrearty, Brooks 2000, Roksandic et al. 2022 a, b Tattersall 2022, Toth, Schick 2015, Wood 2019).

Že se jednalo o přímé předky moderních lidských druhů, prokázaly paleogenetické analýzy neandertálců a anatomicky moderního člověka, protože řada typicky lidských genů, například FOXP2 geny, je pro oba druhy společná, a tudíž vznikla zřejmě už v průběhu evoluce pokročilého archaického *Homo sapiens*/*Homo heidelbergensis* (Vančata 2018).

To prokazuje, že pokročilý archaický *Homo sapiens* (*Homo heidelbergensis/bodoensis*) byl nepochybně přímým předkem moderních lidských forem, neandertálců v Evropě, denisovanů v Asii a anatomicky moderního člověka v Africe.

V Asii na východ od Möviovy linie (orientačně – od západní Sibiře a střední Asie na východ) naopak přežívaly populace klasického *Homo erectus*, které v tomto regionu pak žily od počátku svrchního pleistocénu spolu s nově příchozími populacemi denisovanů a anatomicky moderního člověka a jinými reliktními lidskými populacemi jako je *Homo floresiensis*. (Schwartz, Tattersall 2010).

Evoluce člověka ve středním pleistocénu

V období mezi 700–600 tisíci lety se v Africe a Evropě, tedy po překonání kritické populační situace v evoluci *Homo sapiens* (Aston, Stringer 2023) schylovalo k zásadní změně v evoluci člověka. Objevují se nové formy, některými autory označovaná jako druh *Homo heidelbergensis* nebo *Homo bodoensis*, jinými pak jako vrcholové formy archaického *Homo sapiens* (Roksandic et al. 2022 a, b Tattersall 2022, Wood 2019). Tato forma člověka začala zhruba mezi 600–650 tisíci lety kolonizovat kontinentální Evropu a západní Asii (obr. 53) a pokračovala ve svém vývoji až zhruba do 300 -150 000 lety, kdy se v této oblasti, tedy v Africe, Blízkém východě, západní Asii a Evropě objevily zcela nové lidské formy, neandertálci a anatomicky moderní člověk.

Na východ od tzv. Möviovy linie, tedy ve střední, jižní a východní Asii se podle všeho dále vyvíjel *Homo erectus*. U asijských populací *Homo erectus* se v průběhu jejich další evoluce dále zvětšoval mozek, postava byla relativně menší, ale robustnější. O evoluci tohoto druhu člověka ve východní a jihovýchodní Asii máme velmi dobré informace z řady čínských a indonéských středně pleistocenních lokalit (Antón, Middleton 2023, Baab 2015).

Homo erectus v Asii

Nejdůležitější informace o tom, jak probíhala evoluce *Homo erectus* v Asii (Tab. 12), pocházejí z čínské lokality ***Zhoukoudian*** (***Čukutien***) (obr. 52) (Boaz, Ciochon 2004). Bohužel, většina nálezů lidských kostí z této lokality se ztratila během druhé světové války a zůstaly jen odlitky koster. Výzkumy na této lokalitě pokračovaly i po válce, ale bez výraznějších úspěchů v nalezení lidských ostatků. V každém případě měly středně pleistocenní formy *Homo erectus* podstatně vyšší kapacitu mozku, nižší a robustnější postavu (Boaz, Ciochon 2004). Co se týká kamenných industrií, většinou byla používána technologie pokročilého oldovánu, acheuléenská technologie se objevuje zcela výjimečně (Gal et al. 2017).

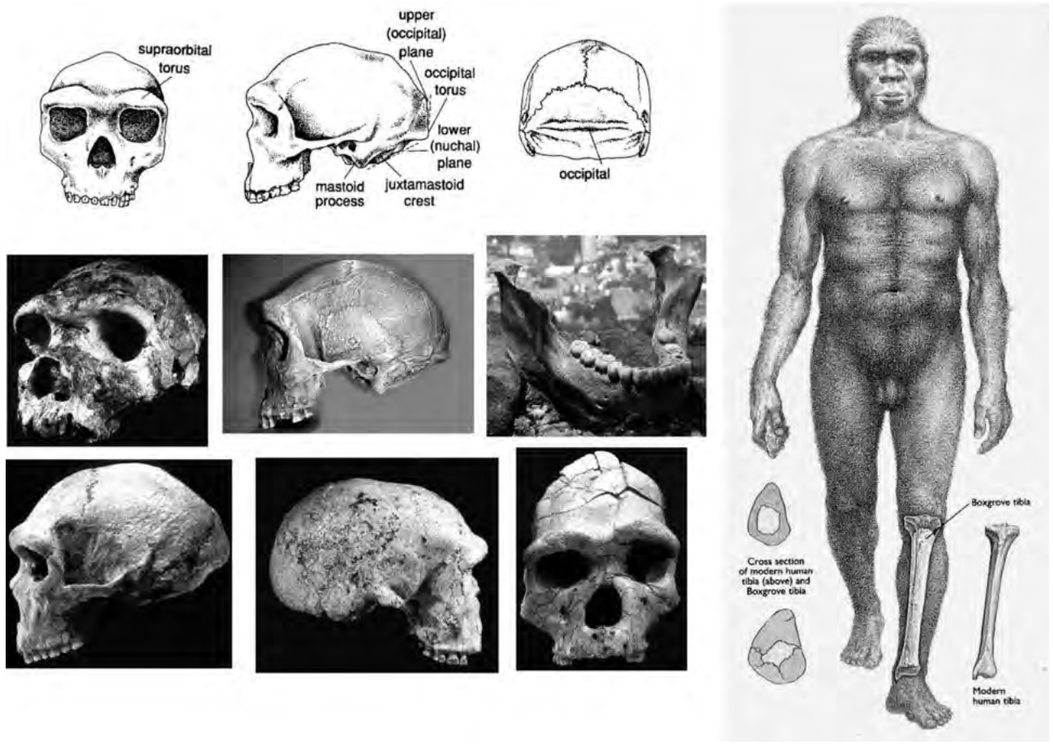
Tyto výzkumy však ukázaly jeden velmi důležitý fakt. Mnoho metrů vysoká vrstva uhlíku nalezeného v jeskyni byla některými antropology interpretována jako první důkaz systematického používání ohně v lidské evoluci, které mělo souvisle trvat po mnoho tisíc let. Pečlivé vyhodnocení geologie jeskyně takový názor nepodpořilo a ukazuje, že oheň byl používán pouze příležitostně a přetržitě, i když po delší časové období (Gao et al. 2017). Nové rekonstrukce lebky čínského člověka vzpřímeného, „sinantropa“, z této lokality, provedené Ianem Tattersallem a Jeffrey Schwartzem z odlitků fragmentů lebky zase ukázaly, že vzhled lebky nebyl zdaleka tak moderní, jak ukazovaly starší rekonstrukce, a byl v zásadě velmi podobný dalším klasickým nálezům *Homo erectus* z Asie (Schwartz, Tattersall 2003).

Poněkud jiná je situace v Indonésii, kde si člověk vzpřímený zachovává řadu velmi starobylých znaků, jak je patrné například z nálezu lebky z lokality ***Sambungmachan*** (Tab. 11), a tento trend přetrvává až do svrchního pleistocénu, což pak prokazují enigmatické nálezy lebek z ***Ngandongu***, které jsou staré pouhých 100 000 let, nebo i mladší (Indriati et al., 2010, 2011).

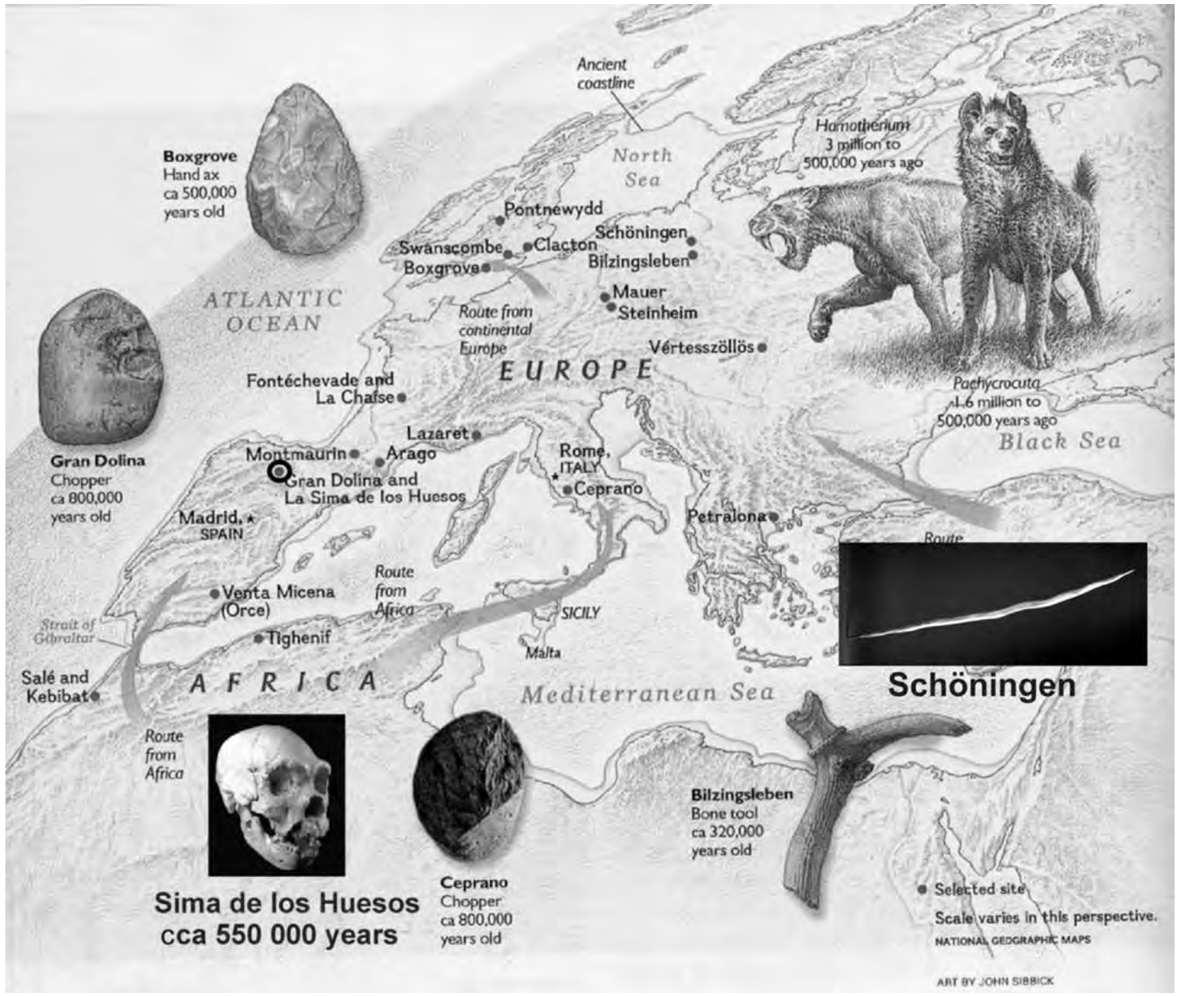
Podle starších názorů mohly některé čínské nálezy reprezentovat druh *Homo heidelbergensis*, a tito autoři nevylučují, že tento druh pak mohl zpětně osídlit Afriku a Evropu. Současné analýzy však jednoznačně podporují názor, že se jedná buď o přežívající populace *Homo erectus* nebo modernější asijské formy člověka (Bae 2010, Kaifu, Athreya 2024, Rightmire 2015). Možná se jednalo i o representanty moderní lidské formy – denisovanů.

Přesto je i z odlitků lebek z tohoto naleziště, dalších fosilních nálezů z Číny i dalších částí jihovýchodní Asie a příslušných paleontologických dokladů zřejmé, že *Homo erectus* prodělal v Asii řadu změn, z nichž nejdůležitější je zvětšování mozku. To je patrné i z nálezů středně pleistocenního člověka z dalších čínských lokalit, jako jsou **Yunxian** a **Hexian** (Kaifu, Athreya 2024).

Hypotéza o osídlení Evropy asijskými populacemi *Homo heidelbergensis* (archaického *Homo sapiens*) je poněkud problematická, a neexistují pro ni žádné dostatečné a přesvědčivé doklady. Naopak poměrně moderně vyhlížející nález lebky člověka z indického naleziště ***Narmanda*** starý necelých 300 000 let naznačuje spíše na osídlování Asie z Evropy nebo Afriky (Baab 2015, Kaifu, Athreya 2024). Podle nových hodnocení tohoto indického nálezu není jeho status jako *Homo heidelbergensis* zdaleka jasný (Kaifu, Athreya 2024). Není tedy vyloučeno, že některé oblasti střední a východní Asie mohly být osídleny populacemi pokročilého archaického *Homo sapiens* nebo velmi starobylými populacemi anatomicky moderního člověka (Baab 2015, Bae 2010, Kaifu, Athreya 2024, Rightmire 2015).



Obr. 53 - Nahoře: Znaky typické pro Homo heidelbergensis/archaický Homo sapiens: (vlevo) supraorbitální partie jsou mohutné, ale jsou však jasně rozděleny na dvě oddělené části – nadočnicové oblouky; (uprostřed) planum nuchale superior je malé a vertikální; torus occipitalis je málo výrazný (pokud vůbec existuje, pozn. autor) a je umístěn velmi nízko; planum nuchale inferior je málo výrazné a je téměř horizontální; crista juxtamastoidea; specifický tvar processus mastoideus c) torus occipitalis je málo výrazný a nízko položený. Rekonstrukce jedince archaického Homo sapiens (Homo heidelbergensis) z Boxgrove v Anglii (vpravo), kde byla nalezena vedle velkého množství kamenných nástrojů a paleontologických dokladů také téměř úplná lidská tibie a levý dolní řezák. Tibie je robustní a poměrně dlouhá. Na jejím průřezu (dole) je dobře patrná silná kompakta znak typický pro archaické formy Homo sapiens (© Vančata 2013). Lebka archaického Homo sapiens (Homo heidelbergensis) z etiopského naleziště Bodo v Etiopii (vlevo střed), stará asi 600 000 let, měla poměrně velký obsah mozkovny – 1250 cm³ (Conroy et al. 2000, © Vančata 2013). Lebka Kabwe 1 (střed) -archaický Homo sapiens/Homo bodoensis ze zambijské lokality Kabwe – stáří lokality je okolo 325 tisíc let. Obsah mozkovny je odhadován na 1285 cm³.Obličej je prakticky vertikální a dominují mu masivní nadočnicové oblouky. (Rightmire 1998, archiv autora). Dolní čelist archaického Homo sapiens z lokalit Mauer u Heidelbergu (vpravo střed) – holotyp Homo heidelbergensis starý 609 000 let. Čelist je velmi masivní a zcela schází bradový výběžek (© Vančata 2013). Lebka z řecké jeskyně Petralona (vlevo dole) pocházející z risského období s charakteristikami archaických forem Homo sapiens, jejíž datování je okolo 200 000 let (© Vančata 2013). Steinheim (Německo) – téměř úplná lebka ženy vrcholové formy archaického Homo sapiens možná i předchůdce neandertálců. Stáří je odhadováno asi na 200 000 - 250 000 let, obsah mozkovny je kolem 1100 cm³. Lebka má ve srovnání s „klasickými" nálezy Homo heidelbergensis některé modernější znaky (© Vančata 2013). Arago XXI (dole vpravo) – částečně zachovaná lebka archaického Homo sapiens nalezená na jihofrancouzské lokalitě Arago, jejíž stáří je odhadováno mezi 300 000–200 000 lety. Byla nalezena spolu s kostmi pánevními a femurem. Objem mozkovny se odhaduje asi na 1170 cm³ (© Vančata 2013).



Obr. 54 -Mapka znázorňující možné migrační cesty Homo heidelbergensis do Evropy a rozmístění nejdůležitějších nalezišť. Podle současných názorů se pokročilé archaické formy Homo sapiens dostaly do Evropy okolo 650 000 lety. To prokazují více jak 600 tisíc let staré nálezy z anglického Boxgrove, německého Maueru a především, po novém datování, půl milionu staré nálezy ze Sima de los Huesos. Do Evropy mohli proniknout třemi cestami, západní přes Gibraltar, středomořskou přes severní Afriku, střední přes Sicílii a Itálii a východní přes Turecko a Balkán. Charakteristická byla pokročilá acheuléenská industrie, kostěné nástroje a také dřevěné oštěpy – viz oštěp z německého Schöningenu (300-400 tisíc let) (© Vančata 2013).

Homo heidelbergensis – pokročilý archaický Homo sapiens sensu lato

Nejstarší prokazatelně nové formy člověka, tedy formy jednoznačně odlišné od H*omo erectus* z biologického i kulturního hlediska, se objevují v Africe mezi 650–600 tisíci lety. Podle nejnovějšího datování jednotlivých lokalit lze nalézt tyto lidské formy prakticky ve stejném období (nejstarší je mandibula z německé lokality **Mauer** - 609 tisíc let) také v Evropě (obr. 53, 54, Tab. 12) (Rightmire 2013, 2015, Roksandic et al. 2022 a, b, Tattersall 2022, Wood 2019). Vůbec nejstarším evropským nálezem pokročilých forem archaického *Homo sapiens* je diafýza femuru z jihoitalského **Venosa-Notarchirico** (Vn-H1) jejíž stáří se odhaduje na 635 tisíc let, která byla nalezena spolu s acheuléenskou kamennou industrií (Micarelli et al. 2024).

Z mnoha důvodů stále není definitivně jasné, zda se jedná o nejstarší formy archaického *Homo sapiens* nebo, což je z hlediska paleogenetického velmi nepravděpodobné, o samostatný lidský druh, *Homo heidelbergensis*. V takovém případě by *Homo heidelbergensis* nebo *Homo bodoensis* mohly představoval pouze chronospecies, druhy, ze kterých se později diferencovaly moderní formy rodu *Homo* (Roksandic et al. 2022 a, b). Tato hypotéza je ale krajně nepravděpodobná, vzhledem k blízké genetické příbuznosti všech moderních lidských forem (Reich 2018).

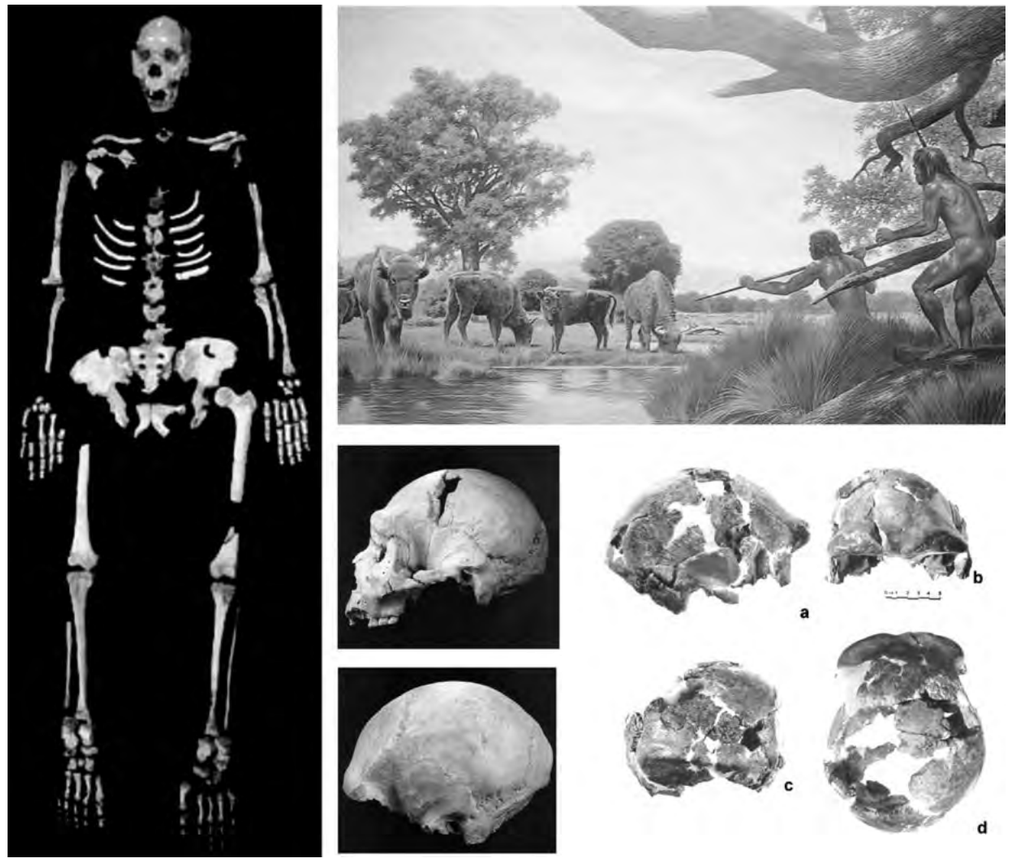
Tabulka 12 – Homo erectus a starobylý archaický Homo sapiens.

Naleziště	***Region***	***Datování***	***Druh***
Afrika a Blízký Východ			
Kocabaş (Denizli Basin)	Turecko	1,1 mil. let	?? Homo erectus
Busidima, Gona, Afar	Etiopie	1,2 mil. let	?? Homo erectus
Gesher Benot Ya'acov	Palestina	500 tis. let	Homo heidelbergensis/sapiens
Lainyamok	Tanzanie	700 tis. let	? Homo erectus
Masek, Olduvai Gorge	Tanzanie	600 tis. let	? Homo erectus
Bodo	Etiopie	600 tis. let	Homo heidelbergensis/sapiens
Kabwe (Broken Hill)	Zimbabwe	325 tis. let	Homo heidelbergensis/sapiens
Ndutu	Tanzanie	350 tis. let	Homo heidelbergensis/sapiens
Elandsfontein	Jižní Afrika	350 tis. let	Homo sapiens
Asie			
Sambungmachan	Indonésie	500 tis. let	Homo erectus
Longudong (Jianshi)	Čína	650 tis. let	Homo erectus
Chenjiayao	Čína	650 tis. let	Homo erectus
Zhoukoudian	Čína	600 tis. let	Homo erectus
Yunxian	Čína	450 tis. let	Homo erectus
Zhoukoudian	Čína	400 tis. let	Homo erectus
Yiyuan	Čína	400 tis. let	Homo erectus
Nanjing	Čína	350 tis. let	Homo erectus
Hexian	Čína	350 tis. let	Homo erectus
Jinniushan	Čína	300 tis. let	Homo erectus
Narmanda	Indie	300–250 tis. let	? Homo sapiens
Evropa a záp. Asie			
Venosa-Notarchirico	Itálie	635 tis. let.	Homo heidelbergensis/sapiens
Mauer	Německo	609 tis. let	Homo heidelbergensis/sapiens
Gesher Benot Ya'acov	Palestina	500 tis. let	Homo heidelbergensis/sapiens
Fontana Ranuccio	Itálie	450 tis. let	Homo heidelbergensis/sapiens
Boxgrove	Velká Británie	500 tis. let	Homo heidelbergensis/sapiens
Ceprano	Itálie	400 tis. let	Homo heidelbergensis/sapiens
Bilzingsleben	Německo	400 tis. let	Homo heidelbergensis/sapiens
Vértösszölös	Maďarsko	350 tis. let	Homo heidelbergensis/sapiens
Sima de los Huesos, Atapuerca	Španělsko	500 tis. let	Homo heidelbergensis/sapiens
Arago	Francie	450 tis. let	Homo heidelbergensis/sapiens
Swanscombe	Velká Británie	300 tis. let	? Homo sapiens
Petralona	Řecko	250 tis. let	Homo heidelbergensis/sapiens

Je téměř jisté, že po důkladné a objektivní revizi bude tato skupina fosilního člověka, pokročilý archaický *Homo sapiens*, nakonec zahrnovat jak zástupce druhu „*Homo heidelbergensis*“, tak archaické zástupce druhu *Homo sapiens*, kteří se mohli zformovat v průběhu risského zalednění a migrovat mimo

Afriku cestou přes pobřeží Arabského poloostrova, jak naznačují některé archeologické výzkumy na pobřeží Perského zálivu (Armitage et al. 2011).

Je velmi pravděpodobné, že argumenty mnoha paleoantropologů, včetně multiregionalistů (Wolpoff 1999, Wolpoff et al. 2000, 2001), ale i mnoha badatelů z jiných oblastí antropologie, budou podpořeny dostatkem potřebných paleoantropologických i paleogenetických dokladů, i teoretických argumentů, a potvrdí se, že starobylé formy archaického *Homo sapiens* se objevily již v průběhu staršího pleistocénu tedy před 1,5 milionem let. Populace pokročilého archaického *Homo sapiens*, které se objevují před 650 tisíci lety, se pak mezi 300 tisíci až 150 tisíci lety diferencovaly v jednotlivé formy moderního *Homo sapiens*, tedy anatomicky moderního člověka, neandertálce a denisovany.



Obr. 55 - Téměř úplný postkraniální skelet SH 5 (Miguelón/Elvis – vpravo). Pro dlouhé kosti je typická velmi silná kompakta. Stáří jedince je odhadováno asi na 35 let. Výška těla je na základě rekonstrukce kostry a na základě délky dlouhých kostí končetin odhadována asi na minimálně 180 cm a hmotnost až 95 kilogramů. Šlo o mohutného dospělého muže, který možná zemřel na těžký zánět měkkých tkání pravé části obličeje (© www.ucm.es/info/ paleo). Lidé ze Sima de los Huesos byli zdatní lovci (nahoře), což naznačují vedle nálezů paleontologických také četné zhojené jizvy na většině lebek. Lovili zřejmě střední a větší zvěř (tury, jeleny a koně) kontaktním způsobem – především oštěpy (archiv autora). Lebka SH 5 (vpravo nahoře) je nejúplnější z nalezených lebek s velmi malou kraniální kapacitou (1093 cm³). Je na ní patrných 13 zhojených zranění. Tento jedinec zřejmě zemřel na zánětlivé onemocnění zubů. Lebka má určité znaky podobné některým Neandertálcům – velký úzký obličej s rozsáhlou nosní partií (zejména velká je apertura piriformis). Tento dojem však vzniká i díky velmi malé mozkovně jedince SH 5 a relativně velkému splanchnocraniu. (© www.ucm.es/info/paleo). Lebka SH4 (vpravo uprostřed) má podstatně větší obsah mozkovny – 1360 cm³. Náležela jedinci, který byl od raného dětství zcela hluchý (© www.ucm.es/info/paleo) Lebka z italské lokality Ceprano (vpravo dole) je stará asi 400 tisíc let a má velmi archaickou morfologii srovnatelnou s nejstaršími reprezentanty archaického Homo sapiens (© Vančata 2013)

To potvrzují nové nálezy a nové datování nálezu z marockého **Jebel Irhoud**, které prokazují, že první archaické formy anatomicky moderního člověka se mohly objevit v Africe už před počátkem risského/eemského zalednění (Callaway 2017, Hublin et al. 2017). Genetické studie dokonce prokazují, že v tomto období mohlo docházet k první hybridizaci anatomicky moderního člověka s „praneandertálci" (tedy evropských forem pokročilého archaického *Homo sapiens*, předků neandertálců?? Callaway 2017) Tak či onak, dnes je jisté, že evoluce našeho druhu *Homo sapiens* začala mnohem dříve, než jsme předpokládali a probíhala ve třech fázích, starobylé formy archaického *Homo sapiens*, pokročilé formy archaického *Homo sapiens* a vznik a diferenciace moderních forem *Homo sapiens* – anatomicky moderního člověka, neandertálců a denisovanů, a to včetně formování genetických charakteristik jednotlivých forem (Vančata 2024).

Pro *Homo heidelbergensis*, pokročilého archaického *Homo sapiens*, je typické výrazné zvětšení mozku oproti člověku vzpřímenému. Výzkumy týmu Glenna Conroye (Conroy, Smith 2007) dokonce ukazují, že již jeho mozek by se svojí velikostí mohl překrývat s dolní hranicí běžné variability mozku moderního člověka, která je cca 1200 cm^3, i když archaické formy *Homo sapiens* z období před risským zaledněním mají velikost mozku statisticky významně menší než jakákoliv moderní forma *Homo sapiens* (D´Amore et al. 2001). Nicméně relativně velká mozkovna přirozeně ovlivnila i tvar lebky jako celku a profilování skeletu obličeje.

U této lidské formy (obr. 48) (Conroy 1997, Rightmire 2015) mizí typický výrazně zalomený týl. I když na lebce stále nalézáme více či méně zřetelný *torus occipitalis*, je umístěn podstatně níž než u *Homo erectus*. Nadočnicové oblouky jsou u některých jedinců ještě mohutné, výrazně prominující, někdy jsou dokonce robustnější než *torus supraorbitalis* u *Homo erectus*, avšak v mnoha případech mohou být málo výrazné, podobné neandertálcům, nebo dokonce starším formám anatomicky moderního člověka.

Velkou variabilitu tohoto znaku demonstrují například nálezy ze španělské jeskyně *Sima de los Huesos* (obr. 55) (Arsuaga et al. 1997 a, b, Bermúdez de Castro et al. 2004). U této lidské formy nikdy nevytvářejí souvislý nadočnicový val. Nadočnicové partie jsou jasně rozdělené na dvě části, protože glabela již neprominuje vpřed tak jako u většiny nálezů druhu *Homo erectus*, avšak tvoří, podobně jako u pozdějších forem rodu *Homo*, mírnou depresi mezi nadočnicovými oblouky. *Sulcus supraorbitalis* je velmi slabý, někdy chybí úplně. Kosti lebky jsou stále poměrně tlusté, ale většinou jsou tenčí ve srovnání s *Homo erectus* a na „tloušťce" se podílí hlavně spongióza, a nikoliv kompaktní kost (Arsuaga et al. 2014).

Velikost mozku této lidské formy se nacházela sice již v rámci dolní poloviny variability lidského mozku, ale byla ještě statisticky významně menší než u současného člověka – v průměru 1260 cm^3 (Arsuaga et al. 2014). Existují však prokazatelné velikostní rozdíly mezi ranými formami před risským zaledněním (1208 cm^3), a skupinami mladšími vyskytujícími se v průběhu risského zalednění (mladší 300 tisíc let), která měla mozkovou kapacitu v průměru 1311 cm^3 (D´Amore et al. 2001).

Kostra končetin i pánev (Bonmatí et al. 2010) jsou tvarem i proporcemi téměř nerozlišitelné od starších forem druhu *Homo sapiens* (obr. 50) a také mají, na rozdíl od neandertálců, mnohé znaky společné s anatomicky moderním člověkem. Diafýzy dlouhých kostí jsou poměrně štíhlé a dlouhé, ale epifýzy jsou, na rozdíl od člověka vzpřímeného, dosti robustní. Kompaktní kost je obvykle poměrně silná, zejména v diafyzální části dlouhých kostí. Rekonstrukce postavy této lidské formy ukazuje, že *Homo heidelbergensis/*archaický *Homo sapiens* byl vysoký, a na rozdíl od *Homo erectus* měl poměrně robustní stavbu těla. Měli dlouhé, dobře osvalené končetiny a stavbou těla připomínali urostlé desetibojaře (Bonmatí et al. 2010, Rodríges et al. 2023), což bylo jistě výhodné jak z hlediska jejich loveckého způsobu života, tak i termoregulačně (García, Arsuaga 2011).

Vrcholové formy archaického *Homo sapiens* vznikly v souvislosti s ekologickými změnami, kterým se musel člověk přizpůsobit, a podle všeho i se změnami v technologii výroby kamenných nástrojů (rozvoj acheuléenské výroby nástrojů a výběru vhodného materiálu) a změnami v potravní strategii (Ashton, Stringer 2023, Rightmire 2015, Toth, Schick 2015, Wangjie Hu et al., 2023, Welker et al. 2015).

Nepochybně se jednalo o jistou formu lidské „adaptivní radiace" spojenou s genetickým driftem po vzniklém „bottleneck" efektu před 900 až 800 tisíci lety (Ashton, Stringer 2023, Wangjie Hu et al., 2023). Proces diferenciace archaického *Homo sapiens* pokračoval kolonizační vlnou před 700–600 tisíci lety (Roksandic et al. 2022 a, b), kdy tato lidská forma jako první ze zástupců lidského rodu osídlila Afriku, blízký Východ a také větší část kontinentální Evropy (obr. 49).

O tom, jaký mají formy vrcholové formy archaického *Homo sapiens* taxonomický status, se vedou již mnoho let dlouhé diskuse (Roksandic et al. 2022 a, b). Nepochybně byli tito lidé anatomicky modernímu člověku ve většině znaků mnohem bližší, než kdy byl *Homo erectus*. Byli současnému člověku blízcí

geneticky (Reich 2018, Vančata 2018). Podle všeho byl evropský archaický *Homo sapiens (heidelbergensis)* geneticky bližší neandertálcům, zatímco africké formy archaického *Homo sapiens* byly zřejmě bližší anatomicky modernímu člověku. Proto je dnes možno tvrdit, že se s největší pravděpodobností nejedná o odlišný lidský druh, ale o tzv. vrcholové formy archaického *Homo sapiens*. Jiní trvají na tom, že se musí z různých důvodů, fylogenetických i morfologických, jednat o specifický, byť moderním lidským formám velmi blízký, lidský druh (Roksandic et al. 2022 a, b), i když je téměř jisté, že se jedná ve všech případech o chronospecies, ale s velmi podobným, lidským, genomem (Reich 2018).

Názor, že se jedná o archaické formy druhu *Homo sapiens,* se zdá být podložen mnoha přesvědčivými argumenty založenými na přímých i nepřímých fosilních dokladech. Navíc se ukazuje, že mnohé „erektoidní" znaky, jako zalomení týlu nebo mohutné nadočnicové oblouky, mají ve skutečnosti odlišnou morfologickou strukturu (Conroy 1997) (obr. 48), než měl člověk vzpřímený, a i tak se vyskytují ve výrazné podobě pouze u některých lebek, u některých je naopak nenajdeme vůbec (Rightmire 2015).

Pravda ale také je, že i *Homo heidelbergensis* nebo *Homo bodoensis* pojímaný jako chronospecies, tedy druh starší a předcházející bezprostředně druhu *Homo sapiens sensu stricto*, se také opírá o mnohé solidní argumenty a fosilní doklady (Roksandic et al. 2022 a, b), ale stejně tak by i mohlo jít o poddruhy *Homo sapiens*, což je daleko pravděpodobnější varianta. Záleží ovšem na tom, zda je možno považovat rozdíly mezi nejstaršími formami archaického *Homo sapiens sensu stricto* a znaky typickými pro skupinu *„Homo heidelbergensis/bodoensis"* za natolik systematicky relevantní, že opravňují vyčlenění samostatného druhu člověka, což je, jak už jsme zmínili, diskutabilní (srov. Wolpoff 1999).

Nálezy pokročilého archaického *Homo sapiens* jsou poměrně hojné, mnohé z nich dobře zachovalé a známe je z řady nalezišť z Afriky a Evropy (Tab. 10).

Z afrických nálezů jsou nejdůležitější nálezy několika poměrně dobře zachovalých jedinců, zejména téměř úplné lebky z ***Kabwe*** (dříve ***Broken Hill***) ze Zambie (dříve Rhodesie), a lebky z ***Bodo*** z Etiopie (obr. 48) (Wolpoff 1999, Rightmire 2015). Další nálezy jsou buď méně úplné nebo do jisté míry problematické z hlediska jejich datování (např. ***Ndutu*** z Tanzanie, ***Baringo*** v Keni a ***Elandsfontein*** z jižní Afriky).

Některé i poměrně staré africké nálezy jsou pak většinou autorů považovány za formy *Homo sapiens* a nikdy za *Homo heidelbergensis* nebo dokonce *Homo erectus* (např. ***Salé, Thomas Quarry, Saldanha, Eyasi***, viz Tab. 10) (Bermúdez de Castro, Martinón-Torres 2022, Manzi 2011, Schwartz, Tattersall 2010, Stringer 2016, Wolpoff 1999).

Mezi nejstarší evropské nálezy patří 635 tisíc let starý femur z italského Venosa-Notarchirico, slavná 609 tisíc let stará čelist z ***Maueru*** u Heidelbergu v Německu, půl milionu let stará holenní kost a zub z anglické lokality ***Boxgrove*** (Rightmire 2015) a jeden z nejpočetnějších a nejúplnějších nálezů člověka v dějinách paleoantropologie, fosilní skelety z jeskyně ***Sima de los Huesos*** z jeskynního komplexu Atapuerca ze Španělska, které jsou datovány okolo 500 tisíc let (Arsuaga et al. 1997 a, b).

Dalšími důležitými lokalitami, které poskytly fosilní doklady o této formě člověka, jsou velmi dobře zdokumentovaný a prozkoumaný, asi 450 tisíc let starý, nález skeletu z jeskyně ***Arago*** (obr. 48) ve Francii (Wolpoff 1999). Významná je i velmi dobře zachovalá, leč také velmi špatně datovatelná, lebka z řecké jeskyně ***Petralona*** stará mezi 150–250 (450?) tisíc let (Aidonis et al. 2023, obr. 48), která by mohla představovat velmi pozdního representanta archaického *Homo sapiens*. Dále to jsou nálezy z východoněmecké lokality ***Bilzingsleben*** (400 tisíc let) a ***Vértösszölös*** (330 tisíc let) v Maďarsku (Rightmire 2015, Schwartz, Tattersall 2010, Stringer 2016). Nálezy ze střední Evropy jsou sice velmi fragmentární, ale jsou doprovázeny početnou kamennou industrií. V německém ***Bilzingsleben*** jsou lidské fosilní nálezy komplexnější, byla zrekonstruována i lebka. Existují zde velmi dobré paleontologické doklady a velké množství kamenných nástrojů a dalších archeologických informací. Nově byla do skupiny *„Homo heidelbergensis"* zařazena i lebka z italské lokality ***Ceprano*** (obr. 50), dříve řazenou do samostatného druhu *Homo cepranensis* blízkého *Homo erectus* (diVinzenzo et al. 2017, Manzi 2016, Manzi et al. 2001).

Analýzy skeletů ze španělského naleziště ***Sima de los Huesos*** (Atapuerca) však jasně ukazují, že variabilita v rámci populací archaických forem *Homo sapiens* je zjevně nesrovnatelně větší, než jsme vůbec kdy byli schopni předpokládat. Proto, podle mého názoru, ztrácí vyčleňování starobylých a pokročilých forem „*Homo heidelbergensis*" opodstatnění, protože se v tomto případě prokazatelně jedná o pokročilé formy archaického *Homo sapiens*.

Zcela zásadní význam má španělské naleziště ***Sima de los Huesos*** (jeskynní komplex ***Atapuerca*** (Arsuaga et al. 2014, 2015). V populaci nalezených skeletů Sima de los Huesos vysoký počet jedinců, kteří zemřeli ve plodném věku a pravděpodobně v době kolem vrcholu nejvyšší plodnosti. Celkem 12

z 28 (43 %) jsou mladí dospělí jedinci. To znamená, že většina vzorku homininů SH (85,7 %) tvoří dospívající nebo mladí dospělí jedinci, byly nalezeny skelety 3 plně dospělých mužů. Avšak v tomto ohledu existují velké rozdíly mezi muži a ženami. Z 13 žen je 8, tedy většina, nedospělých, zatímco z 8 mužů z toho pouze 2 nedospělí jedinci.

Nalezen byl jeden poměrně úplný skelet (SH 5 – Elvis/ Miguelón - Obr. 50). Jeho lebka nesla stopy zánětlivých lézí, které mohla být příčinou jeho smrti. Lebka SH14 je patologická s předčasně srostlými švy s příslušnými deformacemi lebky, které negativně ovlivnily růst mozku (pouhých 1050 cm^3). Lebka SH17 svědčí o násilné smrti jedince způsobené dvěma údery do lebky (Sala et al. 2015). Celkem bylo nalezeno 17 poměrně úplných lebek. U pěti nalezených jedinců nebylo možné s jistotou určit pohlaví (Bermúdez de Castro et al. 2004, 2021).

Zpracováno bylo množství paleontologického materiálu a jeden acheuléenský kamenný nástroj (nazvaný Excalibur), na jejichž základě je možné rekonstruovat prostředí i způsob života této populace. Nalezené skelety jsou staré okolo 450 000 - 500000 let (Bermúdez de Castro, Martinón-Torres, 2022). Jako jedna z mála lokalit nám poskytuje lokalita ***Sima de los Huesos*** velmi dobré informace o variabilitě středně pleistocenních lidských populací. Populace z Jeskyně kostí (***Sima de los Huesos***) představuje naprosto neočekávanou směs jedinců od typických zástupců archaického *Homo sapiens*, přes jedince nápadně podobné neandertálcům až po jedince s poměrně moderní morfologií (Arsuaga et al. 2014, 2015).

Analýzy skeletů z naleziště ***Sima de los Huesos***, doprovodného materiálu i ekologických informací, poskytla řadu velmi důležitých poznatků, které buď potvrzují některé již dříve formulované hypotézy, nebo nám ukazují pokročilého archaického *Homo sapiens/Homo heidelbergensis* v novém světle.

Typickým znakem byla poměrně silná kompaktní část kostí. Lidé ze ***Sima de Los Huesos*** byli poměrně vysocí a měli spíše robustní atletickou stavbu těla, což velmi dobře odpovídalo způsobu života těchto populací v Evropě, tedy životu založeném na kontaktním lovu středně velkých a velkých zvířat. Tento způsob lovu prokazují i zranění nalezená na skeletech z této lokality, tedy převážně zranění hlavy a horní části trupu. Nové datování této lokality 430–530 tisíc let (Arnold et al. 2014, Bischoff et al. 2007) a lokality **Mauer** 609 tisíc let (Rightmire 2015) nám prokazuje, že *Homo heidelbergensis* se rozšířil po Evropě velmi rychle a osídlil jí nanejvýš v průběhu 50 tisíc let.)

Někteří badatelé soudí, že lidé z Atapuerky mohli být přímými předky neandertálců, s nimiž údajně sdílejí některé znaky na lebce a například mírně prodlouženou *os pubis*. Jak se ukazuje, tyto znaky jsou pouze součástí přirozené variability této populace, která je ohromná, a jejich podobnost s neandertálci je v podstatě náhodná daná spíše poměrem velkého splanchnocrania a relativně menší mozkovny. Navíc „neandertálské“ znaky na lebce mají pouze někteří jedinci, jiní je zcela postrádají nebo mají morfologii typickou pro *Homo heidelbergensis* (Arsuaga et al. 2014, 2015). Přesto je z genetického i evolučního hlediska velmi pravděpodobné, že z evropských populací pokročilého archaického *Homo sapiens* nakonec vzešli neandertálci i pravděpodobně denisované.

Nálezy ze **Sima de los Huesos** (*„Homo heidelbergensis/bodoensis“)*, můžeme považovat za representanty vrcholových forem archaického *Homo sapiens* (Roksandic et al. 2022 a, b). Pokud vycházíme z předpokladu, že stáří této lokality výrazně přesahuje 500 000 let, pak je pravděpodobné, že Pyrenejský poloostrov byl v poměrně krátké době osídlen nejprve starobylými formami archaického *Homo sapiens* a v obdobím mladším 800 tisíc let pak pokročilým archaickým *Homo sapiens* (=*Homo bodoensis/heidelbergensis*). Znamenalo by to také, že již u bezprostředních předchůdců vrcholových zástupců archaického *Homo sapiens* (*Homo bodoensis/heidelbergensis*), se objevuje ve srovnání s člověkem vzpřímeným mnohem větší mozek (D´Amore et al. 2001, Holloway 2015, Tattersall 2023). Mozek, který má sice ještě menší mozkovou kapacitu než moderní člověk, avšak strukturou mozku se již od moderního člověka v zásadě nijak neliší (Holloway 2015).

Stejně jako v případě ostatních nálezů této lidské formy byli i tito lidé ze Sima de los Huesos výrazně vyšší, než byli neandertálci, i když mohli být poněkud menší než afričtí zástupci této skupiny, a měli poměrně robustní stavbu těla. Muži dosahovali výšky v průměru 180 cm a hmotnosti přes 70 kg, rekonstrukce výšky a hmotnosti však ukazuje, že někteří muži mohli být výrazně větší než 180 cm a mohli vážit až 90 kg (Jungers 2009, Jungers et al. 2016).

Podrobnější informace o stavbě těla a kostry skeletu trupu a končetin ukazují, že i v tomto případě jde o podivnou směs starobylých a moderních znaků (Rightmire 2015, Roksandic et al. 2022 a, b). Například charakteristická je již zmíněná poměrně silná kompaktní kost, která je u tak fylogeneticky mladých

populací neobvyklá. Stavba pánve je sice velmi podobná pánvi moderního člověka, ale porodní kanál je užší a zřejmě odpovídá menší mozkovně, která u této lidské formy ještě nedosahuje lidského průměru, je ještě asi o 20% menší než u moderních lidských forem – neandertálců a anatomicky moderního člověka (Rightmire 2013, Stringer 2016).

Jednotlivé nálezy dříve přechodových forem druhu *Homo erectus*, dnes vesměs řazených do druhu *Homo heidelbergensis*, nebo lépe do pokročilých archaických forem *Homo sapiens*, jsou velmi variabilní, a proto bývají hodnoceny různými autory různě, ať už jako skupina nebo jednotlivé nálezy (Roksandic et al. 2022 a, b).

Mnohdy není ani zcela jasné, jak starý nález přesně je, což je zvláště citelné u lebky z ***Petralony***, která již byla zdrojem nejednoho, dokonce i pěstního, sporu. Některé z těchto nálezů jsou určitými badateli považovány za příliš archaické, tedy erektoidní, jiné zase za moderní, tedy zástupce ranného archaického *Homo sapiens*.

A tak daný nález byl jednou řazen do skupiny progresivních forem *Homo erectus*, což často činil například prof. Emanuel Vlček, jindy zase do skupiny archaických forem *Homo sapiens*, jak činí mnoho mladších paleoantropologů, jako Alan Bilsborough, Günther Bräuer nebo Glenn Conroy, a všichni multiregionalisté (Rightmire 2015) (ovšem pro ty je to *Homo sapiens* už více jak milión let). Mnozí další antropologové, například Bernard Wood, Chris Stringer, Collin Groves, Ian Tattersall a Philip Rightmire dávají přednost začlenění všech těchto středně pleistocenních homininů do druhu *Homo heidelbergensis* nebo různých forem archaického *Homo sapiens* (Roksandic et al. 2022 a, b, Stringer 2016, Wood 2022).

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

Zastánci hypotéz afrického původu člověka, jako Günther Bräuer, Chris Stringer nebo Ian Tattersall (Rightmire 2015, Roksandic et al. 2022 a, b, Stringer 2016), se snaží o kompaktní vymezení této skupiny, ať už ji řadí do druhu *Homo heidelbergensis,* nebo ji považují za nejstarší zástupce archaického *Homo sapiens*. Multiregionalisté v čele s Milfordem Wolpoffem, zesnulým Janem Jelínkem a Alanem Thornem (Wolpoff 1999) naopak poukazují již tři desetiletí na mozaikovitost znaků a přechodný charakter této skupiny a nutnost jejího zařazení do druhu *Homo sapiens*. Nutno podoktnout, že současné genetické analýzy, které naznačují vznik *Homo sapiens* ve spodním pleistocénu před 1,5 milionem let, jim dávají částečně za pravdu.

Fosilní doklady o existenci nejmladších forem *Homo heidelbergensis*, běžně považovaných za archaickou formu anatomicky moderního člověka *Homo sapiens*, máme z řady afrických i evropských nalezišť, mimo jiné ze Španělska, Francie, Německa a Velké Británie. První zástupci této skupiny se objevují v Evropě i Africe v období okolo 300 000 let a vývoj této formy člověka trval sto až sto padesát tisíc let (OIS 8 - OIS6).

Vedle dalšího progresivního vývoje a zvětšování mozku mizí na lebce velká část znaků podobných *Homo erectus/ergaster*, takže některé lebky svou stavbou, zejména zvětšenou obličejovou částí lebky, připomínají pozdější lidské formy, neandertálce. Z tohoto důvodu bývala tato lidská forma dříve označovaná jako preneandertálci, anteneandertálci nebo archaický *Homo sapiens* (Conroy 1997, Wolpoff 1999, Rightmire 2015).

Nadočnicové oblouky pokročilých forem archaického *Homo sapiens* (*Homo heidelbergensis*) jsou obecně mnohem menší a méně nápadné, lebka je celkově gracilnější, vždy chybí transversální okcipitální torus a *sulcus supraorbitalis* (Wolpoff 1999). Mozkovna je poměrně klenutá v čelních partiích a kosti lebky jsou mnohem tenčí ve srovnání s *Homo erectus* a blíží se tloušťce kostí běžné u anatomicky moderního člověka, ale v různé míře se objevují neandertálcům podobné znaky (**Ceprano** – Di Vincenzo et al. 2017, Manzi 2016, Altamura – Lari et al. 2015, Profico et al. 2023).

Tito lidé měli, stejně jako další vrcholoví zástupci archaického *Homo sapiens (Homo bodoensis, Homo heidelbergensis*), rovněž poměrně vysokou postavu a také byli robustnější než člověk vzpřímený. Výška postavy je však menší než u forem před risským zaledněním starých 300–350 tisíc let. Spolu s větší mozkovou kapacitou je pak relativní velikost mozku výrazně větší například ve srovnání s populací ze španělské **Sima de los Huesos** (Rightmire 2015). Mohlo to souviset i se ztrátou tzv. tropické adaptace,

kterou však můžeme jen těžko považovat za smysluplnou pro populace žijící v Evropě. Je tedy daleko pravděpodobnější, že snížení postavy a další rozvoj mozku byl důležitou adaptací na risskou dobu ledovou, která se projevovala velmi chladnými obdobími a zaledněním v Evropě a obdobími extrémního sucha v Africe.

Systematické zařazení této skupiny je zatím komplikované. Někteří badatelé, jak již bylo zmíněno, považují homininy ze ***Sima de los Huesos*** za bezprostřední předchůdce neandertálců, ale důkazy pro toto tvrzení jsou vratké. Například stavba některých lebek sice připomíná neandertálce, ale jiné lebky se od takového morfotypu podstatně liší. Navíc stavba postavy i většina znaků na lebce, zubech i postkraniálním skeletu, jak uvádí například Milford Wolpoff (1999), je velmi podobná jiným známým nálezům pokročilých forem archaického *Homo sapiens*. V současné době jsou lidé ze Sima de los Huesos nejčastěji řazeni do druhu *Homo heidelbergensis*/archaický H*omo sapiens*. Stáří až 500 tisíc let Sima de los Huesos (původní datování bylo 300–400 tisíc let) rovněž mluví proti názoru, že by lidé ze **Sima de los Huesos**, tedy evropský vrcholový archaický *Homo sapiens* (*Homo heidelbergensis*), byli přímí předchůdci neandertálců (Arsuaga et al. 2014, 2015).

Po podrobné analýze afrických populací *Homo heidelbergensis(bodoensis)*/archaického *Homo sapiens* a jejich kultury Robert Foley (Foley, Gamble 2009, Mirazón Lahr, Foley 2001) došel k závěru, že některé africké lokality se vyčleňují svým biosociálním charakterem z rámce této skupiny a považuje lidské populace z OIS 7 (tedy z období 240–190 tisíc let) za příslušníky specifického lidského druhu – *Homo helmei*. Hlavním důvodem jsou především technologické inovace, které vykazuje jejich kamenná industrie (Type 3 industrie). Takové nástroje byly nalezeny *in situ* jako nástroje doprovázející, podle Roberta Foleyho, většinu nalezených fosilních pozůstatků těchto středně paleolitických populací. Mnozí archeologové i paleoantropologové nepovažují takovou argumentaci za přesvědčivou. Protože je ve své podstatě účelová (McBrearty et al. 2000, Toth, Schick 2015). Zejména paleoantropologové nenalezli žádné nové druhově specifické znaky a nepovažují tento druh za validní lidský taxon (Foley 2013) a čistě kulturní změny nemají systematický význam.

Dalším důvodem nápadných rozdílů ve stavbě těla mezi *Homo erectus* a pozdějšími lidskými formami (Jungers et al. 2016) mohlo být i to, že pozdější lidské formy byly více adaptovány, jak svědčí archeologické nálezy, k systematickému lovu středních i velkých zvířat za pomoci sofistikovaných nástrojů a prvních specializovaných loveckých zbraní. Ten byl zřejmě hlavním zdrojem obživy těchto lidí. V tomto smyslu je patrný velký pokrok právě u pokročilých forem archaického Homo sapiens (Foley, Gamble 2009, Toth, Schick 2015).

Pokročilé formy archaického *Homo sapiens* – formování moderních forem *Homo sapiens*

V souvislosti s pokročilými formami archaického *Homo sapiens* se zhruba před 250 tisíci lety objevuje zcela nová technologie výroby kamenných nástrojů, takzvaná levalloiská technologie opracování jádra, která je charakteristická pečlivou a specifickou přípravou jádra, z něhož je odbit jeden, předem definovaný cílový odštěp. Postupně byla modifikována do různých variant s vyšší efektivitou zpracování kamenného materiálu.

V Africe se pak v období mezi 200 až 60 tisíci lety ostrůvkovitě objevují ještě pokročilejší technologie, jako je výroba kamenných čepelí, kostěných harpun a háčků na ryby (Foley, Gamble 2009, McBrearty et al. 2000, Toth, Schick 2015). Musíme si ale uvědomit, že výroba dřevěných loveckých oštěpů jen lehce poodhaluje technologické možnosti a typ materiálů, které mohly hrát vedle levalloiské technologie opracování kamene, důležitou inovativní roli i v Evropě. Bohužel nástroje ze dřeva či kůží se zachovávají velmi vzácně.

Tabulka 13 – pokročilý archaický Homo sapiens.

Naleziště	*Region*	*Datování*	*Druh*
Afrika			
Cave of Hearts	Jižní Afrika	450 tis. let	Homo sapiens
Salé	Maroko	400 tis. let	Homo sapiens
Thomas Quarry	Maroko	400 tis. let	Homo sapiens
Sidi Abderrahman	Maroko	400 tis. let	Homo sapiens
Olduvai Gorge, Ndutu Bed	Tanzanie	300 tis. let	Homo sapiens
Florisbad	Jižní Afrika	250 tis. let	Homo sapiens
Wadi Dagadlé	Súdán	250 tis. let	Homo sapiens
Lake Eyasi	Tanzanie	200 tis. let	Homo sapiens
Kébibat (Rabat)	Maroko	200 tis. let	Homo sapiens
Asie			
Tongzi	Čína	220 tis. let	???
Dali	Čína	200 tis. let	?Homo sapiens
Changyag	Čína	190 tis. let	???
Dingcun	Čína	190 tis. let	???
Chaohu	Čína	190 tis. let	???
Jinniushan	Čína	180 tis. let	???
Xindong	Čína	160 tis. let	???
Maba	Vietnam	130 tis. let	Homo sapiens
Xujiayao	Čína	110 tis. let	???
Ngandong	Indonésie	100 tis. let	? Homo erectus
Evropa a záp. Asie			
Zuttiyeh	Palestina	300 tis. let	Homo sapiens
Steinheim	Německo	250 tis. let	Homo sapiens
Pontnewydd	Velká Británie	220 tis. let	Homo sapiens
Erignsdorf	Německo	200 tis. let	Homo sapiens
Biache	Itálie	190 tis. let	Homo sapiens
Montmaurin	Francie	160 tis. let	Homo sapiens
Lazaret	Francie	160 tis. let	Homo sapiens
Fontéchevade	Francie	160 tis. let	Homo sapiens
Orgnac III	Francie	160 tis. let	Homo sapiens
Prince	Velká Británie	150 tis. let	Homo sapiens
Borgeois-Delaunay, La Chaise	Francie	150 tis. let	Homo sapiens

V Africe je celá řada lokalit z tohoto období evoluce člověka. Mezi nejdůležitější africké nálezy patří ze severoafrických lokalit ***Salé*** a ***Sidi Abderrahman***, jihoafrických ***Florisbad*** a ***Cave of Hearts***, a pravděpodobně také východoafrické nálezy z ***Omo*** (v tomto případě jde o anatomicky moderního člověka) a ***Olduvaiské rokle***. Některé nálezy pokročilých forem archaického *Homo sapiens* z Afriky jsou podle všeho mnohem starší než 300 000 let (Tab. 13, 14; Rightmire 2015, Wolpoff 1999).

Velmi důležité pak jsou nálezy z Evropy a Blízkého východu, které nám podstatným způsobem napomáhají pochopit evoluci člověka před vznikem moderních lidských forem, anatomicky moderního člověka, neandertálců a denisovanů. Jedním z nejstarších nálezů tohoto typu je patrně lebka z izraelské lokality ***Zuttiyeh*** (Freidline et al. 2012), která je stará okolo 300 000 let, anglický nález kostí neurocrania ze ***Swanscombe*** je pak jen o málo mladší. Dalšími důležitými nálezy jsou již evropské nálezy, jako lebka z německé lokality ***Steinheim*** (obr. 48), fragmenty lebek z Francie z nalezišť ***Biache*** a ***Mountmaurin*** a také nálezy z německého ***Eringsdorfu*** (Rightmire 2015).

Klíčovou lokalitou jsou z tohoto hlediska nově analyzované a novými nálezy doplněné lidské fosilie z marocké lokality ***Jebel Irhoud*** (Callaway E., 2017, Hublin et al. 2017), které byly redatovány na 300 tisíc let s tím (Richter et al. 2017), že jde jednoznačně o raného reprezentanta anatomicky moderního člověka (Callaway 2017, Gibbons 2017).

Hodnotit systematické zařazení raných zástupců anatomicky moderního člověka a jejich přímých předchůdců je zatím komplikované.

Po podrobné analýze mladších afrických populací *Homo heidelbergensis*/archaického *Homo sapiens* z období Risského zalednění a jejich kultury by se dalo soudit, že některé africké lokality jsou svým biosociálním charakterem specifické a lidské populace z OIS 7 (tedy z období 240–190 tisíc let) by se mohly lišit od ostatních forem moderního *Homo sapiens* (Foley, Gamble 2009, Mirazón Lahr, Foley 2001). Z paleoantropologického hlediska však neexistují žádné druhově specifické znaky pro tuto skupinu *Homo sapiens.* Jedná se buď o pokročilé formy archaického *Homo sapiens* (Rightmire 2015, Roksandic et al. 2022 a, b, Stringer 2016), nebo v případě afrických zástupců velmi pravděpodobně o reprezentanty raných zástupců anatomicky moderního člověka.

Diferenciace forem pokročilého Homo sapiens“ – neandertálci, anatomicky moderní člověk a denisované

Vznik moderních lidských forem

Ke konci středního pleistocénu, v období mezi 300 000-130 000 lety se objevují nejprve v Africe, a posléze také na Blízkém východě a Evropě nové moderní lidské formy (Tab. 14). Avšak, jak jsme ukázali v předchozí kapitole, ani na problematiku existence moderních lidských forem není zcela jednotný názor. Důvodem je nejen různé posuzování různých morfologických a genetických znaků neandertálců, a s tím související rozdílné názory na jejich taxonomický status, ale i rozdílné názory na materiální kulturu a předpokládané biosociální vlastnosti obou skupin.

Proto se přidržíme nejjednoduššího, paleoekologicky a paleogeneticky nejpodloženějšího, a v současné době také nejpravděpodobnějšího, názoru. Vše ukazuje na to, že se objevují nové formy druhu *Homo sapiens*, které se definitivně diferencují v období mezi 350 000 až 130 000 lety. Vznikají minimálně tři biogeograficky rozdílné lidské formy. Dvě z nich byly jasně odlišné lidské typy lišící se nejen morfologickými a genetickými znaky, stavbou těla (Obr. 56), charakterem ontogeneze, fyziologie a regulačního systému, ale také ekologicky. Byli to anatomicky moderní lidé a neandertálci (Foley et al. 2016, Stringer, Galway-Witham 2017).

Podle současných paleoantropologických, paleontologických i archeologických dokladů se lišili i způsobem života vyplývajícím z doposud známých biologických, paleoekologických a paleobiogeografických rozdílů. K tomu přistupuje třetí, geneticky jasně definovaná forma, asijští denisované, která je ovšem doložena nečetnými fosilními doklady (Chen et al. 2019, Harvati, Reyes-Centeno 2022).

Ve formování všech tří známých lidských forem hrály kromě jiného důležitou fylogenetickou roli dva faktory:

1. V období od 300/350–130 tisíc let ovlivňovalo globální klima výrazné a dlouhodobé ochlazení, které je možno v oblasti Evropy, západní Asie a Afriky nazývat periodou risského zalednění (Clement, Peterson 2008). K podobným klimatickým změnám došlo i v Asii (Zhang et al. 2024). Klimatické a ekologické podmínky v průběhu druhé poloviny risského zalednění pravděpodobně vedly u některých lidských populací ke změně genetických i morfologických charakteristik u afrických i euroasijských populací archaických forem člověka.

V Africe (Clement, Peterson 2008, Osmaston, Harrison, 2005, Pearson 2013) to byla období obrovského sucha a izolace jednotlivých lidských populací archaického *Homo sapiens*, v Evropě pak extrémně dlouhé období zalednění a nízkých teplot. Nutnost přizpůsobení se k takto extrémním podmínkám nakonec vedla ke genetickým změnám u evropských forem archaického *Homo sapiens* a následně ke vzniku jediné skutečně specializované lidské formy – neandertálců, kteří ekologicky představovali skupinu vrcholových predátorů (obr. 52). Ve stejném období se denisované, kteří mají původ v Evropě, jako další moderní lidská forma (Harvati, Reyes-Centeno 2022, Reich 2018).

2. Výbuch supervulkánu Toba před 74 tisíci lety (Rampino, Ambrose 2000, Ge, Xing 2020), který, po

první vlně vymizení některých skupin savců, byl zřejmě jedním z důležitých faktorů výrazného globálního ochlazení známého jako předposlední glaciální maximum. Tato supererupce v mnoha případech výrazně ovlivnila životní cykly středních a velkých savců, a v některých případech mohlo být dosaženo i mezní hranice pro reprodukci, tedy minimálního počtu jedinců nutných pro reprodukci. Dá se předpokládat, že snížení počtu jedinců u lokálních populací tehdy existujících lidských forem se nutně projevilo ve výraznějším genetickém driftu daných populací, a v souvislosti s genetickým driftem nemůžeme vyloučit ani omezený bottleneck efekt v některých regionech. To se projevilo opět změnou genetických charakteristik u populací žijících po předposledním glaciálním maximu jak u neandertálců, tak i u anatomicky moderního člověka (obr. 51). Vedlo to možná i ke snížení diferenční plodnosti u neandertálců, které nakonec vyústilo jejich vymřením, a zároveň v prohloubení biosociálních adaptačních mechanismů u anatomicky moderního člověka. V období od 70 tisíc let (Pearson 2013), a zejména mladším 60 tisíc let (Koji Shichi et al. 2023), začaly populace anatomicky moderního člověka kolonizovat Evropu, Asii a Austrálii, a možná i některé oblasti severní oblasti Ameriky.

První formu člověka *sensu stricto* (dříve *Homo sapiens sapiens*, a ještě dříve *Homo sapiens fossilis at sapiens*), která je dnes nazývána **anatomicky moderní člověk** (AMČ nebo AMH), tvořily vysokorostlé nepříliš robustně stavěné populace s poměrně krátkou lebkou s méně výrazným lebečním reliéfem, s prokazatelným bradovým výběžkem, dlouhými dolními končetinami a poměrně krátkým trupem (obr. 51) (Conroy 1997, Piontek, Vančata 2012, Tattersall 2022, Wolpoff 1999). I když tato skupina patřila ke K-strategistům (málo mláďat a velká péče o ně), její schopnosti přežít a adaptovat se na nejrůznější podmínky vnějšího prostředí byly vysoké.

Anatomicky moderní člověk (AMČ) vzniká v Africe velmi časně už před 300 tisíci lety a známe i mladší nálezy anatomicky moderního člověka z období mezi 300-200 lety z Afriky a mediterránní oblasti (Harvati, Reyes-Centeno 2022). Mezi 200–100 tisíci lety začíná AMČ postupně kolonizovat Afriku a mediterránní oblast jižní a východní Asii a Papuu Novou Guineu a Austrálii, kde se objevuje těsně po skončení předposledního glaciálního maxima (Reich 2018, Tattersall 2022).

Druhou formu obvykle nazývanou **neandertálci** tvořily nízkorostlé populace s extrémně robustní postavou, dlouhým trupem a velmi robustními, nepříliš dlouhými kostmi končetin, velkým obličejovým skeletem, nízkou dlouhou mozkovnou, velkými dutinami splanchnocrania, a dalšími znaky na lebce i postkraniálním skeletu specifickými pouze pro tuto a žádnou jinou lidskou skupinu (Conroy 1997, Cooke 2024, Harvati 2015, Wolpoff 1999, obr. 56). Neandertálci obývali především Evropu a západní až střední Asii (Reich 2018) a podle většiny paleontologických i paleoantropologických dokladů se jednalo o vrcholové predátory, kteří ve velkém lovili velkou a střední zvěř (Jaouen et al. 2019, Richards et al. 2000). Není vyloučeno, že si potravu, zejména v teplejších periodách, mohli doplňovat i některými zdroji rostlinného původu nebo obsahem střev býložravců, které mohly sloužit nejen jako doplňková potrava, ale i jako léčivky (Buck, Stringer 2014, Henry et al. 2014, Sistiaga et al. 2014). Neandertálci 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 (Papagianni, Morse 2022).

Třetí lidská forma, **denisované** (Reich 2018), je, co se týká fosilních dokladů doložená velmi chabě, většinou se jedná zuby nebo malé části skeletu. Jediný relativně solidní fosilní nález denisovanů je mandibula nalezená na Tibetské náhorní plošině (Harvati, Reyes-Centeno 2022). V současné době je nejlépe prozkoumán genom denisovanů, včetně hybridizace denisovanů. I denisované měli specifickou adaptaci, a to adaptaci na život ve vysokohorském prostředí, která byla umožněna jejich specifickou genetickou výbavou (Krause, Trappe 2021, 2022, Reich 2018).

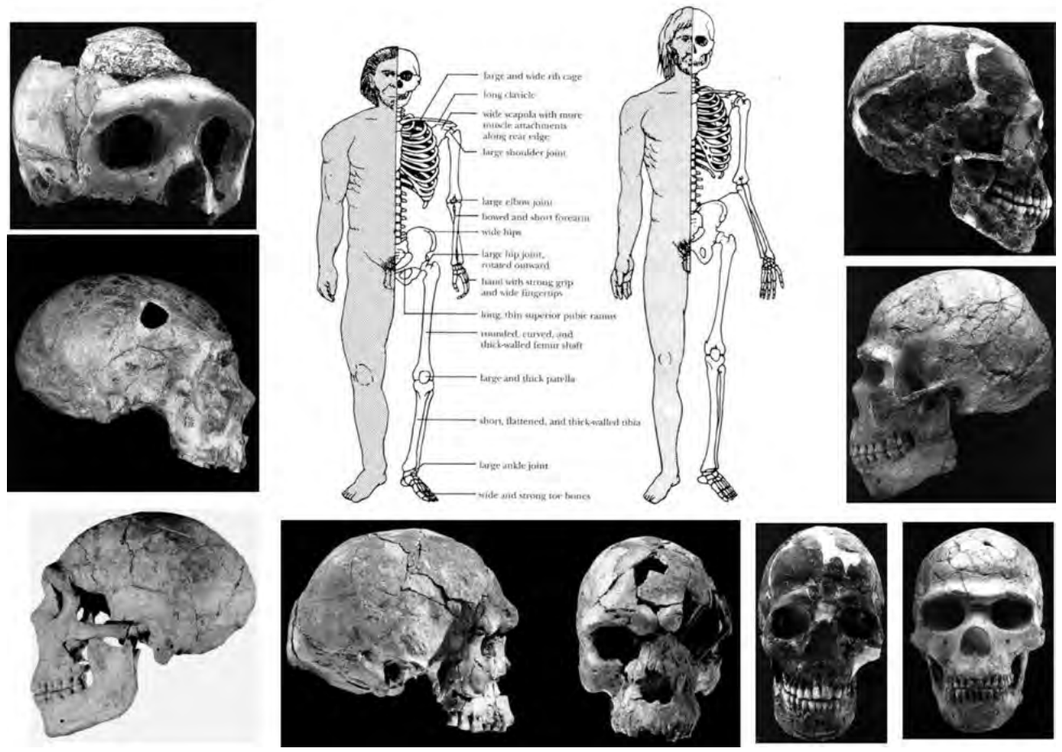
Všechny tři lidské formy žily v podstatě v různých biogeografických areálech, ve kterých se mezi 350–150 tisíci lety zformovaly archaické formy anatomicky moderního člověka, neandertálců i denisovanů. Původ anatomicky moderního člověka je v Africe, neandertálců v Evropě, a možná i v západní Asii, zatímco denisované se zformovali ve střední a jihovýchodní Asii. V místech kontaktu pak docházelo k hybridizaci, a to jak v Evropě a Asii, a velmi pravděpodobně i v některých regionech Afriky (Harvati, Reyes-Centeno 2022, Reich 2018).

Podrobné analýzy jednotlivých nalezišť, které jsou dobře doložené fosiliemi, jak lidskými i tak nálezy archeologickými, u dobře reprezentovaných lidských forem jako celku prokazují, že tyto lidské formy byly značně odlišné ekologicky, behaviorálně i kulturně, avšak jejich kamenná industrie se nemusela podstatně lišit. To platí zejména pro populace moderních forem Homo sapiens starších 45 tisíc let žijících mimo Afriku.

Tabulka 14 – Rané formy anatomicky moderního člověka (AMČ) a neandertálců

Naleziště	***Region***	***Datování***	***Druh***
Afrika			
Jebel Irhoud	Maroko	300 tis. let	AMČ Homo sapiens
Omo	Etiopie	233 tis. let	AMČ Homo sapiens
Florisbad	Jižní Afrika	259 tis. let	AMČ Homo sapiens
Herto	Etiopie	165 tis. let.	Homo sapiens indaltu – AMČ Homo sapiens
Singa	??Etiopie	140–150 tis. let	AMČ Homo sapiens
Mumba	Tanzanie	110–130 tis. let	AMČ Homo sapiens
Laetoli	Tanzanie	130 tis. let	AMČ Homo sapiens
Klassies River	Jižní Afrika	65–90 tis. let	AMČ Homo sapiens
Die Kelders 1	Jižní Afrika	65–70 tis. let	AMČ Homo sapiens
Aduma	Etiopie	80–105 tis. let	AMČ Homo sapiens
Bouri	Etiopie	80–105 tis. let	AMČ Homo sapiens
Border Cave	Jižní Afrika	80 tis. let	AMČ Homo sapiens
Haua Fteah	?? Libye	45 tis. let	AMČ Homo sapiens
Asie			
Lake Mungo	Austrálie	20–40 tis. let	AMČ Homo sapiens
Evropa a Asie			
Apidima 2	Řecko	210 tis. let	AMČ Homo sapiens
Apidima 1	Řecko	170 tis. let	Homo sapiens – neandertálci
Misliya Cave	Izrael	177–194 tis. let	AMČ Homo sapiens
Nesher Ramla	Izrael	120–140 tis. let	AMČ – neandertálci – hybrid ???
Denisova	Rusko – Sibiř	80 tisíc let	Homo sapiens – neandertálci, denisované
Quafzeh	Palestina	90–100 tis. let	AMČ Homo sapiens
Skhul	Palestina	90–119 tis. let	AMČ Homo sapiens
Krapina	Chorvatsko	130 tis. let	Homo sapiens – neandertálci
Saccopastore	Itálie	133 tis. let	Homo sapiens – neandertálci
Pech de l'Azé	Francie	100 tis. let	Homo sapiens – neandertálci
Tabun	Palestina	120–90 tis. let	Homo sapiens – neandertálci
Altamura	Itálie	90 tis. let	Homo sapiens – neandertálci
Shanidar	Irák	65 – 35 tis. let	Homo sapiens – neandertálci

► *Obr. 56 - Porovnání stavby těla (nahoře) neandertálců (vlevo) a anatomicky moderního člověka (vpravo) Ukazuje základní rozdíly mezi oběma skupinami moderních lidí (shora – podle anglických popisek u neandertálců): dlouhý a široký hrudník; dlouhá klavikula; široká scapula s mnoha svalovými úpony na dorzální straně; větší ramenní kloub; velký loketní kloub; ohnuté a krátké předloktí; široké kyčelní kosti; velký kyčelní kloub stočený vpřed; ruka se schopností silného úchopu se širokými poslední-mi články prstů; okrouhlé, prohnuté tělo femuru s poměrně silnou kompaktní kostí; velká a silná patela; krátká, oploštěná tibie se silnou kompaktou; velký hlezenní kloub; široké a mohutné kosti palce nohy. Schéma také znázorňuje, že anatomicky moderní člověk měl vysokou, relativně štíhlou postavu, kratší trup a dlouhé dolní končetiny, zatímco neandertálci byli relativně malí, velmi robustní, měli dlouhý trup a poměrně krátké dolní končetiny (© Vančata 2013). Lebka BOU-VP-16/1(dole) stará 160 tisíc let z etiopské lokality Herto je nejstarším dobře doloženým reprezentantem moderních lidí (Homo sapiens indaltu). Lebky raných neandertálců staré 130–100 tisíc let (vlevo) – shora dolů – Krapina, Saccopastore a Tabun. Lebka Krapina C stará 130 000 let je jedna z nejlépe dochovaných nalezených částí raných neandertálců z chorvatské jeskyně Krapina. Raní neandertálci z Krapiny se v mnoha znacích zásadně lišili od mladších neandertálců, byli gracilnější a typické neandertálské znaky byly málo výrazné. Na některých kostech*



jsou známky kanibalismu (© Vančata 2013). Saccopastore 1 je mužská lebka neandertálce z lomu Saccopastore v Římě (stará asi 120 000 let). Později byla spolu s nástroji mousterského typu nalezena ženská lebka Saccopastore 2. Stejně jako v případě neandertálců z Krapiny, ani u nálezů ze Saccopastore nenacházíme typicky neandertálské znaky; obličej je poměrně gracilní a týl zaoblený (© Vančata 2013). Lebka Tabun 1 (Tabun B) je klasická neandertálská lebka z jeskyně Tabun v Palestině. Lebka je starší než 100 000 let, u mandibuly z této lokality to může být i více jak 120 000 let. Je poměrně úzká a má již klasické neandertálské znaky. Zřetelně je například vidět retromolární prostor. Na mandibule je překvapivý a dobře patrný bradový výběžek, který prokazuje, že existence bradového výběžku sama o sobě nemusí nutně znamenat anatomicky moderního člověka. Kraniální kapacita je asi 1270 cm^3. Lebky nejstarších zástupců anatomicky moderního člověka – Quafzeh profil (vpravo nahoře), Skhul profil (vpravo uprostřed), Skhul frontální (zcela vpravo dole), Quafzeh frontální (vpravo dole). Lebka ženy Quafzeh 9 – zástupce skupiny anatomicky moderního člověka z lokality Quafzeh v Palestině; její stáří je 90 000–100 000 let. Lebka je poměrně velká a úzká, s kapacitou kolem 1560 cm^3. Má typicky lidský tvar, krátkou a okrouhlou mozkovnu a dobře vyvinutý bradový výběžek. Tato žena byla vysoká (přibližně 176 cm) a štíhlá (asi 60 kg). Stavbou těla se tak zásadně lišila od robustních malých neandertálských žen (© Vančata 2013). Lebka muže Skhul 5 – představitele anatomicky moderního člověka z lokality Skhul v Palestině (stáří asi 90 000–100 000 let). Lebka má některé rysy podobné neandertálcům a méně výrazný bradový výběžek. Mozkovna je klenutá a poměrně krátká, mozkovna 1520 cm^3. Byl to vysoký (asi 186 cm), poměrně štíhlý (přibližně 74 kg) muž s proporcemi podobnými současnému člověku. Spolu s rekonstrukcí jedince Quafzeh 9 to tedy prokazuje, že anatomicky moderní člověk se od samotného počátku své evoluce zásadně lišil stavbou těla od neandertálců (© Vančata 2013).

Interpretace rozdílnosti těchto tří skupin pokročilých forem *Homo sapiens* není však tak jednoduchá, jak by se na první pohled zdálo. Zatímco vznik pokročilého anatomicky moderního člověka v Africe a mediterránní oblasti je dobře doložitelný (Sahle et al. 2019 a, b, Vidal et al. 2022, 2023), původ typických robustních a nízkorostlých neandertálců zatím postrádá dostatek fosilních dokladů, není ani jasné kdy se zformoval typický neandertálský genom (Harvati, Reyes-Centeno 2022, Reich 2018).

Jednou z výjimek je nález z italské Altamury (Lari et al. 2015) datovaný mezi 135–173 tisíc let, který vykazuje některé znaky netypické pro neandertálce, a mohl by představovat archaickou formu

neandertálců. Bohužel DNA tohoto nálezu je příliš fragmentovaná a pro efektivní srovnávací analýzu s jinými nálezy neandertálců zatím nepoužitelná (Lari et al. 2015). Další starobylý nález neandertálců pochází z řecké **Apidimy** (Apidima 2) (Harvati et al. 2019), který je datován na cca 170 tisíc let a stáří zhruba odpovídá nálezu z **Altamury**. Nález starobylého anatomicky moderního člověka ze stejné lokality (**Apidima** 1) je starší a jeho stáří je odhadováno na 220 tisíc let. Lze tedy uvažovat i o možném vytěsnění starobylých forem anatomicky moderního člověka z Eurasie neandertálskými populacemi na konci risského zalednění (Harvati et al. 2019, Raia et al. 2020).

Nicméně, srovnáváme-li rozdíly ve stavbě lebek v době definitivního zformování anatomicky moderního člověka a neandertálců (Obr. 56), tedy asi zhruba před 130-100 000 lety, jsou menší než na začátku svrchního paleolitu před 30 000–40 000 tisíci lety (Harvati 2015, Wolpoff 1999). Například bradový výběžek byl u nejstarších forem anatomicky moderního člověka méně vyvinutý a v některých případech je pouze naznačen (Wolpoff 1999). Některé z lebek prvních zástupců anatomicky moderního člověka z Palestiny mají znaky, které připomínají neandertálce, například v oblasti čelní a týlní. U některých neandertálců zase existuje tzv. *ossiculum mentale*, které tvoří u anatomicky moderního člověka základ bradového výběžku (Conroy 1996, Wolpoff 1999).

Problémem je, že u jakéhokoliv archaického typu hominina zpravidla nalézáme jistý komplex starobylých znaků, které jsou specifické, mají neobvyklý a nepředpokládaný charakter, což se projevuje v neočekávané variabilitě takových nálezů. Pokud budeme vycházet z morfologické variability známé z naleziště ***Sima de Los Huesos*** (Atapuerca), potom je zřejmé, že na počátku evoluce neandertálců a anatomicky moderního člověka můžeme očekávat spíše kombinaci synapomorfních, odvozených, a starobylých znaků než jasně vyhraněné morfotypy, které známe u pokročilých skupin obou lidských forem.

Co se týká postkraniálního skeletu, nacházíme v této fázi evoluce společných či překryvných znaků jen velmi málo (Trinkaus 2006). Neandertálci mají jasně kratší kosti končetin, mohutný soudkovitý hrudník a výrazně robustnější kostry jako celek, zejména v oblasti epifýz dlouhých kostí, měli specificky delší kost stydkou (Harvati 2015, Trinkaus 2006). U některých nálezů neandertálců a jejich současníků existuje výrazné prohnutí diafýzy femuru, ale takové prohnutí se běžně vyskytuje u všech forem *Homo sapiens*, a proto prohnutí femuru nemůže být v žádném případě považován za typický neandertálský znak (Dočkalová, Vančata 2005, Vančata 2003, Vančata 2005).

Bohužel zatím máme relativně přesvědčivé fosilní i genetické doklady o evoluci jen jedné ze dvou forem pokročilého *Homo sapiens*, a to neandertálců z Evropy a Blízkého východu. O evoluci druhé skupiny, anatomicky moderního člověka, v období 100 000 až 65 000 let toho víme mnohem méně. Použitelné fosilní nálezy navíc pocházejí z regionů mimo kontinentální Evropu, z mediterránní oblasti a Blízkého východu. Doklady o evoluci anatomicky moderního člověka máme především z jižní a východní Afriky, jihovýchodní Asie a Austrálie (Bermúdez de Castro, Martinón-Torres 2022, Wolpoff 1999).

V období zhruba před 300 000–200 000 lety se v Africe mediterránní oblasti začínají objevovat formy člověka (např. *Jebel Irhoud, Florisbad*, *Apidima 2* a *Omo***)**, které mnozí považovali za přímé předchůdce anatomicky moderního člověka, nebo za příslušníky druhu *Homo helmei* (McBrearty, Brooks 2000).

Jak jsme se již zmínily, hlavní argumenty související s vymezením nového středně paleolitického druhu *Homo helmei* však nejsou paleoantropologické, ale archeologické (Foley, Gamble 2009). V souvislosti s těmito nálezy byla totiž nalezena relativně modernější kamenná industrie. Vývoj kamenné industrie v Africe je ovšem velmi složitý a velmi progresivní a výrazně se odlišuje od situace v Evropě. Například čepelové industrie nacházíme už téměř před 300 000 lety, avšak nevíme přesně, jaký lidský typ je vytvořil. Je však pravděpodobné, že tvůrcem těchto nástrojů byl spíše *Homo bodoensis*/archaický *Homo sapiens* než starobylá forma anatomicky moderního člověka.

Je dosti pravděpodobné, že tyto nálezy ve skutečnosti representují archaické formy anatomicky moderního člověka (Harvati, Reyes-Centeno 2022, Reich 2018).

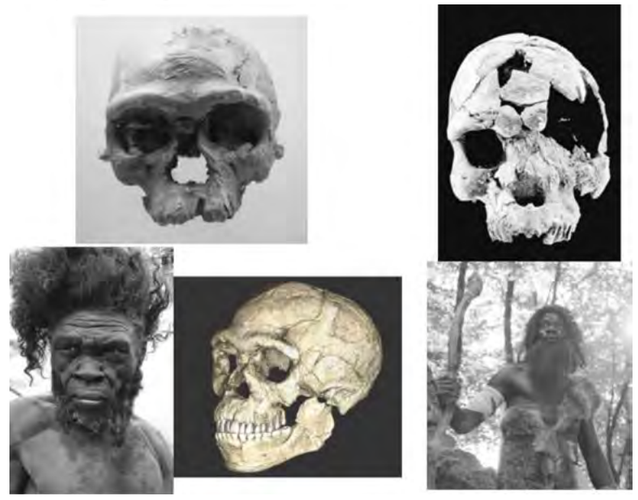
Pro objasnění původu moderních forem anatomicky moderního člověka (Obr. 57) mají kromě marockého **Jebel Irhoud** (300 tisíc let) zásadní význam čtyři další lokality: Řecká **Apidima** (220 tisíc let), izraelská **Misliya Cave** (180–190 tisíc let) a etiopské lokality **Herto** (160 tisíc let) a **Omo** (233 tisíc let) (Harvati 2015). Nález **Apidima 2** reprezentuje třetí nejstarší nález pokročilého anatomicky moderního člověka vůbec a překvapivě nepochází z Afriky, ale z mediterránní oblasti, podobně jako izraelská **Misliya** (Gibbons 2018, Hershkovitz 2018).

Historicky i paleoantropologicky jsou velmi důležité jsou nálezy z Etiopie z lokality ***Herto*** staré 160 000 let (Sahle et al. 2019 a, b) (obr. 51). Tento nález dvou dospělých lebek (**BOU-VP-16/1, BOU-VP-16/2**) a jedné dětské lebky (**BOU-VP-16/5**) zařazený do poddruhu *Homo sapiens indaltu* má některé starobylé znaky podobné archaickým formám *Homo sapiens*, i když jednoznačně představuje pokročilého anatomicky moderního člověka. Nemá žádné znaky typické pro neandertálce, protože výskyt archaických znaků mohly ovlivnit i hybridizace raných forem AMČ a starobylých neandertálců (Harris et al. 2023).

V současné době máme poměrně přesvědčivé důkazy, že nejstarší nálezy možného anatomicky moderního člověka **Omo 1** a **Omo2** jsou zřejmě starší, než bylo původní datování 195 tisíc let; jejich stáří je velmi pravděpodobně okolo 233 tisíc let. Podle současných názorů reprezentují nálezy z **Omo** skutečně anatomicky moderního člověka (Harvati, Reyes-Centeno 2022, Stringer 2016).

Z hlediska paleoantropologického můžeme považovat nálezy **Apidima 2**, **Misliya**, i **Omo 1 a 2** a **Herto** za nejstarší formy moderního anatomicky moderního člověka. První početnější nálezy reprezentantů anatomicky moderního *Homo sapiens*, dříve označované jako člověk předvěký (*Homo sapiens fossilis*), se objevují v Africe asi před 120–150 tisíci lety a posléze v Palestině před 100–80 tisíci lety (Bräuer 2015, Wolpoff 1999).

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 4–71-57 tisíc let) jsou nejasné, a to i z hlediska jejich problematického nebo nepřesného datování (Bacon et al. 2023). Nicméně některé nálezy z východní Asie nevylučují, že Asie mohla být kolonizována anatomicky moderním člověkem již mezi 70 a 100 tisíci lety (Bräuer 2015) a většina populací byla zdecimována výbuchem supervulkánu Toba a následujícím drastickým ochlazením klimatu a extinkcí některých skupin zvířat, která běžně lovili (Yong, Xing 2020).



Obr. 57 - Nejstarší zástupci anatomicky moderního člověka – Jebel Irhoud v Maroku - 300 tisíc let (vlevo) a Herto v Etiopii – 165 tisíc let (vpravo) (archiv autora).

Výbuch supervulkánu Toba před 73 000 lety byl pravděpodobně největší sopečnou erupcí od konce prvohor (Rampino, Ambrose 2000). **The dense rock equivalent** (DRE) tedy objem vulkanického popela vypuštěného do atmosféry byl odhadnut na 800 km^3 (Huff et al., 1992), pro srovnání jedna z největších sopečných erupcí známých z historie – výbuch sopky Krakatau před sto lety měl „pouhých“ 15 km^3. Tento výbuch výrazně ovlivnil tehdejší populace velkých a středních savců středního svrchního pleistocénu. Vypočtený genetický efekt hrdla láhve (bottleneck effect) po výbuchu mohl teoreticky zahrnovat u tehdy žijících lidských druhů minimálně 20 generací, ale možná i přes 500 generací, podobný ekvivalent platil i u dalších druhů velkých a středních savců – pokud ovšem nevyhynuli. Podle paleontologických analýz se to mohlo týkat řady druhů velkých býložravců i velkých predátorů. Nové analýzy však ukázaly, že u tehdejších lidských populací se ve srovnání s jinými skupinami savců bottleneck efekt projevil méně výrazně, pokud vůbec (Hawks et al. 2000). Zdá se tedy, že mnohé z hypotéz o zdecimování lidských populací (Rampino, Ambrose 2000) touto geologickou událostí jsou přinejmenším nadsazené.

Dá se s velkou pravděpodobností předpokládat, že kromě globálních následků, která se projevila i na lidských populacích obecně, tato ohromná erupce nutně ovlivnila zásadním způsobem lidské populace

ve střední, východní a jižní Asii. A právě otázku osídlení Asie lidskými formami znovu rozvířil nálezy člověka ze střední a jihovýchodní Asie (Bae 2010). Nové analýzy ukazují, že osídlení Asie moderními populacemi AMČ možná už před 120 tisíci lety, ale hlavní kolonizační vlnu je možno předpokládat nejdříve před 70 tisíci lety, tedy po předposledním glaciálním maximu (Bae 2017, Kaifu, Athreya 2024). Podle současných poznatků hlavní vlna kolonizace jihovýchodní Asie, Austrálie a Evropy začala kolem 60 tisíc let (Metz et al. 2023, Reich 2018, Slimak et al. 2022).

Genetické aspekty evoluce moderních forem Homo sapiens – mt-DNA

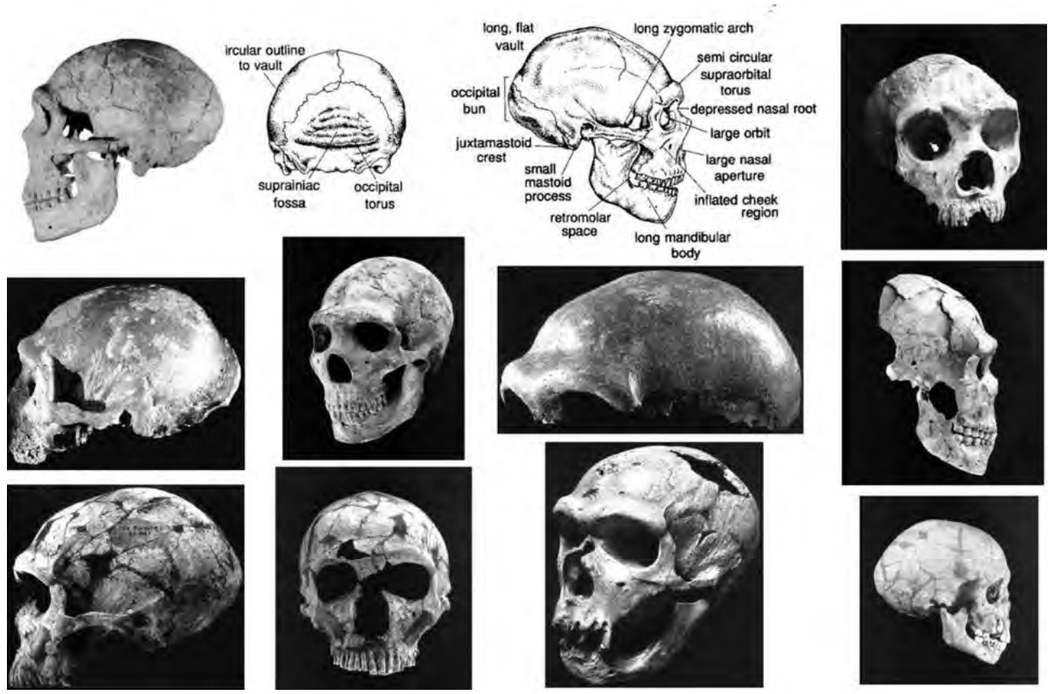
V posledních letech přispívá k objasňování evoluce moderních lidských forem stále více genetika, zejména genetika molekulární a paleogenetika (Reich 2018, Vančata 2018, 2024). Paleogenetika se na rozdíl od tradiční molekulární genetiky zabývá extrakcí a analýzou nukleových kyselin z fosilních tkání, ale nejen fosilizovaných. Prvotní úsilí se soustředilo na analýzu mitochondriální DNA, která je díky relativně krátkému řetězci daleko resistentnější vůči poškození ve srovnání s jadernou DNA. Její analýza je tudíž i mnohem méně komplikovaná. Původní analýza mt-DNA soustředila se totiž na ta místa mt-DNA, která mají stabilní tempo mutačních změn, a které je možné použít ke „genetickému datování“ evoluce člověka. Jak se jednoznačně ukázalo takový typ analýzy nám nemůže odhalit žádné podrobnosti o vlastnostech těla zkoumaných fosilních organismů. V současné době už se standardně provádí komplexní analýza mt-DNA, která však analyzuje změny pouze v mateřské linii (Reich 2018).

Mt-DNA studie ukazují, že neandertálci se mohli oddělit od AMČ před 750000 až 170000 lety, tedy už na úrovni archaického *Homo sapiens* (Reich 2018). Musíme si ale uvědomit, že mt-DNA pouze prokazuje izolaci populací, tedy nikoliv vznik nového druhu nebo nové formy, ale efektivní izolaci dané populace nebo skupiny populací. Hypotéza „zasunutí“ mt-DNA mutací zdůrazňuje, že mutace mt-DNA může velmi výrazně časově předcházet vlastní speciaci nebo jiné fylogeneticky důležité změně, pokud nový druh vůbec vznikne nebo taková změna se projeví (Reich 2018). To však znamená, že lidské formy, v tomto případě neandertálci a anatomicky moderní člověk, se vyvíjely *de facto* paralelně, což ale nevylučuje možnou hybridizaci, kterou známe například u orangutanů.

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

Neandertálci – počátky

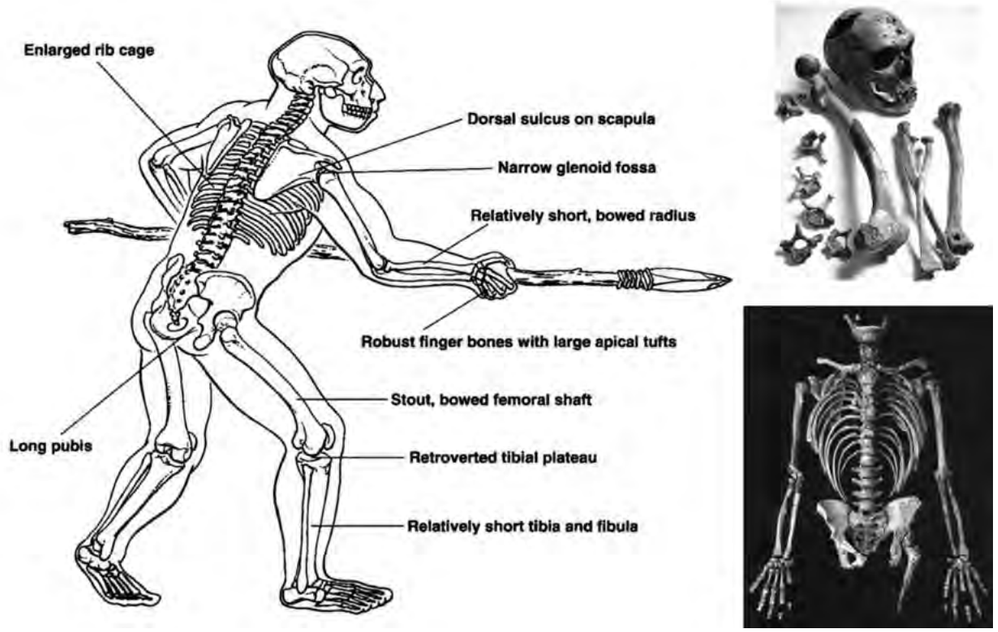
První neandertálci, další forma *Homo sapiens* se objevuje v jižní Evropě před 170 tisíci lety. Dalším nálezem archaických neandertálců, vedle řeckého Apidima 1 (Harvati et al. 2019), je nález z italské Altamury, který představuje archaickou formu neandertálců jejíž stáří se pohybuje mezi 140 a 170 tisíci lety (Lari et al. 2015). Neandertálci v rozvinuté podobě se objevují v jižní Evropě poněkud později, například v oblasti dnešního Chorvatska (naleziště ***Krapina***) (obr. 58), tedy na přelomu středního a svrchního pleistocénu (Brunner et al. 2006, Cofran et al. 2021, Frayer et al. 2021 Wolpoff 1999, 2009).



▸ *Obr. 58 - Základní znaky lebky neandertálců: (vlevo, zleva ve směru hodinových ručiček) - kruhový obrys klenby lební; vytvořený torus occipitalis; fossa suprainiaca; (vpravo, zleva ve směru hodinových ručiček) – charakteristické vyklenutí v týlní oblasti (occipital bun); dlouhá plochá klenba lební; dlouhý arcus zygomaticus; polokruhovitý torus supraorbitalis; deprese v oblasti kořenu nosu; velké orbity; velká apertura piriformis; vyklenutí v oblasti tváří; dlouhé tělo mandibuly, retromolární prostor, malý processus mastoideus, crista juxtamastoidea. Ještě stojí za zmínku existence velkých dutin lebečních i dutin (pulpa dentis) v zubech (taurodoncie) (© Vančata 2013). Lebky neandertálců z období před předposledním glaciálním maximem (68 tisíc let): vlevo shora – klasická neandertálská lebka z jeskyně Tabun stará asi 90 000 let; Monte Circeo – Guattari (© Vančata 2013) 1 vlevo střed, La Ferrassie profil vlevo dole a frontální pohled vlevo střed, Amud 1 lebka stará přibližně 45 000 let, jejíž obsah je odhadován na 1747 cm3 (archiv autora - střed vlevo); Neandertal – Feldhofer cave (vpravo střed) – klasický nález neandertálce z 19. století; lebka La Chapelle – stařec (dole střed); vpravo shora: lebka Gibraltar – Devil´s Cave – historicky první nález neandertálce a podle všeho i zástupce posledních neandertálců; lebka St. Cesaire (vpravo střed) – čtyřicet tisíc let stará polovina lebky nalezená in situ s čepelovou industrií; Teshik Tash (vpravo dole) – skelet asi devítiletého dítěte nalezeného na lokalitě Teshik Tash u Samarkandu v Uzbekistánu, jehož stáří se odhaduje asi na 50 000 let. (© Vančata 2013).*

Neandertálci později poměrně rychle osídlují Blízký východ, Evropu a západní Asii. Významně se lišili od anatomicky moderního člověka jak ve stavbě lebky i ve velikosti a stavbě těla (Obr 58, 59), a zřejmě i od denisovanů. To vedlo většinu badatelů k názoru, že se jedná o odlišný druh *Homo neanderthalensis* (Conroy 1997, Harvati 2015), nebo přinejmenším o zcela unikátně adaptovanou formu *Homo sapiens* (Wolpoff 1999), která se s anatomicky moderním člověkem vyvíjela paralelně a v původně jiných areálech. Pozoruhodné je, že areál byl vždy omezen na Evropu, Blízký východ a západní a střední Asii. Neandertálci podle současných poznatků nekolonizovali ani Afriku, ani východní a jižní Asii (obr. 52) (Reich 2018, Tattersall 2022).

Porovnáváme-li rozdíly mezi AMČ a neandertálci, ať už na lebce nebo na postkraniálním skeletu, je jasné, že diferenciace pokročilých forem obou skupin byla původně alopatrická, odehrávala se v jiných ekologických i biogeografických podmínkách a musela započít minimálně před 300 tisíci lety, tedy na počátku risského zalednění, nebo i dříve (Harris et al. 2023, Mirazón Lahr 2021, Reich 2018).



Obr. 59 -Charakteristické rysy postkraniálního skeletu neandertálců (vlevo): (zleva ve směru hodinových ručiček) – zvětšený thorax; sulcus dorsalis na lopatce; úzká fossa glenoidalis; relativně krátký prohnutý radius; robustní skelet prstů s velkými distálními falangami; robustní a prohnutá diafýza femuru; vpřed směřující proximální kloubní plochy tibie; relativně krátká tibie i fibula; dlouhá os pubis (© Vančata 2013). Skelet starce z La Chapelle (vpravo nahoře) z francouzské jeskynní lokality La Chapelle-aux-Saints starý 52 000 let. Vedle výrazných rysů prokazujících vysoký věk (schází většina zubů) jsou zde i znaky patologické – rachitida, poškozená levá kyčel, rozdrcený palec na noze a těžká artróza krčních obratlů. Mozkovna je značně velká – 1625 cm^3. Povrchní interpretace neandertálských znaků francouzským antropologem Marcellinem Boulem (1912), spolu s ignorováním patologií a stařeckých znaků, vedla k zcela zkresleným představám o neandertálcích (např. shrbená postava neandertálců), které bohužel přetrvávají dodnes (© Vančata 2013). Kebara 2 (vpravo dole) – nález mandibuly, jazylky, skeletu trupu, horních končetin a částečně zachovaného femuru z jeskyně Kebara na hoře Mount Carmel v Palestině. Tento nález, starý asi 60 000 let, je velmi důležitý, protože poskytuje podrobné informace o stavbě těla neandertálců. Zvláště důležité je, že existuje prakticky kompletní skelet hrudníku a páteře, horních končetin a pánve s neobvykle dlouhou stydkou kostí. Morfologie jazylky naznačuje, že neandertálci mohli ovládat artikulovanou řeč (© Vančata 2013).

Nejstarší formy pokročilého anatomicky moderního člověka se objevují již více jak před 300 lety, pokročilí neandertálci však mnohem později před 170 tisíci lety. Pokročilé formy anatomicky moderního člověka, například populace z lokality **Herto** stará 160 tisíc let nemá žádné znaky podobné neandertálcům – předpokládáme, že postkraniální skelet měl proporce podobné jiným populacím anatomicky moderního, tak, jak je nalézáme například už u populace archaického *Homo sapiens* ze **Sima de los Huesos**.

Rozdíly mezi neandertálci a anatomicky moderním člověkem byly skutečně zásadní. Avšak představovali neandertálci skutečně jen vysoce specializovanou skupinu, která se odlišovala od AMČ i reprodukčně? Jednalo se o skupinu neschopnou se křížit s jinými formami *Homo sapiens*, jak naznačovaly původní studie mt-DNA (Reich 2018)? Otázka je, jak ukázaly paleogenetické analýzy (Krause, Trappe 2021, Reich 2018), položena špatně. Nikdo nemůže pochybovat o tom, že neandertálci byli vysoce specializovanou skupinou lidí – vrcholových predátorů, avšak takové skupiny lidí známe i dnes. Správná otázka by tedy byla, zda se mohli neandertálci, i přes své specifické adaptace, skutečně a plodně křížit s jinými formami *Homo sapiens*?

Genetika neandertálců – průlom v paleoantropologii

Zásadním způsobem k odpovědi na tuto otázku přispěly studie paleogenetické, které mimo jiné prokázaly nejen blízkou genetickou příbuznost neandertálců a AMČ a jejich četné hybridizace, ale také prokázaly důležité odlišnosti anatomicky moderního člověka a neandertálců (Krause, Trappe 2021 2022, Reich 2018). První zásadní výzkum se týkal genu FOX P2, tzv. genu pro řeč (Vančata 2018). První publikovaná analýza jaderné DNA neandertálců z roku 2007 – „***The Derived FOXP2 Variant of Modern Humans Was Shared with Neandertals“*** (Krause et al. 2007), byla průlomovou studií, která prokázala, že je možné úspěšně zkoumat pravěký genom, genom neandertálců. Podle výsledků této analýzy lze prokázat, že neandertálci měli pravděpodobně podobné schopnosti pro komunikaci, řeč, jako měl anatomicky moderní člověk, protože neandertálci a AMČ mají společný gen pro řeč FOXP2.

Zcela zásadní význam však měla první komplexní studie genomu neandertálců, která měla mimo jiné ukázat, zda jsme se mohli s neandertálci křížit. Zatímco analýzy mitochondriální DNA ukazovaly, že jsme se s neandertálci nekřížili, pak předběžná analýza části jaderného genomu neandertálců způsobila mezi odborníky doslova šok (Green et al. 2010, Burbano et al. 2010). Za použití genetické brokovnice, takzvaných genetických mikročipů, se podařilo genetikům vystřílet 13841 neandertálských „genů“ (Reich 2018). Jejich sofistikovaná počítačová analýza přesvědčivě ukázala, že zhruba před 100 tisíci lety zřejmě došlo ke genetickému kontaktu mezi liniemi anatomicky moderního člověka a neandertálců, jinými slovy došlo alespoň k občasnému křížení mezi anatomicky moderním člověkem a neandertálci (Reich 2018). Podle těchto počítačových analýz bylo možné, že moderní člověk získal od neandertálců přibližně 1–4 % společných genů, jak prokázala například analýza genomu anatomicky moderního člověka z jeskyně **Zlatý Kůň** (Prüfer et al. 2021).

Analýza byla prováděna z materiálu získaného ze tří různých jedinců z chorvatského naleziště **Vindija** a jako srovnávací materiál byly použity analýzy kostí z dalších tří neandertálců ze Španělska (**El Sidron**), Německa (Feldhoferova jeskyně – **Neanderthal**) a z Ruska (**Mezimajskaja**) (Reich 2018).

Už tato předběžná analýza jasně prokazuje některá velmi důležitá a neobyčejně zajímavá fakta. Z charakteristik genomu obou skupin vyplývá, že anatomicky moderní člověk a neandertálci jsou geneticky neuvěřitelně příbuzní a mnohé z „typicky lidských znaků“ vznikly již u předka obou skupin, tedy u archaického *Homo sapiens*. Příkladem je například již zmíněný gen pro řeč FOX P2. Nových substitucí, typických pro moderní formy člověka, je, ke všeobecnému překvapení, pouze 78 (Reich 2018).

Srovnávací analýzou DNA fragmentů získaných z kostí neandertálců s genomem dvou šimpanzů a genomy pěti zástupců geneticky různých populací moderního člověka z Afriky (Sánové a Yorubové z východní Afriky), Evropy (Francouzi) a Asie (Papuánci a hanští Číňané) se zjistilo (Krause, Trappe 2021, 2022, Reich 2018), jaké z genů jsou neandertálské. Před tím bylo nutné odstranit všechny geny bakteriální, jak ty, které tam byly v době úmrtí, tak i ty, které se dostaly do kostí po smrti. A také bylo nutno zjistit, jaké množství DNA lidí moderních obsahují zkoumané kosti neandertálců, tedy určit stupeň znečistění. To bylo obzvlášť obtížné právě proto, že neandertálci jsou současnému člověku geneticky velmi podobní. Kupodivu stupeň znečištění lidskou DNA byl velmi malý, méně jak jedno procento (Reich 2018).

Výsledky této srovnávací analýzy byly velmi překvapivé. Ze zhruba 60 % zmapovaného genomu neandertálců a porovnatelných částí genomu anatomicky moderního člověka bylo necelých 80 inovací. Také se ukázalo, že téměř 90 % genomu obou porovnávaných skupin je starobylých, a tudíž tato genetická informace je společná s neandertálci. Podle všeho se musí jednat o geny zděděné po archaickém *Homo sapiens* (*Homo heidelbergensis*), který byl společným předkem obou skupin (Reich 2018).

Vedle toho však prokazatelně existuje u různých populací AMČ okolo 1 až 4 % „příměsi“ genů neandertálských, tedy genů nově vzniklých v neandertálské linii. Avšak tato příměs je jednoznačně prokazatelná pouze u lidí z Evropy a Asie, u původních Afričanů nebyly neandrtálské geny prokázány. Tato „příměs“ se objevila, podle pečlivého vyhodnocení charakteru změn, zhruba před 100 tisíci lety, a předpokládaná hybridizace musela proběhnout v relativně časově velmi krátkém úseku. Vzhledem k tomu, že šlo o první analýzu tohoto druhu, a navíc práce na genomu neandertálců stále pokračují, jedná se o velmi přibližný odhad. Studie některých jiných týmů uvažují například o možnosti posílení lidského imunitního systému HLA díky hybridizací s neandertálci (Krause, Trappe 2021, 2022, Reich 2018).

Další studie genomu neandertálců se specifické vlastnosti genomu neandertálců a jejich pokročilé porovnání s genomem anatomicky moderního člověka (Krause, Trappe 2021, Reich 2018, Vančata 2018) ukázaly prokazatelné odlišnosti v genomu neandertálců a anatomicky moderního člověka.

Odlišnosti v genech mezi anatomicky moderním člověkem a neandertálci se týkají především specificky lidských funkcí mozku, metabolismu a růstu. Výzkumy genomu neandertálců dále pokračují, v současné době se soustředí především hybridizace a včlenění neandertálských genů do genomu jiných lidských forem (Krause, Trappe 2021, 2022, Reich 2018, Vančata 2018).

Většinu rozdílů v genech mezi neandertálci, přesněji klasickými neandertálci, a anatomicky moderním člověkem bychom mohli shrnout zhruba do čtyř důležitých skupin (Krause, Trappe 2021, 2022, Reich 2018, Vančata 2018):

První je tvořena geny souvisejícími se zabarvením a funkcí kůže, a tedy mimo jiné i s termoregulačními schopnostmi včetně pocení a vlastnostmi kůže. Víme například, že v zimě se neandertálci nesměli příliš potit, protože chladu odolávali masivní produkcí tepla ve svalech.

Druhá skupina je tvořena geny, které mají souvislost se schopnostmi kognitivními a učení se, které by se teoreticky mohly u anatomicky moderního člověka projevit jako duševní poruchy spojené s poruchami kognitivního chování nebo jako vývojové patologie;

Třetí skupina genů souvisí s lidskou reprodukcí, a patří sem například gen ovlivňující pohyblivost spermií. Ta by mohla souviset i se zvýšenou sexuální selekcí a relativně vyšší porodností u anatomicky moderního člověka;

Čtvrtá skupina genů pak souvisí s metabolismem a ontogenetickým vývojem. Gen RUNX2 pak se mimo jiné podílel na specifických vývojových charakteristikách a stavbě těla, jako jsou kratší a robustnější končetiny a soudkovitý tvar hrudníku neandertálců. Některé souvisí s buněčným metabolismem, další například s činností štítné žlázy. Mutace by se u AMČ mohla podílet na vzniku syndromu Diabetes 2 u anatomicky moderního člověka.

Kromě toho se neandertálci od AMČ velmi pravděpodobně lišili sociální strukturou, jak ukazují některé analýzy genomu neandertálců. Podle těchto výsledků žili neandertálci v malých komunitách, ne nepodobných horským gorilám, včetně možné filopatrie mužů a migrace žen do jiných komunit (Skov et al. 2022). To se shoduje s předpokládanou ekologií a způsobem života neandertálců (Harvati, Ackermann 2022, Harvati, Reyes-Centeno 2022).

FOXP2 gen ale vznikl téměř jistě již u vrcholových archaických forem *Homo sapiens* – cca před 350000 lety. Sdílíme i některé geny pro imunitu (HLA) a řadu dalších genů, které však postupem času z genomu anatomicky moderního člověka mizí, možná i proto, že se ukazují jako funkčně nevýhodné (Reich 2018, Villanea et al. 2017).

Právě komplexní genetická změna však vedla k prodloužení období dětství u anatomicky moderního člověka, které se mimo jiné projevilo i v posunu prořezávání prvních zubů stálého chrupu z původních 4 let (i neandertálci) na 6 let u AMČ. Rozdíly v ontogenezi mezi AMČ a neandertálci však byly v mnoha ohledech méně výrazné než rozdíly v prořezávání permanentního chrupu (Gunz, Bulygina 2012, Mahoney et al. 2021, Rosas el al., 2017).

Můžeme tedy shrnout, že u neandertálců velmi pravděpodobně došlo k mutaci některých HOX genů a RUNX2 genů, které se projevily ve změnách stavby těla, a to zejména mnohem robustnější relativně malou postavu a soudkovitým hrudníkem (Kuhlwilm et al. 2013). Uplatňovala se také funkce ACPI*A genu, která zřejmě významně ovlivnila nárůst svalové hmoty a odolnost proti chladu. Působení genů ovlivňujících růst mozkové kůry se v počátečních fázích od anatomicky moderního člověka významně nelišilo.

Hybridizace neandertálců a anatomicky moderního člověka

Víme sice, že nejpravděpodobnější oblastí kontaktu byl Blízký východ (pohoří Zagros, Palestina), ale zatím není zcela jasné, kdy a kolikrát ke kontaktům došlo (Guran et al. 2024). Zda před mutacemi, které zapříčinily vznik neandertálců specializovaných jako predátoři a výrazní masožravci, nebo u jejich bezprostředních předků. Kontakt mezi vyspělými formami anatomicky moderního člověka a neandertálců se pravděpodobně uskutečnil v obdobích mezi 120 až 80 tisíci lety (Guran et al. 2024), a mezi 60–70 tisíci lety možná i dříve (Callaway, 2021, Hajdinjak et al. 2021, Harvati, Ackermann 2022, Malaspinas et al. 2016). Problém ale je, že u nejstarších forem neandertálců, například z Krapiny, nebyla analýza genomu prováděná, a není jasné, zda analýza DNA ze 130 tisíc let starých kostí z Krapiny je v současné vůbec době možná.

Důvod, proč mají Evropané a Asiaté téměř výhradně příměs neandertálských genů, není příliš jasný. Ukazuje se však, že příměsi neandertálských genů je možno identifikovat i u afrických populací anatomicky moderního člověka (Chen et al. 2020). Jeden z možných důvodů je, že risské (eemské) zalednění, které se v Africe projevilo extrémním suchem, natolik rozdělilo lidské osídlení Afriky, že pouze severní populace mohly přejít do poměrně pohostinné oblasti Blízkého východu a kontaktovat se s jižními populacemi z linie neandertálců (Chen et al. 2020, Reich 2018). Tato možnost, byť logická a geneticky i ekologicky poměrně pravděpodobná, si ale vyžádá mnoho dalších genetických i evolučně antropologických a ekologických studií.

Nedávný výzkumů ekologie neandertálců a AMČ (Guran et al. 2024) ukázal na jednu z možností hybridizace obou lidských forem. Rekonstrukcí ekologické niky neandertálců a AMČ v jihozápadní Asii a jihovýchodní Evropě se syntézou dostupných paleodemografických, paleoekologických a paleogenetických dat podařilo identifikovat kontaktní a potenciální zónu křížení během období OIS 5, tedy mezi 120 až 80 tisíci let. Ukazuje se, že jedním z území pro kontakt a možnou hybridizaci mezi neandertálci a AMČ bylo pohoří Zagros, které mohlo působit jako území spojující palearktickou a africko-asijskou oblast, což mohlo usnadňovat migrace AMČ na sever a neandrtálcům na jih v období mezi 120 až 80 tisíci let (OIS 5) (Guran et al. 2024). Posledním územím, kde docházelo k hybridizaci AMČ a neandrtálcům pak byla Evropa před 55–38 tisíci lety (Reich 2018).

Genetické změny byly nepochybně spojeny se změnami mnoha regulačních mechanismů v evoluci moderních lidských druhů. Výzkumy metabolických drah a humorálních a protistresových mechanismů mimo jiné prokázaly, že neandertálci měli jiný metabolismus vápníku. Výzkumy protistresových mechanismů ukázaly, že hladiny steroidních hormonů ovlivňují určité mechanismy chování (Pommeroy 2023). Snížená odolnost ke stresu může při dlouhodobém zatížení významně zhoršit zdravotní stav populace i její reprodukční schopnost. Zdá se, že u neandertálců byla odolnost ke stresu mimořádná, a to i díky evidentně vysoké hladině steroidních hormonů, které ovlivňovaly vznik a obnovování velkého množství svalové tkáně, znaku typického pouze pro neandertálce (Steegmann et al. 2002). Výzkumy prořezávání zubů a ontogenetických změn skloviny hominidů prokazují, že pouze anatomicky moderní člověk má relativně dlouhé dětství, zatímco ostatní lidské formy, a do jisté míry i neandertálci, pohlavně dozrávaly minimálně dva roky dříve.

Neandertálci a jejich evoluce

Na přelomu středního a svrchního pleistocénu se v jižní Evropě, v oblasti dnešního Chorvatska (naleziště ***Krapina***) a na italském poloostrově, objevuje nová lidská forma zvaná klasičtí neandertálci (Harvati 2015). Tato lidská forma poměrně rychle osídluje Blízký východ, kontinentální Evropu a západní a střední Asii. Pozoruhodné je, že jejich areál byl vždy omezen na výše zmíněnou oblast a neandertálci nikdy nekolonizovali ani Afriku, ani východní a jižní Asii (Harvati 2015, Hublin 2009, Neruda 2016, Trinkaus 2006, Villa, Roebroeks 2014).

Porovnáváme-li rozdíly mezi AMČ a neandertálci, ať už na lebce nebo na postkraniálním skeletu, je jasné, že diferenciace obou skupin byla primárně alopatrická, tedy anatomicky moderní člověk v Africe a neandertálci v Evropě. Diferenciace obou skupin, morfologická, fyziologická i genetická musela započít minimálně před 350 tisíci lety, protože starobylé formy anatomicky moderního člověka staré 300–160 tisíc let nemají žádné znaky podobné neandertálcům. Předpokládáme, že postkraniální skelet měl proporce podobné AMČ, tak jak je nalézáme například už u populace archaického *Homo sapiens* ze Sima de los Huesos (Arsuaga et al. 2015).

Nové studie však prokazují, že geneticky prokazatelné kontakty existovaly už od počátku diferenciace obou forem pokročilého *Homo sapiens* (Posth et al. 2017) tedy před více jak 300 tisíci lety, a to pravděpodobně v kontaktních zónách v mediteránní oblasti (Hershkovitz et al. 2021 Zaidner et al. 2021).

Neandertálci byli dlouho považováni za jakýsi mezistupeň mezi *Homo erectus* a moderním člověkem. Byli obvykle řazeni do poddruhu *Homo sapiens neanderthalensis* nebo druhu *Homo neanderthalensis*. Výrazně se lišili morfologicky (Obr. 56) v mnoha důležitých znacích i způsobem života od anatomicky moderního člověka, a velmi pravděpodobně i od nejmladších forem archaického *Homo sapiens* (Harvati 2015, Trinkaus 2006). Podle všeho se jednalo o velmi specializovanou a specificky adaptovanou skupinu. Není však zcela jasné, zda tyto výrazné odlišnosti adaptivního charakteru mohou prokazovat také naprostou reprodukční izolaci neandertálců od ostatních lidských skupin, tedy druhové odlišení neandertálců od druhu *Homo sapiens* (Stringer 2016, Tattersall 2022). Paleogenetické studie prokazují, že taková izolace neexistovala a neandertálci se bez problémů křížili s jinými moderními lidskými formami (Reich 2018).

Řada pro neandertálce typických znaků se vyskytuje výhradně u této skupiny a neznáme je ani u jejich potenciálních předků, a ani u žádné z moderních lidských populací (Harvati 2015).

Obličejový skelet byl velký, silně pneumatizovaný. Neandertálci měli velké očnice, výrazné, avšak nesegmentované nadočnicové oblouky a velmi širokou a velkou *apertura piriformis* (Márquez et al. 2014, Obr. 58). Rozsáhlý skelet obličeje, jeho silná pneumatizace, a zvláště morfologie v okolí apertura piriformis je pro neandertálce specifická a nevyskytuje se v této podobě u žádné jiné lidské formy (Conroy 1997, Franciscus 1999, Harvati 2015, Wolpoff 1999).

Mozkovna neandertálců byla nízká a dlouhá se specifickým vyboulením v týlní části, zvaným ***occipital bun***. Absolutní velikost mozku byla podobná jako u anatomicky moderního člověka, ale pouze u populací neandertálců po předposledním glaciálním maximu, u starších populací neandertálců byl mozek menší (Pearce et al. 2013, Profico et al. 2023, VanSickle et al. 2020). V každém případě se od AMČ lišil tvarem čelního a týlního laloku. Také relativní velikost mozku neandertálců byla, vzhledem k předpokládané vysoké hmotnosti neandertálců, poněkud menší než u anatomicky moderního člověka (Conroy 1997, Harvati 2015, Wolpoff 1999).

Kosti končetin neandertálců (obr. 58) byly velmi robustní a relativně krátké. Zvláště robustní pak byly epifýzy dlouhých kostí dolní končetiny. Jeden z typických znaků na kostře trupu a končetin neandertálců je vysoký počet zhojených poměrně těžkých zranění. Podle Erika Trinkause (Trinkaus 1993, 2011), který analyzoval kloubní plochy a způsob jejich zatěžování, byli neandertálci adaptování na pohyb ve složitém kopcovitém terénu.

Jak jsme již zmínili, na počátku evoluce neandertálců došlo velmi pravděpodobně k mutaci HOX genů a začala se uplatňovat funkce ACPI*A genu, která významně ovlivnila nárůst svalové hmoty a odolnost proti chladu. Působení genů ovlivňujících růst mozkové kůry se zřejmě v počátečních fázích významně nelišilo od anatomicky moderního člověka. Vše ukazuje na to, že neandertálci byli adaptováni na chlad a měli velkou odolnost ke stresu, jak ukazují, mimo jiné, úspěšná zhojení velkých zranění i četná vykloubení článků prstů (Holliday 1997, Trinkaus 1986, Trinkaus, Shipman 1993). Neandertálci měli zřejmě díky svým genetickým i regulačním zvláštnostem určité specifické, a u jiných lidských populací neobvyklé, fyziologické adaptace. Soudkovitý hrudník spolu s neobvyklými proporcemi těla a končetin (dlouhý mohutný trup a krátké končetiny s krátkým předloktím a bércem) naznačuje, že fyziologie dýchání mohla být do jisté míry odlišná od anatomicky moderního člověka (Harvati 2015), a jejich metabolismus byl náročnější na energii (Pommeroy 2023). Díky těmto vlastnostem, i díky méně vhodné biomechanice, nebyli neandertálci zřejmě fyziologicky dostatečně přizpůsobeni k dlouhým usilovným pochodům tak jako byl anatomicky moderní člověk (Papagianni, Morse 2022).

Velmi důležitý byl rozvoj specifické termoregulace u neandertálců. Obrovské množství svalové hmoty a relativně velký povrch těla jim umožňoval, jak prokázal výzkumný tým London College, velmi efektivní termoregulaci (Collard, Cross 2017). Díky velké svalové hmotě byli schopni vytvářet velké množství tepla a efektivně odolávat bez zvláštního oblečení teplotám až -20 stupňů Celsia. Zároveň však velký povrch těla s množstvím kapilár na povrchu umožňoval také efektivní termoregulaci bez nutnosti pocení a ztrát vody a solí. Tento specifický termoregulační mechanismus byl, spolu s velkou dynamikou sekrece steroidních hormonů, velmi efektivní pro efektivní adaptaci k relativně rychlým tepelným výkyvům v řádu desítek let.

Termoregulační mechanismus neandertálců zabezpečoval, spolu se specifickými charakteristikami lebky jako jsou velké dutiny, že se neandertálci v chladu nepotili. Pocení ve velkých mrazech by bylo pro neandertálce nebezpečné. Předpokládáme také, že z tohoto důvodu měli neandertálci jen málo podkožního tuku, protože větší množství podkožního tuku by produkci tepla zeslabovalo a způsobovalo spouštění produkce potu, což by bylo pro neandertálce kontraproduktivní, a při velmi nízkých teplotách i fatální.

Pro tento způsob adaptací byla nesmírně důležitá potrava neandertálců. Poměr stabilních C a N izotopů v kolagenech jasně ukazuje, že neandertálci jedli podle možností převážně „červené málo tučné“ maso, zatímco první lidé (AMČ) měli pestrou potravu, ve které byly běžné vedle uloveného masa různých zvířat také ryby a různé typy rostlin (Richards, Trinkaus 2009, Shipley, Kindscher 2016). Tento typ potravy zabezpečoval u neandertálců, ve spolupráci s příslušnými hormonálními mechanismy, vysoký nárůst svalové hmoty, který zabezpečoval, kromě velkých silných svalů (podobně jako u zápasníků sumo), nutných k lovu a pohybu v členitém terénu, také specifickou termoregulaci neandertálců.

To by znamenalo, že pro neandertálce byl pravidelný přísun málotučného červeného masa životně důležitý, a proto způsob jejich života odpovídal životu predátorů. V současné době se diskutuje, zda

neandertálci jedli pouze červené maso nebo byly součástí jejich potravy také některé rostliny (Shipley, Kindscher 2016). Nejnovější studie jasně prokazují, že neandertálci jedli převážně červené maso s nízkým obsahem tuků (Jaouen et al. 2019).

Podle posledních poznatků žili v Evropě neandertálci a anatomicky moderní člověk vedle sebe téměř 20 tisíc let, tedy od 56 do 38 tisíc let až do vyhynutí neandertálců (Slimak et al. 2022). Mohli vedle sebe koexistovat i v Asii, například v Palestině. Anatomicky moderní člověk osídlil Evropu a západní Asii asi už téměř před 55–60 tisíci lety, neandertálci v období mezi 38-37 tisíci lety definitivně vymírají. Některé studie stratigrafie nalezišť naznačují, že koexistence obou lidských forem mohla být častější a v některých regionech také dlouhodobější (Harvati, Ackermann 2022, Slimak et al. 2022).

Mezi nejstarší naleziště (obr. 58, Tabulka 15), kde byly nalezeny kostry neandertálců, patří ***Krapina*** v Chorvatsku (Radovčić et al. 1988) a ***Saccopastore*** v Itálii (stáří asi 130 000 let – Brunner et al. 2006, Harvati 2015), pravděpodobně i nálezy z jeskyně Denisova (Salazar-García et al. 2021) a také nejstarší vrstvy z lokality ***Tabun*** (100 000 až 130 000 let). Ze starších nálezů neandertálců před předposledním velkým zaledněním, jejichž stáří se pohybuje od 80 do 60 tisíc let, je třeba ještě zmínit ***Tabun B*** z Palestiny, ***Shanidar*** z Iránu (Obr. 60), ***Regardou*** a ***La Ferrasie*** ve Francii a ***Monte Circeo*** z Itálie (Harvati 2015).

Mnohé studie se zabývají problematikou kvality potravy neandertálců a způsoby jakými mohli potravu zpracovávat, například použitím ohně pro úpravu potravy. Je fakt, že neandertálci oheň používali, jak prokazují archeologické studie některých nalezišť ze středního a svrchního pleistocénu (např. Neruda 2016, Roebroeks, Villa, 2011, Vallverdú et al. 2012). Podle těchto studií však používali oheň méně pravidelně než AMČ, a hlavním účelem používání ohně bylo zřejmě teplo, možná občasná tepelná úprava masa a odhánění predátorů. Nemáme žádné jasné doklady o možných sofistikovanějších tepelných úpravách potravy, navíc syrové maso obsahuje některé důležité živiny a může být dokonce i stravitelnější, je-li například nakrájené na tenké plátky, než maso tepelně upravované (Papagianni, Morse 2022).

Jedna studie (Henry et al. 2011) se zabývala analýzou přítomnosti škrobových zrnek a fytolitů v zubním plaku neandertálců. Závěry této studie, podle jejích autorů (Henry et al. 2011), prokazovaly, že pravidelnou potravy neandertálců byly rostliny. Z mnoha důvodů jsou výsledky této analýzy velmi problematické a významné zastoupení rostlinné potravy ve stravě neandertálců nijak neprokazují (Shipley, Kindsher 2016).

Neexistuje totiž dostatečně přesná systematika škrobových zrnek a fytolitů, takže přítomnost těchto elementů v zubním plaku nedává jednoznačné informace o tom, které konkrétní rostliny neandertálci jedli a proč je jedli. Mohly být významným zdrojem potravy, mohly být požívány jako digestiva nebo mohli určité rostliny pojídat kvůli chybějícím vitamínům a minerálům (Shipley, Kindscher 2016).

Nevíme, jak, kdy a proč se škrobová zrnka a fytolity dostaly do plaku, možné to bylo i po jejich smrti (Shipley, Kindsher 2016). Nevíme přesně odkud se škrobová zrnka a fytolity vzaly, mohly se do potravy dostat náhodou, nebo mohly být součástí jiné potravy - např. obsah střev zabitých zvířat. Nevíme, zda množství těchto elementů obsažené v plaku představuje paleobotanicky reprezentativní vzorek – ad *absurdum* – mohla se to tam dostat náhodou a výjimečně.

Rostliny, tak jak je popisují autoři, by pravděpodobně neměly dostatečnou nutriční hodnotu, zůstává rovněž otázka, zda a jaké rostliny jedli mimo sezónu produkce rostlin, o kterých se studie zmiňuje. Výnosnost takových divokých rostlin, kromě ovoce, není nijak velká, a navíc hrozilo zbytečné riziko napadení predátory. Rostliny mohly být používány jako digestiva, neandertálci mohli jíst z různých důvodů také natrávený obsah střev – střeva mohla být eventuálně upravována na ohni (Papagianni, Morse 2022, Shipley, Kindscher 2016).

Základním problémem starších výzkumů zubního plaku bylo, že byli zkoumáni de facto nahodilí jedinci z marginálních regionů po glaciálním maximu, a to jedinci, kteří byli pro populaci neandertálců netypičtí (Shanidar – oba jedinci byli nemocní, jak prokazují zdeformované klouby; **Spy** – žena a nedospělý jedinec – Henry et al. 2011). Navíc vzorek zkoumaných jedinců byl velmi omezený jako takový – výskyt zubního kamene nebyl testován na jiných populacích neandertálců. Z výzkumů zubního plaku tedy vyplývá, že nemůžeme vyloučit pravidelnější pojídání některých rostlin, ale ty v žádném případě nemohly tvořit celosezónní základ potravy neandertálců.

Navíc je otázkou, jak by dopadl výzkum zubního plaku populací neandertálců starších 70 tisíc let, protože musíme předpokládat, že erupce supervulkánu Toba nutně musela ovlivnit potravní zdroje přeživších lidských populací, a to by mohlo vést u některých populací neandertálců i konzumaci vhodné rostlinné stravy v období nedostatku.

Podobně v teplých interglaciálech mohly některé rostliny, například ořechy, zčásti nahrazovat červené maso nebo vhodně doplňovat potravu. Obecně je třeba předpokládat, že strava neandertálců musela mít jiné složení v období krutého zalednění a jiné 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, což prokázala řada studií různých populací neandertálců (Neruda 2016, Shipley, Kindsher 2016, Zilhão et al. 2020).

Předpokládanému způsobu života i potravní adaptivní strategii odpovídají i zrekonstruované ekologické vlastnosti neandertálců (Fiorenza et al. 2015). Neandertálci žili podle všeho převážně stacionárně, v podstatě na jednom místě, nejčastěji v jeskyních nebo pod skalními převisy, případně v obydlích postavených například ze zvířecích kostí (Laëtitia et al. 2012), a že se z těchto stacionárních táborů vydávali na hvězdicové výpravy. Paleoekologické rekonstrukce naznačují, že se živili většinou lovem velké a střední zvěře a doplňkovým sběrem, v teplejších periodách byly potravní zdroje rozmanitější (Fiorenza et al. 2015, Neruda 2016, Papagianni, Morse 2022).

Z ekologického hlediska byli neandertálci vrcholoví predátoři, kteří lovili, a to poměrně riskantním způsobem, středně velkou a velkou kořist. Někteří badatelé soudí, že tomu odpovídala i specifická adaptace řezáků (Conroy 1997, Harvati 2015, Nowell 2023, Wolpoff 1999), které podle nich sloužily k přidržování předmětů, například kůže nebo masa při jejich zpracovávání kamennými nástroji – Nerudová 2018), případně jiných manipulacích. Jisté je, že neandertálci byli závislí na vysokém denním příjmu kvalitního červeného masa, a způsob jejich života byl velmi podobný způsobu života jiných predátorů lovících středně velkou a velkou zvěř (Jaouen et al. 2019).

Nelze nevzít v úvahu i fakt, že vzhledem k předpokládaným vysokým hladinám steroidních a dalších metabolických hormonů jako tyroxin (Crockford 2002), které lze očekávat u predátorů s polokontakním způsobem lovu a vysokou odolností ke stresu, mohl být riskantní způsob lovu výhodný z hlediska snižování agresivity ve skupině. Podobnou roli plní v současných populacích sport (vynikající analýzu tohoto fenoménu najdeme v knize Terry Prattcheta – Nevídaní akademikové, Tallpress 2011).

Všechny vlastnosti neandertálců, jejich 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 jediným skutečně biologicky specializovaným lidským druhem (obr. 56,59). Samozřejmě je potřeba brát důsledně v úvahu paleoekologické analýzy, protože takový ekologický profil byl typický pro neandertálské populace v průběhu glaciálů a v nepříznivých podmínkách obecně. Adaptivní strategie se podle všeho měnila podle konkrétních klimatických a ekologických podmínek (Shipley, Kindsher 2016, Zilhão et al. 2020).

V interglaciálech mohli neandertálci například lovit častěji, a to i menší kořist, a živit se masem z čerstvých mršin větších savců, doplňovat ji i vhodnou rostlinnou stravou, ať už měla charakter digestivní nebo obsahovala vhodné minerály a vitamíny. Proto je důležité při interpretaci života a evoluce neandertálců přihlížet k charakteristikám konkrétních populací v konkrétních podmínkách. K tomu by mohl významně přispět i výzkum zubního kamene neandertálců, a to zejména studium DNA v zubním plaku (Weyrich et al. 2017).

Ve shodě s těmito názory jsou i předpokládané charakteristiky stavby jejich těla a proporce. Neandertálci byli relativně malí a velmi robustní (Obr. 56), výška zřídka přesahovala 170 cm, hmotnost pak mohla být i výrazně přes 80 kg (Harvati 2015, Harvati, Ackermann 2022, Nowell 2023), a možná i mnohem více, protože neznáme přesně množství svalové tkáně a nevíme, zda neandertálci nemohli mít na některých místech těla, kde není pravděpodobné větší pocení, určitou vrstvu podkožního tuku, i když to není příliš pravděpodobné. Soudě podle svalových úponů i stavby kostry disponovali neandertálci mimořádnou fyzickou silou a pravděpodobně byli mnohem silnější, než je většina současných lidí (Ruff et al. 1997, Trinkaus 2006).

Mezi naleziště jejichž stáří výrazně přesahuje 100 tisíc let (obr. 60, Tabulka 15) a kde byly nalezeny kostry pokročilých neandertálců, patří ***Krapina*** v Chorvatsku (Radovčić et a. 1988) a ***Saccopastore*** v Itálii (Brunner et al. 2006, Harvati 2015), pravděpodobně jeskyně Denisova na Altaji (až 190 tisíc let), a také nejstarší vrstvy z lokality ***Tabun*** (100 000 až 130 000 let) (Harvati 2015, Wolpoff 1999). Nálezy z chorvatského naleziště **Krapina** jsou velmi důležité, protože jako jediné reprezentují skutečnou neandertálskou populaci, včetně některých specifických rysů chování jako je kanibalismus (Cofran et al. 2020, Frayer et al. 2020).

Ze starších nálezů neandertálců před předposledním velkým zaledněním, jejichž stáří se pohybuje od 90 do 70 tisíc let, je třeba ještě zmínit ***Tabun B*** z Palestiny, ***Shanidar*** z Iránu, ***Regardou*** a ***La Ferrassie*** ve Francii a ***Monte Circeo*** z Itálie (Harvati 2015, Wolpoff 1999).

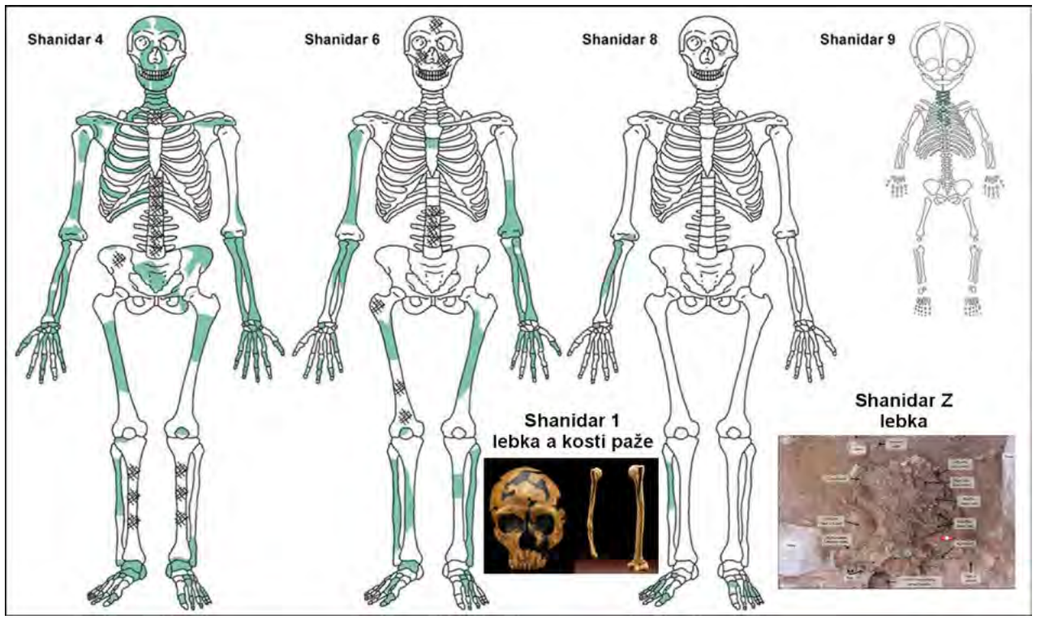
Z důležitých nálezů ze staršího období evoluce neandertálců (Harvati 2015, Wolpoff 1999) (Tab. 15) stojí za zmínku velmi reprezentativní nálezy skeletů neandertálců z Izraele (obr. 54, 55), ***Kebara*** a ***Amud***, a také klasické evropské nálezy (obr. 57, 58), jako jsou ***La Chapelle*** a ***Le Moustier*** z Francie, ***Feldhofer Cave*** (Neanderthal) z Německa, ***Baňolas*** ze Španělska, ***Combe Grenal*** z Francie a v neposlední řadě jeskyně ***Šipka*** a ***Kůlna*** z České republiky (Neruda 2016).

Podle všeho sem také patří obtížně datovatelné nálezy z ***Gánovců*** a ***Šaly*** (**Šala** 1 a 2) ze Slovenska a ***Spy*** v Belgii. Důležité jsou i nálezy západoasijské; nález tibie v ***Teshik Tash*** ze střední Asie (Gunz, Bulygina 2012) a dětského hrobu v ***Kiik Koba*** z Uzbekistánu (Gunz, Bulygina 2012, Trinkaus et al. 2016) a také nálezy z jeskyně Chagyrskaya (Maffesoni et al. 2020, Salazar-García et al. 2021).

Právě v souvislosti s dětským hrobem v ***Kiik Koba*** a pohřby v jeskyni ***Shanidar*** v Iránu (Harvati 2015, Pommeroy et al. 2017, Trinkaus 1983) se diskutuje, zda neandertálci pohřbívali své mrtvé, a zda vůbec měli nějakou kulturu *sensu stricto*. Nález kostry Shanidar 4 byl původně interpretován jako „květinový“ pohřeb, protože na jeho dně bylo přítomno množství pylů. Nejnovější výzkumy sice prokázaly, že se zřejmě jednalo o pohřeb, ale pyly se pod kostru dostaly náhodou, pravděpodobně díky hmyzím opylovačům. Nicméně většina nalezených skeletů tedy kostry Shanidar 4,6,8,9 a nově objevený skelet Shanidar Z (Obr. 60) velmi pravděpodobně představují (rituálně???) pohřbené jedince (Pommeroy et al. 2020).

Velmi důležitý je nález kostry Shanidar 1, jedince zhruba čtyřicetiletého s částečně amputovanou paží a rozsáhle poškozenou pravou části obličeje včetně očního důlku a výraznými deformacemi sluchové části lebky. Vzhledem k plnému vyhojení amputované paže je zřejmé, že skupina, ve které žil mu pomáhala úspěšně přežívat. Lze jen spekulovat, zda se jednalo o čistě sociální péči „soucitu“, které mu jeho komunita poskytovala, anebo mohl být využíván i jako “užitečný“ člen komunity, například poskytováním informací daných jeho zkušeností. Nově objevený prakticky intaktní hrob Shanidar Z potvrdil názor, že jeskyně Shanidar sloužila jako jakési pohřebiště neandertálců, a navíc bude velmi pravděpodobně možné získat DNA z tohoto jedince, což by byl první genom neandertálců starší než 70 tisíc let.

Argumenty pro existenci neandertálské kultury jsou stále více přesvědčivé, a oprávněnost tvrzení (Pommeroy et al. 2020), že neandertálci byli akulturní, je krajně nepravděpodobná. To vyplývá také z řady přímých i nepřímých důkazů (Frayer et al. 2020, Nowell 2023), včetně prokázaného pohřbu (Pommeroy et al. 2020), skalních maleb (Hoffmann et al. 2018) a hudebních nástrojů (Turk et al. 2020).



Obr. 60 – Nejdůležitější nálezy skeletů neandertálců z jeskyně Shanidar, Kurdistán (archiv autora).

Také samotný pojem akulturace u neandertálců je velmi problematický, protože neandertálci kulturu nesporně měli a měli i složitou technologii výroby nástrojů, včetně možné výroby čepelové industrie. Zajímavé jsou z tohoto hlediska pozdní neandertálské populace také proto, že u nich můžeme nalézt některé „moderní“ znaky. Ty sice nejsou samy o sobě důkazem hybridizace nebo příbuznosti neandertálců a anatomicky moderního člověka, ale jsou důkazem, že i neandertálci se v průběhu středního paleolitu vyvíjeli a měnili. V některých ohledech nemůžeme vyloučit paralelní vývoj znaků podobných u neandertálců a AMČ, například díky gracilizaci lebky u neandertálců (Harvati 2015, Nowell 2023, Wolpoff 1999). Otázkou je, zda některé sociální a kulturní změny u pozdních neandertálců nemohly, přímo či nepřímo, souviset s jejich zvětšením mozku.

Někteří pozdní zástupci neandertálců (Obr. 56, 62, Tab. 15, 16) mají navíc čepelovou industrii velmi podobnou, jako měl anatomicky moderní člověk (Nerudová 2018, Slimak et al. 2022). Z nejdůležitějších nálezů je na prvním místě třeba zmínit francouzské naleziště ***St. Césaire*** (obr. 54), které prokazují, že neandertálci mohli vyrábět čepelové nástroje již před příchodem anatomicky moderního člověka do Evropy (celkově však podíl čepelových nástrojů nepřesahoval jednu třetinu). Známé je i naleziště pozdních neandertálců z ***La Quina*** z Francie, které je datované minimálně na 40 000 let tak jako většina pozdních neandertálců (Harvati 2015, Hublin 2017). Z tohoto důvodu mají význam i další naleziště z Balkánu jako je chorvatská lokalita ***Vindija*** (Harvati 2015). To prokazuje, že obě lidské skupiny žily v Evropě téměř 20 tisíc let současně. Podobný význam mají i některé mladé nálezy z Iberského poloostrova, ***Zafarraya*** a nálezy ženské a dětské lebky z ***Gibraltaru (Devil‘s Tower)*** (Harvati 2015). Ženská lebka ***Gibraltar 1*** stará 39 tisíc let reprezentuje vůbec první vědecky popsaný nález neandertálců, paradoxně také jednu z posledních přežívajících populací neandertálců v Evropě (Harvati 2015, Nowell 2023, Wolpoff 1999).

Neandertálci mizí z marginálních oblastí Evropy zhruba před 38 až 37 tisíci lety, tedy v období rozkvětu anatomicky moderního člověka v gravetském období.

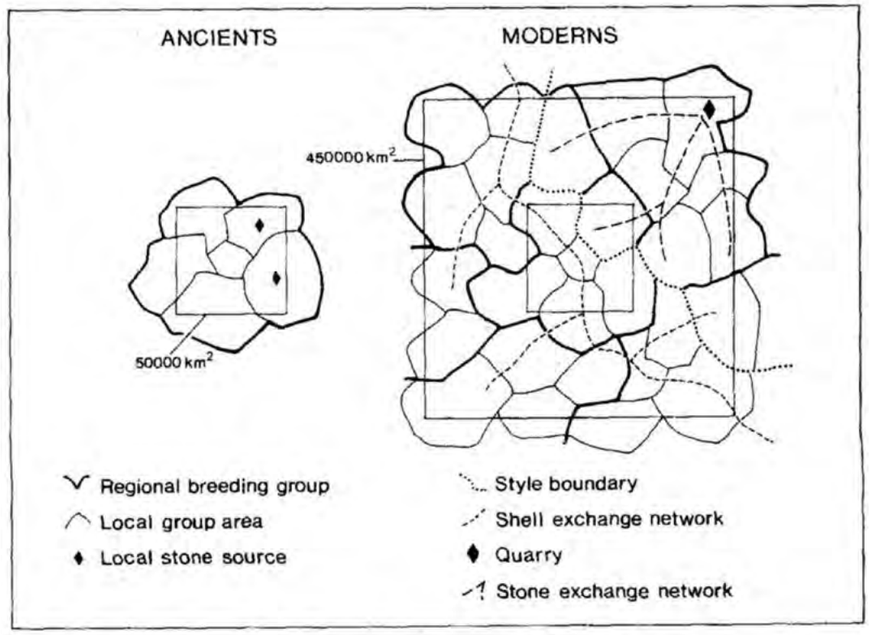
Příčiny vymření neandertálců

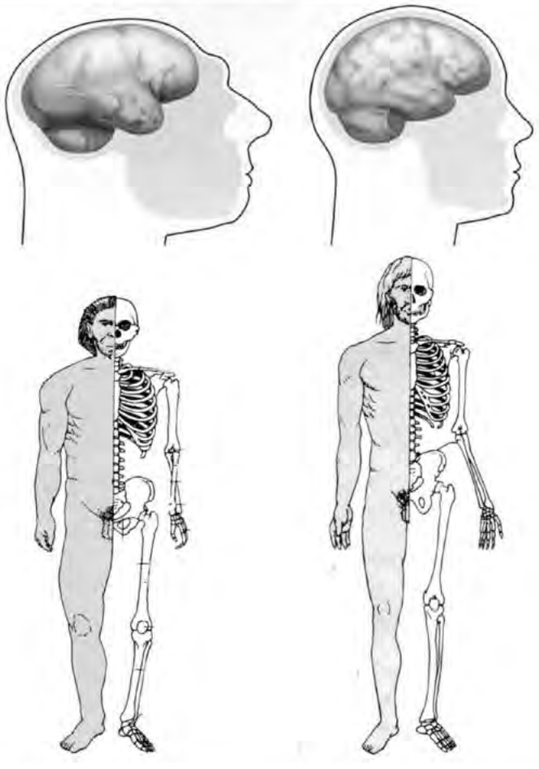
Důvody, proč neandertálci vymřeli, je možno shrnout do tří skupin hypotéz:

1) Teorie pomalejší reprodukční rychlosti – předpokládá, že neandertálci měli menší diferenční plodnost, například způsobenou ekologickými faktory po výbuších vulkánů. K vyhynutí neandertálců možná přispěla i Kampánská ignimbritová erupce, sopečná erupce „poblíž Neapole“ v Itálii před asi 39 tisíci lety (Golovanova et al. 2010). Tato erupce ale do určité míry ovlivnila i populace anatomicky moderního člověka (Prüfer et al. 2021), takže je velmi diskutabilní, zda tato erupce byla jediným faktorem, který by přispěl k extinkci neandertálců. Podobně se jako významný faktor přispívající k vyhynutí neandertálců nepotvrdila ani erupce supervulkánu Toba. Podle jiných autorů mohl být příčinou pomalejší reprodukční rychlosti populací neandertálců inbreeding nebo nedostatek vhodné kořisti. Hypotézy o nedostatku vhodné kořisti jsou ale problematické, protože neandertálci sice potřebovali kvalitní živočišné bílkoviny, ale jak se ukazuje, neandertálci dokázali velmi efektivně diversifikovat potravní zdroje od mořské fauny, obratlovců i bezobratlých, i *až k lovu jiných predátorů, například jeskyních lvů* (Nowell 2023, Papagianni, Morse 2022, Nabais et al. 2023, Russo et al. 2023).

2) Teorie ekologicko-genetického vytěsnění – přímé ekologické vytěsnění neandertálských populací je nepravděpodobné, protože neandertálci žili parapatricky nebo i alopatricky s AMČ, pravděpodobnější by bylo nepřímé vytěsnění spojené inbreedingem (Vaessen et al. 2019), možnými epidemiemi v místech kontaktu s AMČ (Greenbaum et al. 2019) a nižší efektivitou lovu neandertálců (menší populace) a následným poklesem reprodukční rychlosti;

3) Teorie vícefaktorové (např. Currie, Meneganzin 2022, Nowell 2023, Reich 2018, Stringer, Créte 2022) – Genetické faktory a inbreeding, a možný ubytek žen (Stringer, Créte 2022), spojené se sníženou demografickou dynamikou (Currie, Meneganzin 2022) a nepříznivými klimatickými vlivy (Golovanova et al. 2010) jsou nejpravděpodobnější faktory, které přispěly k extinkci neandertálců. Analýzy DNA neandertálských kostí nalezených v jeskyni Chagyrskaya v Rusku (Ferreira et al. 2024) se zabývaly i zbytkovými částmi genomů a prokázaly mimo jiné zbytky genomu tří typů DNA virů: adenoviru, herpesviru a papilomaviru, v neandertálských kostech. Tyto viry, a některé prokázané retroviry, mohly negativně ovlivnit genom podobně jako Covid 19 ovlivnil dnešní populaci (Ferreira et al. 2024). Přestože byli neandertálci schopní diversifikovat potravní zdroje (Russo et al. 2023, Papagianni, Morse 2022) je zřejmé, že se neandertálci postupně dostávali díky možné kompetici s AMČ do marginálních ekosystémů/regionů. S méně příznivou strukturou potravních zdrojů (Nowell 2023, Russo et al. 2023, Weyrich et al. 2017) a ve zhoršující se sociální struktuře skupin se v pro ně méně příznivém prostředí se mohly projevit i fyziologické problémy nebo i patologie, jako je horší tepelná adaptace a snížená odolnost ke stresu a následující zpomalující se reprodukce (Houldcroft, Underdown 2016, Nowell 2023, Vaessen et al. 2021). Tomu by napovídala i zjevná expanze předgravetských a gravetských populací člověka s velmi efektivními prostředky lovu výrazně snižujícími možnost eventuálního zranění a predačního risku (Slimak et al. 2022).





◂ *Obr. 61 - Porovnání velikosti a struktury teritoria populací neandertálců a kromaňonců: v areálu neandertálců (Ancients) se nacházelo pouze několik skupin a několik místních zdrojů kamene pro výrobu nástrojů, zatímco v areálu kromaňonců (Moderns), který byl téměř desetkrát větší, žilo poměrně velké množství lokálních skupin, existovaly sítě výměny a specializované lomy či naleziště kvalitního kamenného materiálu, sítě výměny různých jiných materiálů, jako jsou například škeble. To znamenalo, že kromaňonci museli praktikovat určitý typ obchodní výměny, museli mít společný komunikační jazyk a také informace o nabídce a poptávce u jednotlivých skupin (archiv autora). Neandertálci se od AMČ lišili nejen postavou (dole) (© Vančata 2013), ale také některými strukturami mozku (střed), zejména rozdíly ve struktuře laloku spánkového, týlního i čelního. Na základě studia percepčních schopností původních obyvatel Austrálie můžeme usuzovat, že neandertálci měli jinou percepci a kognitivní procesy, než měl anatomicky moderní člověk. V tomto smyslu mají Australané evropského původu výrazně horší vizuální paměť než původní obyvatelé a rozdíly mezi neandertálci a anatomicky moderním člověkem mohly být ještě mnohem výraznější a hlubší. Na obou čelistech je patrná alveolární prognatie. (© Vančata 2013).*

Právě stáří i charakter nejstarších nálezů neandertálců i anatomicky moderního člověka z regionu Afriky a Evropy nás nutně vede k otázce: Co se vlastně v tomto období dělo v Asii? Máme sice určité doklady o osídlení východní a jihovýchodní Asie, ale o osídlování jejích dalších částí Asie jsou informace kusé (Bae et al. 2017). Proto každý nález člověka mimo tyto regiony je nanejvýš zajímavý, protože tyto informace nám mohou pomoci objasnit dosud neznámé aspekty evoluce moderních lidských forem.

Tabulka 15 – Nálezy neandertálců z Evropy a Blízkého východu, jejich datování a velikost mozku

Naleziště	***Region***	***Stáří – tisíce let***	***Velikost mozku***
Apidima 2	Řecko	170	1290
Saccopastore 2	Itálie	170-130	1300
Saccopastore 1	Itálie	130	1103
Krapina 6 (E)	Chorvatsko	130	1178
Krapina 5 (D)	Chorvatsko	130	1396
Krapina 3 (C)	Chorvatsko	130	1247
Krapina 2	Chorvatsko	130	1286
Krapina 1	Chorvatsko	130	1419
Tabun 1	Palestina	80	1271
Kiik Koba	Krym	75	
Gibraltar 1 (Forbes' Quarry I)	Španělsko	75	1213
Předposlední glaciální maximum			
Theshik Tash 1	Uzbekistán	70	1550
Régardou	Francie	70	
Mt. Circeo 3	Itálie	70	
La Ferrassie 1	Francie	70	1643
Chagyrskaya	Rusko	60	
La Quina 5	Francie	60	1172
La Quina 18	Francie	60	1200
Kebara	Palestina	60	
Combe Grenal	Francie	60	
Monte Cicero I (Guattari)	Itálie	55	1421
Amud 1	Palestina	53	1747
La Chapelle-aux-Saints	Francie	52	1490
Shanidar 5	Írán	50	1550
Shanidar 1	Írán	50	1600
Shanidar Z	Írán	75	???
Zafarraya	Španělsko	45	
Šala	SR	45	
Le Moustier 1	Francie	45	1564
Banolas	Španělsko	45	
Bacho Kiro	Bulharsko	43	
Vindija	Chorvatsko	42	
Spy 2	Belgie	42	1527
Spy 1	Belgie	42	1305
Kůlna	ČR	41	
Gibraltar 2 (Devil's' Tower – child)	Španělsko	41	
Šipka	ČR	40	
St. Cesaire	Francie	40	
Neanderthal (Feldhofer 1)	Německo	40	1261
Gánovce	Slovensko	40	1320

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

Ukázalo se, že velmi důležitým impulsem pro výzkum evoluce forem moderního *Homo sapiens*, i paleogenetiku jako nový obor paleoantropologie, byly výzkumy v Asii. Tím prvotním hybatelem byl nález článku prstu nepříliš starého hominida, tehdy datovaného 30 až 48 tisíc let, který by jako takový by vědecký svět příliš nevzrušil (Reich 2018). Jeden článek lidského prstu nám totiž nemůže poskytnout žádné zásadní morfologické informace, navíc datování v jeskyních je velmi obtížné a nejisté. To ukazovaly například i dlouholeté spory o datování nálezů člověka z jeskyně Mladeč, a to se používaly nejmodernější a drahé metody datování (Teschler-Nicola et al. 2006). Avšak když tým Svante Pääba provedl analýzu DNA, přesněji DNA mitochondriální, výsledky byly překvapivé (Reich 2018).

Genetická analýza ukázala, že článek prstu zřejmě patřil lidské bytosti, jejíž předci opustili Afriku možná už před jedním milionem let (Reich 2018). Tedy podle našich současných znalostí se nemohlo jednat ani o neandertálce, ani o anatomicky moderního člověka. Velmi důležité je to, že tito lidé pronikli do střední Asie, tedy do míst, kde bychom daleko spíš očekávali moderní lidské formy, anatomicky moderního člověka nebo možná i neandertálce. Vždyť anatomicky moderní člověk zamířil před téměř 100 tisíci lety z Afriky právě na východ, takže proč ne do střední Asie?

Jakékoliv další úvahy založené pouze na prvních výsledcích genetické analýzy mitochondriální DNA o možném zařazení tohoto hominina do okruhu druhu *Homo erectus* jsou čistě spekulativní. Totiž stáří je zřejmě menší než nejmladší možné nálezy *Homo erectus* (Antón, Middleton 2023, Baab 2015) (ty nejmladší z Indonésie se pohybují mezi 100 a 70 tisíci lety). Článek prstu jako takový je naprosto nedostatečný pro jakoukoliv systematickou analýzu a samotná analýza mitochondriální DNA má také své omezení, zejména pro určování systematického postavení daného nálezu.

Navíc zatím nemáme nejmenší ponětí, jakou DNA vlastně *Homo erectus* měl, i když paleoproteomická analýza genomu dva miliony let starého parantropa (Madupe et al. 2023) nám dává naději, že dříve či později na tuto otázku najdeme odpověď. Kromě toho typ nástrojů, který byl nalezen v této jeskyni ve vrstvách, ve kterých se článek prstu nacházel, je technologicky mnohem pokročilejší než jakýkoliv z nástrojů, který *Homo erectus,* kdy vyráběl a používal. Takový typ nástrojů používala mladší a daleko pokročilejší lidská forma, pokročilý archaický *Homo sapiens* (*Homo heidelbergensis*). Je tedy daleko pravděpodobnější, že prst náležel jedinci přežívající populace *Homo heidelbergensis*, který se podle všeho začal formovat v Africe zhruba před 800 tisíci lety, ale možní předchůdci tohoto druhu se objevují již téměř před jedním milionem let.

Také je nutné si uvědomit, že mitochondriální DNA „nedatuje“ samotný vznik nového druhu, ale objevení se reprodukčně izolované populace, ze které pak daný druh vzniká. Hovořilo se o takzvaných „zanořených“ genech. Podle paleogenetiků může být takové období dlouhé, možná i mnoho desítek tisíc let (Reich 2018). Například podle různých genetických laboratoří se oddělení neandertálců a anatomicky moderního člověka odehrávalo zhruba v období mezi 750 až 250 tisíci lety, nejprve se objevili „archaičtí neandertálci“ tedy populace pokročilého archaického *Homo sapiens* předcházející bezprostřednímu vzniku neandertálců zhruba před 250–170 tisíci lety. Původní úvaha o tom, že nález by mohl patřit do okruhu člověka heidelberského byla vcelku rozumná.

Jak se ukázalo, byly první analýzy mt-DNA slepou uličkou (Krause, Trappe 2021 2022, Reich 2018), protože pouze naznačovaly případné stáří oddělení moderních lidských forem, ale jejich výpovědní hodnota o biologii daného jedince byla velmi nízká.

Pokrokem byla až analýza pravěké DNA dalších jedinců z jeskyně Denisova a neandertálců z jeskyně ***Chagyrskaya*** (Mafessoni et al. 2021) a jejich srovnávací analýza s genomem neandertálců (Reich 2018) a analýza dalších nálezů denisovanů ze střední Asie a Číny (Chen et al. 2019, Mafessoni et al. 2021).

Zatím známé nálezy denisovanů tvoří: Nálezy z jeskyně Denisova: Denisova 3 (aka X Woman) - malíčková distální falanga - stáří 76.2–51.6 tisíc let, 13.5-let stará adolescentní žena; Denisova 4 - horní molár - stáří 136.4–105.6 tisíc let, dospělý muž; Denisova 8 - horní molár stáří 84.1–55.2 tisíc let, dospělý muž; Denisova 2 - Dočasný 2 spodní molár – stáří 194.4–122.7 tisíc let – adolescentní žena; Denisova 13 tvoří fragment parietální kosti - Skaj 22 ~285±39 tisíc let. Denisova 11 (Denny, Denisovan x Neanderthal hybrid) fragment (118,1–79,3 tisíc let, 2012, Denisova cave),13 let stará adolescentní žena (Brown et al. 2016).

Zásadně významné novější nálezy z Číny tvoří jedna částečná mandibula z *Xiahe* (Baishiya Cave) starší než 160 tisíc let (Chen et al. 2019) a nálezy z lokality *Xuchang* – dosti úplné lebky *Xuchang 1* a částečně zachovalého neurokrania *Xuchang 2* staré 105–125 tisíc let (Zhan-Yang et al. 2017), které by možná mohly representovat hybridy mezi neandertálci a denisovany, protože na lebkách jsou některé neandertálcům podobné znaky.

Dalším pravděpodobným nálezem denisovanů je lidský zub z jeskyně *Tam Ngu Hao 2* v Laosu (Cobra cave – jedinec TNH2-1 ve věku 3,5 až 8,5 roku), který je morfologicky podobný dolní čelisti Xiahe (Demeter et al. 2022). Stáří nálezu se odhaduje na 164 000 až 131 000 lety.

Denisované jsou podle všech paleogenetických studií potomky vrcholových populací archaických *Homo sapiens*, které migrovaly do východní a jihovýchodní Asii před více jak 300 tisíci lety a zpětně do střední Asie před více jak 200 tisíci lety (Reich 2018).

Analýza mt-RNA nalezeného článku malíčku prokázala (Denisova 3), která byla prvním pokusem o analýzu genomu denisovanů, že se se nejspíš jednalo representanta archaického *Homo sapiens* nebo nějaké mladší formy člověka. To potvrdila i analýza jaderné DNA z nalezeného zubu (Denisova 4 - Reich 2018). Ukazuje to, že moderní formy *Homo sapiens*, kterou představují denisované, mohly přežívat a koexistovat s moderním člověkem, a to i v oblastech s drsným klimatem a velkými sezónními výkyvy v teplotách jako je Altaj ve střední Asii.

Již první výsledky těchto analýz byly velmi překvapivé (Krause, Trappe 2021, Reich 2018). Prokázaly totiž, že se všechny tři populace moderních forem *Homo sapiens* mísily a geneticky ovlivňovaly. Prokázala se například hybridizace neandertálců a denisovanů přímo v populaci z jeskyně Denisova (Reich 2019). Znamená to, že genom denisovanů, a do jisté míry i genom neandertálců, ovlivnil genom asijských a australských populací, zatímco evropské, a podle všeho i některé africké, populace mají spíše geny neandertálského původu.

Již v této první studii se uvažovalo i o existenci genomu neznámé archaické populace *Homo sapiens*. Možnost vlivu genomu archaických populací dále prokázalo porovnání a pokročilá analýza DNA knihoven moderních forem hominidů a archaického *Homo sapiens* (Reich 2018).

Nález druhého zubu denisovanů v jeskyni Denisova umožnil poprvé zkoumat i variabilitu genomu, a také zubů, této do té doby neznámé lidské formy. Celkem byla analyzována DNA ze dvou zubů, vytvořeny DNA knihovny a analyzována variabilita genomu denisovanů (Sawyer et al. 2015). Podrobné analýzy a-DNA pak ukázaly, že variabilita genomu denisovanů je podobná variabilitě genomu klasických evropských neandertálců (Reich 2018).

Výsledkem těchto studií bylo vytvoření nových, úplnějších a geneticky věrohodnějších (bližších k předpokládanému genomu) DNA knihoven, které mají následnou možnost porovnávání s genomem současných lidských populací. Vedle toho byly vytvářeny i DNA knihovny ze starobylé mitochondriální

DNA (a-DNA), což umožňuje současnou analýzu jaderné i mitochondriální a-DNA s možností určení nejen toho, jaké změny v genomu nastaly (tedy jaké nové geny se objevily, nebo naopak, které zanikly), ale také možnost určení časových sousledností, tedy kdy asi mohlo k těmto změnám v genomu, a tedy i v evoluci člověka, dojít (Vančata 2018).

To umožnilo další zásadní krok v paleogenetických zkoumáních, které tak mohly pokročit od zkoumání potenciálních hybridizací populací ke zkoumání tzv. genetických příměsí (admixtures) u pravěkých i současných lidských populací (Andre´s, Nowick 2014, Ermini et al. 2015, Perry, Orlando 2015). Jedna z prvních a důležitých studií byl výzkum genomu tibetských populací, který ukázal, že denisovanské geny mohly být potenciálně výhodné pro adaptace k životu ve vysokohorském prostředí (Huerta-Sanchez et al. 2014). Také výzkum genomu současných lidských populací naznačuje, že neandertálské geny by mohly být potenciálně výhodné pro zlepšení imunity anatomicky moderního člověka (Andre´s, Nowick 2014, Ermini et al. 2015, Perry, Orlando 2015, Villanea et al. 2021).

„Příměs“ denisovanských genů u východoasijských, jihoasijských a australských populací AMČ je o něco vyšší než neandertálská u Evropanů a kontinentálních Asiatů (Ermini et al. 2015, Stringer, Crété 2022, Villanea et al. 2021).

Studie genomu původních obyvatel Austrálie prokázala, ve shodě s některými paleoantropologickými nálezy, že australští aborigini začaly kolonizovat Austrálii před více 60 tisíci lety a jejich genom má velmi významné genetické příměsi denisovanů (až 6 %), které se však do genomu začleňují až před 30 až 50 tisíci lety (Malaspinas et al. 2016).

Porovnáním genomu archaického *Homo sapiens*, neandertálců a denisovanů se zjistilo, že jako první se oddělila linie denisovanů. Podle všeho denisované kolonizovali východní, jižní a střední Asii a žili současně s *Homo erectus* pak i ve východní, jihovýchodní Asii. Možná kolonizovali i další oblasti jako Papuu Novou Guineu a případně i Austrálii (Krause, Trappe 2021, Reich 2018). Analýza genomu evropského archaického *Homo sapiens* ze **Sima de los Huesos** pak ukazuje, že genom neandertálců, ne nezbytně neandertálci jako takoví, se mohl začít formovat už před 700 tisíci lety a k oddělení genomu (čili fylogenetických linií) neandertálců od původního archaického *Homo sapiens* došlo přibližně před 550 až 750 tisíci lety (Posth et al. 2017, Rogers et al. 2020). Jinými slovy, genom původního archaického *Homo sapiens* může být starší, a prokazatelně i je (Reich 2018), než 750 tisíc let. Nové studie příměsí neandertálských genů u anatomicky moderního člověka však také prokazují, že neandertálci žili také na západní Sibiři a ve střední Asii (Mayer et al. 2016).

Zásadním přínosem pro paleogenetiku asijských a australských pravěkých populací však byla genetická studie současných populací z Austrálie a Papui Nové Guinei, tedy nejstarobylejších žijících lidských populací, o jejichž genomu lze předpokládat, že se zachoval zhruba v té podobě, jakou měl genom anatomicky moderního člověka před 50-60 tisíci lety (Malaspinas et al. 2016). Kromě prokázání původu genomu Australanů a Melanésanů z afrického anatomicky moderního člověka, respektive charakteristiky nejstaršího dochovaného genomu anatomicky moderního člověka, poskytla tato studie řadu dalších velmi významných výsledků.

V první řadě je to genetická příměs doposud neznámé archaické lidské populace v genomu Australanů. Předpokládá se, že k oddělení této populace mohlo dojít už před 170 tisíci lety, tedy v období vzniku moderních forem anatomicky moderního člověka v Africe (Malaspinas et al. 2016). Genom další zatím neznámé formy archaického člověka byl prokázán i na skeletu z francouzské jeskyně Grotte du Renne, jehož stáří se odhaduje na 45 tisíc let (Welker et al. 2016).

Z paleogenetických analýz vyplývá pro paleoantropologii a evoluční antropologii několik zásadních nových poznatků. Příměsi genomu neandertálců totiž existují u všech neafrických, zřejmě i některých afrických, populací anatomicky moderního člověka (Malaspinas et al. 2016). Větší podíl příměsí se předpokládá v období starším než 60 tisíc let (2-3 %) a menší v období 40-60 tisíc let (cca 1 %). Příčiny toho, proč jsou příměsi neandertálských genů ve dvou obdobích a proč byly nižší až u „mladších forem“ anatomicky moderního člověka, zatím neznáme, ale podle všeho podíl neandertálských a denisovanských genů v genomu anatomicky moderního člověka postupně klesal (Reich 2018). Přesto však k posledním hybridizacím v Asii i v Evropě docházelo až ve svrchním pleistocénu (Callaway 2021, Hajdinjak et al. 2021, Harvati, Ackermann 2022, Malaspinas et al. 2016).

Studie genomu původních obyvatel Austrálie prokázala, že australští aborigini kolonizovali Austrálii minimálně před 60 tisíci lety a jejich genom má velmi významné genetické příměsi denisovanů (až 6 %), které se však do genomu začleňují až před 30 až 50 tisíci lety (Malaspinas et al. 2016).

V současné době jsou prováděny analýzy genomu z hlediska teorie afrického původu *Homo sapiens*, výsledky však nejsou jednoznačné (Reich 2018). Nemáme například představu, jakou lidskou formu zastupuje genom neznámého archaického člověka, který byl detekován v genomu australských aboriginů, a ani nevíme, proč se denisovanské příměsi objevují u původních obyvatel Austrálie až po její kolonizaci Austrálie anatomicky moderním člověkem. Genom denisovanů prokazuje, že jejich populace osídlovaly velké části území střední, východní a jihovýchodní Asie. Nemůžeme vyloučit ani to, že denisované po jistou dobu kolonizovali i některé části severní Austrálie.

Paleogenetické i paleoantropologické a paleobiogeografické analýzy především prokazují, že dvě archaické lidské formy, denisované a neandertálci dlouho přežívaly i v drsném prostředí střední Asie. Některé nálezy z Číny zase ukazují, že archaické formy *Homo sapiens*, eventuálně dosud pouze předpokládané varianty archaického *Homo sapiens* mohly existovat ve východní Asii už před 500 tisíci lety (Bae 2010, Bae, Wu 2024, Kaifu, Athreya 2024). Také je zjevné, že podobné genetické analýzy mohou pomoci prokázat migraci a koexistenci více lidských druhů v mladších čtvrtohorách, tedy v období, kdy klasická antropologie předpokládala již existenci jediného lidského druhu.

Avšak taková situace se teoreticky přepokládá již delší dobu. Vždyť anatomicky moderní člověk opouští Afriku již před více než 100 tisíci lety, kolonizoval Papuu Novou Guineu možná už před 70 tisíci lety a o deset tisíc let později Austrálii, koexistoval s neandertálci v Evropě, s *Homo erectus* v Asii a na ostrově Flores s trpasličími archaickými lidmi *Homo floresiensis* (ti, zdá se, obývali ostrov Flores a přilehlé ostrovy možná i 700 tisíc let – Aiello 2015, Kaifu et al. 2024).

Nejnovější genetické analýzy potvrdily, že denisované byli jako archaická forma *Homo sapiens* geneticky blízcí původním obyvatelům Austrálie (Malaspinas et al. 2016). To, co je důležitým závěrem tohoto výzkumu, je skutečnost, že dlouhou dobu mohly přežívat a po jistou dobu koexistovat různé formy moderního člověka i archaické formy rodu *Homo,* a to jak v tropech, tak i v oblastech s drsným klimatem a velkými sezónními výkyvy v teplotách, i v oblastech jako je Altaj ve střední Asii nebo Tibet.

Homo juluensis – další druh člověka nebo problematický pokus o novou taxonomii Asijských lidských populací??

Homo juluensis by mohl být vyhynulý „velkohlavý“ druh archaického člověka ze středního pleistocénu Číny, který zahrnuje nálezy z čínských lokalit Xujiayao, Xuchang Man, Penghu 1 a možná i denisovany (Bae, Wu 2024). Konkrétně do tohoto druhu autoři řadí čelist Xiahe, Penghu 1 a fosíie z Xujiayao (holotyp) a Xuchang (paratyp). Taxonomický status tohoto druhu byl však do značné míry zpochybněn (Kaifu, Athreya 2024).

Zdá se tedy, že tento nový druh označuje buď skupinu asijského archaického *Homo sapiens* nebo spíše nálezy denisovanů, jejichž variabilitu zatím nejsme schopni přesně odhadnout. Autoři mylně konstatují, že jejich hypotetický druh *Homo juluensis* široce souvisí s ostrovními zástupci rodu Homo - *H. floresiensis* a *H. luzonensis*. Ti však vznikli před minimálně 700 tisíci lety (viz kapitoly *Homo floresiensis* a *Homo luzonensis*) nemají s nálezy denisovanů ani jiných forem *Homo sapiens* nic společného.

Autoři studie dále navrhují, a to bez jakýchkoliv relevantních fylogenetických analýz i další druhy „*H. daliensis*“. Podle mého názoru je podobný přístup, vzhledem k výsledkům paleogenetických analýz, vyloženě kontraproduktivní.

Dragon Man – *Homo longi* – nový druh nebo další nález denisovana?

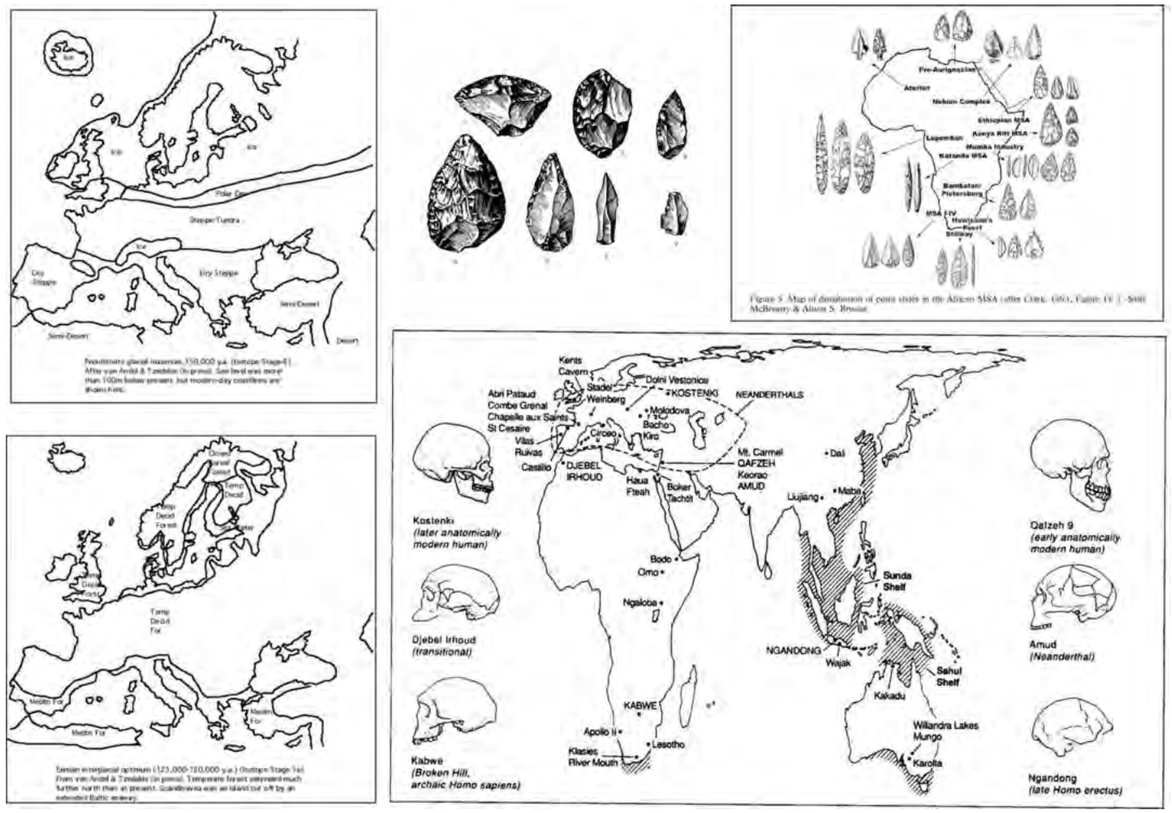
Senzační nález nového druhu člověka *Homo longi* z naleziště **Harbin** v severovýchodní Číně se opírá o nález téměř úplné lebky (Dračí muž) z roku 1933 datované do období středního pleistocénu východní Asie před minimálně 146 000 lety. Lebka byla v depozitáři a byla paleoantropology „znovuobjevena“ v roce 2018 (Ji et al. 2021). Badatelský tým na základě analýz předpokládal, že *H. longi* by mohl být příbuzný nebo přímo reprezentant denisovanů, což zatím nebylo prokázáno genetickou analýzou. Tedy hypotéza, že *Homo longi* (Ji et al. 2021, Xiu et al. 2021) mohl být příbuzný anatomicky moderního člověka a možná i denisovanům, je velmi pravděpodobná.

Homo longi je morfologicky podobný ostatním čínským nálezům přiřazovaným k různým formám *Homo sapiens* ze středního pleistocénu v tomto regionu. Má nízkou a dlouhou lebku s mohutně vyvinutými nadočnicovými oblouky, širokými očnicemi a velkou ústní oblastí. Obličej je plochý, nos byl relativně velký. Objem mozku byl 1420 cm^3 (Xi et al. 2021).

„*Homo longi*“ žil v chladných stepích sympatricky s mamutem srstnatým, jelenem obrovským (rod *Sinomegaceros*), koněm Převalského, losem, buvolem a medvědem hnědým. V roce 2021 byly provedeny analýzy fluorescence, prvků vzácných zemin a izotopů stroncia na lebce a různých dalších fosiliích savců objevených v lokalitě **Harbin** (Shao et al. 2021) a ukázalo se, že pravděpodobně pocházejí z formace **Horní Huangshan**, datované do doby před 309 až 138 tisíci lety.

H. longi měl velký lidský mozek. Postorbitální zúžení je však u *Homo longi* výraznější než u neandertálců, ale méně výrazné než u archaického H*omo sapiens* (Xi et al. 2021). Celkově si mozkovna zachovává řadu archaických rysů, i když týlní kost v zadní části lebky má, na rozdíl od většiny ostatních archaických zástupců *Homo sapiens*, slabě ohraničený sagitální kýl, bez výrazné protuberancia occipitalis externa. Na rozdíl od lebek z čínských jeskyní **Dali** a **Hualong** tento kýl neprochází napříč středovou linií. *Homo longi* se také liší od moderních lidí nebo neandertálců, protože temenní kosti na temeni hlavy výrazně nerozšiřují ani nevystupují (Ni et al. 2021).

Podle všeho není *Homo longi* nový samostatný lidský druh, ale spíše se jedná o další nález skeletu denisovanů (Gibbons 2021).



Obr. 62 - Mapka znázorňující rozmístění jednotlivých lidských forem (vpravo dole) a nalezišť v Africe, Evropě a Asii ve starším, středním a svrchním pleistocénu (asi 300 000– 20 000 let). Diferenciace lidských forem se stává dynamičtější, vzniká anatomicky moderní člověk, který se vyvíjí vedle dalších lidských forem. Šrafováním je znázorněno snížení hladiny oceánu na konci středního pleistocénu (asi před 70 000– 55 000 lety), které zřejmě umožnilo první migraci anatomicky moderního člověka do Austrálie. Vyobrazení nálezu z Kabwe není právě nejšťastnější, protože jeho stáří je nejisté (asi je vyšší než 300 000 let). Mnohem vhodnější by zde byla lebka z Petralony nebo jiné mladší nálezy Homo heidelbergensis (© Vančata 2013 -podle Gamble 1995). Mapka Evropy z konce risského zalednění (150 tisíc let

– vlevo nahoře) znázorňující majoritní ekosystémy v tomto regionu – převládala ledovcová společenstva na severu, tundry v centrální části a suché chladnější ekosystémy v části jižní. Mapka Evropy z počátku interglaciálu (125–120 tisíc let) znázorňující majoritní ekosystémy v tomto regionu – výrazně převládaly opadavé pralesy. V období risského zalednění se Evropa a Afrika výrazně ekologicky lišily. V Africe silně převládaly aridní ekosystémy prokládané zcela neúrodnými pásmy pouští. Předpokládá se, že díky zcela rozdílné ekologii se výrazně lišily i industrie afrických a evropských populací moderních lidí. V Evropě převládaly nástroje vyrobené levalloiskou technologií (například mousterian – nahoře ve středu), v Africe koexistovaly ve středním paleolitu různé technologie, velmi často se objevují čepelové industrie (vpravo nahoře), kostěné nástroje apod (© Vančata 2013).

Homo naledi – archaická forma rodu Homo z afrického středního pleistocénu

Lidský druh *Homo naled*i byl objeven v roce 2013 v provincii Gauteng, Jihoafrická republika v jeskynním komplexu *Rising Star* (Berger, Hawks 2023). První nálezy *Homo naledi* z jeskyně **Dinaledi Chambre**, byly původně chybně datované do spodního pleistocénu, ale po pečlivé revizi stratigrafie jeskyně **Dinaledi Chambre** bylo jeho stáří revidováno do středního pleistocénu, a to před 335 000-236 000 lety. Původní nález zahrnuje 1550 fosilních nálezů, které jsou součástí 737 různých kostí. Tento nález sestává z fragmentů koster nejméně 15 jedinců.

K tomu přistupují další nálezy z jeskyně **Lesedi Chambre**. I přes specifické znaky lidí nalezených v jeskyním komplexu **Rising Star** je dnes evidentní, že se jedná o samostatný a neobvyklý druh rodu *Homo* (Berger, Hawks 2023). Nálezy *Homo naledi* z jeskynního komplexu Rising Star representují, spolu s nálezy se Sima de los Huesos, skutečnou lokální populaci druhu rodu *Homo*, a ukazují regionální i fylogenetickou variabilitu v evoluci rodu *Homo*. Zároveň representují také nízkorostlou populaci lidí, které se vyvíjela paralelně s rozvinutými formami rodu *Homo*, stejně jako tomu bylo i v případě mladších druhů jako *Homo floresiensis* a *Homo luzonensis* (Aiello 2015).

Homo naledi má některé specifické charakteristiky, kterými se odlišuje od pokročilejších forem druhu *Homo sapiens*, a to velikostí těla a velikostí mozku (Garvin et al. 2017). *Homo naledi* byl podle všeho relativně malý; měřil 140 – 145 cm a vážil okolo 40 kg a měl relativně velmi malý mozek 465-610 cm^3. Odhaduje se, že vzhledem malé výšce i hmotnosti, by mozek vzhledem velikosti těla velmi malý s encefalizačním kvocientem okolo 3,8. Avšak morfologie mozku *H. naledi* se významně nelišila od morfologie *Homo sapiens*, což ukazuje, že mozek *Homo naledi* mohl být funkčně podobný modernímu člověku, ať už z hlediska schopností učení a kognitivních schopností, tak i z hlediska emocí a komunikace. Znovu se ukazuje, že samotná velikost mozku nutně neznamená jeho výrazně lepší funkci (Garvin et al. 2017).

Morfologie postkraniálního skeletu *H. naledi* naznačuje, že ačkoli se byl schopen přemisťovat na delší vzdálenosti chůzí podobnou lidské (Cofran et al. 2022), mohl se možná pohybovat více ve stromech než ostatní zástupci rodu *Homo*. Podle všeho byla stavba těla *Homo naledi* lépe přizpůsobena k občasnému šplhání a zavěšování se ve stromech nežli k usilovné chůzi nebo běhu (Garvin et al. 2017) než bylo běžné u pokročilých forem *Homo sapiens*. Anatomie zubů naznačuje konzumaci potravy pokryté částicemi, jako je prach nebo hlína (Berger et al. 2017).

Ačkoli *Homo naledi* nebyl nalezen *in situ* s jakýmikoliv kamennými nástroji, a ani s žádným náznakem materiální kultury, je pravděpodobné, že vyráběl nástroje, a mohl vyrábět kamennou nebo jinou industrii, protože byli jediným druhem člověka, který se na tomto území prokazatelně vyskytoval (Berger, Hawks 2023).

Dvě mužské lebky *Homo naledi* z jeskyně **Dinaledi Chambre** měly objem mozkovny přibližně 560 cm^3 a u dvou ženských lebek pak 465 cm^3. Mužská lebka *Homo naledi* z jeskyně **Lesedi Chambre** (de Ruiter et al. 2019) měla objem mozkovny 610 cm^3. Lebky z jeskyně **Dinaledi** měly relativně menší objem mozkovny než lebka z jeskyně **Lesedi** (de Ruiter et al. 2019, Hawks et al. 2017).

Obecně vzato byl mozek velmi malý a pohyboval se velikostí mezi velikostí mozku australopitéků a *Homo ergaster*. Encefalizační kvocient *H. naledi* byl odhadnut na 3,75, což je stejně jako u trpasličího *H. floresiensis*, ale nápadně méně než u všech ostatních *Homo*. Současní representanti známých forem *Homo sapiens* měli všichni hodnotu vyšší než 6, *H. ergaster georgicus* 3,55 a *A. africanus* 3,81 (Garvin et al. 2017). Podle všeho velikost mozku *H. naledi* i jeho morfologie naznačuje příbuznost s archaickými

formami rodu *Homo* jako je *Homo ergaster*, z nějž mohla vzniknout miniaturizací podobně jako *Homo floresiensis*. (Holloway et al. 2018).

Tvar lebky se více podobá pokročilým formám archaického *Homo sapiens* má štíhlejší tvar. Neurocranium indikuje rozvinutý spánkový a týlní mozkový lalok a redukované postorbitální zúžení, lebka se za orbitami nezužuje (Holloway et al. 2018) a morfologie čelního laloku je u všech lebek podobná i přes rozdíly ve velikosti lebek.

Dá se předpokládat, že stejně jako u ostatních druhů rodu *Homo* byli muži a ženy *H. naledi* přibližně stejně velcí a muži byli v průměru asi o 20 % větší než ženy (Bolter et al. 2020). Juvenilní jedinec **DH7** odpovídá charakterem kostry rychlosti růstu známé u *H. ergaster*. Vzhledem k tomu, že vývoj chrupu je velmi podobný vývoji anatomicky moderního člověka, proto nemůžeme vyloučit určité vývojové podobnosti k ontogenezi AMČ. Po posouzení vývojových znaků je pravděpodobné, že jedinec **DH7** zemřel ve věku 10-15 let (Garvin et al. 2017, Bolter et al. 2020).

Pletenec horní končetiny vykazuje určité podobnosti pletenci australopitéků, lopatka je umístěna více dorsálně a více laterálně, klíční kosti jsou krátké a předpokládaná torze humeru je malá nebo žádná (Berger et al. 2015). Charakteristiky pletence horní končetiny naznačují úzký hrudník. Pánev a kostra dolní končetiny mají rysy připomínající australopitéka, včetně anterposteriorně stlačených krčků stehenních kostí, mediolaterálně stlačených diafýz holenních kostí a dosti okrouhlého krčku lýtkové kosti.

Tyto morfologické charakteristiky mohly souviset s relativně širokým břichem (Berger at al. 2017, Cofran et al. 2022). Tato kombinace by u *H. naledi* na rozdíl od *H. erectus* a jeho potomků vylučovala efektivní vytrvalostní běh a naznačovala i možné arboreální aktivity tohoto druhu člověka (Bolter et al. 2020).

H. naledi měl bipedální lokomoci (Berger et al. 2015) a stejně jako ostatní representanti rodu *Homo* měl silné úpony pro hýžďové svaly, dobře ohraničenou *linea aspera*, výraznou patelu, dlouhé holenní kosti a gracilní fibuly. Tyto vlastnosti postkraniálního skeletu prokazují, že *Homo naledi* mohl být schopen chůze na delší vzdálenosti (Marchi et al. 2017). Skelet nohy *Homo naledi* byl ve většině znaků podobný skeletu nohy moderních lidských forem a ostatních druhů rodu *Homo*, s adaptacemi pro bipedální chůzi podobnou chůzi moderního člověka. Patní kost má nevýrazný hrbol patní, a je do jisté míry podobná *calcaneu* lidoopů. Talus má hlavici a krček orientován dorsálně, což možná naznačuje, že chodidlo by bylo během postojové fáze chůze bylo méně pružné.

Jedním z velkých problémů nálezů v jeskyni **Dinaledi Chambr**e byla dost problematická tafonomická situace (Dirks et al. 2015), například datování kamenopádů i způsob a příčiny uložení kostí na dně jeskyně. Vše navíc nasvědčovalo tomu, že v jeskyni neproudila nijak významně voda. Výzkumný tým (Berger et al. 2017) v roce 2017 znovu potvrdil, že neexistují žádné důkazy o proudění vody do jeskyně a že je pravděpodobnější, že tito jedinci *H. naledi* byli v jeskyni Dinaledi Chambre pohřbeni. Podle nálezové situace se zdá ale pravděpodobnější, že přinejmenším někteří z nich, byli do jeskyně spíše vhozeni. Tedy nalezené kostry tam mohli vhodit předkové moderních lidí, archaický *Homo sapiens*, nebo i samotní *H. naledi*, u kterých, podle názoru výzkumného týmu, nelze kulturní chování a pohřební praktiky u *H. naledi* vyloučit. Pohřbívání v jeskyni mohlo být, podle tohoto výzkumného týmu, prováděno z různých důvodů jako jsou odstranění rozkládajících se těl z tábora, zabránění mrchožroutům nebo i jako svého druhu pohřební rituál (Berger at al. 2017).

Tento názor, který je navíc problematický z hlediska tafonomie i samotného uložení skeletů, byl zpochybněn (Egeland at al. 2018) s tím, že podobný koncept nemá oporu v evoluční antropologii, a že zachování koster z Dinaledi Chambre je podobné jako u mršin paviánů, které se hromadí v jeskyních, a to buď přirozenou smrtí paviánů žijících v jeskyních, nebo zavlečením mršin levhartem (Egeland et al. 2018).

Po analýze kostí nedospělého jedince jeskyně **Lesedi** Bergerův tým opět tvrdil, že ostatky *H. naledi* byly cíleně pohřbeny některým z lidských druhů (Brophy et al. 2021), což by z *Homo naledi* učinilo nejstarší důkaz pohřbívání hominidy. I v tomto případě přijala antropologická komunita toto tvrzení se značnými pochybami (Callaway 2023).

Homo floresiensis – miniaturizovaný potomek Homo ergaster/erectus?

Objev *Homo floresiensis* (Brown et al., 2004) (obr. 63), Hobita z ostrova Flores, způsobil vzrušenou, velmi emocionální debatu ve vědecké komunitě, která pokračuje až do současné doby. Objevitelé tohoto nálezu v zásadě tvrdili, že se jedná o nový lidský druh, který možná žil současně s anatomicky moderním člověkem (Aiello 2015). Oponenti zase namítali, že se nejspíš jedná o patologickou formu současného člověka, pravděpodobně nějaký typ mikrocefala.

V současné době vznikla celá řada studií, která revidovala jak původní datování nálezů, tak i morfologii a fylogenetické postavení druhu *Homo floresiensis* (Argue et al. 2017, Kaifu et al. 2015, Sutkina et al. 2016). Celá diskuse o nálezu *Homo floresiensis*, při které se z počátku nevyužívaly vždy férové argumenty, má mnohem hlubší pozadí, než by se na první pohled zdálo (Aiello 2015). Musíme se totiž vrátit až do 70. let minulého století.

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

Americký antropolog Milford Wolpoff se začal zabývat aplikací ekologické koncepce „jediného druhu (Single species hypothesis)“ na evoluci člověka a jeho předků (Wolpoff 1999). Započal u našich nejstarších předků, australopitéků, a postupně pokračoval k nejstarším zástupcům rodu *Homo* a modernímu člověku.

Známý český antropolog Jan Jelínek, který se na této koncepci podílel spolu s Milfordem Wolpoffem (Wolpoff 1999), naopak začal u *Homo erectus* a australských skalních maleb. Již na počátku osmdesátých let přišel s revoluční myšlenkou, že od vzniku rodu *Homo* existoval jen jediný, v čase se vyvíjející a proměňující druh *Homo sapiens*, s několika evolučně různě pokročilými formami, které paleoantropologové obvykle označovaly jako samostatné druhy rodu *Homo*. Jan Jelínek argumentoval, že se vlastně jedná o chronospecies, tedy jakési v sebe přecházející uměle definované druhy. Tento český badatel vyzdvihoval myšlenku, že existence kostry lidského typu a pokročilé materiální kultury je jakýmsi jednotícím faktorem a základním argumentem pro existenci jediného polytypického druhu *Homo sapiens*.

Australský antropolog Alan Thorn, který se zabýval evolucí člověka v Austrálii a jihovýchodní Asii, došel k závěru, že původní Australané se v mnoha znacích na kostře i v dalších biologických znacích, a také v oblasti kulturní, se dost podstatně liší od většiny lidských populací, a přesto se s ostatními lidmi kříží a mají plodné děti. Alan Thorn považoval znaky původních Australanů za velmi archaické a usuzoval, že i starší lidské populace (ty v současné době představují například původní obyvatelé ostrova Nová Guinea) by se teoreticky mohly křížit s moderním člověkem, a tudíž rod *Homo* by skutečně mohl být reprezentován jediným druhem *Homo sapiens* (Wolpoff 1999).

V roce 1989 přichází Milford Wolpoff poprvé s teorií multiregionální evoluce člověka, která zdůrazňuje vysokou genetickou kontinuitu v evoluci člověka vznikající neustálým tokem genů mezi jednotlivými regiony, ve kterých se člověk vyvíjel (Wolpoff 1999).

V osmdesátých letech se však objevuje také názor, že moderní člověk vznikl v Africe a se starobylými původními druhy člověka se nekřížil, naopak je postupně biologicky i kulturně vytěsnil. Do extrému dovedl tuto teorii britský antropolog Chris Stringer (Stringer 1994), který prokazoval, že o nějakém křížení člověka a ostatních lidských druhů nemůže být vůbec řeč. A tehdy propuká „válka o neandertálce“.

To opět vyvolalo první bouřlivou, a často velmi emocionální, diskusi mezi antropology. Byli neandertálci lidé? Je vůbec možné, aby vedle sebe přežívaly dva inteligentní druhy člověka? A proč se nekřížili? (Wolpoff 1999, Harvati 2015). Obě strany neustále hledaly argumenty, které by podpořily jejich názor, a proto v 90. letech také „angažovaly“ genetiky. Multiregionalisté genetiky populační (Wolpoff et al. 2000) a zastánci afrického původu moderního člověka zase genetiky molekulární (Stringer 2014). I když „multiregionalisté“ pálili ze všech sil, prvního sladkého vítězství se dočkali „Afričané“.

Genetici totiž prokázali, že existují dost podstatné genetické rozdíly mezi moderním člověkem a neandertálci, a na základě toho se domnívali, že mezi moderním člověkem a neandertálci nedocházelo k významnějšímu křížení (Reich 2018). Dokonce výsledky analýz mitochondriální DNA se zdály prokazovat, že v případě moderního člověka a neandertálců se jednalo o dva různé lidské druhy. Takový názor ale současné analýzy jaderné DNA neandertálců zcela vylučují (Reich 1998).

A právě v tomto okamžiku byl v roce 2004 objeven na indonéském ostrově Flores nový trpasličí lidský druh popsaný jako *Homo floresiensis* (Brown et al. 2004). Taková zpráva byla nečekaná i pro antropo-

logy, protože žádný ze scénářů evoluce člověka s něčím takovým nepočítal. Navíc tehdy stanovené stáří pouhých 18 tisíc let bylo dalším překvapením, protože se badatelé domnívali, že v této době existoval již pouze anatomicky moderní člověk. A tak se odborná i populární periodika naplnila senzačními zprávami o novém trpasličím druhu člověka, který byl díky popularitě filmové ságy Pán prstenů nazván Hobit z ostrova Flores. A zrodil se další mýtus.

Bohužel, a o tom dnes není pochyb, tým, který „Hobita“ objevil nebyl na tak významný objev odborně připravený, a v publikaci prvních výsledků byla řada chyb a nepřesností (Vančata 2005).

Za prvé, v honbě za rychlými výsledky, a možná i senzací a zviditelněním týmu, výzkumný tým publikoval nekvalitně zpracovaný materiál s velmi povrchní analýzou postavení *Homo floresiensis* v evoluci člověka, kterou pak ukvapeně několikrát změnil.

Za druhé, nezpřístupnil dostatečně tak zásadní nález specialistům, což vzbudilo samozřejmě negativní reakci a řadu dohadů o kvalitě materiálu.

Za třetí, nedohodl se s vlivnými indonéskými odborníky, což nakonec vyústilo ve velmi nešťastné uzavření naleziště a znepřístupnění materiálu odborné veřejnosti (Aiello 2015).

První výsledky byly alarmující. Již zběžná analýza skeletu trupu a končetin ukázala, že se jedná o zbytky nejméně dvou jedinců (Aiello 2015). Zhodnocení charakteru pánve a končetin bylo zmatené. Rekonstrukce tělesné výšky a váhy byla provedena zcela amatérským způsobem, stejně jako vyhodnocení proporcí těla.

Analýza lebky (obr. 53) byla také velmi povrchní a zejména byla podhodnocena velikost mozku. Další studie totiž ukázaly, že stavba těla vůbec neodpovídala Hobitovi, ale že „Hobit z ostrova Flores“ byl vyšší a mnohem robustnější, takže by mu slušel název „Trpaslík z ostrova Flores“ (Vančata 2005).

Podle výpočtů prováděných metodou přizpůsobenou k odhadu výšky a hmotnosti fosilních hominidů (Tab. 16), ověřovanou řadu let naším výzkumným týmem, je výška ženy z Flores výrazně podhodnocena (Vančata 2005), předpokládáme výšku 112–115 centimetrů a hmotnost zase přeceněna; nejpravděpodobnější odhadovaná hmotnost je mezi 25 a 27 kilogramy.

Také odhad velikosti mozku není bez problémů. Jednak nebyla použita přesná metoda odhadu (objem byl měřen pomocí hořčičných semínek) a jednak deformace lebky zejména v čelní a v oblasti spodiny lebeční naznačují, že odhad 380 cm^3 mohl být minimálně o 5 % až 10 % podhodnocen. Nejpravděpodobnější odhad velikosti mozkovny 426 cm^3 (Aiello 2015). Pokud pak vyhodnotíme relativní velikost mozku k velikosti těla, pak rozhodně nelze mluvit o podobnosti s australopitéky, ale poměrná velikost mozku trpaslíka z ostrova Flores byla srovnatelná s velikostí mozku člověka vzpřímeného (Vančata 2005).

Pochopitelně i tak se jedná o zcela neočekávanou lidskou formu, která navíc představuje jakousi mozaiku znaků velmi starobylých a znaků poměrně moderních, jako jsou některé znaky na kostře obličeje nebo stavba stehenní kosti (obr. 53). Tam je dokonce úhel nasazení krčku femuru spíše podobný lidem z neolitu nebo mezolitu Evropy (Vančata 2005, Vančata, Charvátová 2003).

Největší a nejvášnivější odborné diskuse vzbudila právě lebka a „malinký mozek“. Ukázalo se totiž, že mozek je ve skutečnosti mnohem větší a z 360 kubických centimetrů se zvětšil na více než 420 cm^3, avšak má velmi zvláštní, pro současného člověka netypický tvar. Profesor Matiej Henneberg, polský antropolog žijící v Austrálii, prohlásil, že se nejedná o nový lidský druh, ale o takzvaného mikrocefala, tedy patologii, která se u současného člověka projevuje „zakrnělou“ lebkou a velmi malým mozkem (Aiello 2015).

Odborníci se okamžitě rozdělili na „multiregionalisty“, někdy až frenetické zastánce mikrocefalie, a „Afričany“, kteří krok za krokem prokazovali, že se v žádném případě nemůže jednat o mikrocefalii, ale o mozek velmi starobylého, miniaturizovaného (trpasličího) druhu člověka, jehož předci se do Indonésie dostali už na počátku čtvrtohor, tedy téměř před 2 milióny lety (Aiello 2015, Argue at al. 2017).

A tak, když na konci roku 2006 a v roce 2009 publikovaly dva nezávislé týmy výsledky rozsáhlých studií (Dean et al. 2006, Falk et al. 2009), které prokázaly, že ani lebka, ani tvar mozku neodpovídají žádné dnes známé formě mikrocefalie. Skelet končetin a trupu také naprosto ne-odpovídá tomu, co známe u této lidské patologie a má navíc celou řadu velmi starobylých znaků, které se u člověka nevyskytují a nebyly popsány ani lékaři u doposud známých patologií (Aiello 2015). Také analýzy nástrojů ukazují, že se jedná o nástroje staré 190–50 tisíc let (Sutkina et al. 2016), které byly sice vyráběny inteligentními lidskými bytostmi, avšak ne současným člověkem, ale ani lidmi ze skupiny člověka vzpřímeného nebo archaického *Homo sapiens* (Aiello 2015, Sutkina et al. 2016).

Další nález *Homo floresiensis* pochází z lokality Mata Menge na ostrově Flores (Kaifu et al. 2024). Jedná se o humerus a zuby dospělého jednice pravděpodobně menšího, než byli jedinci z Liang Bua

jejichž stáří je zhruba 60 000 lety. Oba nalezené zuby jsou výjimečně malé. Na ostrově Flores tedy tito trpasličí lidé již nejméně 700 000 lety.

Současné výzkumy nám umožňují poměrně dobře rekonstruovat, jak žil a jak doopravdy vypadal *Homo floresiensis*. *Homo floresiensis* vznikl minimálně před 700 000 lety (Kaifu et al. 2024), ale spíše mnohem dříve než před 1,5 – 1,0 milionu let, z předka z okruhu *Homo ergaster* (Argue et al. 2017) nebo starobylých forem archaického *Homo sapiens*. Podrobná fylogenetická analýza prokázala (Argue et al. 2017), že:

1) *Homo floresiensis* je modernímu člověku nepříbuzný archaický druh rodu *Homo*,

2) Mohl by být buď sesterským druhem klastru *Homo erectus/ergaster*, nebo, ve světle současných genetických výzkumů, by mohlo jít o potomka starobylých forem archaického *Homo sapiens*.

3) Vzhledem k některých specifickým apomorfním znakům na zubech a postkraniálním skeletu (Kaifu et al. 2015, Vančata 2005) nebyl příbuzným *Homo habilis*, ale mohl být i potomkem nějaké doposud neznámé formy archaického *Homo (sapiens ???*).

4) *Homo floresiensis* se poprvé skutečně objevuje už před 700 tisíci lety, podobně jako další trpasličí lidský druh *Homo luzonensis*, a to ve stejném období kdy se objevují pokročilé formy archaického Homo sapiens v Evropě a Africe. Je velmi pravděpodobné, že tyto změny v evoluci rodu *Homo* souvisí s globálními změnami klimatu v tomto období.

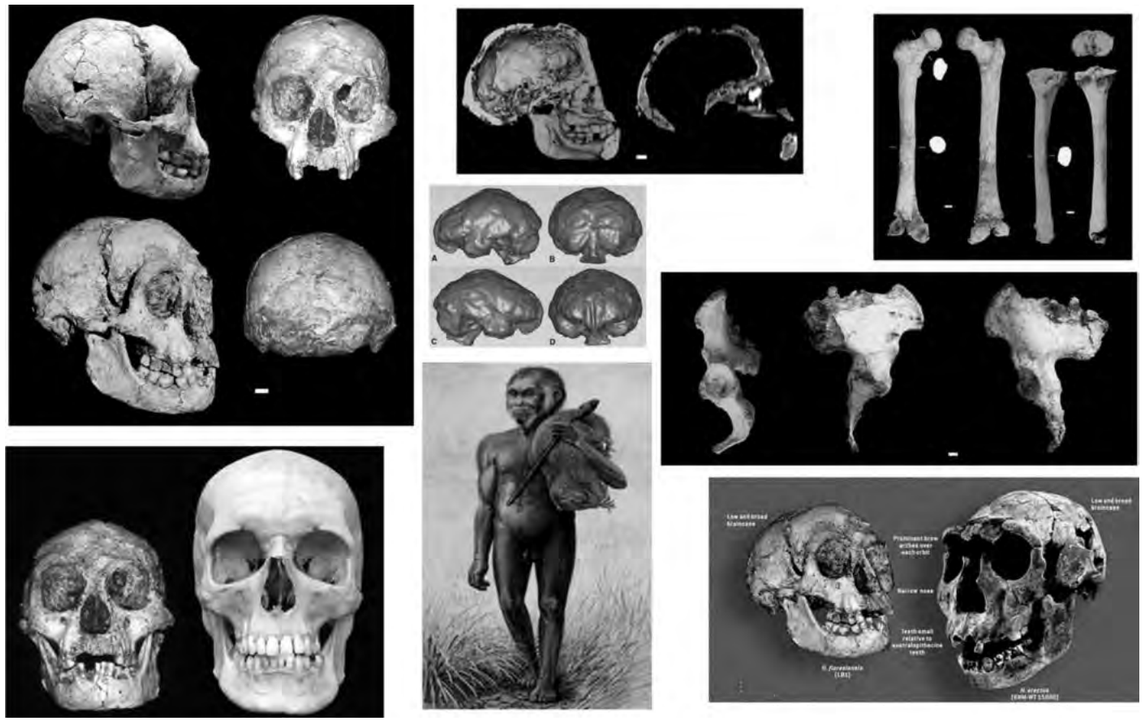
Bohužel zatím nelze zjistit, jaké měl *Homo floresiensis* geny. Doposud nalezený materiál s rozsáhle degradovanou DNA takovou analýzu neumožňuje (Aiello 2015). V současné době se na existenci starobylého lidského druhu *Homo floresiensis* shodují prakticky všichni paleoantropologové a evoluční antropologové (Aiello 2015, Argue et al. 2017).

Jediná neshoda panuje v otázce, zda byl tento druh allochtonní, tedy jednalo se o dávného potomka *Homo ergaster*, anebo autochtonní, tedy potomek druhu *Homo erectus* nebo archaického asijského *Homo sapiens* (Argue et al. 2017), což není vyloučeno vzhledem ke stáří některých kamenných industrií v Asii. Vzhledem k neshodám v definici *Homo ergaster/erectus* (Baab 2015, Tattersall 2015) je takové rozhodnutí krajně obtížné. Navíc ke stanovení věrohodné fylogenetické pozice *Homo floresiensis* není dostatek fosilních dokladů (Argue et al. 2017).

Homo floresiensis byl vlastně trpaslík v Tolkienovském smyslu, který žil v oblasti jihovýchodní Asie od 700 do maximálně 50 tisíc let (Aiello 2015, Kaifu et al. 2024). Živil se lovem, například miniaturizovaných slonů a obřích krys. Velikost mozku proporčně odpovídala raným formám rodu *Homo*. Mnohé otázky samozřejmě zůstaly otevřené. Byli všichni obyvatelé ostrova Flores příslušníci *Homo floresiensis*?

Jak moc nám je *Homo floresiensis* geneticky příbuzný a jak velký měl doopravdy mozek? V současné době je popisováno již větší množství nálezů, které umožňují do jisté míry zkoumanou populaci a její proměnlivost (Argue et al. 2017). Rozhodně se jednalo o miniaturizovanou lidskou formu, která podle všeho žila na ostrově dlouhodobě, a tudíž lze přepokládat její kontakty s populacemi anatomicky moderního člověka.

▸ *Obr. 63 - Svrchně pleistocenní nález Homo floresiensis z ostrova Flores v Indonésii. Lebka je velmi archaická, má relativně malý mozek s jasně lidskými, avšak archaickými rysy. Vedle řezu lebkou a virtuální rekonstrukce mozku – nahoře uprostřed, vidíme srovnání s lidskou lebkou – vlevo dole – a s lebkou Homo ergaster – vpravo dole Vpravo nahoře jsou femury a pod nimi pánev. Uprostřed dole je modifikovaná rekonstrukce tohoto druhu (© Vančata 2013).*



Homo luzonensis – další miniaturizovaný lidský druh z jihovýchodní Asie

Homo luzonensis je další trpasličí druh archaického člověka z pozdního pleistocénu ostrova Luzon, souostroví Filipíny. Fosilní doklady jsou známé jsou pouze z jeskyně Callao v severní části ostrova. Původně byly fosilie nalezené v roce 2010 (Mijares et al. 2010) považovány za anatomicky moderního člověka. Po nálezu dalších fosilních nálezů, byly na základě komplexu znaků archaických a znaků podobných anatomicky modernímu člověku zařazeny do nového druhu rodu *Homo*, *Homo luzonensis*, starého 67 tisíc let (Détroit et al. 2019).

Holotyp *Homo luzonensis* CCH6 se skládá z pravých horních premolárů a molárů. Paratypy jsou pak: CCH1, pravá třetí metatarzální kost nohy; CCH2 a CCH5, dva články prstů; CCH3 a CCH4, dva články nohy; CCH4, levý premolár; a CCH9, pravý třetí molár. CCH7 představuje juvenilní femorální diafýzu. Jedná se o nejméně tři jedince (Détroit et al. 2019).

Přesné taxonomické zařazení *H. luzonensis* není známo a stejně jako u jiných tropických homininů se nepodařilo extrahovat DNA. Je možné, že, podobně u *H. floresiensis*, *H. luzonensis* pochází z raných forem rodu *Homo*, *Homo ergaster/erectus* eventuálně z raných forem archaického *Homo sapiens*. Kosti byly datovány do doby před 67 000 lety (Détroit et al. 2019) a existují důkazy o aktivitě homininů na ostrově již před 771 000 - 631 000 lety.

Jejich předkové, kteří mohli být asijskými *H. erectus* nebo nějakým jiným ještě starším *Homo*, by museli překonat minimálně několik kilometrů po moři, aby se dostali na ostrov. Přítomnost člověka na Luzonu se datuje již do doby před 771 000 až 631 000 lety (Ingnicco et al. 2018). Obyvatelé jeskyně sem tahali především mršiny filipínských jelenů a používali nástroje k jejich zpracování.

Prstní kosti jsou dlouhé, úzké a zakřivené, což je znak podobný australopitékům, *H. floresiensis*, ale někdy se vyskytuje i u moderních lidí. Jsou dorzopalmárně stlačené a mají dobře vyvinutý úpon pochev flexorů, který je častý u archaických homininů (Détroit et al. 2019). Unikátní pro *H. luzonensis* je silně vyvinutá dorzální spina u kloubu, která směřuje spíše k zápěstí. Kosti chodidla jsou mezi *Homo* morfologicky unikátní a jsou velmi podobná archaickým australopitékům (Détroit et al. 2019). Výška těla mohla být, na základě známých fosilních dokladů, o něco vyšší než *Homo floresiensis*.

Homo luzonensis se velmi pravděpodobně živil i lovem místní fauny (Mijares et al. 2010). Asi 90 % úlomků kostí z jeskyně Callao patří jelenu filipínskému. Vzhledem k tomu, že velké šelmy neobývaly v pleistocénu Filipíny, jedná se o důkazy loveckých aktivit *Homo luzonensis*. V jeskyni byly také nalezeny fragmenty skeletů filipínského prasete bradavičnatého a pleistocenního skotu. Na holenní kosti jelena jsou stopy po řezech kamenným nástrojem (Mijares et al. 2010).

V jeskyni Minori v severním Luzonu byla objevena kostra nosorožce *Nesorhinus philippinensis*, který byl zabit před 771-631 000 lety (Ingicco et al. 2018). V roce 1981 bylo v jeskyni Minori nalezeno šest kamenných jader, devětačtyřicet kamenných úštěpů a dva kameny na výrobu kamenných nástrojů. Tato kamenná industrie se podobá štípané industrii z mladopaleolitické lokality Arubo 1. Přítomny byly také pozůstatky stegodona, jelena, sladkovodních želv a ještěrů (Ingicco et al. 2018).

Anatomicky moderní člověk – evoluce pokročilých forem AMČ po risském zalednění

V období zhruba před 300 000–160 000 lety se v Africe v mediterránní oblasti začínají objevovat nové formy člověka (např. *Jebel Irhoud, Florisbad*, *Apidima 2*, Obr. 57). Tyto anatomicky modernímu člověku blízké fosilní nálezy representují podle všeho archaické formy AMČ (Harvati, Reyes-Centeno 2022, Reich 2018). Podle paleogenetických studií se archaické formy anatomicky moderního člověka pravděpodobně křížily s archaickými (pra)neandertálci (Harris et al. 2023).

Nejstarší reprezentanti moderních forem anatomicky moderního člověka se objevují na konci risského zalednění (**Apidima 2**, **Omo**, **Misliya Cave** a **Herto,** Obr. 57) (Hershkovitz et al. 2018) a na ně pak navazují anatomicky moderní lidé z oblasti blízkého Východu z počátku wormského (viselského) zalednění (např. **Skhul** a **Quafzeh** – Hershkovitz et al. 2018, Schwartz; Tattersall 2010, Wolpoff 1999).

Zásadní význam pro evoluci pokročilých forem anatomicky moderního člověka mají výše zmíněné 4 lokality z Afriky a mediterránní oblasti: řecká **Apidima**, izraelská **Misliya** a etiopské lokality **Herto** a **Omo**. **Omo 1** a **2** representují pravděpodobně nejstarší nálezy pokročilého anatomicky moderního člověka (233 tisíc let). Nálezy **Apidima 2** a **Misliya** zase representují nejstarší nálezy pokročilého anatomicky moderního člověka mimo Afriku (220-190 tisíc let) a pocházejí z mediterránní oblasti.

Lidé, kteří žili ve svrchním paleolitu, přesněji v období po předposledním glaciálním maximu (Rampino et al. 2000, Yong et al. 2020), tedy zhruba od 65 tisíc let, se již ve stavbě těla v podstatných rysech nelišili od současných lidských populací (Tab. 16).

Dříve se těmto lidem říkalo kromaňonci podle slavného francouzského naleziště ***CroMagnon***. Dnes se ukazuje, že tento název je nepřesný a do jisté míry zavádějící a regionální. Mimo jiné i proto, že pokročilý anatomicky moderní člověk se objevil již před více jak 200 000 lety a formoval se v Africe a na Blízkém východě a až později, před více 60 tisíci lety kolonizoval jihovýchodní Asii a Austrálii i Evropu. A tak se pro ně po určitých diskusích všeobecně ujal název **anatomicky moderní člověk** (AMČ, anatomically modern humans – AMH).

Tabulka 16 – Velikost těla a proporce neandertálců a anatomicky moderního člověka (AMČ).

	Výška těla	Hmotnost	BMI	Roher. index	Femur	Tibie	Humerus	
Neandertálci - muži	166,0	65,2		1,429			311,4	
Neandertálci - ženy	155,3	54,2		1,446			299,0	
Raný anat. moderní člověk- muži	181,9	69,3		1,150			338,3	
Raný anat. moderní člověk-ženy	166,2	53,5		1,165			337,0	
Gravetské populace AMČ-muži	179,0	67,4		1,181			347,0	
Gravetské populace AMČ-ženy	158,3	54,5		1,401			306,4	
Magdalénské populace AMČ-muži	166,5	61,9		1,319			308,8	
Magdalénské populace AMČ-ženy	157,3	52,5		1,348			289,4	
Mezolit-muži	168,8	63,4		1,292			324,9	
Mezolit-ženy	157,5	52,7		1,342			293,8	

Faktory podmiňující vznik a formování anatomicky moderního člověka

Pro vznik a formování anatomicky moderního člověka byly nutné specifické geneticky podmíněné vlastnosti, které známe pouze u tohoto lidského druhu (Reich 2018).

U anatomicky moderního člověka se začalo ve zvýšené míře uplatňovat působení genů ovlivňujících růst a restrukturalizaci kůry mozkové a kvalitu jazyka a řeči (ASPM a MCPH1 microcephalin genů a FOXP2 genu).

Prodloužení pohlavního dozrávání a dalších změn v růstu a ontogenezi (Mahoney at al. 2021, Rosas et al. 2017) bylo pravděpodobně spojeno s některými mutacemi například v komplexu HOX genů a také se změnou mechanismů regulačních (Crockford 2002, Pommeroy 2023).

Jednou ze zásadních změn bylo výrazné prodloužení rané postnatální ontogeneze a posunutí začátku staršího dětství na 6 let z původních 4(5) let, hranice typické pro archaického *Homo sapiens* a neandertálce i všechny ostatní hominidy (Balzeau et al. 2020, Mahoney et al. 2021, Rosas et al. 2017). Pohlavní dozrávání se zřejmě mírně zkracovalo, s tím, že u mužů se ale mohlo prodloužit období adolescence, které by mohlo souviset s prodloužením sociálního pohlavního dozrávání u mužů.

Prodloužení dětství jako takové znamenalo prodloužení periody využitelné k učení a rozvoji komunikace (Balzeau et al. 2020, Kaminski 2015), ale i k dozrávání mozkových struktur. Podle všeho tato změna v ontogenezi souvisela se změnami v reprodukci, posunutým odstavem a se změnami v sociální struktuře souvisejícími s vyšší socializací a rozvojem komunikace u anatomicky moderního člověka (Beaudet et al. 2019).

Významně se rozvíjely protistresové regulační mechanismy, které se stávaly stále více propojené s chováním a sociální strukturou a později zřejmě i s kulturou (Pawlowski, Nowaczewska 2015, Pommeroy 2023).

Komplex genetických a regulačních změn, který nám stále detailněji objasňují paleogenetické výzkumy (Krause, Trappe 2022, Reich 2018), 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.

Integrální 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 okolo 40 tisíc let (Currie, Meneganzin 2022, Raia et al., 2020).

Morfologické charakteristiky, základní etapy evoluce a nejdůležitější nálezy moderních forem AMČ

V období od 310 000 do 180 000 let se v mediterránní oblasti a v jižní Africe začínají objevovat nové formy člověka (**Jebel Irhoud**, **Florisbad**, **Apidima 2)**, které reprezentují se vší pravděpodobností archaické formy anatomicky moderního člověka (Bermúdez de Castro, Martinón-Torres 2022, Harvati, Reyes-Centeno 2022, Reich 2018). Tyto archaické formy anatomicky moderního člověka se před více jak 300 tisíci lety začaly křížit s archaickými (pra)neandertálci (Harris et al. 2023).

Nejdůležitější doklady o evoluci starobylých forem anatomicky moderního člověka pocházejí z Afriky z období mezi 233–150 tisíci lety. Velmi důležité pro pochopení vzniku moderních forem anatomicky moderního člověka jsou pak nálezy z období 150–60 tisíc let, které již splňují kritéria kladená pro charakteristiky anatomicky moderního člověka (Trinkaus 2005, Wolpoff 1999). Patří se jihoafrické nálezy **Die Kelders Cave**, **Equus Cave**, **Border Cave**, **Klasies River** a také **Florisbad**, východoafrické nálezy **Ngaloba** a **Eliye Spring** a také severoafrické fosilní naleziště **Rabat** (Bräuer 2015). Větší část z těchto nálezů je starších 100 000 let (Tab. 12).

Moderní formy anatomicky moderního člověka (**Apidima 2**, **Omo**, **Misliya Cave** a **Herto)** se objevují již ve druhé polovině risského zalednění (Hershkovitz et al. 2018). O něco mladší je pak populace anatomicky moderních lidí z oblasti blízkého Východu z počátku würmského zalednění (např. **Skhul** a **Quafzeh** – Hershkovitz et al. 2018, Schwartz; Tattersall, Wolpoff 1999).

Zásadní význam pro pochopení evoluce anatomicky moderního člověka mají čtyři lokality: řecká **Apidima**, izraelská **Misliya Cave** a etiopské lokality **Herto** a **Omo**. Nálezy z etiopského **Omo** jsou staré 233 tisíc let (Sahle et al. 2019 a, b). **Apidima 2** a **Mysliya** (Hershkovitz et al. 2018) representují nejstarší známé nálezy pokročilého anatomicky moderního člověka mimo Afriku (220-190 tisíc let), jsou z mediterránní oblasti.

Historicky i paleoantropologicky jsou velmi důležité jsou relativně mladé (165 tisíc let) nálezy z Etiopie z lokality ***Herto*** (Sahle et al. 2019 a, b) (obr. 51). Dvě lebky dospělých jedinců *(BOU-VP-16/1, BOU--VP-16/2)* a jedna dětské lebky *(BOU-VP-16/5)* jsou někdy řazeny do poddruhu *Homo sapiens indaltu*. Mají některé starobylé znaky podobné archaickým formám *Homo sapiens*, avšak tento nález jako celek jednoznačně představuje pokročilého anatomicky moderního člověka a v žádném případě lebky nejsou nijak podobné lebkám neandertálcům.

Specifickým nálezem je nález rodu *Homo* z izraelské lokality *Nesher Ramla* (Hershkovitz et al. 2021, Zaidner et al. 2021), který je starý 120–140 tisíc let, a který je typický mozaikou neandertálských a pokročilých znaků. Není tedy vyloučeno, že se může jednat o hybrida neandertálců a doposud neznámých populací *Homo sapiens*.

Ukázalo se, že nejstarší nálezy možného pokročilého anatomicky moderního člověka **Omo 1 a Omo2** jsou starší než původních 195 tisíc let a jejich stáří je ve skutečnosti okolo 233 tisíc let. Zdá se tedy, že nálezy z **Omo** reprezentují skutečně první formy moderního AMČ (Harvati, Reyes-Centeno 2022, Stringer 2016).

Nálezy **Apidima 2**, **Mysliya** i **Omo** 1 a 2 a **Herto** tedy patří mezi nejstarší známé formy anatomicky moderního člověka. První početnější nálezy pokročilého anatomicky moderního *Homo sapiens* se objevují v Africe asi před 150–120 tisíci lety a posléze v Palestině před 100–80 tisíci lety (Bräuer 2015, Hershkovitz et al. 2018, Wolpoff 1999).

Rozšíření AMČ po výbuchu supervulkánu Toba

V období mezi 100–80 tisíci lety 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 (Bacon et al. 2023). Nicméně některé nálezy z východní Asie nevylučují, že Asie mohla být kolonizována anatomicky moderním člověkem již mezi 70 a 100 tisíci lety (Bräuer 2015, Kaifu, Athreya 2024) a většina populací mohla být zdecimována výbuchem supervulkánu Toba s následujícím drastickým ochlazením klimatu a extinkcí některých skupin zvířat, která běžně lovili (Yong, Xing 2020).

V posledních letech se významně rozšířily naše poznatky o evoluci anatomicky moderního člověka v období označovaném jako Oxygen (Marine) Isotope Stage 3 (OIS 3 - Oxygen Isotope Stage 3; 60–20 tisíc let). Nové metody datování (Higham et al. 2010, 2011 a, b, 2014, Kuzmin, Keates 2014, Palombo 2016, Mellars 2006, Mellars et al. 2013, Wilhelm et al. 2014, Slimak et al. 2022) a také nové nálezy změnily zásadně naše názory na to, kdy a jak anatomicky moderní člověk osídlil Evropu.

Obecně vzato se díky novým a inovovaným metodám datování (například efektivní kalibraci datování) stáří mnoha klasických nalezišť výrazně zvyšuje. Odhad stáří mnoha gravetských nalezišť se tak například posunuje do období výrazně přesahujícího 30 tisíc let, některé klasické aurignacienské nálezy se pak dostávají až k hranici 40 tisíc let (Nalawade-Chavan et al. 2014, Vančata 2014). Nově byly datované i klasické nálezy z ruských plání, nálezy skeletů ze **Sungiru** (Trinkaus et al. 2015), a všechny kulturní vrstvy z lokality **Kostěnki (***Kostyonki–Borshchyovo komplex***)** (Anikovich et al. 2007, Dinis et al. 2019, Hoffecker 2009, Sinitsin, Hoffecker 2006, Vishnyatsky, Nehoroshev 2004). Naopak většina nalezišť neandertálců byla datována jako starší, než ukazovala dřívější datování (Higham et al. 2014, Pinhasi et al. 2011, 2012), a to mnohdy i o 10 tisíc let.

Podle nových nálezů a analýz se anatomicky moderní člověk (dále AMČ) objevuje v Evropě minimálně před 55 tisíci lety (Benazzi et al. 2011, 2015, Higham et al. 2011 a, Metz et al. 2023, Slimak et al. 2022) a osídluje jí kompletně během asi 10 tisíc let. To prokazuje, že AMČ žil v Evropě současně s neandertálci téměř 20 tisíc let (Higham et al. 2014, Pinhasi et al. 2011). V souvislosti s tím si je třeba položit otázku, zda byla soutěž s neandertálci právě oním motorem, který způsobil vymření neandertálců v Evropě a západní Asii a směřoval anatomicky moderního člověka k dalšímu biosociálnímu rozvoji (Vančata 2013).

Pokročilý anatomicky moderní člověk měl lebku i zuby v mnoha aspektech podobné dnešnímu člo-

věku, byl vysoký a nepříliš robustní a stavbou těla i končetin se na první pohled velmi výrazně odlišoval od neandertálců (Conroy 1997, Harvati 2015, Wolpoff 1999) (obr. 53). Spolu se vznikem anatomicky moderního člověka jsou často spojovány jeho specifické a od ostatních lidských forem odlišné kulturní a behaviorální charakteristiky. Tyto rozdíly se však v plné míře projevují až mnohem později v období zhruba před 57 000 – 29 000 lety (OIS 3), kdy se anatomicky moderní člověk dostává do Evropy a kdy také definitivně kolonizuje Austrálii.

Zásadní význam pro pochopení další evoluce anatomicky moderního člověka mají nálezy několika skeletů z lokalit **Quafzeh** a **Skhul** v Palestině, jejichž stáří se pohybuje okolo 100 000 let (Tattersall 2022, Trinkaus 2005, 2022, Wolpoff 1999, Wood 2018), které prokazují možnou koexistenci dvou zcela odlišných lidských forem *Homo sapiens* již před 100 000 lety. Tyto nálezy anatomicky moderního člověka prokazují paralelní vývoj obou skupin v rozdílných biogeografických regionech po dobu nejméně 70 000 let. Okolo morfologických charakteristik populací raného anatomicky moderního člověka probíhá rozsáhlá diskuse (Hublin 2019, Stringer, Crété 2022). Je třeba vzít v úvahu i do jisté míry paralení evoluci materiální kultury u anatomicky moderního člověka, který se vyvíjel primárně v Africe a v mediteránní oblasti a neandertálců jejichž původ je na území Evropy a západní a střední Asie (Higham et al. 2013, Stringer, Crété 2022). Nicméně současné výzkumy prokazují, že anatomicky moderní člověk úspěšně kolonizoval celou Evropu, včetně Evropy severní (Mylopotamitaki et al. 2024, Smith, G.M. et al. 2024) a v rámci migrací byl schopen překračovat i vodní bariéry (Gaffney 2021).

V této době se zřejmě dostávají lidské populace i do jižní a jihovýchodní Asie, ale doklady o existenci populací anatomicky moderního člověka z období okolo předposledního glaciálního maxima (OIS 4–71–58 tisíc let) jsou nejasné a je zde i otázka kvality jejich datování (Bacon et al. 2023). Nicméně některé nálezy z východní Asie nevylučují, že Asie mohla být kolonizována anatomicky moderním člověkem již mezi 70 a 100 tisíci lety (Bräuer 2015, Kaifu, Athreya 2024) a většina populací byla zdecimována výbuchem supervulkánu Toba a následujícím drastickým ochlazením klimatu a extinkcí některých skupin zvířat, která běžně lovili (Yong, Xing 2020)

Není pochyb o tom, že u nejstarších nálezů pokročilého anatomicky moderního člověka persistují některé archaické, ale nikoliv neandertálské, znaky (Wolpoff 1999). Z tohoto důvodu se diskutuje o možné příbuznosti středně paleolitického nálezu **Zuttiyeh** z Palestiny a nálezů z **Quafzeh** a **Skhul** nebo neandertálců (de Castro, Martinon-Torres 2022, Wolpoff 1999) a také možná příbuznost archaického *Homo sapiens* ze **Sima de los Huesos** a raných neandertálců (de Castro, Martinon-Torres 2022).

Takové diskuse jsou ale mnohdy problematické a kontroverzní, protože vedle archaických znaků středně paleolitických zástupců archaického *Homo sapiens*, a i některých modernějších forem *Homo sapiens*, nalézáme mnoho znaků blízkých ranému anatomicky modernímu člověku. V některých případech se nepochybně jednalo již o první zástupce anatomicky moderního člověka (Harvati, Reyes-Centeno 2022, Stringer 2016).

Předpokládá se, že anatomicky moderní člověk kolonizoval v období po předposledním glaciálním maximu současně Sahul, Evropu, Austrálii, Tasmánii a Novou Guineu (Malaspinas et al. 2016), a to v období před 60(68) – 50tisíci lety (obr. 52). O kolonizaci jihovýchodní Asie a Austrálie anatomicky moderním člověkem se vedou v odborných kruzích diskuse a není vyloučeno, že jihovýchodní Asie mohla být osídlena i dříve a v tomto regionu mohlo docházet i k hybridizaci s denisovany (Kaifu, Athreya 2024). Nejstarší a dosti problematické datování lidské přítomnosti v Austrálii by mohlo být i více jak 60 tisíc let a jihovýchodní Asii i téměř 70 tisíc let (Reich 2018, Tattersall 2022, Wood 2019).

Po období prudkého expanzívního rozvoje se kulturní, a podle všeho i biologický, vývoj v Austrálii jakoby konzervuje a, budeme-li parafrázovat některé kulturní antropology, zastavuje se v době kamenné (Hiscock 2013, 2015). Není vyloučeno, že osídlení Austrálie bude ještě komplikovanější, než jsme mysleli, genetici totiž předpokládají 3–15 vln osídlení tohoto kontinentu (Bergström et al. 2016, Huoponen et al. 2001, Nagle et al. 2017, Wright et al. 2018). V každém případě je rozumné předpokládat vícenásobnou prehistorickou kolonizaci Austrálie, protože ke dvěma již zmíněným migračním vlnám musíme přičíst i třetí, a to je osídlení Tasmánie, jejíž obyvatelé se od Australanů téměř jistě dosti podstatně odlišovali (Hiscock 2015).

Soudě podle analýz sociální struktury, technologie a kultury prvních obyvatel Austrálie, evoluce člověka v Austrálii se dala spíše cestou netechnologických adaptací. Původní obyvatelé Austrálie mají dokonce některá velmi efektivní fyziologická přizpůsobení k místnímu suchému klimatu s vysokými denními teplotami a poměrně nízkými teplotami v noci (Hiscock 2015). Například mohou snižovat v noci

svoji tělesnou teplotu, to je známo pouze u některých skupin jihoafrických Sánů, a také mají nižší denní potřebu tekutin (Qi et al. 2014). Mají také neobvykle dobře vyvinutou percepci, zrak, sluch, a dokonce i čich. Bylo prokázáno, že mají neobyčejně dobře rozvinutou vizuální paměť, která jim slouží k perfektní orientaci v terénu, stopování zvěře a hledání zdrojů pitné vody (Hiscock 2013, 2015). Tyto vlastnosti jsou samozřejmě výrazně posilovány pravidelným „denním tréninkem“ od útlého mládí. Tyto vlastnosti nepochybně vyžaduje jejich způsob života v poměrně drsných podmínkách australského buše.

Podle současných odborníků byla však zásadním momentem pro další evoluci člověka kolonizace Evropy a Asie, a nikoliv Austrálie, jejíž původní obyvatelé byli po většinu času izolováni od ostatních lidských populací (Hiscock 2015).

AMČ ve svrchním pleistocénu (mladém paleolitu) Evropy

Osídlení Evropy neznamenalo pouze přítomnost nové biologické formy člověka, ale zároveň i prudký rozvoj čepelového sbíjení kamene, takzvaných čepelových industrií, a nových typů nástrojů z nekamenných materiálů, výraznou změnu způsobu života a v neposlední řadě expanzivní rozvoj nových technologií a umění (obr. 64).

Mladší formy anatomicky moderního člověka vykazovaly řadu rozdílů ve srovnání s ranými formami této lidské skupiny (obr. 65). Byli dlouholebí a měli vyboulení v týlní části lebky, nazývané hemi-bun, které však, podle názorů odborníků jako Erika Trinkause, Chrise Stringera, Milforda Wolpoffa a dalších (Wolpoff 1999, Bräuer 2015), nijak nesouvisí s podobným útvarem u neandertálců.

Také relativně výrazné nadočnicové oblouky se morfologicky jsou od neandertálců odlišné. Skládají se totiž ze dvou částí, *arcus superciliaris* a *arcus supraorbitalis* tak, jak tomu je u moderního člověka (Wolpoff 1999). Zuby i čelisti jsou prakticky neodlišitelné od některých současných lidských populací. Čelisti jsou poměrně krátké, i když jsou ještě robustnější, než má současný člověk. Zuby mají malé dutiny, vyskytují se tři moláry, ale mezi posledním molárem a přední hranou *ramus mandibulae* nikdy není vytvořen retromolární prostor jako u neandertálců.

Postkraniální skelet je také velmi podobný modernímu člověku, avšak u nejstarších, aurignackých a gravetských populací najdeme také řadu strukturálních rozdílů, zejména na ženských skeletech. Obecně vzato je pánev těchto poněkud dvou skupin vyšší a užší (Gruss, Schmitt 2015, Novotný 1992), dlouhé kosti jsou robustnější než u současného člověka, zejména v oblasti epifýz. Diafýza femuru je v mnoha případech výrazně prohnutá a velmi dlouhá. Dalším typickým znakem jsou dlouhá předloktí a bérce (Dočkalová, Vančata 2005, Vančata 2003, 2005, 2013).

U mladších, magdalénských, populací jsou tyto znaky méně výrazné. Typický je výrazný pohlavní dimorfismus v morfologii, a především ve stavbě těla, který je podle všeho nejvýraznější u gravetských a do jisté míry i nejstarších magdalénských populací anatomicky moderního člověka (Vančata 2003). Svrchně paleolitický člověk (viz Tabulka 17) měl poměrně velkou tělesnou výšku. Vysocí byli zejména muži, kteří mohli dosahovat až výšky okolo dvou metrů, ale kteří byli, na rozdíl od žen, zároveň poměrně štíhlí. Ženy byly sice vyšší než ženy neolitické nebo neandertálské, ale byly výrazně menší než muži a často (zhruba ze dvou třetin) také robustnější než muži (Tab. 13). Tento rys pohlavních rozdílů se u mladších svrchně paleolitických populací již neobjevuje (Piontek, Vančata 2012, Vančata 2003).

Pokročilý anatomicky moderní člověk, který měl již všechny atributy současného člověka (např. umění a pohřbívání, sofistikované zpracovávání nekamenných materiálů ve výrobě nástrojů a zbraní, budování obydlí a zařízení na tepelné zpracování potravy atd.), osídlil Evropu asi před 60-43 tisíci lety (Prüfer et al. 2021, Stringer, Créte 2022) (obr. 58).

Stejně jako v Austrálii, také v Evropě se spolu s anatomicky moderním člověkem objevuje velmi vyspělé umění a zcela nové ekologické strategie založené na vyspělých zbraních, migrační lovecké strategii a dokonalé znalosti prostředí a etologie zvířat. Hluboké znalosti etologie lovené zvěře i predátorů prokazuje právě svrchně paleolitické umění, jak keramika, tak i skalní malby. Společně s anatomicky moderním člověkem se objevuje také nová komplexní technologie využívající různé materiály. Na základě toho mnozí odborníci soudí, že právě tyto technologické rozdíly by mohly být jedním z ukazatelů technologických a nepřímo i kulturních rozdílů mezi nimi a neandertálci (Metz et al. 2023, Slimak et al.2022, Tattersall 2022) (Obr 56, 57).

Jeden z významných, a možná i klíčových, argumentů zastánců afrického původu anatomicky moderního člověka ve prospěch mnohem větší technologické vyspělosti mladopaleolitického anatomicky

moderního člověka je to, že anatomicky moderní člověk měl, na rozdíl od neandertálců, velmi vyspělou čepelovou industrii (Bar-Yosef, Kuhn, 1999, Bietti, Negrino 2007, Milliken 2007). Tento argument je však ve světle nejnovějších poznatků sporný, vzhledem ke značným rozdílům v původu obou skupin i ve způsobu života neandertálců a anatomicky moderního člověka, jak je zřejmé z řady studií evoluce moderních lidských forem (Harvati 2015. Pinhasi et al. 2011, 2012). Lze také předpokládat do jisté míry paralelní vývoj materiální kultury, avšak i vliv hybridizace, kulturní transfer a výměnu produktů mezi neandertálci a pokročilými formami anatomicky moderního člověka (Gicqueau et al. 2023, Marín-Arroyo et a. 2023, Milliken 2007).

Současné archeologické studie ale prokázaly, že některé kulturní rozdíly mezi oběma lidskými formami jsou diskutabilní, protože podobnou čepelovou industrii, châtelperronien, nepochybně používali také evropští neandertálci. Faktem ale také je, že existují i prokazatelné technologické rozdíly v materiální kultuře mezi svrchně paleolitickým anatomicky moderním člověkem a neandertálci. Neandertálci běžně nepoužívali kostěné nástroje, ani nástroje modulární, které se hojně vyskytují u evropských populací AMČ, stejně jako nepoužívali luk a šípy, a ani vrhače oštěpů (Gicqueau et al. 2023, Metz et al. 2023, Marín-Arroyo et a. 2023, Milliken 2007).

Diskuse na téma čepelových industrií u obou skupin stále pokračuje a musíme počkat na důkazy, zda čepelové industrie vznikaly paralelně u obou skupin, nebo zda ji jedna ze skupin přejala. Není bez zajímavosti, že i na počátku vývoje neandertálců a anatomicky moderního člověka měly obě skupiny také velmi podobnou industrii levalloiského typu. To, že paralelní původ této technologie u obou skupin je reálně možný, prokazují výzkumy středního paleolitu v Africe, kde se čepelové industrie objevují v několika centrech nezávisle, a jejich tvůrcem byl předchůdce obou moderních lidských forem, archaický *Homo sapiens* (McBrearty et al. 2000, Papagianni, Morse 2022). Faktem je, že pro biology, antropology i paleoantropology je mnohem důležitější vyšší komplexnost kultury anatomicky moderního člověka, zahrnující cílenou výměnu materiálu, což signalizuje podstatně vyspělejší sociální síť, než měli neandertálci, kteří byli, jako vrcholoví predátoři, závislí na lovu větších zvířat (Gamble 1993 – obr. 56). Na druhé straně tyto rozdíly přirozeně vyplývají i rozdílného způsobu života a ekologie neandertálců a anatomicky moderního člověka.

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

Základní etapy evoluce anatomicky moderního člověka v Evropě

Preaurignacká kolonizační fáze, aurignacien, gravetién a „magdalenién“ (epigravetién, magdalenién, azulien)

Nálezů lidských fosilií ze staršího úseku OIS 3 (60–39 tisíc let – Tabulka 17), které jednoznačně náleží anatomicky modernímu člověku, je málo, a často jsou velmi fragmentární (Jöris et al. 2011, Higham et al. 2011, 2012, 2014, Slimak et al. 2022). Na lebce i postkraniálním skeletu jsou podle některých badatelů patrné některé archaické znaky (Vančata 2013). Ty by mohly naznačovat hybridizaci neandertálců a anatomicky moderního člověka (Condemi et al. 2013), avšak většina takových znaků je sporná, některé zase ukazují podobnost určitých partií na lebce, ale nijak přímo neprokazují příbuznost či hybridizaci neandertálců a anatomicky moderního člověka (Trinkaus 2005).

Nálezy lidských fosilií z tohoto období OIS 3 jsou zčásti v kontextu s moderní čepelovou industrií, protoaurignacienem nebo aurignacienem. Avšak variabilita kamenných industrií z tohoto období je poměrně veliká – neronian, ulluzian, bachokirien a další, stejně tak jejich možná analogie k technologii čepelových industrií typických pro pozdější evropské populace anatomicky moderního člověka. Analýzy industrií staršího mladého paleolitu, bohunicienu a szeletienu, nebo ulluzienu, potvrzují, že AMČ pronikl do Evropy již více před 55 000 lety (Benazzi et al. 2011, Higham et al. 2011 a, b, Trinkaus 2005, Slimak et al. 2022, Zilhão et al. 2007). Nálezy AMČ z toho to období jsou sice značně fragmentární

(Benazzi et al. 2011, Higham et al. 2011, Slimak et al. 2022), není ale důvod se domnívat, že by se lidé z nejstaršího období OIS 3 (tabulka 17) nějak zásadním způsobem lišili od lidí z období OIS 3 od 42 do 39 tisíc let, tedy lidí, které podle klasického členění pozdního paleolitu řadíme do období aurignackého (Jungers 2009, Jungers et al. 2016). Podle nálezů postkraniálního skeletu byli lidé z aurignackého období podobní pozdějším svrchně paleolitickým populacím AMČ.

První kolonisté Evropy

Nejstarší evropské nálezy AMČ z období „OIS 3 – nejstarší fáze“ nejsou sice četné, ale o to významnější (Tab. 17), pocházejí z následujících lokalit: **Grotte de Mandrin** (54 tisíc let - Slimak et al. 2022), **La Cotte de St Brelade**, Jersey (Channel Islands – 47 tisíc let – Scott et al. 2014), **Bacho-Kiro** (46 tisíc let - Hublin et al. 2020), **Zlatý Kůň** (45 tisíc let - Prüfer, K. et al. 2021), anglické lokality **Kent Cavern** (43,5 tisíc let, Higham et al. 2011 b) a italské **Grota di Cavallo** (43 - 45 tisíc let, Benazzi et al. 2011) a z mladší staré fáze období OIS 3 pak **Pestera cu Oase** z Rumunska (36 – 40 tisíc let - Rougier et al. 2007) a **Abri Pataud** z Francie (39-40 tisíc let – Douka et al. 2020).

Tabulka 17 - Nálezy mladopaleolitického člověka od 59 do 32 tisíc let (OIS 3 - Petit, White 2012).

Naleziště/geologická fáze	Věk (tis.)	Země	Kultura
OIS 3 – nejstarší fáze - 59–42 tisíc let			
Grotte de Mandrin	54	Francie	néronian
La Cotte de St Brelade, Jersey (Channel Islands)	47,0	VB	ulluzien ???
Bacho-Kiro	46,9	Bulharsko	bachokirien
Zlatý Kůň	45,0	Česko	???
Grota di Cavallo	43–45	Itálie	ulluzzien
Kent´s Cavern - Stetten	43,5	U.K.	protoaurigancien
OIS 3–42–39 tisíc let – mladší stará fáze			
Oase 1	40	Rumunsko	Aurignacien
Abri Pataud	38,6 - 40	Francie	Aurignacien
Bacho-Kiro	43,0	Bulharsko	bachokirien
OIS 3 - prostřední fáze - 39–36 tisíc let			
Buran-Kaya	37	Krym	aurignacien/gravetien
Kostěnki 14, 17 (1)	37–38	Rusko	spytsinská kultura - analog aurignacienu a raného gravetienu
Willensdorf II	38-25,3	Rakousko	aurignacien – gravetien
Dolní Věstonice IIa	37–33	ČR	ranný gravetien
Pavlov 1 Southwest	36–33	ČR	ranný gravetien
Mladeč	35–38 31–32?	ČR	aurignacien
OIS 3 – prostřední fáze - 36–32 tisíc let			
Goyet Q116-1	35	Belgie	aurignacien
Bacho-Kiro	35	Bulharsko	aurignacien??
Oase 2	34	Rumunsko	aurignacien
Cioclovina	33–34	Rumunsko	aurignacien
Muierii 1	34–35	Rumunsko	aurignacien
Krems-Hundssteig – early upper Paleolithic	31–35	Rakousko	aurignacien
Sungir 2, 3 a 4	(30) - 35	Rusko	Strelecká kultura
Kostěnki 12, 15, Kostěnki – Markina Gora	32–33	Rusko	Strelecká kultura
Sungir 1	(28,5) - 33	Rusko	Strelecká kultura
Paviland 1	33	U.K	aurignacien
Cro-Magnon	33–34	Francie	ranný gravetien

Pro tuto pochopení významu této etapy pro kolonizaci Evropy AMČ jsou nejdůležitější tři lokality – **Grotte de Mandrin** ve Francii, **Zlatý Kůň** v České republice a **Bacho Kiro** v Bulharsku.

Nálezy anatomicky moderního člověka z **Grotte de Mandrin** ve Francii, včetně nového typu kamenné industrie – neronienu, mají klíčový význam pro osvětlení kolonizace Evropy anatomicky moderním člověkem. Odhalují totiž nejstarší známou přítomnost anatomicky moderních lidí v Evropě před 56 800 až 51 700 lety, v tomto případě před 54 tisíci lety (Slimak et al. 2022).

Tato první vlna migrace anatomicky moderního člověka do jižní Evropy je spojena s novými kamennými technologiemi, kulturou neronien, které představují kombinaci čepelové industrie s prokázanou výrobou kamenných hrotů k šípům (Metz et al. 2023). Nálezy z **Grotte de Mandrin** dokumentují první střídavé osídlení této lokality neandertálci a anatomicky moderními lidmi (Slimak et al. 2022), i když neandertálci tuto lokalitu obývali pravidelně, anatomicky moderní člověk příležitostně.

Dětský zub anatomicky moderního člověka a neronienské kamenné nástroje byly nalezeny mezi vrstvami obsahujícími pozůstatky neandertálců spojené s mousterskými kamennými nástroji. Přítomnost anatomicky moderního člověka v **Grotte de Mandrin** byla pravděpodobně jen krátkodobá, možná jen stovky let, ale objev z této lokality je starší než všechny doposud známé nejstarší nálezy anatomicky moderního člověka v Evropě, a to asi o 7 000 let. Nalezené neronienské kamenné nástroje se podobají nástrojům nalezeným na mladších nalezištích v jižní Francii, a také nástrojům z podobně starých nalezišť na Blízkém východě, které jsou spojovány s anatomicky moderním člověkem (Slimak et al. 2022, Metz et al. 2023). O významu tohoto naleziště, včetně prokázání existence anatomicky moderního člověka na této lokalitě, se vedou vědecké diskuse, ale většina odborníků se přiklání k názoru, že se jedná o nejstarší nález anatomicky moderního člověka v Evropě.

Nález anatomicky moderního člověka, lebky, z Jeskyně **Zlatý Kůň** v České republice, který byl původně považovaný za ostatky anatomicky moderního člověka z magdalenienu, byl kompletně revidován a ukázalo se, že je starý minimálně 45 000 let (Prüfer, K. et al. 2021). Jedná se o nejlépe zachovaný skelet z tohoto období – lebku ženy původně považovanou za typického reprezentanta jedince z období magdalenienu (Vančata 2012). Bohužel nález lebky z lokality **Zlatý Kůň** není možno spojit nějakými kamennými nástroji z této lokality, takže nemáme žádné relevantní informace o typu kamenné industrie z tohoto období mimo mediteránní oblast. Byla provedena analýza genomu, která prokazuje, že zkoumaný genom AMČ obsahuje minimálně 3 % neandertálského genomu (Prüfer, K. et al. 2021). To naznačuje, že se jednalo pravděpodobně jedince reprezentujícího nejstarší vlnu kolonizace Evropy anatomicky moderním člověkem, která zčásti vyhynula po Kampánské ignimbritová sopečné erupci před 40 tisíci lety (Fedele et al. 2002). Vliv této sopečné erupce by mohl být dán i do souvislosti s postupným vymizením neandertálců z Evropy. Část této populace tedy mohla vyhynout spolu s neandertálci (Prüfer. et al. 2021). Tato erupce podle všeho nebyla tak ničivá (Fedele et al. 2002), aby významně ovlivnila středoevropské populace AMČ, takže hypotéza o vyhynutí prvních kolonistů (Prüfer, K. et al. 2021) je problematická.

V jeskyni **Bacho Kiro**, Bulharsko, byly objeveny nejstarší lidské ostatky, které kdy byly nalezeny v oblasti Balkánu, jejichž stáří je zhruba 46 tisíc let (Hublin et al. 2020). Nálezy reprezentující anatomicky moderního člověka tvoří dvě fragmentární mandibuly a jedna stolička. Morfologická analýza zubu a mitochondriální DNA z několika fragmentů lidských kostí, identifikovaných pomocí proteomické analýzy, potvrzují, že se jedná o anatomicky moderního člověka a propojují rozšíření nejstarších svrchně paleolitických kamenných technologií s rozšířením anatomicky moderního člověka do mírného pásma Eurasie před minimálně 45 tisíci lety (Hublin et al. 2020, Slimak et al. 2022). U každého z paleogeneticky zkoumaných jedinců byla zjištěna poměrně vysoká míra neandertálských genů, a výsledky genetických analýz naznačují nedávného neandertálského předka u tří jedinců možná o šest nebo sedm generací (Hublin et al. 2020).

V jeskyni **Bacho Kiro** byly v jednom z nejstarších známých pohřbů anatomicky moderního člověka nalezeny dva probodnuté zvířecí zuby, které byly kulturně zařazeny do specifické svrchně paleolitické kultury bachokirien. Byly datované do doby před více než 43 000 lety představují v současnosti nejstarší známé ozdoby v Evropě (Fewlass et al. 2020). Známe množství kostěných artefaktů, včetně přívěsků vyrobených ze zubů jeskynních medvědů, které připomínají ty, které později vyráběli poslední neandertálci v západní Evropě.

Nálezy AMČ z nejstaršího interstadiálu jsou sice značně fragmentární (Higham et al. 2011, Benazzi et al. 2011, Hublin et al. 2020, Prüfer. et al. 2021, Slimak et al. 2022), není ale důvodu se domnívat, že by

se lidé z tohoto období nějak zásadním způsobem lišili od lidí z mladšího období OIS 3 od 42 do 39 tisíc let, tedy lidí, které jsme podle klasického členění svrchního paleolitu řadili do aurignackému období

Otázkou je, zda první kolonizační vlna započala na pobřeží v mediterránní oblasti a pak se AMČ dále šířil na západní a východní pobřežní části Evropy, a nakonec kolonizoval kontinentální Evropu, nebo se jednalo o jednu mohutnou kolonizační vlnu. Výsledky nových metod datování zkoumaných lokalit s nalezenými nástroji naznačují (bohužel některá naleziště zatím neposkytly lidské fosilie), že se spíše jednalo o první velkou kolonizační vlnu, která byla v různých částech Evropy různě intenzívní.

Výskyt specifických industrií u nejstarších kolonistů (například neronien, bachokirien, ulluzien a spytsien) vyvolává otázku, jaký byl význam čepelových industrií u AMČ (McBrearty, Brooks 2000). Vývoj materiální kultury jako biokulturního faktoru (Vančata 2012) je nutné posuzovat v širším kontextu, důležitá je dostupnost materiálu, ekologické a klimatické podmínky, ekologie a způsob života dané skupiny a nepochybně i tradice a sociální struktura a její dynamika (Benazzi et al., 2011, Jöris et al. 2011, Fabre et al. 2011, Hublin et al. 2020, Prüfer. et al. 2021, Slimak et al. 2022). Jisté je, že podobné kolonizační vlny v této době proběhly v jihovýchodní Asii a Austrálii (Bae 2010, Vančata 2012) i ve východní Asii (Bae 2010), a možná i v Beringii (Goebel 2014).

Aurignacien

Etapa aurignacká – zahrnuje evoluci mladopaleolitického člověka v období zhruba od 42 do 39 tisíc let (Higham et al. 2011, Trinkaus 2005, Vančata 2015, Obr. 64). Tato hranice je ale velmi přibližná, některé aurignacké nálezy jsou i mladší, ale mohou být i poněkud starší (Bataille et al. 2018). Nálezů z tohoto období je poměrně málo a často jsou fragmentární. Navíc se ukazuje, že definice aurignacienu je dosti komplikovaná. Na lebce i postkraniálním skeletu jsou podle některých badatelů patrné některé archaické znaky, které údajně prokazují fylogenetické vazby, případně hybridizaci neandertálců a anatomicky moderního člověka (Reich 2018, Trinkaus 2005. Wolpoff 1999). Většina těchto znaků je však sporná. Některé zase ukazují podobnost určitých partií na lebce mezi AMČ a neandertálci, ale nijak přímo neprokazují příbuznost či hybridizaci neandertálců a anatomicky moderního člověka, i když je jinak hybridizace obou skupin jasně prokazatelná (Reich 2018). Soudě podle nečetných nálezů postkraniálního skeletu, lidé z aurignackého období byli podobní pozdějším lidem z gravetienu.

Nálezy jsou obvykle v kontextu se starobylou čepelovou industrií, aurignacienem. Někteří badatelé se na základě nálezů starších čepelových industrií, bohunicienu a szeletienu, domnívali, že anatomicky moderní člověk pronikl již dříve před více než 50 000 lety (Higham et al. 2011, Slimak et al. 2022, Trinkaus 2005). V prvních fázích se jako hlavní technologické komplexy vyskytovaly mousterien, ulluzien a možná i protoaurigancien paralelně (Higham et al. 2014, Moroni et al. 2012). Je možné, že další paralelně se vyvíjející materiální kulturou byla i východoevropská spytsinská kultura, s mnoha znaky podobnými mousterienu (Spytsin 2007, Vishnyatsky, Nehoroshev 2004).

V dalším období převládaly v Evropě dvě základní technologické tradice – aurignacko/gravetská v západní střední a jižní Evropě (Svoboda et al. 2014) a spytsinská kultura v Evropě východní a severovýchodní (Spytsin 2007, Vishnyatsky, Nehoroshev 2004), jejíž součástí byly v některých případech vyspělé nástroje z kostí a ozdoby (Sungir – Svoboda 2009, 2014, Vančata 2003).

Je pravděpodobné, že výrobcem mousterských industrií mohli být neandertálci, jak můžeme usuzovat jak z jejich typologie, tak z daných lokalit.

Nejdůležitější nálezy z období aurignacienu pochází z Moravy z lokality **Mladeč** (Teschler-Nicola 2006, Wolpoff 1999), jejíž stáří je nyní odhadováno na minimálně 37–40 tisíc let (Obr. 64), ale alternativně i 31–32 tisíc let. Důležité jsou i další nálezy z Čech **Svatý Prokop** (Svoboda 2009, 2014), nálezy z Anglie z naleziště **Stetten**, a již klasické nálezy z Francie z lokality **Aurignac** (Svoboda 2009) a z **Abri Pataud** jejichž stáří je 39 tisíc let (Douka et al. 2020) (obr. 64).

Vůbec nejstaršími nespornými nálezy anatomicky moderního člověka, stáří 40/34 tisíc let, který patřil do evropského aurignackého období jsou 35 tisíc let staré nálezy z rumunské jeskyně **Pestera cu Oas**e (Oase 1, 2, 3 Rougier et al. 2007. obr. 64). Patří sem také aurignacké nálezy z belgické jeskyně **Goyet**, které geneticky zastupují klastr Goyet západních populací AMČ.

Předběžné výsledky nového datování významných lokalit pomocí termoluminiscence a pokročilých radiokarbonových metod ukazují, že osídlení Evropy bylo starší, než se původně předpokládalo, avšak

tyto nálezy mnohdy postrádají typickou aurignackou industrii. Jde například o naleziště **Buran-Kaya** z Krymu staré 37 tisíc let s kulturou na pomezí aurignacienu a gravetienu (Bennett et al. 2023, Hardy et al. 2001, Prat et al. 2011), nálezy skeletů **Kostěnki** 12, 17 z Ruska staré 36–40 tisíc let (Dinnis et al. 2019, Krause et al. 2009) se specifickou Spytsinskou kulturou (analogická aurignacienu a ranného gravetienu) a nálezy **Willendorf** II z Rakouska – staré až 38 tisíc let (Nigst 2006) opět s kulturou na pomezí aurignacienu a gravetienu.

Je tedy otázkou, zda z čistě paleoantropologického hlediska má smysl aurignacké období považovat za samostatnou etapu evoluce AMČ v Evropě. Současné paleogenetické studie ukazují, že populace ze starších období OIS 3 (Tab. 17) jsou geneticky odlišně od pozdějších svrchně paleolitických populací (Tab. 18) (Bennet et al. 2019, Jones et al. 2015, Krause et al. 2009, Potsh et al. 2023, Zhan-Yang 2022). Předaurignacké populace měly větší variabilitu genomu a pravděpodobně i větší podíl neandertálských příměsí (Reich 2018).



Obr. 64 -Nejstarší zástupci anatomicky moderního člověka v Evropě: lebky Mladeč 1, Mladeč 5 (shora vlevo dole), jeskyně Pestera cu Oase – lebka Oase 1 (vlevo nahoře), lebka Oase 3 (vpravo nahoře), maxila Oase 2 (vpravo střed), mandibula Oase 1 (vpravo dole) (© Vančata 2013).

Gravetién

Etapa gravetská – je mnohem lépe prozkoumaná než předchozí etapy evoluce svrchně paleolitického člověka v Evropě. Existuje totiž mnohem větší množství fosilních dokladů o evoluci a variabilitě této skupiny z relativně velkého množství gravetských lokalit z celé Evropy (Svoboda 2009, 2014, Vančata 2012) (Tab. 18).

Od 39 tisíc let (mladší fáze OIS 3) se začínají svrchně paleolitické lidské populace (Tab. 17, 18) expanzivně rozvíjet až do počátku OIS 2, tedy zhruba 20 tisíc let (Musil 2010. 2011, Lisá et al. 2013, Nývltová Fišáková 2013, Vančata 2014). V zásadě existovaly tři základní skupiny ve vývoji gravetských populací. První, a nejlépe prozkoumanou skupinou, je skupina obývající střední a západní Evropu (Musil 2010, Nývltová Fišáková 2013, Wilczinski et al. 2015, Wojtal et al. 2018). Druhou dobře doloženou skupinou pak byly populace obývající pláně na území dnešního Ruska, Běloruska, Ukrajiny a východního Polska (Musil 2010, 2011, Spytsin 2007, Vishnyatsky, Nekhoroshev 2004). Třetí skupinou byly gravetské populace z oblasti mediteránu (Brewster et al. 2014), kteří se od středoevropské skupiny lišili mimo jiné i stavbou těla a proporcemi (Piontek, Vančata 2012, Vančata 2003, 2013).

Na některých nalezištích byla prokázána dlouhodobá přítomnost, přesněji řečeno opakované osídlování dané lokality, svrchně paleolitických lidí v období mladší fáze OIS 3 (Tab. 18, 19). Mezi nejvýznamnější patří aurignacko gravetské osídlení lokality **Abri Pataud** (Higham et al. 2011 b, Obr. 65), raně gravetské osídlení **Dolních Věstonic** a **Pavlova** (Musil 2010, Nývltová Fišáková 2013, Svoboda et al. 2014, Trinkaus et al. 2010, Wilczinski et al. 2015, Wojtal et al. 2018), aurignacko – gravetské osídlení lokality **Krems-Hundssteig** (Händel 2014, Teschler-Nicola et al. 2020) a dlouhodobé osídlení lokalit **Kostěnki-Borševo** s dvěma různými kulturami, čepelovou streleckou kulturou a atypickou spytsinkou kulturou (Kostěnki-14 - Markina Gora, Kostěnki -6, Kostěnki -15, Kostěnki -16, Kostěnki -17 a Kostěnki -21) (Anikovich et al. 2007, Hoffecker 2011. Hoffecker et al. 2008, Vishnyatsky, Nehoroshev 2004).

Vývoj svrchně paleolitického člověka v oblasti střední a východní Evropy měl specifické rysy, ale biologicky se jednalo o lidské populace podobné těm, které žily v západní i jižní Evropě (Vančata 2012). Přestože jsou dvě lokality, **Sungir** a **Kostěnki** (srov. Hoffecker 2011. Hoffecker et al. 2008, Kuzmin et al. 2014, Vishnyatsky, Nekhoroshev 2004) velmi dobře prozkoumané z hlediska antropologického, geologického i archeologického, o evoluci lidských populací ve východní Evropě jako celku máme poměrně málo dostatečně komplexních informací.

Z východoevropských lokalit jsou k dispozici pouze čtyři dobře zachovalé skelety (**Sungir 1**- dospělý muž - Trinkaus, Buzhilova 2012, **Sungir 2** - chlapec a **Sungir 3** – děvče - Formicola, Buzhilova 2004, Formicola 2007) a další fragmentární doklady o populaci z naleziště Sungir (Formicola 2007, Formicola, Buzhilova 2004, Trinkaus, Buzhilova 2012), a jeden 33 tisíc let starý skelet z lokality **Kostěnki – Markina Gora** (Krause et al. 2010, Spytsin 2007, Vančata 2012, Vishnyatsky, Nekhoroshev 2004, Obr. 65).

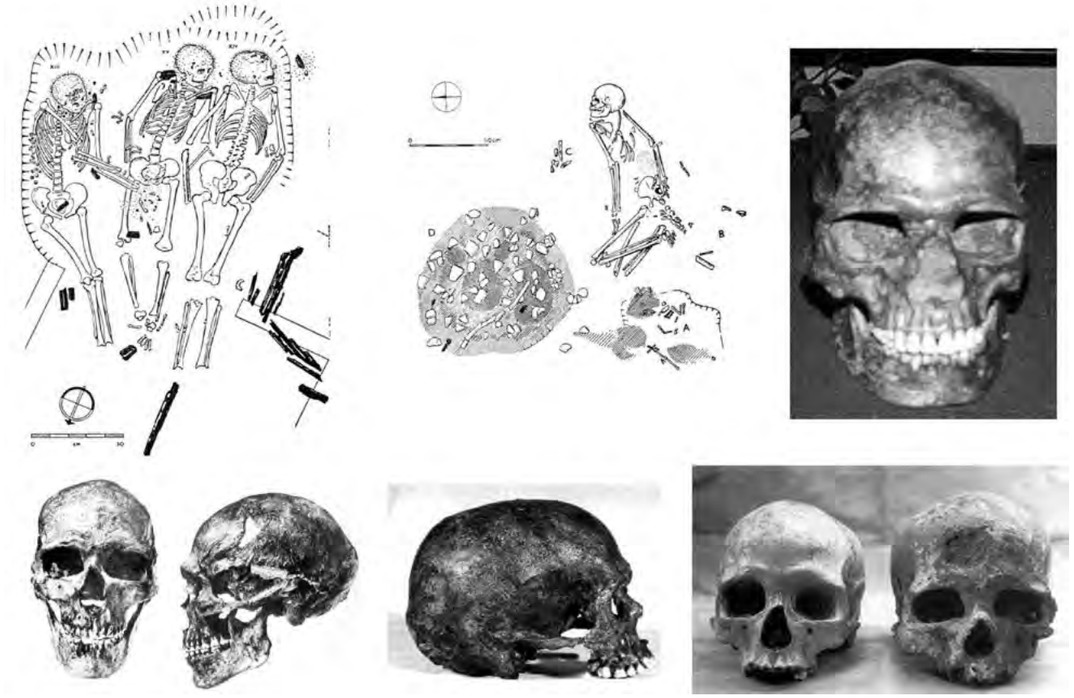
Daleko lépe je zdokumentovaný vývoj svrchně paleolitických populací ve střední (Musil 2010, 2011), západní i jižní Evropě, kde máme navíc i jasné doklady o neandertálském osídlení (Benazzi et al. 2011, Fabre et al. 2011, Higham et al. 2014, Jöris et al. 2011). V současné době jsou moderními metodami nejlépe prozkoumané nálezy ze střední Evropy, kde máme také nejvíc fosilních nálezů gravetských populací (Benazzi et al., 2011, Fabre et al., 2011, Jöris et al. 2011, Vančata 2012).

Obecně vzato se gravetien objevuje převážně na území střední, západní a jižní Evropy (Svoboda 2009). Důležité jsou gravetské lokality ve střední Evropě, zejména na jižní Moravě a v severním Rakousku (Musil 2010, 2011). Jsou to naleziště (Obr. 65) **Dolní Věstonice** I, II, III, **Pavlov** I, II, III, **Brno** (Svoboda 2009, 2014), **Krems** – Krems – Wachtenberg a Krems-Hundssteig (Händel 2014, Teschler-Nicola et al. 2020) a **Willensdorf** (Nigst 2006, Nigst et al. 2014). Nesmíme zapomenout na naleziště **Předmostí** na Moravě (Musil 2010, Svoboda 2009), které poskytlo unikátní kosterní kolekci tvořenou několika desítkami jedinců a má výbornou geologickou a paleontologickou dokumentaci (Musil 2010, 2011, Velemínská, Brůžek 2008). Bohužel drtivá většina lidských fosilií i některých dalších dokladů o životě lidí z Předmostí byla zničena na konci 2. světové války. Díky prof. Matiegkovi se však zachovala velmi dobrá fotografická dokumentace i metrické údaje, které byly použity k dalšímu výzkumu této svrchně paleolitické populace z Předmostí na Moravě. (Velemínská, Brůžek 2008).

Tabulka 18 - Nálezy mladopaleolitického člověka od 32 do 24 tisíc let (OIS 3 - Petit, White 2012).

Naleziště/geologická fáze	Věk (tis.)	Země	Kultura
OIS 3 mladší fáze - 32–24 tisíc let			
Krems-Wachtenberg – double burial	32	Rakousko	gravetien
Svatý Prokop	32	ČR	gravetien
Abri Pataud	32 - 33	Francie	gravetien
Aurignac	32	Francie	gravetien
Dolní Věstonice IIa	31	ČR	gravetien
Pavlov 1 Southwest	31	ČR	gravetien
Ostuni 2	29	Itálie	gravetien
Barma Grande	29	Itálie	gravetien
Mezimajskaja (dětský skelet)	29	Rusko	gravetien
Goyet	28	Belgie	gravetien
Předmostí	28	ČR	gravetien
Grotte des Enfants	28	Francie	gravetien
Lagar Velho (??hybridní jedinec??)	27–29	Portugalsko	gravetien
Paderbourne	27,4	Francie	gravetien
Krems- Wachtenberg – raný gravetien	*28,5*	Rakousko	gravetien
Krems–Wachtenberg	*27*	Rakousko	gravetien
Krems-Hundssteig	*27*	Rakousko	gravetien
Brno 2	27	ČR	gravetien
Arene Candide IP	27	Itálie	gravetien
Pavlov	26	ČR	gravetien
Dolní Věstonice - trojhrob	26,6	ČR	gravetien
Dolni Věstonice – západní svah	25,6	ČR	gravetien
Baousse de Torre	25	Francie	gravetien
Combe Capelle	25	Francie	gravetien
Caviglione	25	Itálie	gravetien
Cussac 1	25	Francie	gravetien
Willendorf 1	24,2	Rakousko	gravetien
La Rochette	24	Francie	gravetien
Paglicci	23,5	Itálie	gravetien
Dolní Věstonice 35	23,9	ČR	gravetien

▸ *Obr. 65 - Vpravo nahoře: Schéma trojhrobu DV–XIII, XV, XIV (vlevo) a hrobu Dolní Věstonice-západní svah (DV–XVI). Prostřední pohřbený jedinec v trojhrobu – DV–XV – představuje skelet s řadou patologických znaků a deformací, který se stal předmětem řady spekulací. Morfologické analýzy ukazují, že by se mohlo jednat o jedince ženského pohlaví, který prodělal závažnou vývojovou chorobu, a to pravděpodobně ještě před nástupem puberty, naopak analýzy genetické naznačují, že by se mohlo jednat o velmi patologického muže. Předmostí 3 (vlevo dole) – lebka z naleziště Předmostí u Přerova na Moravě stará 26 500 let. Tato lebka byla nalezena spolu se zbytky skeletů několika desítek jedinců v hromadném pohřbu. Lebka Předmostí 3 měla obsah mozkovny okolo 1600 cm3 (archiv autora); lebka Dolní Věstonice 15 (dole střed), která je součástí patologického skeletu s rozporuplným pohlavím (morfologicky spíše ženským, geneticky pravděpodobně mužským; lebky (zleva), Cro-Magnon a Abri Pataud (vpravo dole) reprezentující nejstarší populace anatomicky moderního člověka v západní Evropě (Abri Pataud byla redatována na téměř 39 tisíc let) - Vpravo nahoře: Kostěnki 14 – Markina Gora – lebka (a úplný skelet), Strelecká kultura, Rusko (© Vančata 2013).*



Pro pochopení komplexity společenství gravetských lovců jsou velmi důležité zejména moravské a hornorakouské lokality (Musil 2010, 2011, Tab. 15, 16) **Dolní Věstonice** (37–24 tisíc let), **Pavlov** (38–26 tisíc let), **Krems** (35–26 tisíc let) a **Willensdorf** (38–25 tisíc let), které byly dlouhodobě osídleny, a na kterých máme kvalitní doklady paleoantropologické, paleontologické a geologické (Musil 2010, 2011) i kulturní a biosociální (Lisá et al. 2013, Nývltová Fišáková 2013, Svoboda 2009, 2014, Wilczinski et al. 2015, Wojtal et al. 2018,). Musíme si ale uvědomit, že i na těchto nalezištích, zejména pokud jde o **Dolní Věstonice** a **Pavlov** se nejedná o homogenní kulturu a osídlení, ale o různé typy lokalit, které representovaly různý typ osídlení i různé varianty gravetienu (Svoboda 2009, Svoboda et al. 2014).

Mezi nejdůležitější lokality poskytující dobře zachované skelety i materiální kulturu patří moravské lokality (obr. 59), a to zejména **Dolní Věstonice** (Obr. 65), odkud známe hroby pěti jedinců s téměř kompletními kostrami (**DV-3, DV-13, DV-14, DV-16** a patologický skelet **DV-15** – Novotný 1994, Svoboda 2009, 2014, Vančata 1994, 2003, Vlček 1994) a řadu dalších nálezů lidských kostí i velké množství nástrojů a dalších archeologických i paleontologických dokladů (Fewlass et al. 2019). Významný je i nález 20 skeletů z **Předmostí** u Přerova (více než 20 jedinců), který se sice nezachoval, ale byl podrobně analyzován na základě fotodokumentace (Velemínská, Brůžek 2008). Mezi další významné moravské lokality počítáme **Pavlov** a **Brno 2** (Dočkalová, Vančata 2003 d, 2005, Svoboda 2009).

Vývoj svrchně paleolitického člověka v oblasti východní Evropy měl specifické rysy, ale biologicky se jednalo o lidské populace podobné těm, které žily ve střední, západní i jižní Evropě (Vančata 2012). Ze východoevropských nálezů je velmi významný nález dvou hrobů tří jedinců ze Sungiru v Rusku (bohatě zdobené hroby dospělého muže vysokého muže **Su 1**, který zahynul pravděpodobně po zranění šípem, chlapce **Su 2** a patologický dívčí skelet **Su 3** - Trinkaus, Buzhilova 2012, Trinkaus et al. 2014).

Velmi známé a dobře prozkoumané jsou francouzské lokality **Cro-Magnon**, **La Rochette** a **Grotte de Enfans** (Svoboda 2009, 2014). Významná jsou italská naleziště; například skelety tří mužů z **Barma Grande** (Bisson et al. 1996, Petru 2018, Vančata 2003 d), jejichž tělesná výška mohla dosahovat téměř dvou metrů (Vančata 2003 d), a ženské skelety z lokality **Ostuni** (Nava et al. 2018).

V devadesátých letech byl objeven pod skalním úkrytem v lokalitě **Lapedo** – **Lagar Velho** v Portugalsku dětský skelet (Duarte et al. 1999), o kterém se Erik Trinkaus a někteří další odborníci domnívají (Jones 2007), že by mohlo jít o hybrida mezi posledními neandertálci a gravetským člověkem. Portugalští archeologové snášejí další a další důkazy o hybridních znacích dětského skeletu z **Lagar Velho** (Duarte et al. 1999, Almeida et al. 2007), ale většina z nich není příliš přesvědčivá. Je třeba ale zdůraznit, že prokázat

existenci hybrida anatomicky moderního člověka a neandertálce bez genetické analýzy je krajně o obtížné a prakticky téměř nemožné. I když hybridizace s neandertálci je prokazatelný fakt (Reich 2018) pravděpodobnější interpretace tohoto nálezu je, že jde o skelet gravetského dítěte, možná dívky (viz Sungir 3), což by vysvětlovalo například poměrně robustní epifýzy kostí končetin (Vančata nepublikovaná data). Další dětské skelety (hroby jednoho plodu a dvou jednovaječných novorozenců) byly objeveny na rakouské lokalitě **Krems-Wachtenberg** (Händel et al. 2008, Teschler-Nicola et al. 2020).

V západní Evropě je celá řada nalezišť, ale jen málo z nich zahrnuje dobře zachovalé lidské fosilie v kombinaci s déledobým osídlením lokality. Jednou z mála výjimek je francouzské **Abri Pataud** (Douka et al. 2020, Higham et al. 2011 a). Kromě lidských ostatků zde máme dobře dokumentované kulturní vrstvy od raného aurignacienu až po pozdní gravetien, tedy zhruba od 41 do 20 tisíc let. Spolu s antropologickými a archeologickými údaji z dalších nalezišť ze západní Evropy to dokládá, že i v západní Evropě se gravetská společnost expanzívně a úspěšně rozvíjela minimálně 15 tisíc let.

Podíváme-li se na rozložení významných gravetských lokalit z nejmladšího období OIS 3 (Svoboda 2009, Tab. 18), je patrné, že většina z nich se nacházela v relativně příznivých klimatických podmínkách, ať se jednalo o střední Evropu (klimaticky přijatelný mikroregion s dobrými potravními zdroji – Musil 2010, 2011), nebo Evropu západní (většina lokalit se nachází v klimaticky relativně stabilním přímořském pásu – Svoboda 2009).

Morfologie skeletu gravetských lovců měla méně archaických znaků než předcházející svrchně paleolitické populace AMČ. Lebka gravetských lidí je, až na některé specifické znaky (hemi-bun, výraznější nadočnicové oblouky, a i některé další), v mnohém velmi podobná dnešnímu člověku (Wolpoff 1999).

Analýza rozsáhlé kolekce postkraniálního skeletu nám poskytla také odpovědi na to, jak gravetští lovci žili a jak vypadala stavba jejich těla. Dnes víme, že gravetští muži byli vysocí a poměrně štíhlí, zatímco gravetské ženy byly menší a mnohdy i robustní (Piontek Vančata 2012, Vančata 2003 d, 2012). Robusticita jejich těla mohla dosahovat téměř hodnot robusticity neandertálských žen, od nichž se ale výrazně lišily ve všech podstatných morfologických charakteristikách kromě robusticity skeletu (Vančata 2003) (viz Tab. 13). Také proporce jejich těla byly typické pro anatomicky moderního člověka. Nalézáme však i ženy malé a štíhlé (Vančata 2012 b). Oba typy žen byly překvapivě zpodobněné jako sošky, tzv. venuše, což by mohlo znamenat, že tyto sošky nereprezentovaly kult matky, ale byly uměleckým ztvárněním některých tehdy žijících žen (Vančata 2012 b).

Gravetští lidé, nazývaní též lovci mamutů, lovili sice velkou zvěř, ale lov tohoto typu kořisti byl nepochybně omezen na poměrně krátkou sezónu, nebo byl občasný. O typu lovné zvěře gravetských lovců a jejich potravní strategii obecně se v poslední době rozsáhle diskutuje (Nývltová Fišáková 2000, 2013, Svoboda 2009, 2014), je totiž zřejmé že běžně nelovili jen velká zvířata jako mamuty a nosorožce, ale i zvířata menší (Nývltová Fišáková 2000, 2013). Gravetští lovci totiž některá zvířata, jako mamuty, soby, koně, vlky, zajíce a lišky, lovili pravidelně byť některé z nich, např. mamuty nebo soby, podle sezóny jejich výskytu. Do skupiny nepravidelně lovených zvířat patřili medvědi, lvi, rosomáci, jeleni, nosorožci srstnatí, a dále i kočka divoká, rys, a různí ptáci (Nývltová Fišáková 2000, 2013).

Masožravci byli loveni pro své kůže, kožešiny a kosti, i když nelze vyloučit, že mohli sloužit jako zdroj masa podobně jako u neandertálců (Russo et al. 1923). Dlouhé kosti ulovených zvířat se štípaly na morek. Skupiny v počtu několika mužů se soustředily na lov stádních zvířat, jako jsou sobi nebo jeleni.

Ostatní druhy byly loveny náhodně, některé z nich pravděpodobně loveckými sítěmi (Nývltová Fišáková 2000, 2013). Gravetští lidé měli rozsáhlou sadu kamenných a kostěných nástrojů (Svoboda 2009, 2014, Obr. 66). K lovu používali oštěpy, možná i vrhačů oštěpů (Coppe et al. 2023, Lombard 2022), které však nebyly pro gravetské období obvyklé. Ty dodávaly vrženému oštěpu pozoruhodnou průraznost a také dosah, který byl několikanásobkem klasického vrhu oštěpem (Lombard 2022), ale běžně byly používané až v magdalenienu (OIS 2, Coppe et al. 2023, Lombard 2022). Gravetští lovci používali také luk a šípy, a také speciální kopí s velmi dlouhými hroty. Tito lidé již znali keramiku, ze které již vyráběli například sošky. Zdá se, že také uměli tkát jednoduché látky. Podle všeho si kromaňonci také šili šaty z kůže a zhotovovali si boty (Svoboda 2009, 2014).

Produkovali pozoruhodné sošky zvířat a stylizovaných žen, tzv. venuší, které byly vyráběny z pálené hlíny, kosti, kamene a možná i dřeva (Svoboda 2009, Vančata 2012). Zajímavý byl také jejich způsob života. Žili v dočasných táborech, které vytvářely jakýsi řetězec, ve kterém se v průběhu sezóny gravettienci přemísťovali. Pozoruhodné je, že tyto tábory jsou například v Pavlovských vrších prakticky ve stejné nad-

mořské výšce (Svoboda 2009). V období gravetienu již také kvetl výměnný obchod. Do střední Evropy byly importovány pazourkové valouny ze severu, mušle z oblasti Středozemního moře a možná i sůl z nalezišť na území dnešního Rakouska a Polska (Gamble 2007, Gamble et al. 2004, Svoboda 2009, 2014).

Také se ukazuje, že předmětem obchodu byly i polotovary pazourkových nástrojů, které byly produkovány například v některých osadách v oblasti jižního Polska, ve které byly bohaté zdroje pazourku (Gamble, 1985, 1995, 2007). Předmětem „vývozu" mohla být například mamutovina nebo kožešiny. Jak prokázala řada odkrytých hrobů, tito lidé si již nepochybně zdobili tělo a používali ozdoby z lasturek a zubů. Gravetští lidé prokazatelně pohřbívali význačné jedince a do hrobů přidávali různé předměty (například v Sungiru – Trinkaus et al. 2014).

Podle všeho se v období od 42 tisíc let do 20 tisíc let svrchně paleolitické populace diferencovaly na populaci západoevropskou, středoevropskou, východoevropskou a jihoevropskou populaci (Fu et al. 2015, Harvati, Ackermann 2022). Rozsáhlé paleogenetické analýzy evropských i západoasijských svrchně paleolitických populací (Fewlass et al. 2023, Fu et al. 2016, Sikora et al. 2017) v podstatě potvrdily názory paleoantropologů. Paleogenetici identifikovaly čtyři hlavní genetické klastry které charakterizují svrchně paleolitické populace: 1. Západoevropské populace charakterizuje klastr **Goyet**, 2. Jihoevropské populace klastr **Villabruna**, 3. Středoevropské osídlení klastr **Dolní Věstonice** a, 4. Východoevropské populace klastr **Sungir**.

Vymezení těchto čtyř klastrů není právě jednoduché. Poměrně jasně vymezený je klastr **Goyet**, který přetrvává až do magdalenienu (zhruba do 14 tisíc let), kde je v Evropě dominantní (Marsh, Bello 2023). Klastr **Villabruna** je rozsáhlý, ale méně dobře vymezený a je charakteristický především pro populace ze severního středomoří. Jak se však ukazuje genetický klastr **Dolní Věstonice** zahrnuje nejen středoevropské populace, ale možná i některé populace jihoevropské (Fu et al. 2016, Sikora et al. 2017). Podle několika nezávislých analýz je východoevropský klastr **Sungir** prokazatelně příbuzný klastru **Dolní Věstonice** (Fu et al. 2016, Sikora et al. 2017). Východoevropský klastr **Sungir** představuje podle všeho nejstarobylejší známý genom pro období aurignacienu a gravetienu; počátek jeho zformování je možno odhadnout až na 40 tisíc let (Sikora et al. 2017).

Nové informace nám poskytly paleogenetické analýzy skeletů z východoevropských nalezišť **Kostěnki** a **Sungir** v Rusku a polského naleziště **Borsuka Cave** (Fewlass et al. 2023, Fu et al. 2016, Sikora et al. 2017).

Genom populace z východní Evropy z lokality **Kostěnki** (**Kostěnki** – **Markina Gora**) je pravděpodobně příbuzný některým evropským populacím z mesolitu a neolitu (Fu et al. 2016, Sikora et al. 2017). Je možné, že populace ze Sungiru nahradila původní starobylou svrchně paleolitickou populaci typu **Kostěnki 14** (Fu et al. 2016).

Při výzkumu polského naleziště **Borsuka Cave** bylo učiněno několik důležitých objevů. Zjistilo se například, že existuje shoda artefaktů a losích zubů z Borsuka Cave s lokalitami v oblasti rakousko-slovenského pomezí a severního Maďarska, vzdálenými minimálně 250 km od jeskyně Borsuka (Kowalik et al. 2020). Z toho tedy vyplývá, že artefakty byly do jižního Polska přineseny buď lidmi z jižních oblastí nebo se dostaly do oblasti jižního Polska prostřednictvím výměnné sítě (Kowalik et al. 2020). Tuto mobilitu potvrzují i paleogenetické analýzy (Fewlass et al. 2023) nalezených dětských zubů, které ukazují blízkou genetickou příbuznost této polské populace s lidmi z Dolních Věstonic a ze střední Evropy obecně. Paleogenetické analýzy dětských zubů polského naleziště Borsuka Cave (Fewlass et al. 2023) totiž prokázaly, že genom všech svrchně paleolitických populací je spřízněný s genomem jedince z Kostěnek, jehož stáří je 39 tisíc let. Dále tyto analýzy jednoznačně prokázaly, že populace z jihozápadní Evropy byly geneticky odlišné od populací ze střední Evropy z klastru **Dolní Věstonice**. Zajímavé je zjištění, že jedinci z polského **Borsuka Cave** vykazovaly nejen genetickou příbuznost se středoevropskými populacemi, ale i s 35 tisíc let starým jedince z bulharské jeskyně Bacho Kiro (Fewlass et al. 2023).

Výsledky paleogenetické analýzy populace ze Sungiru (Sikora et al. 2017) mimo jiné naznačují velmi nízký stupeň příbuzenského křížení u sungirské populace, tedy pravý opak situace u vymírajících neandertálců, kde se míra příbuzenského křížení evidentně zvyšovala. Výsledky analýzy genomu sungirské populace ale mají i své problémy. Kostry ze Sungiru byly k paleogenetické analýze zvoleny mimo jiné proto, že byly nalezeny tři kompletní skelety, **Sungir 1, 2** a **3**, a stehenní kost **Sungir 4** (Sikora et al. 2017), která byla uložena v dětském dvojhrobu. Pro míru zjišťování příbuzenského křížení, které bylo 0,4 %, však byl použit dětský skelet **Sungir 3** (Cowgill et al. 2015), který je jednoznačně patologický. Navíc tato míra příbuzenského křížení je určena pouze a jedině pro tohoto patologického jedince.

Faktem ale je, že nízký stupeň příbuzenského křížení je možno vzhledem k vysoké mobilitě gravetských populací a vyspělému systému výměny produktů velmi pravděpodobně předpokládat. Výsledky těchto paleogenetických analýz bychom neměli předčasně zobecňovat, dokud nebude k dispozici více relevantních informací.

Magdalenién

Etapa magdalénská – představuje závěrečnou etapu evoluce svrchně paleolitického člověka v období OIS 2, a to konkrétně mezi posledním glaciálem a holocénem od zhruba 20(24?) tisíc let zhruba do 12–10 tisíc let, počítáme-li do ní i tzv. epipaleolitické populace (Tab. 19).

Z hlediska materiální kultury toto období zahrnuje epigravetien, magdalenien, azilien a epipaleolitické kultury (zjednodušeně), na které přímo navazují „mezolit" v Evropě kontinentální a natufienská kultura v oblasti mediteránní, tedy populace z nejstarších období holocénu.

Svrchně paleolitické populace žijící po posledním glaciálním maximu, tzv. magdalénští lovci, se tvarem těla, výškou i hmotnosti, pohlavním dimorfismem i způsobem života lišili od populací přechozích. Byli menší, muži byli robustnější, ženy mnohem menší a gracilnější ve srovnání se ženami gravetskými (Piontek, Vančata 2012, Vančata 2000, 2003 d, Vančata, Charvátová 2001).

O této etapě evoluce člověka máme obecně méně informaci než o gravetiénu (Marsh, Bello 2023, Orschiedt 2018), a to i proto, že většina nálezů pochází z Francie a přilehlých mediteránních oblastí (16 Francie, 15 Itálie, 3 Španělsko, 1 Portugalsko) nebo ze západní Evropy (2 Spojené Království, 1 Belgie). Mnohem vzácnější jsou nálezy ze střední Evropy (5 Německo, 2 Polsko, 1 Česko, 1 Slovensko). Nálezy z východní Evropy jsou extrémně vzácné a fragmentární. Zatímco objevy kosterních zbytků magdalénců z mediteránní oblasti pokrývají časově celou škálu magdalénského období, stáří nálezů z ostatních oblastí Evropu se většinou pohybuje mezi 15–13 tisíci lety, tedy z období středního a pozdního magdaleniénu (Marsh, Bello 2023, Orschiedt 2018).

Nálezy magdalénců ze střední a východní Evropy jsou vzácné a obvykle mladší než 15 000 let. Z antropologického hlediska jsou vedle některých francouzských a italských nálezů (Tabulka 19) nejvýznamnější dvě kostry a kostra psa z německého **Oberkasselu** (Henke et al. 2006, Janssens et al. 2017) (obr. 67).

Pohřby z pozdního svrchního paleolitu (15 000-11 000) nejsou v Evropě běžné (Orschiedt 2018). Na několika lokalitách se nacházejí hroby nebo i dvojhroby. Stejně jako v předchozích etapách magdaleniénu se v ojedinělých případech vyskytují pohřby více než dvou jedinců (Orschiedt 2018). Uložení izolovaných a disartikulovaných lidských ostatků se stopami po řezu, nebo bez nich, je zřejmě součástí magdalénského kulturního komplexu (Marsh, Bello 2023). V závěrečné fázi paleolitu (13-11 tisíc let) jsou doloženy pohřby, které jsou v kontrastu s typicky magdalénskými pohřby, a naopak vykazují určité podobnosti s následujícím obdobím mezolitu. Nejstarší epipaleoliticko-mezolitické pohřby (12-11 tisíc let) jsou velmi vzácným jevem. Nejčastějšími místy pro pohřby byly jeskyně a skalní úkryty (Marsh, Bello 2023, Orschiedt 2018). Počet lokalit s chronologickou návazností od pozdního svrchního paleolitu do časného mezolitu je nízký.

Pozdní svrchní paleolit (PPS) začíná pozdním magdaleniénem přibližně od 15 000 let a končí pak dryasem III tedy na hranici pleistocénu a holocénu před přibližně 11,6 tisíci lety.

Existuje řada nejistých a fragmentárních pohřbů, které pravděpodobně spadají do tohoto období, ale které nebyly přesně datovány radiokarbonovou metodou AMS, a proto nebyly podrobně analyzovány jako pohřby. Mohou být však velmi dobře využity ke zkoumání pohřebních rituálů a eventuálního výskytu kanibalismu. Izolované lidské pozůstatky mohou navíc představovat samotný konec komplexního rituálního zacházení se zemřelým a tento „fenomén volných lidských kostí" může být jedním typických znaků tohoto období (Marsh, Bello 2023, Orschiedt 2018).

Nové důkazy o rituálních pohřbech a kanibalismu přináší podrobná analýza polského naleziště Maszycka Cave, jehož stáří se odhaduje na 18 tisíc let (Marginedas et al. 2025). Studie dokládá manipulaci s celým tělem jako zdrojem lidského masa nejspíš pro rituální účely. Nicméně tato manipulace nebyla zcela obvyklá. Takové chování bylo pozorováno i v dalších kulturně podobných nalezištích v celé kontinentální Evropě, což potvrzuje, že kanibalismus mohl být běžnou praxí v rámci kultury mnohých magdalénských skupin (Marginedas et al. 2025).

Na konci magdaleniénu, zhruba kolem 14 tisíc let, se počet pohřbů ve smyslu jednotlivých typů pohřbů nebo kostí rituálně uložených dramaticky liší region od regionu. Ve střední Evropě je jejich počet velmi nízký, jediným bezproblémovým příkladem je dvojhrob Bonn-Oberkassel (Marsh, Bello 2023, Orschiedt 2018, Janssens et al. 2017). V mediteránní Evropě, hlavně ve Francii, existuje několik jednotlivých pohřbů a možný další vícenásobný pohřeb (Orschiedt 2018) pro období post magdalénské aziliánské kultury.

Magdalenien (~20,5-~13,5 tisíc let) je jako takový jednou ze dvou hlavních evropských kultur tohoto období. Je pozoruhodný svou kostěnou a kamennou industrií a uměleckými i uměleckořemeslnými výtvory, ale také rituálním chováním (Marsh, Bello 2023, Obr. 66).

Magdalénské pohřební chování však zůstává z větší části neobjasněné, protože fosilní doklady na dané lokalitě jsou často reprezentovány ojedinělými a fragmentárními nálezy, které mají prokazatelné známky posmrtné manipulace, kdy je možnou interpretací těchto nálezů kanibalismus (Marsh, Bello 2023). Aby bylo možné co nejlépe objasnit všechny vzorce pohřebního chování v magdaleniénu, je nutné prostudovat magdalénské lokality, které svědčí o modifikaci lidských skeletů a pohřebním chování, případně i o kanibalismu. Analýzy ukazují, že kanibalismus byl v magdaleniénu spíše formou pohřebního chování nežli součástí pohřbu (Marsh, Bello 2023, Marginedas et al. 2025). Pohřební kanibalismus se ve větší míře objevuje ve středním magdaleniénu, zatímco vlastní pohřby jsou typické pro během počáteční a koncový magdalenien (Marsh, Bello 2023).

Velmi zajímavé jsou genetické údaje, které ukazují na vztah mezi pohřebním chováním a genetickým původem jedinců. Kanibalizovaní jedinci vykazují předky spojené s genetickým klastrem GoyetQ2, prokazující příslušnost k typicky magdalénským populacím, zatímco primárně pohřbení jedinci jsou geneticky příbuzní s populacemi epigravetskými (Marsh, Bello 2023). Rozdíly v pohřebním chování v průběhu magdaleniénu by mohly odrážet určité genetické rozdíly obou zkoumaných populací z období magdaleniénu (Marsh, Bello 2023).

Víme, že u magdalénských lovců dochází ke změně lovecké strategie, přecházejí na středně velkou kořist, jako jsou sobi, jeleni a často i koně (například solutrénská kultura, která ve Francii předchází magdalénien) (Nerudová 2018, Svoboda 2009, 2014). K výrobě nástrojů využívali magdalénští lovci vedle pazourku, rohovců, jaspisů a dalších anorganických surovin, mnohem více kostí a parohů jako materiálu na výrobu nástrojů a zbraní (Nerudová 2018, Svoboda 2009, 2014). V jejich nástrojovém vybavení se objevují modulární nástroje a zbraně, typické byly například harpuny s kostěnými hroty a vrhače oštěpů. Charakteristickým rysem magdalénců je výtvarné umění, například skalní malby (Svoboda 2009, 2014). I když dnes známe skalní malby i z období aurignacienu a gravetienu, z Pyrenejí, Francie a Uralu, tento druh umění se výrazně rozvíjí především v období po posledním glaciálním maximu (Maier 2023, Svoboda 2009, 2014).

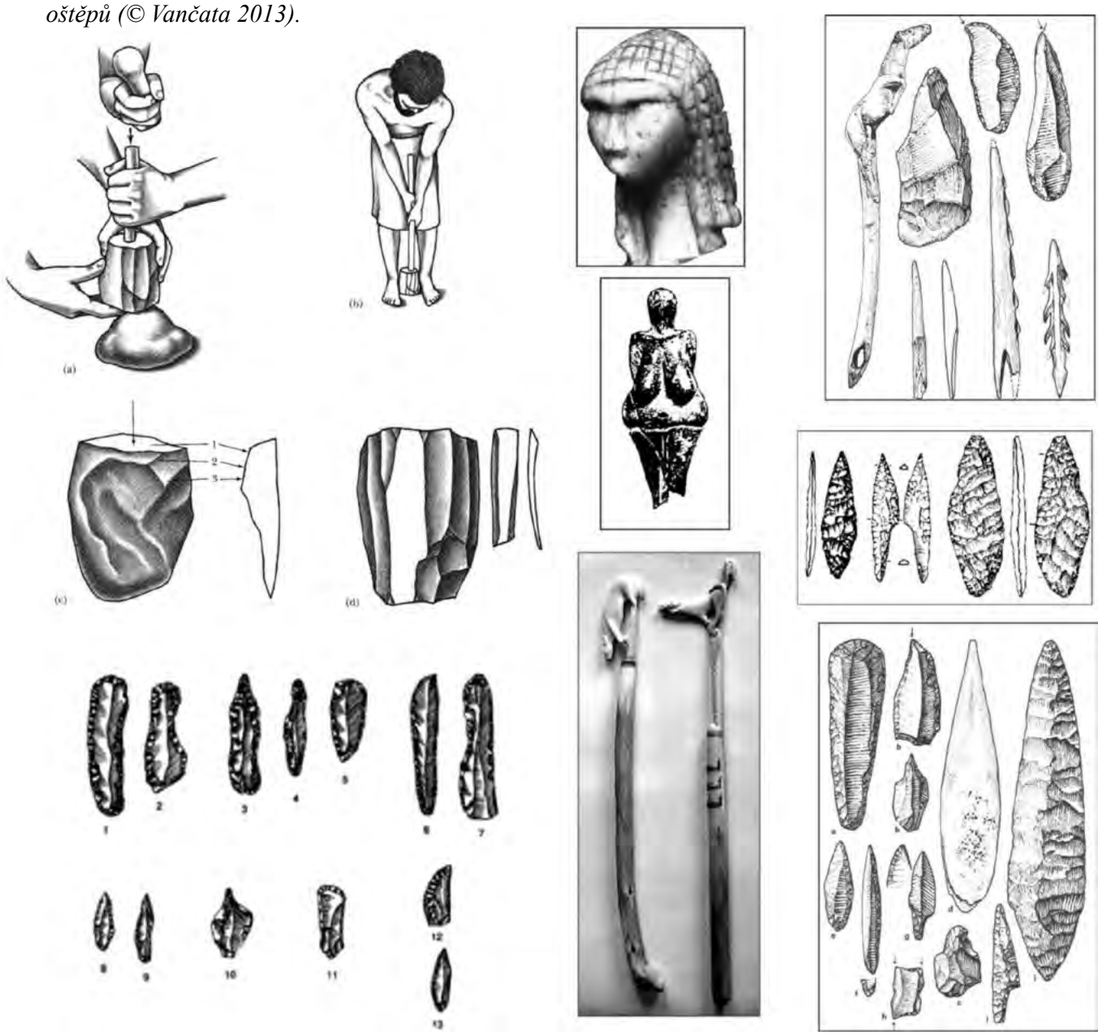
Tabulka 19 - Nejvýznamnější magdalénské a epipaleolitické lokality.

Naleziště	**Absolutní datování**	**Země**	Kultura
Troisieme Caverne, Goyer Cave	15,0	Belgie	???
Jeskyně Kůlna	15,5	Česko	??
Saint Germain-la-Riviere +	19,5	Francie	Magdalenien
Grotte du Placard+	19,5	Francie	Epigravetien
Laugerie-Basse+	19,0	Francie	Epigravetien
La Marche	18,0	Francie	Magdalenien
La Grande Grotte de Tournal a Bize	16,5	Francie	Magdalenien
Duruthy/Sordel'Abbaye	16,5	Francie	Magdalenien
Isturitz+	15,5	Francie	Magdalenien
Les Peyregues+	15,0	Francie	Magdalenien
La Madeleine+	15,0	Francie	Azilian
Le Peyrat (Saint Rabier)	13,4	Francie	Azilian
Rochereil Cave+	13,0	Francie	Magdalenien
Aven des Iboussieres	12,2	Francie	Azilian
Bruniquel +	12,0	Francie	Magdalenién
Cap Blanc	12,0	Francie	Magdalenién
Chancelade	12,0	Francie	Magdalenién
Laugerie Basse	12,0	Francie	Magdalenién
Los Azules	11,5	Francie	Azilian
Grotte des Enfants	11,5	Francie	Magdalenien
Parabita	10,0	Francie	Magdalenien
Farincourt	10,0	Francie	Magdalenien
Riparo di Romito	15,9	Itálie	Epigravetien (magdalenien?)
Grotta Vado all'Aranci	15,4	Itálie	Epigravetien (magdalenien?)
Riparo di Tagliente	15,3	Itálie	Epigravetien (magdalenien?)
Grotta Addaura Caprara	14,9	Itálie	Magdalénien
Grotta di San Teodoro	14,5	Itálie	Epigravetien (magdalenien?)
Arene Candide+	13,6	Itálie	Epigravetien (magdalenien?)
Grota Maritza	13,5	Itálie	Epigravetien (magdalenien?)
Roc de Cave	13,2	Itálie	Magdalenién
Grotta Polesini	12,9	Itálie	Epipaleolit
Grotta Romanelli	12,6	Itálie	Epigravetien (magdalenien?)
Riparo di Villabruna	12,1	Itálie	Epigravetien (magdalenien?)
Continenza	10,2	Itálie	Magdalenien
Grotta dei Fanciulli	13	Itálie	epigravetien (magdalenien?)
Dobritz+	15,5	Německo	Magdalenien
Brillenhohle+	15,0	Německo	Magdalenien
Hohle Fels+	15,0	Německo	Magdalenien
Bonn – Oberkassel++	14,2	Německo	Magdalenien
Neuwied-Irlich+	14,1	Německo	Magdalenien
Wikyzyce+	15,0	Polsko	Magdalenien
Maszycka Cave+	18,0	Polsko	Magdalenien
Galeria da Cisterna+	13,0	Portugalsko	Magdalenien
Moča	13,0	Slovakia	Magdalenien
El Castillo Cave+	18,5	Španělsko	Magdalenien
Santa Catalina+	14,0	Španělsko	Magdalenien
Veryier	10,2	Švýcarsko	Magdalenien
Gough's Cave+	14,7	UK	Magdalenien
Sun Hole	13,0	UK	Magdalenien

Mezi nejdůležitější naleziště patří anglický **Gough's Cave**, kde je prokazatelný kanibalismus a rituální modifikace lebek (Bello et al. 2011, 2017), dále pak francouzské lokality **Grotte du Placard** – (epigravetién – 19,5 tisíc let) **Le Madelaine** (dítě a dospělý –14–16 tisíc let), a dětský dvojhrob **Grotte des Enfants** (Grotta dei Fanciulli) starý více jak 11 tisíc let, a také 12 tisíc let starý pohřeb ženy z **Cap Blank**. Významná jsou i italská naleziště **Arene Candide** (Pettit et al. 2003, Sparacello et al. 2021) s velmi dekorativní pohřbem dospělého jedince „Prince" a dítěte (celkem pohřby asi 20 jedinců) starý asi 11,5 tisíce let, **Grotta di San Teodoro** (4 muži a jedna žena – 12,5 tisíc let) a pět epipaleolitických hrobů a dva dvojhroby z **Riparo di Romito** starých zhruba 14 tisíc let (March, Bello 2023). Velmi důležitá je 18 tisíc let stará polská lokalita **Maszycka Cave**, jejíž výzkum poskytl v posledních letech řadu nových důležitých poznatků (Marginedas et al. 2025).

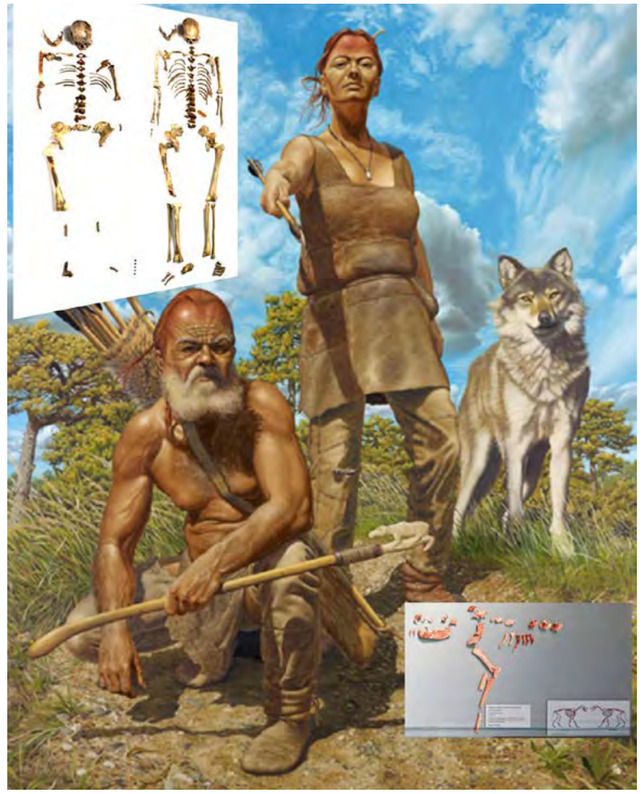
▸ *Obr. 66 -Technologie výroby čepelové industrie (vlevo nahoře) – čepele mohly být odlupovány buď perkusně, dobře mířenými údery za pomoci specializovaných nástrojů, nebo tlakem na připravené jádro. Konkrétně jde o tlakové sbíjení ze závěru paleolitu a mezolitu. Pro vlastní magdalénien bylo typické sbíjení specifickým způsobem předchystaných jader. Je zřejmé, že čepelová industrie byla velmi efektivní, ale technologie vyžadovala dokonalou znalost materiálu i technologie výroby, tedy poměrně dlouhou periodu učení se a předávání zkušeností ve výrobě takových nástrojů (© Vančata 2013) Porovnání čepelových industrií (vlevo dole) neandertálců (chatelperonian – 8, 9, 11– 13) a nejstarší čepelové industrie anatomicky moderního člověka v Evropě (aurignacien – 1–7, 10), které ukazuje velmi podobnou technologii výroby*

i charakter používaných kamenných nástrojů u obou lidských forem (© Vančata 2013). Vlevo: Typické nástroje gravetské industrie (nahoře) z období 30–20 tisíc let, západoevropské solutrénské industrie (cca 18 tisíc let – střed), magdalénské industrie (17–11 tisíc let – dole), která často využívala jako materiál nejen kameny, ale i kosti a dřevo a typické kompozitní nástroje jako byla harpuna na lov sobů (kostěná harpuna – dřevěné ratiště) (archiv autora). Kulturní artefakty (střed shora): Hlavička ženy z Brassempou – Francie (řezaná z mamutoviny), Věstonická Venuše (keramika), rekonstrukce magdalénských vrhačů oštěpů (© Vančata 2013).

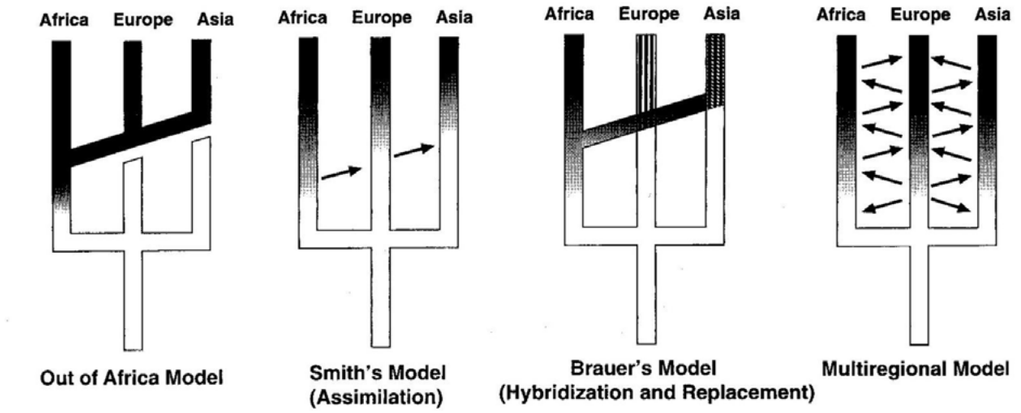


Pro toto období je zvláště důležitý dvojhrob z německého **Oberkasselu** (14,2 tisíc let), který poskytl řadu důležitých údajů morfologických, archeologických i paleogenetických (Callaway 2023, Janssens et al. 2017, Orlando 2023, Poth et al. 2023). Této nález umožňuje výzkum celé řady vlastností skeletu magdalénských lovců jako je proporcionalita i velikost jejich mozku (Neubauer et al. 2018, Piontek, Vančata 2012) Důležitý je i doklad o domestikaci psa pohřbeného spolu s lidskými ostatky (Henke et al. 2006. Janssens et al. 2017, Obr. 66).

Velmi důležité je magdalénské umění jako skalní malby a kostěné artefakty (Maier 2015, Svoboda 2009, 2014). Representativní soubor artefaktů pochází například z moravské jeskyně Pekárna (stáří 13 tisíc let) (Svoboda 2009, 2014). Z lokalit, kde jsou významné skalní malby je třeba zmínit nádherný soubor maleb z jeskyně Altamira starý téměř 17 tisíc let. Za zmínku stojí i malby z jeskyní Lascaux (20 tisíc let), Trois-Frères (13 tisíc let) a Le Cap Blanc (15 tisíc let).



Obr. 67 – Magdalénské naleziště Oberkassel – kostry staršího muže a mladé ženy, kostra s nimi pohřbeného psa a rekonstrukce prostředí a chování magdalénských lovců z Oberkasselu (archiv autora).



Obr. 68 - Schéma základních teorií o původu anatomicky moderního člověka (zleva): teorie vytěsnění, teorie asimilační, teorie afrického původu a teorie multiregionální. První tři teorie jsou monocentrické (původ lidstva v Africe), poslední teorie, multiregionální (zcela vpravo), uvažuje o částečně autonomním, regionálně specifickém vývoji jednotlivých lidských skupin. Multiregionální teorie není však v žádném případě polycentrická, protože principiálně vylučuje izolovaný vývoj lidských skupin v jednotlivých regionech. Z dnešního hlediska jsou všechny tyto teorie simplifikující, protože ani jedna z teorií není v dobré shodě s moderními poznatky paleogenetiky, které prokazují častou hybridizaci mezi anatomicky moderním člověkem a neandertálci a denisovany od 350 do 40 tisíc let (© Vančata 2013).

Evoluční trendy na přechodu od svrchního pleistocénu a holocénu a vznik zemědělsko-pasteveckých neolitických populací

V průběhu svrchního paleolitu (Obr. 68) došlo ještě k některým změnám v biologických charakteristikách svrchně paleolitického a epipaleolitického člověka, a tak moderní lidské populace s novým využitím technologií změněnými ekologickými parametry se objevují až na počátku mladší doby kamenné v období od 12 do 5 tisíc let.

Ve formování epipaleolitických, mezolitických a raně neolitických lidských populací hrály zásadní roli tři geologická období: 1) Preboreál (10 300-8700 BP), 2) Boreál (8700-8000 BP) a 3) Atlantik (8000-5000 BP) (Jochim 2011).

Během preboreálu teploty dosáhly současné úrovně, ale s výraznými sezónními výkyvy. Vegetaci tvořily hlavně břízy a borovice, ale vyskytoval se i dub, jilm a lípa nebo líska. V boreálu, který byl teplejší, ale sušší, se postupně zvyšoval podíl listnatých dřevin. Během Atlantiku se dále oteplovalo a zvyšovaly se srážky, a rozvíjely se smíšené dubové lesy, ve kterém byly hojně zastoupeny i jilmy a lípy, a to dříve a větší míře v jižní Evropě (Jochim 2011, Milisauskas 2011). Borovice se vyskytovaly ve vyšších polohách a sušších oblastech.

Ve velké části jižní Evropy se podobně rozšířil smíšený dubový les, k čemuž obvykle došlo podstatně dříve, než došlo k analogické změně ekosystémů v severních oblastech Evropy. Na jihu Itálie existovaly i otevřené travnaté plochy. Ve východních oblastech střední Evropy se běžně vyskytoval smrk a v kontinentálních oblastech na sever od Černého moře byly běžně i otevřené travnaté plochy.

Na severu a severovýchodě tvořily hlavní součást vegetace smíšené lesy jehličnanů a listnáčů. V průběhu období Atlantiku se do Evropy dostávají první raně zemědělské populace (Jochim 2011, Milisauskas 2011).

Charakteristické jsou také mnohé morfologické změny, jak je můžeme pozorovat na skeletech nalezených v tomto období (Piontek, Vančata 2012, Vančata et al. 2014, Vančata, Charvátová 2003). Lebka se stala gracilnější, zejména v čelních a týlních partiích (Pinhasi, von Cramon-Taubadel 2012. Pinhasi et al. 2005), u obou pohlaví se zmenšuje postava, muži se stali robustnější a ženy drobnější (Piontek, Vančata 2012, Vančata et al. 2014).

Tento proces započal podle všeho již mnohem dříve než v neolitu, a to po skončení posledního glaciálu před 18 tisíci lety v magdalénském období a skončil až v průběhu neolitu. V této době také začínají v evoluci člověka převažovat aspekty biosociální a sociokulturní evoluce. Začíná formování prvních lidských etnických skupin, které se pak díky migracím a na konci pleistocénu a ve starším holocénu geograficky přemísťovaly a v některých regionech, například v Evropě, se také mísily.

Z tohoto hlediska má velký význam analýza natufienského období na Blízkém východě a období epipaleolitu a mezolitu v Evropě, které představují jakési přechodné období mezi pozdní lovecko-sběračskou fází evoluce člověka a první fází etapy raného zemědělství a migracemi neolitických zemědělců z původních domestikačních center na Balkáně a Blízkém východě (Bar-Yosef 1998, Bar-Yosef, Valla 1990).

Jednou ze důležitých příčin post-paleolitické evoluce anatomicky moderního člověka jsou změny v základních ekologických parametrech lidských populací. Bylo to například zmenšení teritoria a menší mobilita post-paleolitických populací oproti populacím magdalénským a změna potravní strategie směrem k orientaci na relativně pestré lokální potravní zdroje, včetně rybolovu, a na protodomestikaci a počínající domestikaci rostlin i živočichů (Bar-Yosef 1998, Pinhasi, von Cramon-Taubadel 2012. Pinhasi et al. 2005).

Postupně vznikají endogamních society s převažujícími extenzivními formami reprodukce spojenými s vyšší natalitou i mortalitou. Rozvíjí se pravidelná výroba kompozitních a modulárních nástrojů, keramiky a tkanin, které se mohly uplatňovat také při získávání a uskladňování potravy.

Pozdní lovci sběrači – mezolit, natufienská kultura a další

V tomto evolučním procesu se často, a to dosti nešťastně, zdůrazňuje takzvaná mezolitická fáze evoluce člověka. Všechny moderní archeologické i paleoantropologické analýzy však přesvědčivě prokázaly, že mezolitické populace *sensu stricto* se vyskytovaly jen v některých regionech Evropy, zejména v Evropě severní a západní, v ostatních evropských regionech se objevují sporadicky (Jochim 2011). Rozhodně se nejedná nějakou o přechodovou fázi mezi lovci a sběrači a ranými zemědělci, ale o specializované lovecko-sběračské populace, které se v Evropě adaptovali na nové klimatické podmínky. Mohli poměrně dlouho přežívat především díky velmi výhodným ekologickým podmínkám v určitých regionech v raném holocénu Evropy, například v severním Polsku a Rusku, Dánsku a Skandinávii (Tab. 20).

Mnozí soudí, že mezolitické populace jsou jakýmsi evolučním ekvivalentem natufienského populací v mediteránní oblasti Blízkého východu a severní Afriky (Jochim 2011, Price, Bar-Josef 2011). Evropský mesolit můžeme rozdělit do dvou fází – raný mezolit (10 300 let – cca 8000 let) a pozdní mezolit (8 000 – 6500 let), přičemž v pozdním mesolitu se populace omezují především na oblasti severní Evropy.

Postava byla výškou i hmotností srovnatelná s pozdně paleolitickými lovci, a „mezolitičtí lidé“ byli vyšší než příchozí raně zemědělské populace (Piontek, Vančata 2012). Byli lovci a sběrači, kteří zřejmě využívali psy. Vyráběli mikrolitické kompozitní nástroje, podle lokálních podmínek se lišili kulturou, způsobem života i velikostí postavy. Lovili v případě vhodných podmínek také ryby a plody moře (Jochim 2011).

Pro tuto fázi jsou typická mnohem větší a často i representativnější pohřebiště, než tomu bylo u magdalénských lovců (Jochim 2011). Nejvýznamnější mezolitická naleziště jsou velmi často v blízkosti moře nebo větších vodních toků, a to zejména v severní Evropě (Jochim 2011, Tab. 20).

Tabulka 20 – Nejdůležitější mezolitické lokality v Evropě.

Lokalita	Stát	Stáří	Stáří průměr
Svaerdborg	Dánsko	12500	12500
Bedburg-Königshoven	Německo	11600	11600
Shigir Idol	Rusko	11500	11500
Kamenice River Canyon, raný mesolit	Česko	11300	11300
Městec/Ostrov	Česko	11200	11200
Newbury	Anglie	11000	11000
Vedbaek-Boggebakken	Dánsko	11000	11000
Pulli settlement	Estonsko	11000	11000
Nenauhof Nord II	Německo	11000–10500	10800
Star Carr	Anglie	10700	10700
Prejlerup	Dánsko	10500	10500
Franchthi cave	Řecko	10500	10500
Cramond	Skotsko	10500	10500
Margaux	Belgie	10600–10000	10300
Aveline's Hole – Somerset	Anglie	10000	10000
Moita do Sebastiao	Portugalsko	10200–9200	9800
Kams	Švédsko	9800	9800
Kamenice River Canyon, střední mesolit	Česko	9700	9700
Cabeco da Amoreira	Portugalsko	10000–9200	9700
Cabeco da Arruda	Portugalsko	9800–9600	9700
Hoëdic	Francie	9200	9200
Uzzo	Itálie	10800–9600	9200
Zvejnieki	Litva	9200	9200
Hohen Viecheln	Německo	9700–8600	9200
Howick house	Anglie	9000	9000
Remouchamps	Belgie	9000	9000
Mount Sandel	Irsko	9000	9000
Mount Sandel	Irsko	9000	9000
Lepenski Vir	Srbsko	9000	9000
Dourgne	Francie	9500–8000	8800
Téviec	Francie	8600	8600
Mannlefelsen	Německo	8600	8600
Holmegaard V	Dánsko	8500	8500

Grosse Ofnet	Německo	8500	8500
Châteauneuf	Francie	8300	8300
Skateholm	Švédsko	9000–7500	8300
Loshult	Švédsko	9000–7500	8300
Dabki	Polsko	8200	8200
Oleneostrovski Mogilnik	Rusko	8200	8200
Montclus	Francie	8000	8000
Swifterbant culture	Nizozemí	7600	7600
Vaenget Nord	Dánsko	7500	7500
Ertebølle – Tybrind Vig	Dánsko	7400	7400
Stroby Egede	Dánsko	7400	7400
Dejro	Dánsko	7000	7000

Od konce pleistocénu, dochází totiž k určité dirversifikaci. V Evropě ještě dožívají pozdně paleolitické populace a objevují se mezolitci, na Blízkém východě je vývoj jiný, vznikají totiž zárodky zemědělství.

Ve stejné době, tedy na přelomu pleistocénu a holocénu docházelo k významným evolučním změnám právě v oblasti mediteránní. Po krátkém období epipaleolitu se objevují populace s potravní strategií, v níž se existují vedle lovecko-sběračských prvků také určité náznaky prvního zemědělství, například protodomestikace (Jochim 2011, Milisauskas 2011). Jsou to například již zmíněné populace s natufienskou kulturou z Blízkého východu a severní Afriky (Price, Bar-Josef 2011). Typická je velká variabilita v potravní strategii těchto populací, některé mají v podstatě lovecko-sběračskou strategii, jiné pak rozvíjejí poměrně intenzivně protodomestikaci.

Natufienská kultura byla specifická epipaleolitická kultura mediteránu – typická pro Blízký východ, ale podle všeho také pro severní Afriku (Bar-Yosef 1998, Bar-Yosef, Valla 1990). Počátek byl okolo 12000 let – konec asi 9000 let.

Byli to, podobně jako evropské mezolitické populace, lovci a sběrači. Nebyli však výrazně závislí na vodě, lovili především gazely, ale také tury, divoká prasata a jeleny a osly. Není vyloučena ani protodomestikace nebo i domestikace některých savců a rostlin – zeleniny a obilnin. Na počátku holocénu se objevují v jižním Turecku kamenná města jejichž význam není jasný. Předpokládá se, že jedním z faktorů přechodu k zemědělství v Evropě a mediteránní oblasti byly klimatické změny v pozdním Dryasu – 11 až 9 tisíc let.

Po tomto relativně krátkém „přechodném“ období se objevují na Blízkém Východě, zejména na území dnešního Turecka a Iráku, první zemědělské populace. Zemědělství se objevuje v tomto regionu mnohem dříve než v Evropě, a to asi ve stejné době kdy se v Evropě existuje mezolit tedy minimálně před 10 000 lety (Milisauskas 2011). První neolitičtí zemědělci, lidé s lineární keramikou, osídlují ostrůvkovitě Evropu asi před 7 až 8 tisíci lety a žili zde, podle současných názorů, po jistou dobu společně s lovecko-sběračskými populacemi (Bogucki 1999, Kruk, Milisauskas 1999, Milisauskas 2011).

Neolit a jeho vznik

Předpokládá se, že jedním z faktorů přechodu k zemědělství byly klimatické změny v pozdním Dryasu – 11 až 9 tisíc let.

Pro poznání vzniku a evoluce neolitických kultur v mediteránní oblasti a v Evropě je zásadní jedno z prvních měst na Blízkém východě, Çatal Hüyük v Turecku (Hodder 2014, Shillito et al. 2011), jehož existence se datuje od 9100 do 7950 let (Renfrew 2006, Shukurov et al. 2014).

Město tvořily obytné domy postavené z vepřovic. Mnoho z těchto domů mělo stěny bohatě vyzdobeno nástěnnými malbami.

Předpokládá se, že ve městě mohlo žít 5000-10 000 obyvatel. Díky své velikosti je považováno za jedno z nejstarších měst na světě. Jednalo se o neolitické zemědělce s egalitářskou sociální strukturou. Způsob života dokládají například nálezy různých druhů obilnin a doklady o chovu domestikovaných ovcí a skotu. Také zpracovávali mléko, vyráběli keramiku a obsidiánové nástroje.

Zdá se, že změny životních podmínek předznamenaly vývoj, ke kterému došlo po tisíciletích po opuštění neolitického Çatal Höyüku, včetně zdravotních problémů, základních adaptivních vzorců, fyzické aktivity a vznikajícího sociálního chování zahrnujícího mezilidské násilí (Hodder 2014).

A právě z mediteránní oblasti, přesněji řečeno z oblasti Balkánu (Gangal et al. 2014) začaly první migrace neolitických populací do Evropy.

O příčinách vzniku a charakteru raného zemědělství v Evropě, tedy o období neolitu se vedou mezi odborníky rozsáhlé diskuse (Bogucki 1999, Kruk, Milisauskas 1999, Milisauskas 2011).

Jedni badatelé tvrdí, že hlavní příčinou objevení se neolitu v Evropě byly migrační vlny raných zemědělců z různých oblastí jižní Evropy, nebo dokonce z Blízkého Východu (Milisauskas 2011, Price, Bar-Josef 2011). Jiní tvrdí, že vznik raného zemědělství v Evropě mohl být v některých regionech v průběhu neolitu ovlivněn spíše importem „know-how“ a technologie, který potom přejímaly místní nebo geneticky smíšené populace (Parkinson et al. 2023).

Ekologické podmínky v některých obdobích raného holocénu Evropy, a to platí právě pro dobu příchodu prvních neolitických populací, byly neobyčejně příznivé jak pro lovce a sběrače, tak pro rané zemědělce. Předpokládáme, že v centrální Evropě byly až o 70 % vyšší srážky, o několik stupňů vyšší průměrná roční teplota a poměrně mírné zimy (Kruk, Milisauskas 1999, Milisauskas 2011).

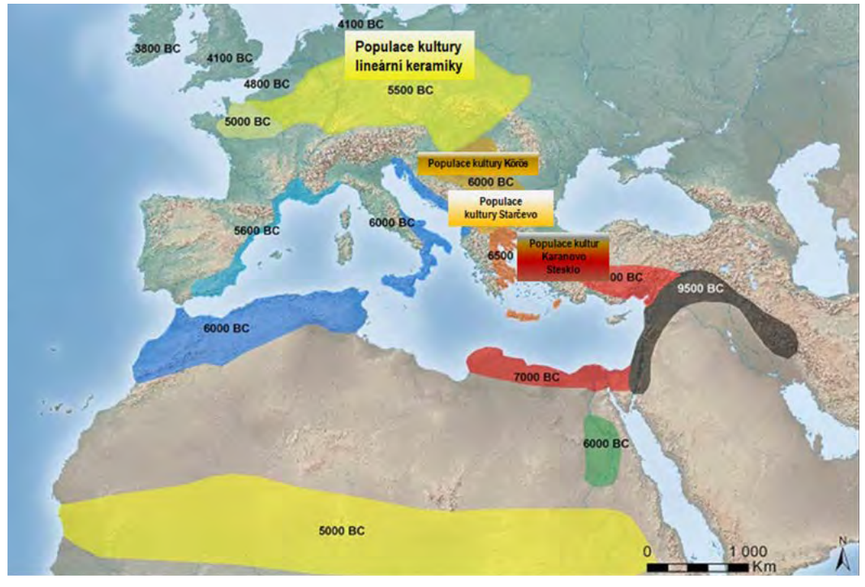
To by vysvětlovalo i některé specifické rysy ekologie prvních evropských zemědělců, totiž kombinaci pěstování jedno a dvouletých plodin a zeleniny a sběru divoce rostoucích rostlin.

U některých neolitických populací se tato adaptivní strategie spojila s poměrně významnými prvky pastevectví a příležitostného lovu. Důležitou roli hrála i vysoká bonita a kvalita půdy, která se, podle některých názorů (Kruk, Milisauskas 1999) neměnila po několik set let (Kruk, Milisauskas 1999).

Rozvoj neolitu v Evropě

Podle současných dokladů pocházejí nejstarší zemědělci, kteří kolonizovali Evropu z východního Balkánu a přilehlých oblastí. V Evropě měl neolit 3 základní fáze (Kruk, Milisauskas 1999, Milisauskas 2011 a):

1. Starší neolit (8000-6500 let, Obr. 69) - Nejstarší evropskou neolitickou kulturou jsou populace kultury **Starčevo** (Balkán a panonská oblast). Lid kultury **Körös** pak v této oblasti navazoval na populace kultury **Starčevo**. Potom v Evropě začaly převládat populace lidu kultury lineární keramiky (**LBK - Tab. 21**), která dominovala v oblasti kontinentální Evropy, zejména střední a západní. Jednalo se o typické starobylé zemědělské populace (Piontek, Vančata 2012), které kombinovaly pěstování obilí v ekologicky vhodných oblastech spolu s chovem dobytka. V oblasti střední a západní Evropy existují vedle sebe původní „mezolitické“ a příchozí neolitické populace. V severních částech Balkánu (Bulharsko) převládal v té době lid kultury **Karanovo** a v Řecku pak kultury **Sesklo**. V mediteránní oblasti i dalších pobřežních oblastech často koexistovaly „mezolitické“ lovecko-sběračské a ranně neolitické populace například lidé **kultury lineární keramiky** (Milisauskas 2011 b).



Obr. 69 – Mapka evropských ranně neolitických populací od 8500 do 6000 let (archiv autora).

2. Střední neolit (6500-5200 BC, Obr. 70) - v období středního neolitu dochází k ústupu klasického raně neolitického zemědělství, tak jak jej známe u populací lineární kultury, a podle všeho se mísí původní obyvatelé a migranti. Ve střední a západní Evropě jsou typické jsou zemědělské kultury **Rössen** a **Lengyelská kultura (Tab. 21)**, na které pak navazují populace **Kultury nálevkovitých pohárů** (FBC, TRB).

Velice zajímavé jsou kultury ze severovýchodní části Evropy, které můžeme shrnout jako kultury „lesního neolitu“, které stářím zhruba odpovídají lengyelské kultuře ve střední Evropě. Příkladem jsou východobaltské populace kultury **Narva** a **Nemen**. Lidé z kultury **Narva** lovili zvěř, sbírali rostliny a lovili i ryby (Kriiska 2000; Zagorska 2000; Rimantiene 2005). Lidé žijící v blízkosti Baltského moře pak hojně využívali mořské zdroje, pravidelně lovili mořské savce zejména tuleně. Neolitičtí lidé z východobaltské oblasti měli často stálá sídla. Několik obdélníkových staveb tvořila menší osady. Typické pro ně je rybářské vybavení, jako jsou sítě, plováky z borové kůry, jezy, vesla a kánoe.

Z tohoto období pochází množství megalitických staveb (např. Stonehenge), které se nalézají především na Britských ostrovech a v západní Evropě, nejsou však výjimkou ani v Evropě jižní (Kruk, Milisauskas 2011).

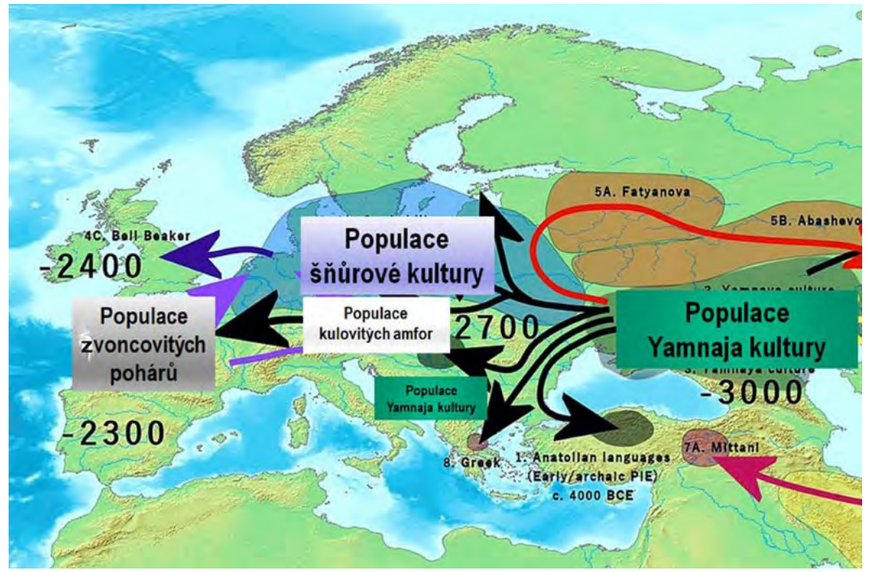
Důležitým mezníkem je nález jedince z pomezí italských a rakouských Alp, který je populárně nazývám “Iceman” nebo častěji “Ötzi”. Nález, který je stále intenzivně zkoumán, nám poskytl velké množství znalostí o biologii a genetice tehdejších neolitických populací, o možných migračních dráhách přes Alpy, ale také o oblečení a způsobu života těchto populací. Ötzi byl poměrně malý a robustně stavěný, měl některá útočná zranění, na něž pravděpodobně zemřel. Měl netradiční, ale velmi sofistikovanou a efektivní obuv, která mu umožňovala pohyb v horském zasněženém prostředí (Kruk, Milisauskas 2011 a).



Obr. 70 - Mapka evropských středně neolitických populací od 6500 do 5200 let (archiv autora).

Pro pozdní střední neolit a zejména pak pro mladší neolit a eneolit bylo typické zpracování kovů a výroba měděných nástrojů a zbraní, rozvíjející se obchod a doprava, která byla typická výrobou a používáním kolových vozů a potahů. Ty se však nejvíce rozšířili u mladších neolitických kultur jako byli lidé kultury nálevkovitých pohárů (Kruk, Milisauskas 2011 a, b).

3. Mladší neolit (5200-4100 BC, Obr. 71) – Začíná převládat pastevecké hospodářství s hortikulturálním zemědělstvím (tj. přednostní pěstování jedno a dvouletých rostlin, zeleniny atd.). Pro mladší neolit jsou typické lokální konflikty a zdá se, že způsob života populací v mladším neolitu byl velmi dobře slučitelný se zvýšenými válečnými aktivitami (Kruk, Milisauskas 2011 a, b).



Obr. 71 - Mapka evropských pozdně neolitických a epineolitických populací od 5200 do 4100 let (archiv autora). Genom Yamnaja má nejvyšší podíl, až 75 %, u populací kultury šňůrové, u ostatních evropských neolitických populací je podíl Yamnaja genomu mezi 40–15 % (archiv autora).

Pro všechny známé populace z tohoto období byly typické tzv. dlouhé domy. Lidé **Kultury nálevkovitých pohárů** (Funnel beaker), kultury **Baden** a **Funnel beaker FBC-Baden**, patří mezi nejstarší populace mladšího neolitu; obývali před 4000-3500 lety především střední a severní Evropu. Lidé **Kultury kulovitých amfor** (**GAC**) obývali ostrůvkovitě celou Evropu od 4800–4300 let. Pro západní Evropu a Anglii byly typické a velmi rozšířené populace lidí s **Kulturou zvoncovitých pohárů** (**Bell beaker** – BBC **– Tab. 21**). Nejčastější výskyt populací reprezentující tuto kultury je na Britských ostrovech a v jihozápadní Evropě (Kruk, Milisauskas 2011 a, b).

Lidé **Kultury se šňůrovou keramikou** (**CWC – Tab. 21**) obývali v období od 4900–4300 prakticky celou Evropu. Typickým znakem těchto lidí byla specifická keramika zdobená otiskem šňůr, chov dobytka, stavění typických „dlouhých“ domů a předměty sloužící k boji, například válečné sekery.

Současné výzkumy lidí kultury **Yamnaja** (Anthony 2023, Garba et al. 2024, Haak et al. 2015, Juras et al. 2018, Stoneking et al. 2023), kteří žili ve východní a jihovýchodní Evropě vedle populací lidu kultury se šňůrovou keramikou, mají zásadní význam pro pochopení biologie a genetiky neolitických populací střední, západní a jižní Evropy.

Pro **Yamnaja** kulturu byl typický nomádský nebo polonomádský způsob života a charakteristické obdélníkové hroby v kurhanech. Vyráběli a používali také měděné nástroje a zbraně (Anthony 2023). Genetické studie prokazují zásadní důležitost kontaktů **Yamnaya** populací s neolitickými populacemi v Evropě, ale i západní Asii, zásadním způsobem ovlivnily genom těchto populací (Garba et al. 2024, Haak et al. 2015, Stoneking et al. 2023).

Výrazný je genotyp původních obyvatel (vyšší a méně sexuálně dimorfičtí - Tab. 18) s gradientem od východu kde je méně původních genů a velký vliv Yamnaja genomu až na samý západ Evropy kde spíše převládá tzv. mezolitický (spíše paleolitický) genotyp. Stavba těla i genetický profil je velmi podobný i u lidí tzv. doby bronzové, například representantů typicky středoevropské **Únětické kultury**.

Podle současných výzkumů měli podíl genomu **Yamnaja** nejvyšší populace kultury šňůrové, až 75 % u ostatních evropských neolitických populací to bylo mezi 40–15 procenty (Allentoft et al. 2024, Haak et al. 2015, Jones et al. 2015, Juras et al. 2018, Mathieson et al. 2015, Reich 2018, Stoneking et al. 2023).

Paralelně biologickým, ekologickým a genetickým vymezením jednotlivých fází neolitu archeologové stanovili nezávisle dvě definice neolitu, a to čistě na archeologických datech.

Je to **koncept eneolitu** (například – Neústupný-ed. 2008), tedy všech fází neolitu následujících po nejstarším neolitu (tzn. Populací lidu lineární kultury) a **doby měděné** (copper age – chalkolit) založená čistě na rozvoji metalurgie mědi a používání měděných nástrojů (Radivojević et al. 2010, 2021), která trvala podle nejobecnějších definic od 7000 do 3000 let, tedy téměř celý neolit.

Podle archeologů (podle Neústupný-eds. 2008 a další) lze eneolit rozdělit na:

1. časný eneolit (4300/4200–3700 př. n. l.), kam patří kultura lengyelská, münchshöfenská, schussenriedská, jordanovská skupina a michelsberská kultura.
2. starší eneolit (3700–3350 př. n. l.) zahrnuje kulturu nálevkovitých pohárů a stupeň Ia kultury bádenské.
3. Střední eneolit (3350–2900/2800 př. n. l.) pak tvoří bádenská kultura, řivnáčská kultura, bošácká skupina, kultura chamská, kultura kulovitých amfor.
4. mladší eneolit (2900/2800–2200 př. n. l.) je pak typický kulturou se šňůrovou keramikou a kulturou se zvoncovitými poháry. Končí dobou měděnou (chalkolit) a protoúnětickou kulturou.

Kromě poslední fáze, mladšího eneolitu, neodpovídají starší fáze eneolitu ani antropologickým, ekologicko-demografickým a ani genetickým studiím (Juras et al. 2018, Kruk, Milisauskas 2011 a, b, Milisauskas 2001, Piontek, Vančata 2012, Stoneking et al. 2023). Tato koncepce vůbec nebere v úvahu takové faktory jako je kulturní transfer a možnou výměnu technologií a jejich využití v určitých ekologických podmínkách (Gamble 1993, Milisauskas, Kruk 1999, Milisauskas, Kruk 2011, Milisauskas 2011 b, Piontek, Vančata 2012, Stoneking et al. 2023)

Koncepce charakterizování neolitu jako doby měděné (copper age - chalkolitická fáze) na základě rozvoje metalurgie mědi a jejího využívání, jako je výroba a používání měděných nástrojů, má zásadní problém v tom, že v podstatě jen konstatuje, že u některých populací v určitých regionech je využívána určitá technologie a stejně jako v koncepci eneolitu nejsou brány v úvahu kulturní transfer a možnou výměnu technologií a jejich využití v určitých ekologických podmínkách (Gamble 1993, Milisauskas, Kruk 1999). Navíc rozvoj metalurgií je často zkoumán především v určitých typických regionech jako je například Balkán (Radivojević et al. 2010, 2021).

Ani koncept **eneolitu,** a ani koncept **fáze doby měděné (chalkolitická fáze)** vývoje neolitických populací v holocénu, nepřináší žádný zásadní pokrok ve výzkumu života neolitických populací v ranném a středním holocénu.

Mimo jiné ani jedna z koncepcí nebere důsledně v úvahu změny v klimatických podmínkách, které samozřejmě významně ovlivňovaly způsob života i charakter zemědělství neolitických populací v dané periodě holocénu v jednotlivých regionech Evropy a mediteránní oblasti, které se zjevně značně lišily.

Existovaly určité rozdíly ve stavbě těla jednotlivých populací a kultur (Tab. 21). Je evidentní, že stavba a velikost těla se v jednotlivých fázích neolitu jasně odlišuje (Piontek, Vančata 2012), což odpovídá i rozdílech v genetice jednotlivých zkoumaných populacích. Z tabulky je však také zřejmé, že existovaly rozdíly jak mezi populacemi staršího neolitu (Piontek, Marciniak 1980) tak i mezi populacemi nejmladšího neolitu, kde je také velmi významná variabilita ve způsobu života i prostřední, ve kterém jednotlivé populace žily (Kruk, Milisauskas 2011 a, b).

Evropské populace se geneticky konstituují ze tří základních „genomů“ (Allentoft et al. 2024, Haak et al. 2015, Jones et al. 2015, Juras et al. 2018, Krause, Trappe 2021, 2022, Mathieson et al. 2015, Reich 2018, Stoneking et al. 2023):

1. Genomu starobylého – genom vznikající v průběhu svrchního paleolitu – z gravetských a magdalénských populací a, možná, genomu populací mezolitických, které nebyly autochtonní;
2. Genomu prvních zemědělců – migrantů – z oblasti Blízkého východu a Balkánu;
3. Genomu lidí z jihovýchodně evropských plání, zejména Yamnaya populací, který se u pozdně neolitických a eneolitických populací velmi výrazně projevuje.

Není vyloučen ani vliv jiných východoevropských populací, tzv. severovýchodní migrační vlna, která ovšem mohla být genetickou variantou Yamnaya populací. Platí, že čím západnější populace v Evropě, tím více má „mezolitické krve“, tedy převládá v nich „starobylý“ genom.

Tabulka 21 – Velikost a stavba těla ranně, středně a pozdně neolitických populací ve střední Evropě

(Piontek, Vančata 2012, Vančata nepublikovaná data).

Skupina		Tělesná výška	Hmotnost	BMI	Rohrer	Femur	Tibie
LBPC Jena	Muži	166,3	66,2	23,39672	1,397709	445,8	364,7
	Ženy	152,4	51,8	21,77870	1,425488	402,9	326,8
LBPC Vedrovice	Muži	164,4	60,3	22,28579	1,357690	437,9	360,0
	Ženy	152,9	49,6	21,20011	1,389511	402,6	312,0
LBPC Nitra	Muži	165,0	60,6	22,26828	1,352092	437,5	354,7
	Ženy	153,4	49,5	21,04835	1,374903	403,7	326,0
Lengyel culture	Muži	162,0	57,5	21,87983	1,352125	430,8	347,1
	Ženy	150,5	48,5	21,33983	1,419199	400,1	320,3
BBC Praha	Muži	169,0	67,4	22,56767	1,325636	454,7	384,9
	Ženy	158,9	56,0	21,72998	1,373223	420,4	356,7
CWC Zlota	Muži	168,6	61,3	21,57132	1,282592	448,0	374,1
	Ženy	155,6	50,8	20,98120	1,352007	409,5	339,0
CWC Jena	Muži	167,1	67,3	22,63803	1,342846	448,6	377,2
	Ženy	155,9	57,6	22,28547	1,428856	410,9	345,7
CWC Early	Muži	169,0	73,9	22,98361	1,331059	461,7	382,0
	Ženy	155,2	57,6	22,28288	1,442767	405,0	342,2

V každém případě se rané zemědělství jako nová adaptivní strategie velmi výrazně projevilo ve zřetelných změnách biologických vlastností tehdejších populací (Tab. 21). Raní zemědělci byli podstatně menší než lovci a sběrači, měli odlišné proporce těla a gracilnější skelet než například lidé s mezolitickou nebo natufienskou kulturou (Piontek, Vančata 2012. Vančata, Charvátová 2003, Vančata et al. 2014). Rovněž měli podstatně vyšší porodnost, ale také vyšší dětskou úmrtnost, i úmrtnost dospělých, ve srovnání s výše zmíněnými lidskými skupinami (Kruk, Milisauskas 1999, Milisauskas 2011, Kruk, Milisauskas 2011 a, b). Dá se odůvodněně předpokládat také urychlení ontogeneze a rychlejší pohlavní dozrávání, kratší dobu pro odstav kojenců a zkrácení doby mezi jednotlivými graviditami (Piontek, Vančata 2004, 2012).

Biologické a genetické změny, ke kterým podle všeho došlo při osvojení nové, zemědělské adaptivní strategie, se fixovaly působením přírodního výběru, a to prostřednictvím diferencované plodnosti (Bogucki 1999, Kruk, Milisauskas 1999, Piontek, Vančata 2004, 2012, Piontek, Marciniak 1990 b). Ženy, které porodily více plodných potomků postupně geneticky „vytěsňovaly“ ženy s menším množstvím potomků. Linie žen s předpoklady pro rození většího počtu dětí se staly pro muže atraktivnější, protože zabezpečovaly dlouhodobé přežití skupiny (Piontek, Marciniak 1990 b) i v extrémních podmínkách, jako jsou neúroda či epidemie, později i válečné konflikty. V tomto procesu mohla hrát podpůrnou roli i ideologie a náboženství, například předpokládaný kult bohyně matky (Gamble 1995, 2007). Matriarchální strukturu sociální organizace však nelze jednoznačně prokázat.

Raně zemědělské neolitické populace se svými biologickými parametry také významně lišily od populací, kde byl primárním ekologickým rysem chov domácích zvířat a pastevectví a vyšší mobilita populací (Bogucki 1999, Kruk, Milisauskas 1999, Piontek, Vančata 2012).

Tito raní zemědělci, kteří běžně obývali již před 8 000 lety například otevřenější ekosystémy východní Evropy, byli stavbou těla i způsobem života v mnohém velmi podobní původním mezolitickým obyvatelům Evropy (Jacobs 1993, Piontek, Vančata 2012, Vančata, Piontek 2016). Reprezentanti pasteveckých neolitických populací, například lid se šňůrovou keramikou, se ve střední Evropě objevují až o 3 000 let

později, než se žili v Evropě východní. Tyto populace mohly být i možní předchůdci populací **Yamnaja** (Milisauskas 2011, Kruk, Milisauskas 2011 a, b). Někteří archeologové hovoří o tomto období jako o tzv. neolitické krizi, podle všeho však šlo o přirozený vývoj, který odpovídal tehdejším ekologickým podmínkám střední a západní Evropy (Bogucki 1999, Kruk, Milisauskas 1999).

Současné studie navíc potvrzují, že charakter populace a reprodukce i typ ekonomie, včetně charakteristických rysů raného zemědělství, výrazně ovlivňovaly ekologické podmínky daného regionu. Navíc raní zemědělci zjevně preferovali pouze určité typy ekosystémů, jiným se zjevně vyhýbali (Bogucki 1999, Kruk, Milisauskas 1999, Milisauskas 2011, Milisauskas, Kruk 2011 a, b). Jaké byly konkrétní příčiny těchto procesů, se můžeme jen dohadovat. Nepochybně to byly příčiny ekologické, tedy vhodnost ekosystémů pro obdělávání půdy, ale mnozí archeologové uvažují i o možnosti konfliktů s původními obyvateli, lovecko-sběračskými populacemi (Bogucki 1999, Kruk, Milisauskas 1999).

Velmi zajímavé pak je, že se v Evropě poměrně brzo, a to již ve středním neolitu, objevují také skupiny neolitických zemědělců, které se specializovaly především na dopravu a obchod (Bogucki 1999, Kruk Milisauskas, 1999).

Některé raně zemědělské populace mezi sebou neměly mnoho přímých kontaktů a možná i to, že již v tomto období docházelo k určité výrobní specializaci a produkci jistých zemědělských „přebytků". Prokazatelně docházelo například k výměně kamenných surovin a kovů a dalších produktů, diferenciaci lidských populací v jednotlivých regionech, domestikaci a formování antropoekosystémů (Bogucki 1999, Kruk, Milisauskas 1999, Milisauskas 2011, Milisauskas, Kruk 2011 a, b).

V průběhu období mladší doby kamenné, neolitu, dochází k řadě významných změn jak v populační struktuře a ekologii lidských populací, které můžeme označit jako změnu v adaptivní strategii, tak změny v ovlivňování okolního světa a vytváření antropoekosystémů, které pak můžeme zahrnout pod změny technologické (Milisauskas, Kruk 2011 a, b).

V tomto období došlo k objevu tavby kovů, například mědi, objevuje se domestikace živočichů a plodin, vznikají dlouhodobé stacionární osady spojené s usedlým způsobem života, některé populace se specializovaly na chov zvířat, pastevectví. Velmi důležité bylo tzv. sekundární využívání zvířat, například mléka a tažné síly zvířat. Neméně důležitý byl také objev nových metod skladování a konzervování potravin (Bogucki 1089, Milisauskas, Kruk 2011 a, b).

I když lze na základě archeologických dokladů předpokládat, že obchod vznikl podle všeho už ve svrchním paleolitu, jeho skutečný rozvoj je možno zaznamenat až v neolitu, kdy se zřejmě některé skupiny začínají specializovat na produkci a její výměnu (Bogucki 1999, Kruk Milisauskas 1999).

Neolitické populace se začínají výrazně diferencovat, což se například projevuje v rozrůznění kulturním. Na počátku raného zemědělství převládaly v Evropě jasně populace lidu s lineární kulturou, na něž navazovaly populace lidu s lengyelskou kulturou, na konci neolitu pak vedle sebe existovaly populace zemědělské, pastevecko-zemědělské i pastevecké s různými typy kultur (Piontek Vančata 2004, 2012).

Ve střední Evropě to byl například lidé kultury nálevkovitých pohárů/bádenské kultury, lid zvoncovitých pohárů a lid šňůrové keramiky. Lze předpokládat také vyšší migraci a výraznější obchodní, kulturní i technologickou výměnu. Stále větší roli hrál kov, zpočátku měď, později pak bronz. Kovové ozdoby se objevují již ve starším neolitu (Milisauskas, Kruk 2011 a, b).

Pro další rozvoj bylo důležité objevení metalurgie bronzu a přechodu od kamenných, pazourkových nebo obsidiánových nástrojů k nástrojům bronzovým a dále i k železným. Primární, svrchně paleolitická sociální struktura, jak ji známe i u dnešních lovců a sběračů, měla v zásadě egalitářský charakter. Hierarchie ve skupině se vytvářela průběžně a účelově – např. při lovu nebo boji, neměla stabilní strukturu a mezi skupinami nebyly žádné dlouhodobé hierarchické vztahy. Výjimkou zřejmě byli pouze šamani, kouzelníci a léčitelé (Milisauskas, Kruk 2011 a, b).

Je možno předpokládat vznik náboženství *sensu stricto*. V prvních fázích byla zřejmě ideologie skupiny velmi těsně spojena s náboženstvím a nutně v sobě zahrnovala i řadu doporučení, která měla bezprostřední význam z hlediska ekologického a reprodukčního. Proto byl mezi prvními náboženstvími mohly být i kult „matky" a kult země, tedy dvou faktorů naprosto nezbytných z hlediska dlouhodobého přežití skupiny. Význam těchto faktorů je o to větší, uvědomíme-li si, že raní zemědělci byli ještě v nezanedbatelné míře závislí na lovu a sběru divokých rostlin, ale je otázkou nakolik se jednalo vysloveně o náboženství a nakolik o ideologii. V takové situaci bylo přežití skupiny v případě menší úrody přímo závislé na výnosnosti přírodních potravních zdrojů a přiměřené velikosti populace. (Bogucki 1989, Gamble 2004, Gamble et al. 2004).

Se snižováním velikosti teritoria a zvyšováním sedentárního způsobu života se lidské skupiny, komunity, postupně začínají zmenšovat, atomizovat, čímž vznikají sociologické základy pro vznik jednoduchých rodinných klanů.

Ty se začínají plně rozvíjet v neolitu a jejich vývoj mimo jiné souvisel i s domestikací, a především se změnou adaptivní strategie zemědělců, tedy vytvářením stabilizovaných potravních zdrojů, intenzivnější reprodukcí s vyšší natalitou i mortalitou.

Modely dalšího rozvoje zemědělců zdůrazňují různé ekologické, demografické a sociální aspekty (Piontek, Vančata 2012, Gamble et al. 2004). Podle charakteru osad raných zemědělců můžeme usuzovat, že skupiny byly poměrně malé, velikost skupiny se obvykle pohybovala v rámci několika desítek jedinců, a byly organizovány s největší pravděpodobností na rodinném základě.

To bylo předpokladem pro vytváření vyšších celků spojovaných zřejmě na matrilineárním základě (matriarchát), tedy vytváření matriarchálních rodinných klanů. Kult matky (spíše reprodukce, vzniku lidského života), který o kterém se uvažuje u některých raně zemědělských populací například v Turecku (Bogucki 1999), podporuje hypotézu o existenci tohoto typu sociální struktury u neolitických zemědělců, tedy sociální struktury, kde ženy hrály významnou roli v dané societě. Taková sociální struktura byla možná i jednou z příčin předpokládané nižší agresivity nejstarších zemědělců ve střední a západní Evropě (Gamble 2004, Gamble et al. 2004).

Vznik moderní sociální organizace a kořeny civilizace

V průběhu dalšího vývoje lidských populací se v některých regionech klanová sociální struktura dále rozvíjí, jednotlivé klany vytvářejí dlouhodobá spojenectví a osady, které mezi sebou začínají soutěžit. Tento vývoj začíná v průběhu doby bronzové (Harding 2011). Vznikají vládnoucí elity, které dále upevňují svoje postavení v hierarchii (Tattersall 2022, Wood 2018).

Tím se začínají jednotlivé osady diferencovat a zvětšovat se, prohlubuje se také diferenciace společenská. Některé z osad získávají významné společenské a/nebo ekonomické postavení, jiné z osad zásobují ostatní určitým specializovaným materiálem, ale dostávají se „pod ochranu" některých ekonomicky či vojensky silných osad (Harding 2011). Vzniká dlouhodobý hierarchický systém uvnitř i vně skupiny, skupiny se začínají specializovat, například na produkci potravy, výrobu nástrojů nebo dopravu (Bogucki 1999, Gamble et al. 2004).

Tato diferenciace se začíná výrazně projevovat spolu s rozšiřováním metalurgie, tedy v době bronzové. Začínají vznikat první města a také první státy, vytvořené většinou jako tzv. městské státy. Základním sociálním systémem se stává systém kmenový a dále systém kmenových svazů. V další fázi pak v některých oblastech světa vznikají první státní útvary, například v Mezopotámii, a v této době, tedy asi před 5 a 5,5 tisíci lety, se také objevuje první písmo a jsou položeny základy ke vzniku literatury (Tattersall 2022, Wood 2018).

Etnogeneze a sociokulturní evoluce
Definice etnických skupin – trocha historie a současné názory

Lidská etnická skupina (starší výrazy – lidské plemeno, lidská rasa) byla jednou z nejdiskutovanějších a nejkontroverznějších kategorií 20. století (Byeon et al. 2021, Tiesler 2021). Starší pojetí lidských plemen (ras) předpokládalo, že se jedná o skupiny lidí s porovnatelnými či podobnými somatickými znaky, které vznikaly působením přírodního výběru na počátku vzniku plemene (rasy) a dále se rozvíjely přizpůsobováním dané skupiny k určitým podmínkám životního prostředí. Po určité době se tyto znaky přestaly měnit, začaly se stabilizovat a vnitřně diferencovat a vznikly tak etnické skupiny, tzv. velké rasy. Podle tehdejších názorů tak vznikly vymezené skupiny lidských populací, které měly určité biologické, kulturní a psychologické rysy (Britannica, 2023).

Na dobu, kdy tzv. velké rasy vznikly, a kolik jich vlastně doopravdy bylo, nenašli vědci nikdy přesnou odpověď. Několik desetiletí existoval mezi antropology jistý konsensus ve smyslu existence tří základ-

ních intuitivně definovaných velkých ras, indoevropské (europoidní nebo kavkazské) obývající Evropu, severní Afriku a západní a jižní Asii, mongoloidní, obývající střední a východní Asii a možná i Ameriku a negroidní, která obývala Afriku.

V přesných definicích jednotlivých skupin však existovala řada různých interpretací, například v zařazení amerických Indiánů a Australanů (Britannica 2023). Genetické studie, například z období neolitu, však ukazují, že definice rasy nebo etnické skupiny je daleko komplikovanější, než by se na první pohled zdálo (Krause, Trappe 2021, 2022, Reich 2018). Velmi často je daná rasa, například tzv. negroidní, tvořena více jasně geneticky definovanými populacemi, ale vzhledem ke kulturnímu transferu, a někdy i hybridizaci, se některé z nich mohou jevit jako vymezitelná skupina (Britannica 2023).

Bohužel se také ukázalo, že přesné vymezování rasových skupin je vědecky velmi vratké a povrchní. Pokusy o taxonomické vymezení rasy vždy vyústily v množství výjimek a nedefinovatelných skupin, a tím ztrácely jakýkoliv praktický význam (Britannica 2023). Naopak čím komplexnější byla definice, tím se zároveň stávala vágnější a umožňovala často i protichůdné interpretace.

Vzhledem ke snadné manipulaci s definicemi je klasická teorie ras snadno zneužitelná pro politické nebo ideologické účely (pseudovědecké teorie hitlerovských antropologů, severoamerických rasistů nebo ideologů kulturní revoluce atd.). Navíc se ukázalo, že jakákoliv přijatelná a jednoduchá definice lidské rasy je z řady důvodů, biologických i kulturních, krajně obtížná (Byeon et al. 2021, Wolpoff 1999).

Prvním problémem se stala definice genetická. Genetici totiž prokázali (např. v teorii klínů rozptylu genetických znaků (Ammerman, Cavalli-Sforza, 1984), že určitá populace sice může být do jisté míry definována, frekvencí určitých alel, ale tato frekvence se směrem od centra „zřeďuje“, a použijeme-li jinou genovou sekvenci, výsledek je zcela jiný. Problémy také vyplývají z toho, že mnohé populace migrovaly přes rozsáhlá území, jiné pak prodělaly genetické krize, například již zmíněný „efekt hrdla láhve“ (Cavalli-Sforza et al. 1994, Cavalli-Sforza 2000). Ten například mohly způsobit v Evropě morové rány či jiné pandemické choroby, nebo třicetiletá válka (Krause, Trappe 2022). Dalším problémem je definice pojmů původ, etnicita a rasa z genetického hlediska, které jsou často nepřesné nebo i vágní (Byeon et al. 2021).

Navíc velmi podobné kombinace genů, například vyjádřené krevními skupinami, se mohou vyskytovat i u nepříbuzných skupin. Podrobná analýza barvy kůže a tvaru a barvy vlasů, kterou provedla Nina Jablonski s kolegy (Jablonski 2004) zase ukázala, že lidé žijící v podobných klimatických podmínkách mají podobnou barvu kůže, a někdy i podobné vlasy, a zřejmě i řadu jiných podobných somatických znaků.

Molekulárně genetické studie zase ukazují, že ani velké rasy nejsou homogenní a u některých skupin, jako jsou Baskové, Etruskové nebo Abcházci, zatím přesně nevíme, odkud přišly a s kým jsou příbuzné (Cavalli-Sforza et al. 1994, Cavalli-Sforza 2000, Krause, Trappe 2022). Klasickým příkladem pak je například diskuse o původu „amerických“ Indiánů, kdy se vědci domnívají, že jde o skupinu, která přišla v jedné, dvou nebo i více vlnách z Asie, nebo částečně z Asie, částečně z jiných kontinentů (Amick 2017, Waguespack 2015). Podobně je tomu v případě osídlení Austrálie. Ostatně i Evropa byla výrazně ovlivněna migracemi ze západní i jihozápadní Asie a Indického subkontinentu (Wolpoff 1999). Dalším zásadním problémem je velmi obtížné odlišení autochtonnosti a heterochtonnosti mnoha „klasických“ populací, například neolitické populace ve střední Evropě, Keltů, Slovanů a v neposlední řadě skupiny severoamerických Indiánů.

Z tohoto důvodu se ukazuje jako výhodné zavedení nového pojmu, lidská etnická skupina, který se soustředí na to, jak reálně definovat určitou relativně homogenní skupinu lidí. Pro definici lidské etnické skupiny jsou důležitá dvě hlavní kritéria.

Prvním kritériem je vznik a formování určité etnické skupiny a její proměny po stránce biologické, kulturní, lingvistické a další. Těmito problémy se zabývají fyzická a evoluční antropologie (například problematika formování etnických skupin), genetika, archeologie a historické vědy, lingvistika a zčásti i kulturní a sociální antropologie (Piontek 2006, Stolarek et al. 2023).

Druhým kritériem je kulturní a demografická diferenciace, psychologie, etnicita a další, kterými se zabývá etnografie, kulturní a sociální antropologie, demografie, pedagogika a také populační i molekulární genetika (například projekt Genographic), atd. I když lze v daném etniku nalézt řadu společných biologických znaků, a některé etnické skupiny jsou poměrně konzistentně charakterizovány i biologickými vlastnostmi, hlavním kritériem je kritérium kulturní a individuální. Tento trend ve vymezování etnických skupin je výrazně posilován globalizačními trendy. Jako určitá negativní reakce na toto přirozené a zákonité vymezování etnických skupin je zesílený nacionalismus, který zdůrazňuje biologické, biosociální a regionální kulturní trendy spojené s jistou xenofobií a izolacionismem.

Sociokulturní evoluce – co je to sapientace?

Evoluce sociokulturní je moderní fyzickou, kulturní i sociální antropologií a archeologií chápána jako nedílná součást evoluce člověka. Jde zejména o evoluci aspektů biosociálních, sociálních, demografických, psychických a samozřejmě všech aspektů kulturních od materiální kultury až po duchovní kulturu a literaturu (Benegas et al. 2025, Soukup V. 2011).

Mnohé z těchto vlastností se intenzivně vyvíjejí již od počátku evoluce člověka, například materiální kultura, komunikace, sociální vztahy, reprodukce a její zvyklosti atd. Další jsou také poměrně staré a vyvíjejí se již od svrchního a někdy dokonce již středního paleolitu. Jsou to například stavění obydlí, používání ohně k jiným účelům než tepelné úpravě potravy a ochraně skupiny, uchovávání potravin, výroba keramických předmětů a látek, obchod, umění, náboženství a léčitelství.

Jiné, jako je například psané písmo, moderní sociální struktura a domestikace rostlin a živočichů jsou relativně velmi mladé, avšak předpoklady pro existenci těchto lidských atributů se vyvíjely desetitisíce let (Benegas et al. 2025).

Sociokulturní evoluce (Soukup M. 2011 a, b) logicky nabyla největšího významu až v době, kdy se začaly rozvíjet lidské „etnické“ skupiny, které se započaly biologicky, kulturně i sociálně a ekonomicky diferencovat. V tomto smyslu je naprosto nezbytné pojímat sociokulturní evoluci jako regionální fenomén v čase. Technologie i kultury se rozvíjely v různých regionech různým tempem a technologie i ideologie, včetně náboženství měla v různých regionech různý charakter (Soukup M. 2009, 2011 a).

Předpokládáme téměř s jistotou, že anatomicky moderní člověk měl již v době svého vzniku ve středním pleistocénu artikulovanou řeč, i když podle některých názorů mohla existovat i u neandertálců, a dokonce i u archaického *Homo sapiens*, protože obě zmíněné skupiny k tomu měly genetické předpoklady. Otázka artikulované lidské řeči a jejího významu je předmětem rozsáhlých diskusí již téměř sto let.

Důležitým problémem pro interpretaci tohoto aspektu lidské evoluce je, že sice můžeme říci, že například neandertálci měli předpoklady pro používání lidské řeči, ale nemůžeme prokázat, zda ji skutečně používali.

Dalším a neméně důležitým problémem je, že lingvisté, psychologové a kulturní antropologové stále nevědí, zda je způsob řeči dnešního člověka, tedy artikulovaná řeč, jediným způsobem efektivní komunikace, nezbytný například pro sdělování technologických znalostí. Někteří například soudí, že taková starobylá řeč nemusela být založena na systému souhlásek a samohlásek, ale na jiném principu. Poukazují například na znakovou řeč hluchoněmých nebo jiné neverbální typy komunikace nebo na možnost kombinace celé škály zvuků, mimiky a pohybů, která je možná podstatou komunikace u šimpanzů. Moderní výzkumy ale také ukazují, že podobné charakteristiky sociální struktury a chování, i společné sociokulturní trendy obecně, lze nalézt i mezi zcela odlišnými a zcela nepříbuznými etnickými skupinami (Benegas et al. 2025). Dnes je také zřejmé, že na sociokulturní evoluci se prokazatelně podílí i faktory ekologické a biologické (Soukup M. 2011 b). Nepochybně to byly i faktory reprodukční, faktory potravní a faktory životního prostředí, jako je klima, charakter vegetace a možnosti jejího využívání.

V průběhu celé evoluce druhu *Homo sapiens* byl rozvoj materiální kultury významně ovlivněn vznikem nových technologií a materiálů, což se v mnoha případech odehrálo dlouho před tím, než tato znalost získala všeobecné praktické uplatnění. Například důležitými předpoklady pro domestikaci živočichů a rostlin a pro rané zemědělství byl například vznik čepelové technologie a modulárních technologií s mikrolitickými čepelemi, vynález vrhače oštěpů a luku a šípů, vynález keramiky a tkaní látek a protodomestikace některých zvířat a rostlin (Gamble 1993, 2004). Toto všechno však bylo člověkem objeveno již ve svrchním, nebo dokonce středním, paleolitu.

Neméně důležitým aspektem evoluce člověka v raném holocénu, například u natufienských kultur Blízkého východu, byla také stavba stálých obydlí, budov z trvanlivějších materiálů, případně i různých typů osad a počínající domestikace některých rostlin a živočichů.

Kolonizace světa v průběhu evoluce hominidů
Obecné předpoklady kolonizace světa člověkem

Stejně jako u jiných skupin živočichů, také fylogeneze homininů měla určitý obecný evolučně-ekologický rámec. Paleontologické a paleobiogeografické studie ukazují, že zástupci subtribu *Hominina* se v určitých relativně přesně definovaných fázích postupně rozšířili z centra vzniku, podle všeho východní Afriky, a osídlili nejprve celou subsaharskou Afriku, později některé další oblasti, až lidé, resp. druh *Homo sapiens*, postupně osídlili všechny kontinenty a kolonizovali většinu pro člověka biologicky a biosociálně přijatelných ekosystémů (Gamble 1995). Podrobnější pohled jasně ukazuje, že člověk nejprve kolonizoval ty regiony, které byly ekologicky nejvhodnější, a až později oblasti ekologicky méně příznivé.

Zdá se, že směr rozšiřování homininů mohly určovat také globální ekologické a klimatické podmínky. Například Robert Foley (Foley 1995 a, b, 1987, Foley et al. 2016) soudí, že za určitých podmínek, zejména když jsou ekosystémy stabilizované a klima se výrazně nemění, převládala migrace východo-západní, v podmínkách méně stabilních pak migrace severo-jižní. Na podobných základech se mohla rozvíjet také kolonizace Austrálie ve svrchním středním paleolitu (50–60 tisíc let), kolonizace tundrového pásu ve svrchním paleolitu, případně i kolonizace severní a jižní Ameriky (Foley et al. 2016).

V kolonizaci světa člověkem hrály nepochybně stále důležitější úlohu aspekty biosociální a kulturní. Chování, přizpůsobivá sociální struktura a kultura, zejména kultura materiální, se staly nesmírně efektivními adaptivními mechanismy, které umožnily člověku postupné osídlení takových ekosystémů, které byly pro všechny ostatní primáty, a také většinu savců, zcela nedostupné.

Osídlování světa jako ekologický proces

Chris Gamble (1995, 2007) upozorňuje, že při analýze postupného osídlování světa člověkem je třeba velmi důsledně rozlišovat mezi vlnami migračními a mezi kolonizací nových regionů. Podle jeho názoru u homininů předcházely kolonizaci vždy (*spíše však ve většině případů, pozn. autor*) určité migrační vlny, které byly jakýmsi ekologickým testováním ekosystémů před samotnou kolonizací.

Migrace byla v evoluci homininů v podstatě jednorázovou událostí, a tudíž fosilní doklady mají diskontinuální, nahodilý charakter a pocházejí z odděleného časového horizontu. Bylo to přemístění určité části populace, rozšíření z původního areálu do jiného, přičemž areály se ekologicky příliš nelišily. Délka jednotlivých migrací, které se poprvé objevily až u člověka vzpřímeného, byla různá, ale migrace mohla podle všeho proběhnout i na vzdálenost několika tisíc kilometrů. Migrační vlny mohly být také počátkem kolonizace nových regionů a ekosystémů (Foley et al. 2016, Gamble 1995, 2007, Gamble et al. 2004).

Disperze lidské skupiny se potom projevuje jejím postupným rozšiřováním do nových, většinou sousedních regionů. Je to proces menšího ekologického rozsahu, při němž určitá forma rodu *Homo* pronikala do všech dostupných sousedních ekosystémů, a případně i nově obsazuje ekosystémy dříve člověkem neobývané. Disperze je jedním ze základních ekologických mechanismů procesu kolonizace. U člověka však zřejmě hrála z ekologického hlediska méně důležitou roli než migrace, i proto, že adaptace prostřednictvím kultury a chování a také zvyšující se hustota lidských populací zvyšovala výrazně teritorialitu a konkurenceschopnost sousedních lidských populací.

Vlastní kolonizace světa je u člověka dlouhotrvající proces velkého ekologického rozsahu. Zpravidla dochází k osídlení jednotlivých kontinentů nebo velkých ekologicky a klimaticky podobných regionů. Často jsou osídlovány nové, dříve neobývané areály. Klasickým příkladem je osídlení Austrálie, kde byl člověk jediným placentálním savcem. Ke kolonizaci kontinentů docházelo většinou při dočasné absenci biogeografických bariér (tyto události často souvisely s glaciály a interglaciály), ale často na základě behaviorálních, ekologických a technologických změn v evoluci člověka (Tab. 22).

Na základě podrobných analýz vymezuje Chris Gamble (1995) v procesu kolonizace světa člověkem takzvané fáze pionýrské, většinou migrační, případně dispersní, které mají spíše dočasný charakter, a fáze vlastní kolonizace, které mají dlouhodobý charakter.

I když lze v mnohém s Gamblem souhlasit, fylogeneze hominidů byla přece jen složitější a probíhala regionálně (Foley et al. 2016). To situaci sice komplikuje, ale nijak nevylučuje vytvoření modelu kolonizace světa člověkem a jeho předky.

Na tomto místě je třeba zdůraznit, že mnohé události jsou jasně svázány s technologickými inovacemi a změnami v chování, které jsou dnes již poměrně dobře dokumentovány ať už doklady přímými, paleoantropologickými, paleontologickými, paleoekologickými i archeologickými, tak doklady nepřímými, které nám poskytly studie ekologie a chování primátů a současných a historických lidských populací.

Problematikou vzniku anatomicky moderního člověka, a způsobem, jakým osídlil Evropu a ostatní části světa, se od osmdesátých let až do roku 2010 zabývala řada různých teorií a hypotéz. Základní problém je, že tyto hypotézy zaměňují kolonizaci světa druhem *Homo sapiens* a jeho předchůdci a migrace anatomicky moderního člověka.

Byly to teorie monocentrické na straně jedné (jako je teorie afrického původu *Out of Africa* Günthera Bräuera, teorie vytěsnění Chrise Stringera a asimilační teorie Freda Smithe a Erika Trinkause, a na straně druhé teorie multiregionální, Milforda Wolpoff, Alana Thorna a Jana Jelínka (Bräuer 2015) (Obr. 68).

Tyto teorie byly často prezentovány jako teorie protikladné (Bräuer 2015. Wolpoff 1999). Jedna hájila původní Hrdličkův přístup „lidstvo jednoho původu jest“ opřený o ekologickou teorii jednoho druhu (jednu niku obývá jen jeden druh), druhá pak považovala anatomicky moderního člověka za dominantní druh a ostatní druhy, například neandertálce za druhy archaické a v procesu evoluce nahrazené anatomicky moderním člověkem, tedy jakýsi souboj druhu moderního s druhy starobylými.

V průběhu 90. let se situace začala měnit. Rozdíly mezi oběma tábory se postupně zmenšovaly a docházelo i k určitému překryvu. Obě skupiny totiž zjišťovaly, že některé argumenty opačného „tábora“ jsou smysluplné a oba přístupy se krok za krokem sbližovaly.

Nicméně jejich principiálně rozdílný přístup k této problematice do značné míry přetrvával. Totiž multiregionalisté vycházeli z předpokladu, že *Homo sapiens* vznikl jako jediný lidský druh okolo 2 milionů let postupně osídlil Afriku, Evropu i Asie a jednotlivé „regiony“ se navzájem „křížily“, a to i na velké vzdálenosti jako je Austrálie a jižní Afrika.

Naopak zastánci teorie Afrického původu se domnívali, že *Homo sapiens*, víceméně anatomicky moderní člověk a jeho bezprostřední předci se rozšířili z Afriky a postupně vytlačovali ostatní druhy, například neandertálce.

Jinými slovy, teorie monocentrické předpokládaly vznik anatomicky moderního člověka v Africe a jeho následné rozšíření do zbylých částí světa, spojené se zachováním základní genetické výbavy původní Africké populace. Teorie multiregionální předpokládaly spolu se vznikem člověka v Africe regionální kontinuitu vývoje v jednotlivých oblastech a globální charakter evoluce člověka, který je umožněn neustálým tokem genů mezi jednotlivými regiony. Každá z fylogeneticky starších forem tedy přispívala geneticky formě fylogeneticky nové, a tak se postupně vyvíjel druh *Homo sapiens* v širokém slova smyslu.

Obě teorie, a to bez ohledu na jejich zaměření, výrazně přispěly k pochopení významu genetických aspektů evoluce člověka, zároveň ale také prokázaly, že oba tábory chápaly genetické výzkumy zjednodušeně a jednostranně. To prokázaly četné paleogenetické studie za posledních 15 let, které zcela změnily náš přístup k evoluci *Homo sapiens* i kolonizaci světa člověkem a jeho předky.

Paleogenetika spolu s paleoantropologickými studiemi nových nálezů, i revizemi starších fosilních dokladů, prokázala, že náš přístup k problematice kolonizace světa člověkem by se měl zásadně změnit. Dnes je jasné, že *Homo ergaster/erectus* vznikl minimálně před dvěma miliony lety a již nejstarší nálezy prokazují, že jeho kulturní adaptace byly podstatně pokročilejší, než jsme předpokládali.

Podobně i archaický *Homo sapiens* vznikl mnohem dříve, minimálně před 1,5 miliony a prodělal téměř katastrofickou populační krizi před 800 tisíci let. Moderní formy *Homo sapiens*, anatomicky moderní člověk, neandertálci i denisované, se začaly definitivně formovat již téměř před 400 tisíci lety. V neposlední řadě paleogenetické studie prokázaly, že mezi jednotlivými moderními formami člověka docházelo k mnohočetným hybridizacím, a to minimálně od 300 tisíc let.

Podle všeho původní názor afrického původu moderních lidských forem v Africe musíme revidovat na model, kdy anatomicky moderní člověk migroval z Afriky a neandertálci a denisované migrovali nezávisle na AMČ z Evropy.

Historie kolonizace světa člověkem a jeho předky

Historii kolonizace světa člověkem a jeho předky lze rozdělit zhruba do sedmi základních fází (Tab. 22), které se sice dají víceméně konsensuálně vymezit, ale při jejich definici zůstává celá řada konkrétních problémů a otázek. Pro to existuje řada relevantních důvodů, které nelze dopředu předvídat, protože závisí na daném stupni vědeckého rozvoje disciplíny, v našem případě například studií genetických.

Jakákoliv fylogenetická a ekologická rekonstrukce totiž vyžaduje při vytváření modelů určité kompromisy, které závisí na kvalitě a dostupnosti údajů jako je počet a kvalita fosilních nálezů a jejich paleoekologická a paleobiogeografická intepretace. Kvalita i komplexnost informací se mění, jak jsme ukázali v souvislosti se vznikem a evolucí *Homo sapiens*, což může zásadním způsobem změnit chápání a hodnocení určitých jednotlivých etap kolonizace světa člověkem.

Mohou se změnit fylogenetické rekonstrukce, také hodnocení paleoekologické, paleobiogeografické a paleoklimatologické. Může se změnit i interpretace archeologických nálezů a hodnocení významu kamenných industrií v jednotlivých etapách kolonizace světa. Například některé kamenné industrie v Číně jsou starší než dva miliony let, a nemáme žádné fosilní doklady, kdo byl tvůrcem těchto nástrojů.

V neposlední řadě je třeba důsledně zohledňovat výsledky paleogenetických studií a korigovat naše hodnocení kolonizačního procesu s ohledem na hodnocení významu změn lidského paleogenomu v tomto procesu.

Dalším důležitým aspektem je datování jednotlivých nálezů, které je na některých klíčových nalezištích, zejména u nálezů v jeskyních nebo ve spraši, dosti komplikované a datování těchto nalezišť se může měnit i v řádech statisíců let.

Zavádění nových technik absolutního datování, včetně nových způsobů kalibrace jejich přesnosti, je velmi důležité, protože čím přesnější a věrohodnější jsou výsledky datování nálezů, tím přesnější věrohodnější modely můžeme vytvářet.

To nám umožňuje ruku v ruce s paleogenetickými výzkumy poměrně přesně vymezit čas, směr a charakter migrací a kolonizaci určitých regionů. Z tohoto hlediska jsou velmi důležité i paleontologické srovnávací analýzy jednotlivých nalezišť z hlediska fauny, flóry i rekonstrukce ekosystémů a klimatických podmínek jednotlivých nálezů použitých pro rekonstrukci kolonizačního procesu.

Fáze raných homininů

První fáze, která se dotýkala zejména předchůdců rodu *Homo*, znamenala především osídlení subsaharské Afriky. Tuto fázi kolonizace lze rozdělit na tři části.

1) V období mezi šesti až 4,5 miliony let se hominini postupně rozšířili v oblasti východní Afriky.
2) Mezi 4,5 až 2,6 miliónu let australopitéci postupně kolonizují další části subsaharské Afriky, a to zejména Afriku jižní i střední. I když se jedná o skupinu druhově rozrůzněnou, jednotlivé druhy jsou si podobné, morfologicky i ekologicky (Kimbel 2015, Kimbel, Villmoare 2016). Předpokládá se, že tito australopitéci obývali spíše polootevřené ekosystémy, lesostepi a galeriové pralesy (Vrba 2015).
3) V období mezi 2,6 a 1,7 milionu let, tedy v průběhu spodního pleistocénu, dochází ve skupině homininů k výrazné diferenciaci, a tato skupina se štěpí na tři ekologicky velmi rozdílné skupiny.

Na konci třetí části začíná evoluce rodu *Homo*. Ve skupině rodu *Homo* je poprvé systematicky využívána materiální kultura, objevují se nové formy chování a zvyšuje se podíl živočišné stravy v potravě (Kimbel, Villmoare 2016). Dále v tomto období existovaly dvě skupiny australopitéků: Specializovaní robustní australopitéci ve východní, jižní a střední Africe a enigmatická skupina nespecializovaných druhů australopitéků s některými člověku podobnými znaky (Kimbel 2015).

U zástupců rodu *Homo*, („*Homo habilis/rudolfensis*“ a *Homo ergaster/erectus*) se do jisté míry zvětšuje mozek a velikost těla, prodlužují se významně dolní končetiny (Tattersall 2023, Ward 2015). Obě skupiny se však, jak ukazují nové výzkumy (viz kapitola *Homo ergaster/erectus*) významně lišily. *Homo habilis/rudolfensis* je mnohem více archaický ve srovnání s *Homo ergaster/erectus*. Obě skupiny, habilini a erektoidi, se vyvíjeli nezávisle. Podle fosilních dokladů erektoidi vznikli dříve než habilini. Zástupci

Tabulka 22 - Historie kolonizace světa člověkem a jeho předky.

6 miliónů -2.0 milióny let	Raní hominidé
	nejstarší hominina a Australopitéci, nejstarší formy rodu Homo
	sub-saharská Afrika
2,0 miliónu - 1 milión let	Starobylé formy rodu *Homo*
	Homo ergaster, *Homo erectus*
	sub-saharská Afrika, Mediteránní oblast, jižní Asie
	základním regionem je Afrika, migrace do *Asie*
1,5 miliónu let - 350 000 let	Archaické formy *Homo sapiens*
	1,5 mil. let až 800 tisíc let – starobylé formy archaického *Homo sapiens*
	700–300 tisíc let pokročilé formy archaického *Homo sapiens*
	Afrika, Evropa, Asie
350 000 let - 60 000 let	Vznik a rozvoj moderních forem *Homo sapiens* **– anatomicky moderní člověk, neandertálci a denisované**
	archaické formy *Homo sapiens* vymírají, neandertálci do výbuchu supervulkánu Toba
	Afrika, Evropa, Asie, hybridizace neandrtálců a AMČ v oblasti pohoří Zagros mezi 120–80 tisíc let
60 000 let - 40 000 let	**Rozvoj anatomicky moderního člověka, vymírání neandertálců a denisovanů**
	Objevují se takzvaní klasičtí „neandertálci“, neandrtálci se hybridizují s AMČ v Evropě, denisované se ve střední Asii hybridizují s neandertálci a v jihovýchodní Asii a Austrálii s anatomicky moderním člověkem a mizí, anatomicky moderní člověk kolonizuje Asii, Evropu, Afriku i Austrálii (i Ameriku ?)
	Afrika, Evropa, Asie
40 000 let - 10 000 let	**Anatomicky moderní člověk - „kulturní revoluce“**
	anatomicky moderní člověk – rozvoj technologií, od kultury lovců ve svrchním paleolitu k počátkům zemědělství a pastevectví
	Afrika, Evropa a Asie, včetně chladného vnitrozemí, Austrálie, Amerika
10 000 let - 1500 let	Anatomicky moderní **člověk – změna** adaptivní strategie
	technologická revoluce, základní změny v ekologických parametrech
	osady, domestikace, makrozásahy do ekosystémů – vypalování lesů, zavlažování
	osídlení periferních oblastí – Arktida, oceány, tropický deštný prales, pouště

rodu *Homo* pravidelně vyrábějí kamenné nástroje, ale nástroje *Homo ergaster/erectus* jsou mnohem pokročilejší. Můžeme říci, že evoluce přímých předků druhu *Homo sapiens*, a tím i počátek kolonizace světa člověkem, se začíná před více jak 2 miliony let se vznikem *Homo ergaster/erectus* (Bobe, Wood 2021).

U robustních australopitéků se také mírně zvětšuje mozek a výrazně se zvětšují čelisti a zuby a podle všeho již vyráběli kamenné nástroje (viz kapitola robustní australopitéci).

U dalších skupin australopitéků se zuby spíše poněkud zmenšují, a to jak řezáky, tak moláry a premoláry. Vyráběli jednoduché kamenné nástroje, které mimo jiné vyžívali k získávání zbytků masa z mršin.

U všech skupin homininů z tohoto období se výrazně zmenšily špičáky (Kimbel, Villmoare 2016). To by ukazovalo, že v kolonizaci Afriky homininy měly významnou roli komplexní chování a adaptibilní sociální struktura, využívání učení a zlepšené paměti a také určité prodloužení dětství, periody důležité pro rozvoj učení a kognitivních schopností. Všechny skupiny homininů z tohoto období byly schopni vyrábět a používat kamenné nástroje.

Všechny tři skupiny homininů existovaly vedle sebe v subsaharské Africe, mnohdy i sympatricky. Robustní australopitéci a lidé žili vedle sebe po dobu téměř jednoho milionu let (Kimbel, Villmoare 2016). Určitě došlo k ekologické diferenciaci robustních australopitéků a raných zástupců rodu *Homo*, kteří mimo jiné, vyráběli kamenné nástroje soustavně, zřejmě jako prostředek pro získávání masa z mršin.

Postupné rozšiřování prvních lidí – Homo ergaster/erectus – migrace a postupná kolonizace kontinentů

Tato fáze kolonizace světa byla velmi důležitá. Poprvé totiž došlo k rozšíření rodu *Homo* mimo Afriku, a to prakticky bezprostředně po vzniku vrcholové formy rodu *Homo*, *Homo ergaster/erectus*.

Nepochybně to souviselo se změnami v ekologii a chování rodu *Homo* a také se změnami v technologii výroby kamenných nástrojů, přesněji řečeno s rozvojem schopností efektivního využití kamenných materiálů a standardizací kamenných nástrojů. Nástroje, které můžeme připisovat *Homo ergaster/erectus* se objevují v Africe již před dvěma miliony let, a některé kamenné industrie jsou dokonce i starší, to dokonce i mimo Afriku v Asii. V Evropě se kamenné industrie objevují už před 1,5 milionem let.

Jednoznačná interpretace této fáze kolonizace světa je obtížná (Baab 2015, Tattersall 2015). Existují sice naleziště, kde byly nalezeny kamenné nástroje, ale bez jakýchkoliv lidských fosilií, například téměř 2 miliony staré rumunské lokalitě **Grăunceanu** (Curran et al. 2025), nebo některé stejně staré čínské lokality. Velmi důležité jsou v tomto ohledu fosilní doklady o *Homo erectus/ergaster* z Afriky, které jsou staré okolo 2 milionů let, zejména však 1,95 miliony let staré nálezy minimálně 5 jedinců z gruzínského Dmanisi a některé nálezy z Číny, které jsou starší než 1,5 milionu let (nejstarší 2,1 milionu let). Nejstarší etapa kolonizace světa mimo Afriku tedy začala ke konci spodního pleistocénu zhruba před 2 miliony let, v souvislosti se vznikem člověku podobných forem rody *Homo*, tedy člověka vzpřímeného (*Homo ergaster/erectus*).

Konec tohoto období je obtížné stanovit, protože před téměř 1,5 milionem let se již objevuje archaický *Homo sapiens*, který se existoval mimo Afriku, v jižní části evropského mediteránu (Antón, Middleton 2023). Archaický *Homo sapiens* se vyvíjel také v Africe, ale doklady o jeho existenci jsou mladší, a to až okolo 1 milionu let. Takže ukončení této etapy můžeme rozdělit na kolonizaci světa *Homo ergaster/erectus*, která započala před 2 miliony let a v Asii pak pokračovala do 100 tisíc let a kolonizaci druhem *Homo sapiens*, kdy první etapa starobylého archaického *Homo sapiens*, započala před 1,5 milionem let a skončila před 900 tisíci lety.

Víme, že existovaly regionální rozdíly, zejména mezi *Homo ergaster* a *Homo erectus*. Tato fáze kolonizace, je spojená se vznikem nové perkusní kamenné technologie, pokročilým oldovánem, ale také s objevem acheuléenské technologie již před téměř dvěma miliony lety.

Pokud to shrneme pak okolo 1,95–1,7 milionu let se začínají objevovat populace *Homo ergaster/erectus* mimo Afriku (Baab 2015, Tattersall 2015). V období od 1,95 do 1,4 milionu let se v Africe objevuje nová progresivní technologie opracování kamene. Kromě přilehlých oblastí západní Asie se *Homo erectus* objevuje v Indonésii a o něco později v jižní Číně. Datování těchto nalezišť se pohybuje od 1,7 milionu do 900 000 let, většinou jsou naleziště v Číně jeden milion let a méně (Baab 2015). Asijské populace *Homo erectus* mají, až na naprosté výjimky, kamennou industrii typu pokročilého oldovánu, nicméně kamenné industrie se v Číně objevují již před minimálně dvěma miliony lety.

Nálezy z Palestiny (**Ubeidyia**) a zejména z gruzínského naleziště **Dmanisi** pocházejí ze spodního pleistocénu, 1,95–1,4 milionu let, a jsou doprovázeny pokročilejší typ kamenné kultury, i když kamenná kultura z **Dmanisi** byla méně pokročilá, nalezené nástroje representují pokročilý oldován. Nálezy dost kompletních lebek a dvou neúplných koster z **Dmanisi**, které vykazují zvláštní směs znaků typických pro *Homo ergaster*, a dokonce i znaků archaických, do jisté míry podobné raným formám rodu *Homo* typu *Homo habilis*. Nálezy z **Dmanisi** nepochybně reprezentují nejstarší fázi kolonizace světa rodem *Homo*.

Vyhodnocení nejstarších mimoafrických nálezů rodu *Homo*, ukazuje na to, že došlo přinejmenším ke dvěma nezávislým migracím, které mimo jiné vedly ke kolonizaci asijského kontinentu člověkem vzpřímeným. První, severojižní, směrem do jižních oblastí západní Asie a oblastí Kavkazu a Balkánu, kterou lze předpokládat na počátku vzniku *Homo ergaster/erectus,* a druhou, poněkud pozdější, západo-východní do jihovýchodní Asie. První migrační vlna, která vedla k osídlení části Evropy, však podle všeho nevedla ke kolonizaci Evropy. Evropu tedy kolonizoval až archaický *Homo sapiens* před 1,5 milionem let (Bermúdez de Castro et al. 2017 a, b, Rightmire 2013, 2015, Demuro et al. 2022).

Lze předpokládat i dvě další migrační vlny, obě mezi 1,5 až 1 milionem let. Další migrace člověka vzpřímeného do jižní Číny z oblasti Indonésie a migraci archaického *Homo sapiens* do mediteránní oblasti, severní Afriky a jižní Evropy, a to ze subsaharské Afriky (Baab 2015). Je velmi pravděpodobné, že kromě první migrační vlny, vlny z Afriky, a následné kolonizace jihovýchodní Asie, se další vývoj v asijském regionu odehrával zcela nezávisle na evoluci člověka v Africe a Evropě.

Nelze vyloučit, že *Homo erectus sensu stricto*, mohl nezávisle vzniknout z prvních asijských kolonistů podobných *Homo ergaster* z Dmanisi.

Vznik a rozšíření pokročilých forem archaického Homo sapiens

V období po 900–700 tisíc let se začínají populace archaického *Homo sapiens* občas objevovat v areálech severně od jejich dosavadního rozšíření, zejména v jižní Evropě, severní Africe a západní Asii.

Homo erectus se dále rozšiřuje ve střední Číně a dalších oblastech Asie, ale jeho vývoj je velmi konzervativní. Mozek se zvětšuje jen mírně, kultura v podstatě stagnuje. V oblasti jihovýchodní Asie je proces kolonizace dlouhodobě spojen s konzervativním vývojem, který v zásadě zachovával všechny evolučně-ekologické charakteristiky, tak jak je známe u *Homo erectus* od počátku jeho evoluce v pleistocénu.

V jihovýchodní Asii přetrvává u *Homo erectus* málo pokročilá perkusní kamenná technologie – pokročilý oldován. Podle všeho nebyl ve většině oblastí, které *Homo erectus* obýval, dostatek kvalitního kamenného materiálu, a proto se někteří archeologové domnívají, že v tomto regionu mohla být větší část vyráběných a používaných nástrojů zhotovována z jiných materiálů, například ze dřeva nebo bambusu.

Kolonizační proces v Africe, mediteránní oblasti a západní Asii.

V tomto regionu, jak v Africe, tak v neafrických oblastech, se v před 650–600 tisíci lety (konec OIS 16 a OIS 15) objevují stále častěji objevují nové pokročilé formy archaického *Homo sapiens* (Antón, Middleton 2023). Ty se pak mohly ve svrchním středním pleistocénu až do počátku risského zalednění a v jeho průběhu postupně dostat i do centrální a východní Asie. Před začátkem risského zalednění, tedy před více jak 300 tisíci lety, se začaly formovat nové formy pokročilého *Homo sapiens*, anatomicky moderní člověk, neandertálci a denisované. Anatomicky moderní člověk vznikal v Africe, a neandertálci, a velmi pravděpodobně i předkové denisovanů, v Evropě. Podle některých názorů byla Asie osídlena až takzvanými pokročilými formami *Homo sapiens* (Boa 2010), podle současných studií to byli především denisované a také neandertálci, eventuálně i další lidské formy (Boa, Wu 2024, Kaifu, Athreya 2024). Anatomicky moderní člověk kolonizoval Asii až později.

Pokročilé formy archaického *Homo sapiens* postupně kolonizují západní Asii a severní Afriku a okolo 640 - 630 000 let pak jižní, západní a střední Evropu (Antón, Middleton 2023). Jako poslední byl podle některých názorů asi před 300 000 lety kolonizován ranými formami *Homo sapiens* indický subkontinent, avšak kolonizace indického subkontinentu archaickým Homo sapiens je spíše nepravděpodobná.

V této fázi kolonizace světa nabyl na významu lov, především větších a středně velkých zvířat, v některých případech se mohlo jednat i o specializovaný lov.

V této etapě, kdy v Africe a Evropě a západní Asii začíná dominovat pokročilý archaický *Homo sapiens*, dochází k významným změnám v biologii a ekologii této lidské formy. Tito lidé byli poměrně vysocí, s atletickou stavbou těla, takovou, jaká je vhodná pro život lovců (Rightmire 2015). Zvyšuje se komplexita chování a komunikace. Kamenná industrie se příliš nemění, i když standardizace nástrojů je pokročilá. Co se týká nástrojů archaického *Homo sapiens* v Africe a mediteránní oblasti Evropy, jde o různé varianty acheuléenské kultury. Objevují se však i kompozitní nástroje a dřevěné zbraně jako jsou oštěpy. Lovecký způsob života archaického *Homo sapiens* prokazují mimo jiné i zranění. O kontaktním a polokontakním způsobu lovu vypovídají místa zranění, převážně na hlavě a horní části trupu (Antón, Middleton 2023, Rightmire 2015).

Rozvoj moderních forem Homo sapiens

V období mezi 360 000 až 250 000 lety (OIS 10–8) začíná další etapa kolonizaci světa člověkem. Tento zlom je spojen jak se změnami biologickými, ekologickými i kulturními. Objevují se lidské populace, které jsou již velmi blízké příslušníkům moderního *Homo sapiens* a před 300 tisíci lety se již jednalo o moderní formy *Homo sapiens.* Vzniklé moderní lidské formy, anatomicky moderní člověk, neandertálci a denisované. Evoluce neandertálců a denisovanů dále úspěšně pokračuje zhruba až do 40-38 tisíc let. Jejich vývoj byl výrazně ovlivněn mnoha klimatickými změnami, jak risským zaledněním, tak i interglaciálem mezi 120 až 100 lety. V tomto období jsou lépe dokumentovány nálezy neandertálců než nálezy jednoznačně přiřaditelné k anatomicky modernímu člověku nebo k denisovanům (Antón, Middleton 2023, Bao, Wu 2024, Kaifu, Athreya 2024, Reich 2018).

Další fáze kolonizace přichází po předposledním glaciálním maximu před 70 tisíci lety (OIS 5). Zhruba od 60 000 let (OIS 5 a OIS4) začíná kolonizace světa anatomicky moderním člověkem, a to všech kontinentů s výjimkou severní a jižní Ameriky, kde jí sice nelze vyloučit, ale důkazy o kolonizaci amerického kontinentu v tomto období jsou zatím problematické, byť se jich objevuje stále více. Zdá se tedy, že hlavní kolonizační vlna osídlení Ameriky nastala až po posledním glaciálním maximu nebo těsně před ním.

Od konce risského zalednění, tedy od zhruba 130 tisíci lety, se moderní formy *Homo sapiens* v Euroafrickém regionu definitivně rozdělují a diferencují na dvě biologicky i ekologicky jasně odlišné lidské formy; pokročilé „klasické“ neandertálce, kteří obývají Evropu, západní, severní a střední Asii a Blízký východ a anatomicky moderního člověka, který v tomto období obýval Afriku, Blízký Východ, a postupně osídloval Asii a Austrálii. Obě formy žily v počátečních fázích své evoluce převážně alopatricky, neandertálci na severu a anatomicky moderní člověk na jihu. V Evropě existovaly obě populace parapatricky, ale dá se předpokládat, že některých regionech i sympatricky (Pommeroy 2023).

Zdá se, že do jihovýchodní Asie pronikly až moderní formy člověka, jak lze usuzovat na základě některých nálezů archaického *Homo sapiens* z Číny a Vietnamu (Kaifu, Athreya 2024). Vedle anatomicky moderního člověka jsou to také denisované. Řada nálezů z tohoto regionu však nemá jednoznačnou interpretaci, a odborníci je kladou do různých fylogenetických skupin (Boa 2010, Gibbons 2021, Kaifu, Athreya 2024). A tak lze na stejný nález ze svrchního pleistocénu Asie najít různé a nejednoznačné interpretace. Některé z nálezů by mohly reprezentovat denisovany (Gibbons 2021, Kaifu, Athreya 2024).

Jednou z nejdůležitějších změn v této fázi kolonizace jsou změny kulturní a technologické. Konkrétně jde o vznik nové, daleko pokročilejší technologie opracování kamene, takzvanou levalloiskou technologii. Obecně je nejznámější kulturou, která tuto technologii reprezentuje, takzvaná mousterská kultura. Je to již velmi pokročilá forma levalloiské technologie, která plně využívá technik retuše, avšak je dostatečně robustní a trvanlivá ve srovnání s čepelovými industriemi.

Tento typ vyspělé technologie se nazývá, pro svoji robustnost a všestrannou použitelnost „heavy duty tools“ a používali ji i některé časné populace anatomicky moderního člověka. Pro ekologii těchto populací je typická počínající specializace, například přímořské populace v jižní Evropě a jižní Africe se specializovaly na lov určitého typu kořisti, například koní, mořské fauny, atd.

Zatímco eurasijští neandertálci se podle všeho ekologicky adaptovali na určité typy areálů a zůstávali prakticky v původním areálu, resp. regionech (Evropa, Blízký východ, atd.). Anatomicky moderní člověk zahájil zhruba před 60 000 tisíci lety novou fázi kolonizace, spojené s rozsáhlými migracemi. Pronikl do Evropy, na indonéské ostrovy a do Austrálie. Podle současných analýz se zdá pravděpodobné, že kolonizace Austrálie probíhala v etapách a definitivní kolonizace tohoto kontinentu proběhla později, zhruba v době, kdy v Evropě vymřeli neandertálci, tedy před 40 - 35 000 lety.

Rozšíření anatomicky moderního člověka

V tomto relativně krátkém období, které začalo po skončení předposledního glaciálu, tedy asi před 60 000 lety, a skončilo mezi 40 000 až 30 000 lety, dochází k výrazným změnám jak ve skupině neandertálců, tak u anatomicky moderního člověka. Jaké procesy probíhaly u denisovanů můžeme soudit pouze na základě paleogenetických a genetických studií. Jisté je, že tato skupina se křížila jak s neandertálci, tak s anatomicky moderním člověkem zejména v jihovýchodní Asii, na což jednoznačně ukazuje analýza genomu původních obyvatel Papui Nové Guinei a Austrálie (Reich 2018, Vančata 2018).

V Evropě a přilehlých oblastech se objevují takzvaní klasičtí neandertálci, kteří se však po předposledním glaciálním maximu mění. Skelet se stává postupně gracilnější, objevují se některé rysy připomínající anatomicky moderního člověka. Podle všeho se u klasických neandertálců po předposledním glaciálním maximu mírně zvětšuje mozek (Pearce et al. 2013, Profico et al. 2023fs, Vančata nepublikovaná data). V některých oblastech, jako byla jižní a západní Evropa, žili vedle anatomicky moderního člověka. Zda to bylo sympatrické nebo alespoň parapatrické soužití, nebo zda se obě populace „střídaly“ jako v Grotte de Mandrin, je zatím obtížné prokázat.

Některé z neandertálských populací žijících po předposledním glaciální maximu si osvojují čepelové industrie. Řada nových nálezů prokazuje i existenci některých rysů duchovní kultury, pohřbívání, elementy výtvarného či muzikálního umění, ale ve srovnání s anatomicky moderním člověkem jsou tyto projevy mnohem vzácnější. O tom, jací byli neandertálci a proč kolonizovali pouze Evropu, západní a střední Asii a Blízký Východ, se stále vedou vědecké diskuse.

Jisté je, že limitujícím faktorem primárně nebyl anatomicky moderní člověk, který významnějším způsobem mohl ovlivnit neandertálce až těsně před extinkcí této skupiny.

Anatomicky moderní člověk pak prodělal bouřlivý vývoj v jihovýchodní Asii, kde na konci pionýrské fáze definitivně kolonizoval Austrálii, podle některých názorů pronikl i do americké části Beringie.

Bohužel, fosilních dokladů o posledním období kolonizace světa člověka je zatím relativně málo, takže mnohé závěry o možných migracích v tomto období jsou spíše spekulativní než dobře podložené paleoantropologickými a archeologickými doklady. Víme ale s naprostou jistotou, že v tomto období rozšiřování AMČ v Evropě, Africe, a i v některých částech Asie, jasně vítězí moderní čepelová industrie spojená i s využíváním nekamenných materiálů, rozvíjí se také umění a prvky náboženství.

Podle dostupných údajů z tohoto období se motorem další kolonizace světa se staly změny v technologii, chování, rozvoji kognitivních schopností a učení i sociální struktury a kultury tehdejších populací anatomicky moderního člověka.

Rozšíření anatomicky moderního člověka - „kulturní revoluce“

V období zhruba od 60–39 tisíc let dochází k expanzivnímu vývoji anatomicky moderního člověka, který v průběhu následujících 20 000 let kolonizoval většinu člověku dostupných ekosystémů v tropickém, subtropickém i mírném a arktickém pásu. Anatomicky moderní člověk také definitivně kolonizoval Evropu, Asii a severní a jižní Ameriku, a to včetně jejich subarktických pásem. Populace pokročilého anatomicky moderního člověka, které zahájily globální kolonizaci světa, se od předchozích lidských forem velmi výrazně lišily ve většině důležitých znaků.

Velmi nápadný je rozvoj materiální kultury anatomicky moderního člověka, čepelových industrií, a používání nekamenných materiálů, například kostí, k výrobě nástrojů a zbraní. Velmi důležité bylo postupné využívání vrhače oštěpů a luku a šípů, a i sítí, k lovu. V tomto smyslu je možno vynález funkčního luku a šípů považovat za technologicky převratný vynález.

Typickým znakem tohoto období obecně byl velký rozvoj umění, kreseb, rytin i skulptur. Umění se rozvíjí na všech kontinentech, přidává se k němu i velmi pokročilý design nástrojů, který dokonale využívá vlastností materiálu, kamene, kostí i dřeva. Velmi pravděpodobně byla velká pozornost věnována vlastnímu vzhledu těla a oděvu, máme doklady o zdobení těla a oděvů, jak prokazují třeba nálezy tří hrobů z ruského Sungiru s bohatým zdobením obleků.

Svrchně paleolitičtí lidé byli vysocí a poměrně štíhlí, zjevně velmi dobře přizpůsobení k pochodům na dlouhé vzdálenosti. Některé skupiny měly neobvyklý pohlavní dimorfismus, některé ženy byly výrazně menší a robustní. Byli to velmi dobří lovci, k lovu používali řadu nových zbraní a zařízení, například harpuny, luky, šípy a pasti.

V průběhu kolonizace světa pokročilým anatomicky moderním člověkem se objevují velmi významné inovace a prosazují se i nové objevy. Vedle vrhače oštěpů, a i luku a šípů je to keramika, výroba obleků, bot a čepic, ozdob ze zubů a schránek měkkýšů. V neposlední řadě se uvažuje o domestikaci nebo protodomestikaci některých živočichů (např. psa) a rostlin (patřily sem nejen obiloviny, ale i fíky). Velmi podstatným způsobem se mění také sociální struktura a chování, objevují se první náboženství, rituály

a běžné jsou také obřadné pohřby. Všechny tyto prvky se v průběhu svrchního paleolitu a s postupem kolonizace světa dále rozvíjejí.

Nepochybně byl v období mladého paleolitu domestikován pes. Podle některých analýz DNA psích plemen mohla začít protodomestikace psů mnohem dříve, už před 100 tisíci lety. Nicméně domestikovaný pes typu husky se stal běžnou součástí života anatomicky moderního člověka pravděpodobně až ve svrchním paleolitu. Nepochybné důkazy o běžné domestikaci psa známe až z magdalenienu jak prokazuje pohřeb psa z Oberkasselu.

Kolonizace světa anatomicky moderním člověkem podle současných dat a analýz proběhla ve dvou vlnách. V první vlně, která začala v období po 70 000 let a trvala až do 19 000 let, byla definitivně osídlena Austrálie, Evropa a převážná část jižní a centrální Asie, a přinejmenším západní část Sibiře. Osídlení východní Sibiře, Beringie a severní Ameriky probíhalo postupně.

Některé studie naznačují (Goebel et al. 2008, Waguespack 2015), že v období mezi předposledním a posledním glaciálním maximem mohla proběhnout v některých oblastech severní a možná i jižní Ameriky migrační vlna, možná byla i kolonizace některých regionů, například Aljašky. Problém je, že řada regionů severní i jižní Ameriky byla málo vhodná pro získávaní fosilních dokladů z hlediska geologických podmínek; buď se tam nacházely ledovce, nebo nevhodné podmínky pro fosilizaci (jižní Amerika), nebo byly ovlivněny množstvím vody z tajících ledovců případně ústupem ledovců a vytvářením morén (Amick 2017, Goebel et al. 2008). Většina genetických studií ukazuje na dřívější osídlení Ameriky, než jaké by vyplývalo z analýz fosilních dokladů, analýz nalezených nástrojů a dalších artefaktů (Goebel et al. 2008).

V tomto smyslu archeologické a antropologické doklady osídlení severní a jižní Ameriky v období před posledním glaciálním maximem nemohou být příliš přesvědčivé. Obrovské zalednění severní Ameriky v průběhu posledního glaciálního maxima, následné katastrofické tání mohlo většinu případných fosilních dokladů i artefaktů zničit. Podobně jako zalednění, také vznik obrovských pralesních ploch v jižní Americe mohl velmi negativně ovlivnit případné nálezy pocházející z doby starší 20 tisíc let.

Mnozí archeologové připouštějí, že doklady o osídlení Beringie, tedy Aljašky, případně severní Kanady, v období 30 – 20 let jsou stále přesvědčivější. To by ukazovalo, že východní Sibiř a Beringie mohly být kolonizovány ve dvou vlnách (Goebel et al. 2008).

První migrační vlna se objevila zhruba mezi 30 až 20 tisíci lety (Goebel et al. 2008) se zastavila na severu Ameriky, případně mohla pokračovat migrací populací člověka v pobřežních pásech severní Ameriky (Waguespack 2015). Nemůžeme vyloučit případné menší migrace dále na jih podél pobřeží, možná až do jižní Ameriky.

Druhá vlna probíhající po posledním glaciálním maximu, tedy evropským magdaléncům podobné populace s kloviskou kulturou, pak definitivně kolonizovala Severní Ameriku. Kolonizace Střední a Jižní Ameriky zahaluje dodnes řada nejasností (Amick 2017, Goebel et al. 2008, Waguespack 2015). Některé archeologické nálezy naznačují, že do Jižní Ameriky mohly proniknout části populace, které se pokusily osídlit mezi 30 000 – 20 000 lety Severní Ameriku (Amick 2017, Goebel et al. 2008).

Podle jiných názorů bylo součástí druhé migrační vlny několik kulturně i biologicky rozdílných lidských skupin, z nichž některé osídlily severní jiné pak jižní části severní Ameriky a celou střední Ameriku, a pak i jižní Ameriku (Amick 2017, Goebel et al. 2008). Výzkumy původních obyvatel Ameriky potvrzují jejich etnickou různorodost, a to jak rozdíly mezi populacemi obyvatel Jižní a Severní Ameriky, tak rozdíly v rámci jednotlivých kontinentů.

Rozdíly mezi kanadskými a aljašskými Indiány a inuitskými skupinami mohou sloužit jako typický příklad bio-etnické diverzity v Severní Americe, právě tak jako rozdíly mezi andskými Indiány a Patagonci v Americe Jižní. Podle toho, co víme v současné době, je nejpravděpodobnější, že definitivní kolonizace Ameriky proběhla až po vrcholu posledního zalednění, kdy dochází k důležitým změnám i v rámci Evropy a Asie.

V této době jsou postupně osídlovány i severní části kontinentů a ke konci tohoto období, tedy zhruba před 12 000 – 10 000 lety se začínají měnit. Mění se a zefektivňuje typická lovecko-sběračská strategie, a objevují se první mezolitické a protozemědělské populace. Typickým znakem této fáze kolonizace je rozvoj a zefektivnění výroby nástrojů včetně keramiky, rozvoj technologií a umění, rozvoj komunikace, vytváření prvních permanentních osad, výrazný rozvoj obchodu.

Rozšíření anatomicky moderního člověka – změna adaptivní strategie

Podle názoru odborníků populace analogické evropským magdaléncům představovaly finální „globální populaci“ s podobnými ekologickými nároky.

Poslední kolonizační fáze úzce souvisí se vznikem nové adaptivní strategie části lidských populací, jejich diferenciaci a vznikem a rozvojem zemědělství a pastevectví.

Tuto fázi bychom mohli označit jako fázi rekolonizace světa, i když je dnes zřejmé, že zemědělství vzniklo nezávisle přinejmenším ve třech částech světa, na Blízkém Východu, v jihovýchodní Asii a ve střední a jižních částech Severní Ameriky (Bjelland et al. 2022, Gupta 2004, Zeder 2015, Zohary et al. 2012). Uvažuje se ale také o některých oblastech v Africe, například Zimbabwe, indickém subkontinentu a Jižní Americe.

Poprvé se však zemědělské populace objevily na území Turecka a v Iráku (Gangal et al. 2014 Price, Bar-Yosef 2011). Odtud se pak rozšiřují do mediteránních oblastí, Evropy a přinejmenším části Afriky a možná i do Indie (Bjelland et al. 2022, Price, Bar-Yosef 2011, Marchi et al. 2022). Poslední výzkumy ukazují, že centra zemědělství mohla vzniknout téměř současně také v oblasti Afriky, jihovýchodní Asie a v Číně (Bjelland et al. 2022, Price, Bar-Yosef 2011, Zeder 2015). Později vznikají zemědělská centra také v severní Africe.

Zemědělské populace postupně kolonizují všechny pro ně vhodné ekosystémy a výrazným způsobem je ovlivňují vytvářením prvních antropoekosystémů a vytlačováním původních lovecko-sběračských populací do jiných pro zemědělství méně vhodných ekosystémů (Bjelland et al. 2022). V mnoha případech však buď lokální populace postupně geneticky asimilovaly příchozí populaci s novými technologiemi, jak to zřejmě bylo na území střední Evropy, nebo prostě novou technologii přejali (Parkinson et al. 2023).

Jako poslední pak osídlují různé typy populací anatomicky moderního člověka ostrovy v otevřených oceánech a také tropické pralesy. V tomto období se prudce rozvíjejí technologie, jako je zpracování kovů, domestikace rostlin a živočichů, rozvíjí se obchod a osadnictví, vznikají první města a civilizační centra. Pomocí dalších kolonizačních vln a rozvoje dopravy, pozemní i mořské, se mění rozsáhlá území na všech kontinentech (Bjelland et al. 2022).

Původní lovecko-sběračské populace přejímají, přinejmenším zčásti, zemědělskou strategii nebo jsou postupně vytlačovány do marginálních oblastí nevhodných pro zemědělství, jako to bylo v případě Sánů v Africe. Nové ekologické studie ukazují, že hortikulturní nebo raně zemědělské populace mohly do jisté míry ovlivnit původní tropické pralesy, aniž by přitom nějak významně narušily ekosystémy v dané oblasti jako takové (Bjelland et al. 2022).

V některých ekologicky méně příznivých oblastech se intenzivně rozvíjí pastevectví a vznikají nomádské populace, které pak ovládají rozsáhlé oblasti střední a jihozápadní Asie a severní Afriky. Tyto nomádské populace domestikovaly koně a velbloudy nebo i dobytek jako například Masajové. Projevují se první rozsáhlé změny ekosystémů zapříčiněné zásahy člověka do přírody, například pouštní ekosystémy jako důsledek neuváženého vyčerpávání ekosystémů zemědělstvím a prudkým růstem zemědělských populací. Většina těchto ekologických problémů se podle všeho objevuje až v raně historickém období, kdy se výrazně zvyšuje hustota zalidnění dané oblasti.

Jako dobrý příklad nám může posloužit například vývoj Sahary od semiaridního ekosystému, kde se vyskytovaly běžně i několik set let staré stromy, k ekosystému vysloveně aridnímu, který se začíná formovat v období vývoje Egyptské říše. Podobně se projevuje masivní kácení stromů na stavbu lodí v oblasti Blízkého východu a nerozumná exploatace ekosystémů v oblasti řeckého poloostrova a Malé Asie.

Za poslední kolonizační vlnu je pak možno považovat rekolonizaci Ameriky, Austrálie a Oceánie evropskými populacemi na počátku novověku.

Použitá a doporučená literatura

Abbate E., Sagri M., 2012. Early to Middle Pleistocene Homo dispersals from Africa to Eurasia: Geological, climatic and environmental constraints. Quaternary International 267: 3-19. doi.org/10.1016/j.quaint.2011.02.043.

Acerbi A., Snyder W. D., Tennie C., 2020. Ape cultures do not require behaviour copying. bioRxiv June 18, 2020. https://doi.org/10.1101/2020.03.25.008177.

Aguirre E., Carbonell E., 2001. Early Human Expansions into Eurasia: The Atapuerca Evidence. Quaternary International 75: 11–18.

Agustí J., 2018. „Evolution of the ‚Homo' genus: New mysteries and perspectives". Mètode Science Studies Journal 8: 71–77.

Aidonis A., Charisios A., Dimitrios T., Athanassiou A., Karkazi Elli, Darlas A., Papageorgopoulou Ch., 2023. "Digital 3D facial approximation of the Petralona skull. Methodological issues and applications." Journal of Archaeological Science: Reports (2023): 104206. https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2023.

Aiello L. C., 2010. Five years of *Homo floresiensis*. American Journal of Physical Anthropology 142: 167–79.

Aiello L. C., 2015. Homo floresiensis. Pp. 2282–2299. In: Henke, Winfried, Tattersall Ian (Editors). Handbook of Paleoanthropology 2nd ed. 2015 Edition. Springer Link.

Aiello L. C., Collard M., 2001. Our Newest Oldest Ancestor? Nature 410: 526–527.

Aiello L. C., Dean C., 1990. An Introduction to Human Evolutionary Anatomy. San Diego, London: Academic Press.

Alba D. M., Almécija S, Casanovas-Vilar I, Méndez JM, Moyà-Solà S., 2012. A partial skeleton of the fossil great ape Hispanopithecus laietanus from Can Feu and the mosaic evolution of crown-hominoid positional behaviors. PLoS ONE 7(6): e39617. doi: 10.1371/journal.pone.0039617.

Alba D. M., Moyà-Solà S., Almécija S., 2011, A partial hominoid humerus from the middle miocene of Castell de Barberà (Vallès-Penedès Basin, Catalonia, Spain). American Journal of Physical Anthropology 144: 365-381. https://doi.org/10.1002/ajpa.21417.

Alba D. M., Urciuoli Alessandro, Hammond Ashley S., Almécija Sergio, Rook Lorenzo & Zanolli Clément, 2024. Miocene ape evolution: Where does Oreopithecus fit in? Bollettino della Società Paleontologica Italiana 63 (-), i-xxx. Modena ISSN 0375-7633 doi:10.4435/BSPI.2024.01

Alemseged Z., 2013. Australopithecus in Ethiopia. In: Reed, K., Fleagle, J., Leakey, R. (eds) The Paleobiology of Australopithecus. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-007-5919-0_5.

Alemseged Z., 2023. Reappraising the palaeobiology of Australopithecus. Nature 617: 45–54. https://doi.org/10.1038/s41586-023-05957-1.

Alemseged Z., Spoor F., Kimbel W. H., Bobe R., Geraads D., Reed D., Wynn J. G., 2006. A juvenile early hominin skeleton from Dikika, Ethiopia. Nature 443: 296 – 301. https://doi.org/10.1038/nature05047.

Alexeev V. P., 1986, The Origin of the Human Race. Progress Publishers, Moscow.

Allentoft M. E., Sikora, M., Refoyo-Martínez, A. et al., 2024. Population genomics of post-glacial western Eurasia. Nature 625: 301–311. https://doi.org/10.1038/s41586-023-06865-0.

Almécija S. et al., 2021. Fossil apes and human evolution. Science372: eabb4363. DOI:10.1126/science.abb4363.

Almécija S., Tallman M., Sallam H. M. et al., 2019. Early anthropoid femora reveal divergent adaptive trajectories in catarrhine hind-limb evolution. Nature Communication 10: 4778. doi.org/10.1038/s41467-019-12742-0.

Almeida F., Bártolo P., Alves N., Almeida H., Ponce de Léon M., Zollikofer C., Pierson B., P. Serra5, C. Duarte6, E. Trinkaus7, and J. Zilhão, 2007. The Lapedo Child Reborn: Contributions of CT Scanning and Rapid Prototyping for an Upper Paleolithic Infant Burial and Face Reconstruction. The Case of Lagar Velho. Interpretation Centre, Leiria, Portugal In: D.Arnold; F. Niccolucci; A.Chalmers (eds.) The 8th International Symposium on Virtual reality, Archaeology and Cultural Heritage VAST (2007). Short and Project Papers from VAST2007: 69-73.

Ambrose S. H., 1998. Late Pleistocene Human Population Bottleneck, Volcanic Winter and Differenciation of Modern Humans. Journal of Human Evolution 34: 623–651.

Ambrose S. H., 2001. Paleolithic Technology and Human Evolution. Science 291: 1748–1753.

Ambrose S. H., 2003. Did the super-eruption of Toba cause a human population bottleneck? Reply to Gathorne-Hardy and Harcourt-Smith. Journal of Human Evolution 45(3): 231-237.

Amick, D. S., 2017. Evolving views on the Pleistocene colonization of North America. Quaternary International, 431, Part B: 125-151. https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.12.030.

Ammerman A. J., Cavalli-Sforza L. L., 1984. The Neolithic Transition and the Genetics of Populations in Europe. Princeton University Press, Princeton, N.J.

Andre´s A. M., Nowick, K., 2014. Editorial overview: Genetics of human evolution: The genetics of human origins. Current Opinion in Genetics & Development 29: 5-7. https://doi.org/10.1016/j.gde.2014.11.001.

Andrews P., Harrison, T. 2005. „The last common ancestor of apes and humans," in Interpreting the Past: Essays on Human, Primate, and Mammal Evolution, eds. D. E. Lieberman et al. (Boston, MA, and Lieden, Netherlands: Brill Academic Publishing,), pp. 103-121.

Anikovich M. V. et al., 2007. Early Upper Paleolithic in Eastern Europe and implications for the dispersal of modern humans. Science 315: 223–226.

Anikovich M. V., 2007. Upper Paleolithic origins in Eastern Europe and in Gorny Altai. Archaeol. Ethnol. Anthropol. Eurasia 1: 2–15.

Anikovich M. V., Sinitsyn A. A., Hoffecker J. F., Holliday V. T., Popov V. V., Lisitsyn S. N., Forman S.L., Levkovskaya G. M., Pospelova G. A., Kuz'mina I. E., Burova N. D., Goldberg P., Macphail R. I., Giaccio B., Praslov N. D., 2007. Early Upper Paleolithic in Eastern Europe and implications for the dispersal of modern humans. Science 315: 223-226. doi:10.1126/science.1133376.

Anthony D. W., 2023. The Yamnaya Culture and the Invention of Nomadic Pastoralism in the Eurasian Steppes. The Indo-European Puzzle Revisited Integrating Archaeology, Genetics, and Linguistics, pp. 13 – 33. DOI: https://doi.org/10.1017/9781009261753.005[Opens in a new window]. Cambridge University Press

Antón S. C., 2002. Evolutionary significance of cranial variation in Asian Homo erectus. American Journal of Physical Anthropology 118: 801–828.

Antón S. C., 2003. Natural History of *Homo erectus*. Yearbook of Physical Anthropology 46: 126 – 170.

Antón S. C., 2004. The face of Olduvai Hominid 12. Journal of Human Evolution 46(3): 335–345.

Antón S. C., 2007. Climatic Influences on the Evolution of Early *Homo*? Folia Primatologica 78: 365–388.

Antón S. C., 2012. Early Homo: Who, When, and Where. Current Anthropology 53: S6, S278-S298.

Antón S. C., Kuzawa C., 2017, Early *Homo*, plasticity and the extended evolutionary synthesis. Interface focus: a theme supplement of Journal of the Royal Society interface 7(5): 20170004 DOI: 10.1098/rsfs.2017.0004.

Antón S. C., Middleton Emily R., 2023. Making meaning from fragmentary fossils: Early *Homo* in the Early to early Middle Pleistocene. Journal of Human Evolution 179: 103307. doi.org/10.1016/j.jhevol.2022.103307.

Antón S. C., Potts, R., Aiello, L.C., 2014. Evolution of early *Homo*: an integrated biological perspective. Science 345(6192): 1236828.

Antón S. C., Snodgrass, J. J., 2012. Origins and Evolution of Genus *Homo*. News perspectives. Current Anthropology 53, S6: S479 – S496. DOI:10.1086/667692.

Antón S. C., Spoor, F., Fellmann, C. D., Swisher III, C. C., 2007. Defining Homo erectus: Size Considered. In: Henke, Tattersall, Hardt, Eds., Handbook of Paleoanthropology, Vol III: Phylogeny of Hominids, pp. 1655–1694. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York.

Antón S. C., Taboada H. G., Middleton E. R., Rainwater C. W., Taylor A. B., Turner T. R., Turnquist J. E., Weinstein K. J., Williams S. A., 2016. Morphological variation in *Homo erectus* and the origins of developmental plasticity. Phil. Trans. R. Soc. B371: 20150236. http://doi.org/10.1098/rstb.2015.0236.

Arambourg C., 1954. L'hominien fossile de Ternifine (Algérie). Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris 239:893–895.

Arambourg C., 1955. A recent discovery in human paleontology: Atlanthropus of Ternifine (Algeria). American Journal of Physical Anthropology 13: 191–201.

Arambourg C., Biberson P., 1956. The fossil human remains from the Paleolithic site of Sidi Abderrahman (Morocco). American Journal of Physical Anthropology 14: 467–90.

Argue D., Donlon D., Groves C., Wright R., 2006. Homo floresiensis: Microcephalic, pygmoid, Australopithecus, or Homo? Journal of Human Evolution 51: 360-374.

Argue D., Groves C. P., Lee M. S. Y., Jungers W. L., 2017. The affinities of *Homo floresiensis* based on phylogenetic analyses of cranial, dental, and postcranial characters, Journal of Human Evolution 107: 107-133. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2017.02.006.

Argue D., Morwood M. J., Sutikna T., Jatmiko, Saptomo E. W., 2009. *Homo floresiensis*: a cladistic analysis. Journal of Human Evolution 57: 623-639.

Armitage S. J., Jasim S.A., Marks A. E., Parker A. G., Usik V. I., Uerpmann H. P., 2011. The southern route „out of Africa“: evidence for an early expansion of modern humans into Arabia. Science 331(6016): 453-456. doi: 10.1126/science.

Arnold L. J., Demuro M., Parés J. M., Arsuaga J. L., Arambourg A., Bermúdez de Castro J. M., Carbonell E.,2014. Luminescence dating and palaeomagnetic age constraint on hominins from Sima de los Huesos, Atapuerca, Spain. Journal of Human Evolution 67: 85-107. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2013.12.001.

Arsuaga J. L. et al., 2014. Neandertal roots: Cranial and chronological evidence from Sima de los Huesos. Science 344: 1358-1363. DOI:10.1126/science.1253958.

Arsuaga J. L., Carretero J. M., Lorenzo C., Gómez-Olivencia A., Pablos A, Rodríguez L., García-González R., Bonmatí A., Quam R. M., Pantoja-Pérez A., Martínez I., Aranburu A., Gracia-Téllez A., Poza-Rey E., Sala N, García N, Alcázar de Velasco A, Cuenca-Bescós G, Bermúdez de Castro JM, Carbonell E., 2015. Postcranial morphology of the middle Pleistocene humans from Sima de los Huesos, Spain. 2015. PNAS 112(37):11524-9. doi: 10.1073/pnas.1514828112.

Arsuaga J. L., I. Martínez A. Garcia, Lorenzo C., 1997b. The Sima de los Huesos crania (Sierra de Atapuerca, Spain): A comparative study. Journal of Human Evolution 33: 219-281.

Arsuaga J. L., Martínez I., Gracia A., Carretero J. M., Lorenzo C., Garcia N., Ortega A., 1997 a. Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain): The site. Journal Human Evolution 33: 109-127.

Arsuaga J. L., Lorenzo C., Carretero J. M., Garcia A., Martínez I., Garcia N., Bermúdez de Castro J.-M., Carbonell E., 1999. A Complete Human Pelvis from the Middle Pleistocene of Spain. Nature 339: 255–258.

Arsuaga J. L., Martínez I., Arnold L. J., Aranburu A., Gracia-Téllez A., Sharp W. D., Quam R. M., Falguères C., Pantoja-Pérez A., Bischoff J., Poza-Rey, E., 2014. Neandertal roots: Cranial and chronological evidence from Sima de los Huesos. Science 344(6190): 1358-1363.

Arsuaga J. L., Martínez I., Garcia A., Lorenzo C., 1997. The Sima de los Huesos Crania (Sierra de Atapuerca, Spain): A Comparative Study. Journal of Human Evolution 33: 219–281.

Asfaw B., Gilbert W. H., Beyene Y., Hart W. K., Renne P. R., WoldeGabriel G., et al., 2002. „Remains of *Homo erectus* from Bouri, Middle Awash, Ethiopia“. Nature 416 (6878): 317–320. doi:10.1038/416317a.

Asfaw B., White T. D., Lovejoy O. J., Latimer B., Simpson S, Suwa G., 1999. „*Australopithecus garhi*: a new species of early hominid from Ethiopia“. Science 284 (5414): 629–635. doi:10.1126/science.284.5414.629.

Asfaw B., White T., Lovejoy O. J., Latimer B., Simpson S., Suwa G., 1999. *Australopithecus garhi*: a new species of early hominin from Ethiopia. Science 284: 629–635. doi:10.1126/science.284.5414.

Asfaw B.,1987. The Belohdelie frontal: new evidence of early hominid cranial morphology from the Afar of Ethiopia. Journal of Human Evolution 16: 611-624.

Ashton N., Stringer C., 2023. Did our ancestors nearly die out? Science 381: 947-948. DOI:10.1126/science.adj9484.

Augustí J., 2015. The Biotic Environments of the Late Miocene Hominids. Pp. 1334-1163. In: Henke, Winfried, Tattersall Ian (Editors). Handbook of Paleoanthropology 2nd ed. 2015 Edition. Springer Link, Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York.

Baab K. L., 2008a. The taxonomic implications of cranial shape variation in *Homo erectus*. Journal of Human Evolution 54: 827–47.

Baab K. L., 2008b. A re-evaluation of the taxonomic affinities of the early *Homo* cranium KNM-ER 42700. Journal of Human Evolution 55: 741–746.

Baab K. L., 2015. Defining *Homo erectus*. Pp. 2190 – 2221. In: Henke, Winfried, Tattersall Ian (Editors). Handbook of Paleoanthropology 2nd ed. 2015 Edition. Springer Link.

Baab K. L., McNulty K. P., 2009. Size, shape, and asymmetry in fossil hominins: the status of the LB1 cranium based on 3D morphometric analyses. Journal of Human Evolution 57: 608-622.

Baab K. L., Nesbitt A., Hublin J-J., Neubauer S., 2021. Assessing the status of the KNM-ER 42700 fossil using *Homo erectus* neurocranial development. Journal of Human Evolution 154: 102980. doi:10.1016/j.jhevol.2021.102980.

Bacon A. M., Bourgon N., Dufour E. et al., 2023. Palaeoenvironments and hominin evolutionary dynamics in southeast Asia. Scientific Reports 13: 16165. https://doi.org/10.1038/s41598-023-43011-2

Bacon A. M., The Long V. 2001. The first discovery of a complete skeleton of a fossil orang-utan in a cave of the Hoa Binh Province, Vietnam. Journal of Human Evolution 41(3): 227-241. doi: 10.1006/jhev.2001.0496. Erratum in: Journal of Human Evolution 2002 Apr;42(4):505. PMID: 11535001.

Bae C. J., 2010. The late Middle Pleistocene hominin fossil record of eastern Asia: synthesis and review. American Journal of Physical Anthropology 143(S51): 75-93.

Bae C. J., Douka K., Petraglia M. D., 2017. On the origin of modern humans: Asian perspectives. Science 358(6368): eaai9067. doi: 10.1126/science.aai9067.

Bae, C. J., Wu X., 2024. „Making sense of eastern Asian Late Quaternary hominin variability“. Nature Communications 15 (9479): 9479. doi:10.1038/s41467-024-53918-7

Bailey W. J., 1993. Hominoid trichotomy: A molecular overview. Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews 2: 100-108.

Balter M., Gibbons A., 2002. Were ‘Little People’ the First to Venture Out of Africa? Science 297: 26–27.

Balter V., Laurent S., 2006. Diet and behavior of the Saint-Ce´saire Neanderthal inferred from biogeochemical data inversion. Journal of Human Evolution 51: 329 – 338.

Balzeau A., Turq A., Talamo S., Daujeard C., Guérin G., Welker F., Crevecoeur I., Fewlass H., Hublin J. J., Lahaye C., Maureille B., Meyer M., Schwab C., Gómez-Olivencia A., 2020. Pluridisciplinary evidence for burial for the La Ferrassie 8 Neandertal child. Scientific Reports 10(1): 21230. doi: 10.1038/s41598-020-77611-z.

Bandini E., Motes-Rodrigo A., Archer W., Minchin T., Axelsen H., Hernandez-Aguilar R. A., McPherron S. P., Tennie C., 2021. Naïve, unenculturated chimpanzees fail to make and use flaked stone tools. Open Research Europe, tools [version 2; peer review: 3 approved]. Open Res Europe 2021 1: 20. doi.org/10.12688/openreseurope.13186.2.

Banks W. E., d’Errico F., Peterson A. T., Kageyama M., Sima A., Sánchez-Goni M.-F., 2008. Neanderthal Extinction by Competitive Exclusion. PLoS ONE, 3(12): e3972.

Barash A., Belmaker M., Bastir M., Soudack M., O‘Brien H. D., Woodward H., Prendergast A., Barzilai O., Been, E., 2022. „The earliest Pleistocene record of a large-bodied hominin from the Levant supports two out-of-Africa dispersal events“. Scientific Reports, Nature Research 12 (1): 1721. doi:10.1038/s41598-022-05712-y.

Barras C., 2018. „Tools from China are oldest hint of human lineage outside Africa“. Nature. doi:10.1038/d41586-018-05696-8.

Barras C., 2019. „Ancient ape offers clues to evolution of two-legged walking“. Nature News. doi:10.1038/d41586-019-03418-2

Bar-Yosef O., 1998. The Natufian culture in the Levant, threshold to the origins of agriculture. Evolutionary Anthropology 6: 159-177.

Bar-Yosef O., 2004. Eat What is There: Hunting and Gathering in the World of Neanderthals and their Neighbours. International Journal of Osteoarchaeology 14: 333–342.

Bar-Yosef O., Kuhn S. L., 1999. The Big Deal about Blades: Laminar Technologies and Human Evolution. American Anthropologist 101: 322-338. https://doi.org/10.1525/aa.1999.101.2.322.

Bar-Yosef O., Valla F., 1990. “The Natufian Culture and the Origin of the Neolithic in the Levant.” Current Anthropology 31 (4): 433–436.

Bataille G., Tafelmaier Y., Weniger G-C. ,2018. Living on the edge – A comparative approach for studying the beginning of the Aurignacian. Quaternary International, 474, Part A: 3-29, https://doi.org/10.1016/j.quaint.2018.03.024.

Bauer C. C., Harvati K., 2015. A virtual reconstruction and comparative analysis of the KNM-ER 42700 cranium. Anthropologischer Anzeiger 72: 129 -140.

Beard K. C., Coster P. M., Salem M. J., Chaimanee Y., Jaeger J. J., 2016. A new species of *Apidium* (Anthropoidea, Parapithecidae) from the Sirt Basin, central Libya: First record of Oligocene primates from Libya. Journal of Human Evolution 90: 29-37. doi: 10.1016/j.jhevol.2015.08.010.

Beard K. C., Marivaux L., Chaimanee Y., Jaeger J.-J., Marandat B., Tafforeau P., Soe Aung N., Tun Soe T., Kyaw A. A., 2009. A new primate from the Eocene Pondaung Formation of Myanmar and the monophyly of Burmese amphipithecids. Proc. R. Soc. B. 276: 3285–3294. http://doi.org/10.1098/rspb.2009.0836.

Beaudet A., 2021.The enigmatic origins of the human brain. Science 372: 124-125. DOI:10.1126/science.abi4661.

Beaudet A., Clarke R. J., de Jager E. J., Bruxelles L., Carlson K. J., Crompton R., Jashashvili, T., 2019. The endocast of StW 573 (“Little Foot”) and hominin brain evolution. Journal of Human Evolution 126: 112-123.

Begun D. R., 2010. Miocene Hominids and the Origins of the African Apes and Humans. Annual Review of Anthropology 39:1: 67-84.

Begun D. R., 2015. Fossil Record of Miocene Hominoids. Pp. 1262–1333. In: Henke, Winfried, Tattersall Ian (Editors). Handbook of Paleoanthropology 2nd ed. 2015 Edition. Springer Link
Begun D. R., 2016. The Real Planet of the Apes: A New Story of Human Origins. Princeton University Press.
Begun D. R., Gülec, E., 1998. Restoration of the type and palate of Ankarapithecus meteai: Taxonomic and phylogenetic implications. American Journal of Physical Anthropology 105: 279-314. https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(199803)105:3<279::AID-AJPA2>3.0.CO;2-N.
Begun D. R., Kivell T. L., 2011. Knuckle-walking in *Sivapithecus*? The combined effects of homology and homoplasy with possible implications for pongine dispersals. Journal of Human Evolution 60(2): 158-70. doi: 10.1016/j.jhevol.2010.10.002.
Begun D. R., Nargolwalla, M.C. and Kordos, L., 2012, European Miocene Hominids and the Origin of the African Ape and Human Clade. Evolutionary Anthropology 21: 10-23. https://doi.org/10.1002/evan.20329
Behrensmeyer A. K., Reed, K. E., 2013. „Reconstructing the Habitats of *Australopithecus*: Paleoenvironments, Site Taphonomy, and Faunas“. In Reed, K. E.; Fleagle, J. G.; Leakey, R. E. (eds.). The Paleobiology of Australopithecus. Springer Science and Business Media. pp. 53–54. ISBN 978-94-007-5919-0.
Bello S. M., Parfitt S. A., Stringer C. B.. 2011. Earliest Directly-Dated Human Skull-Cups. PLoS ONE 6(2): e17026. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017026.
Bello S. M., Wallduck R., Parfitt S. A., Stringer C. B., 2017. An Upper Palaeolithic engraved human bone associated with ritualistic cannibalism. PLoS ONE 12(8): e0182127. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0182127.
Belmaker M., Bar-Yosef, O., 2002. „New evidence for hominid presence in the Lower Pleistocene of the Southern Levant“. Journal of Human Evolution. 43(1): 43–56. doi:10.1006/jhev.2002.0556.
Benazzi S., Douka K., Fornai C., Bauer C. C., Kullmer O., Svoboda J., Pap I., Mallegni F., Bayle P., Coquerelle M., Condemi S., Ronchitelli A., Harvati K., Weber G. W., 2011. Early dispersal of modern humans in Europe and implications for Neanderthal behaviour. Nature 479: 525e528. https://doi.org/10.1038/nature10617.
Benazzi S., Gruppioni G., Strait D.S., Hublin, J. J., 2014. Virtual reconstruction of KNM-ER 1813 Homo habilis cranium. American Journal of Physical Anthropology 153(1): 154-160.
Benazzi S., Slon V., Talamo S., Negrino F., Peresani M., Bailey S. E., Sawyer S., Panetta D., Vicino G., Starnini E., Mannino M.A., Salvadori P.A., Meyer M., Pääbo S, Hublin J.-J., 2015. The makers of the Protoaurignacian and implications for Neanderthal extinction. Science 348: 793e796. doi: 10.1126/science.aaa2773.
Ben-Dor M., Gopher A., Hershkovitz I., Barkai R., 2011. „Man the fat hunter: the demise of Homo erectus and the emergence of a new hominin lineage in the Middle Pleistocene (ca. 400 kyr) Levant“. PLOS ONE. 6 (12): e28689. doi:10.1371/journal.pone.0028689.
Ben-Dor M., Sirtoli R., Barkai R., 2021. The evolution of the human trophic level during the Pleistocene. Yearbook Physical Anthropology 175(Suppl. 72): 27–56. https://doi.org/10.1002/ajpa.24247.
Benefit B. R., McCrossin M. L., 1995. Miocene Hominoids and Hominid Origins. Annual Revue of Anthropology, 24: 237–256.
Benefit B. R., McCrossin M. L., 2000. Middle Miocene hominoid origins. Science 287: 2375a. DOI: 10.1126/science.287.5462.2375a.
Benefit B. R., McCrossin M. L., 2002. The Victoriapithecidae, Cercopithecoidea. In: Hartwig W., (ed), The primate fossil record, pp 241–253. University Press, Cambridge, Cambridge.
Benegas G., Ye C., Albors C., Li J. C., Song Y. S., 2025. Genomic Language Models: Opportunities and Challenges. Trends in Genetics Jan 2:S0168-9525(24)00295-6. doi: 10.1016/j.tig.2024.11.013.
Bennett E. A., Parasayan O., Prat S., Péan S., Crépin L., Yanevich A., Grange T., Geigl E. M., 2023. Genome sequences of 36,000- to 37,000year-old modern humans at Buran-Kaya III in Crimea. Nature Ecology and Evolution 7(12): 2160-2172. doi: 10.1038/s41559-023-02211-9. Erratum in: Nature Ecology and Evolution 2024 Jan 22.
Bennett E. A., Prat S., Péan S., Crépin L., Yanevich A., Puaud S., Grange T., Geigl E-M., 2019. The origin of the Gravettians: genomic evidence from a 36,000-year-old Eastern European. bioRxiv 685404; doi: https://doi.org/10.1101/685404.
Bennett M. R., Harris J. W. K., Richmond B. G., Braun D. R., Muba E., Kiura P., et al., 2009. Early hominin foot morphology based on 1.5-million-year-old footprints from Ileret, Kenya. Science 323(5918): 1197–201.
Berger L. R, Hawks J., de Ruiter D. J., Churchill S. E, Schmid P., Delezene L. K, Kivell T. L, et al., 2015. Homo naledi, a new species of the genus Homo from the Dinaledi Chamber, South Africa. eLife 4: e09560. https://doi.org/10.7554/eLife.09560.

Berger L. R., 2013.The Mosaic Nature of *Australopithecus sediba*. Science340: 163-165. DOI:10.1126/science.340.6129.163.
Berger L. R., de Ruiter D. J., Churchill S. E., Schmid P., Carlson K. J., Dirks P. H. G. M., Kibii J. M., 2010. „*Australopithecus sediba*: a new species of Homo-like australopith from South Africa“. Science 328 (5975): 195–204. doi:10.1126/science.1184944.
Berger L. R., Hawks J., 2019. *Australopithecus prometheus* is a nomen nudum. American Journal of Physical Anthropology.; 168: 383–387. https://doi.org/10.1002/ajpa.23743.
Berger L. R., Hawks J., 2023. Cave of Bones – A True Story of Discovery, Adventure, and Human Origins. National Geographic Explorer – Amazon Books, Washington D.C. 2023 240 pp. ISBN 9781426223884.
Berger L. R., Hawks J., Dirks P., Elliott M., Roberts E. M., 2017. *Homo naledi* and Pleistocene hominin evolution in subequatorial Africa eLife 6: e24234. https://doi.org/10.7554/eLife.24234.
Bergström A., Nagle N., Chen Y., McCarthy S., Pollard M. O., Ayub Q., Wilcox S., Wilcox L., van Oorschot R. A., McAllister P., Williams L., Xue Y., Mitchell R. J., Tyler-Smith C., 2016. Deep Roots for Aboriginal Australian Y Chromosomes. Current Biology 26(6): 809-813. doi: 10.1016/j.cub.2016.01.028.
Bermúdez de Castro J. M., Martinón-Torres M., 2022. The origin of the *Homo sapiens* lineage: When and where? Quaternary International 634: 1-13. https://doi.org/10.1016/j.quaint.2022.08.001.
Bermúdez de Castro J. M., Martinón-Torres M., Arsuaga, J. L., Carbonell E., 2017 b. Twentieth anniversary of *Homo antecessor* (1997-2017): a review. Evolutionary Anthropology 26: 157–171. doi.org/10.1002/evan.21540.
Bermúdez de Castro J. M., Martinón-Torres M., Lozano M., Sarmiento S., Muela A., 2004. Paleodemography of the Atapuerca: Sima De Los Huesos Hominin Sample: A Revision and New Approaches to the Paleodemography of the European Middle Pleistocene Population. Journal of Anthropological Research 60: 15-26.
Bermúdez de Castro J. M., Martinón-Torres M., Martín-Francés L., Modesto-Mata M., Martínez-de-Pinillos M., García C., Carbonell E., 2017 a. Homo antecessor: The state of the art eighteen years later. Quaternary International 433: 22-31. doi.org/10.1016/j.quaint.2015.03.049.
Bermúdez de Castro, J. M., Martínez I., Gracia-Téllez A., Martinón-Torres M., Arsuaga J. L., 2021.The Sima de los Huesos Middle Pleistocene hominin site (Burgos, Spain). Estimation of the number of individuals. Anatomical Records 304: 1463–1477. https://doi.org/10.1002/ar.24551.
Bhandari A., Kay R. F., Williams B. A., Tiwari B. N., Bajpai S., et al., 2019. Correction: First record of the Miocene hominoid *Sivapithecus* from Kutch, Gujarat state, western India. PLoS ONE 14(5): e0217960.
Bietti A., Negrino F., 2007. „Transitional“ Industries from Neanderthals to Anatomically Modern Humans in Continental Italy: Present State of Knowledge - 2007. New Approaches to the Study of Early Upper Paleolithic “Transitional” Industries in Western Eurasia. Transitions Great and Small, pp.41-60. Edition: B.A.R. Chapter: 5. Publisher: ArchaeopressEditors: Julien Riel-Salvatore, Geoffrey A. Clark.
Bíl M., Krejčí O., Dolák L. et al., 2020. A chronology of landsliding based on archaeological and documentary data: Pavlovské vrchy Hills, Western Carpathian Flysch Belt. Scientific Reports 10: 976. https://doi.org/10.1038/s41598-020-57551-4.
Bilsborough A., 1995. Human Evolution. London: Blackie Academic and Professional.
Bilsborough A., 2000. Chronology, Variability and Evolution in *Homo erectus*. Variability and Evolution 8: 5–30.
Bingham P. M., 1999. Human uniqueness: a general theory. The Quarterly Review of Biology 74(2): 133-169.
Bischoff J. L., Williams R. W., Rosenbauer R. J., Aramburu A., Arsuaga J.-L., García N., Cuenca-Bescós G., 2007. High-resolution U-series dates from the Sima de los Huesos hominids yields 600−66+∞kyrs: implications for the evolution of the early Neanderthal lineage. Journal of Archaeological Science 34: 763-770. https://doi.org/10.1016/j.jas.2006.08.003.
Bisson M. S., Tisnerat N., Whit R., 1996. Radiocarbon Dates From the Upper Paleolithic of the Barma Grande. Current Anthropology 37(1): 156- 162.
Bjelland M. D., Montello G. R., Getis A., 2022. Human Geography. Landscapes of Human Activities (13th edition), Chapter 10 – Food and Agriculture. McGraw Hill.
Black D., 1927. On a lower molar hominid tooth from the Chou Kou Tien deposit. Palaeontol Sin Ser D.;7:1.
Black D., 1933. The Croonian lecture: on the discovery, morphology and environment of *Sinanthropus pekinensis*. Philos Trans R Soc B. 223: 57–120.
Bloch J. I., Boyer D. M., 2002. Grasping Primate Origins. Science 298: 1606-1610. DOI:10.1126/science.1078249.

Bloch J. I., Boyer D. M., 2007. New Skeletons of Paleocene-Eocene Plesiadapiformes: A Diversity of Arboreal Positional Behaviors in Early Primates. In: Ravosa D., Matthew J., Dagosto, Marian, eds. Primate Origins: Adaptations and Evolution, pp. 535–581. Springer Science+Business Media, LLC
Bloch J. I., Silcox M. T., 2006. Cranial anatomy of the Paleocene plesiadapiform *Carpolestes simpsoni* (Mammalia, Primates) using ultra high-resolution X-ray computed tomography, and the relationships of plesiadapiforms to Euprimates. Journal of Human Evolution 50: 1 – 35.
Bloch J. I., Silcox M. T., Boyer, D. M., Sargis E. J., 2007. New Paleocene skeletons and the relationship of plesiadapiforms to crown-clade primates. PNAS 104: 1159–1164.
Blondel, C. et al. 2010. Dental mesowear analysis of the late Miocene Bovidae from Toros-Menalla (Chad) and early hominin habitats in Central Africa. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 292: 184-191.
Blumenschine R. J., Peters C. R., Masao F. T., Clarke R. J., Deino A. L., Hay R. L., Swisher C. C., Stanistreet I. G., et al., 2003. Late Pliocene Homo and hominid land use from Western Olduvai Gorge, Tanzania. Science 299: 1217-1221. doi: 10.1126/science.
Boaz N. T., Ciochon R. L., 2004. Dragon Bone Hill: An Ice-Age Saga of *Homo erectus*. Oxford University Press. ISBN 0195152913.
Boaz N.T., Howell, F.C., 1977. A gracile hominid from Upper Member G of the Shungura Formation, Ethiopia. American Journal of Physical Anthropology 46: 93–108.
Bobe R., Leakey M. G., 2009, Ecology of the Plio–Pleistocene mammals in the Omo-Turkana Basin and the emergence of Homo. In: Grine F et al., editors. The first humans-origin and early evolution of the genus *Homo*. Berlin: Springer. p. 173–184.
Bobe R., Leakey M. G., 2009. Ecology of Plio-Pleistocene mammals in the Omo – Turkana Basin and the emergence of Homo. In Grine, F.E., Fleagle, J.G., Leakey, R.E. (Editors), The first humans: origins of the genus *Homo*. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology Series. Springer, Dordrecht, pp. 173-184.
Bobe R., Wood B. A., 2022. Estimating origination times from the early hominin fossil record. Evolutionary Anthropology 31:92–102.
Bocquet-Appel J-P., Degioanni A., 2013. Neanderthal Demographic Estimates. Current Anthropology 54-S8: S202 – S213.
Boesch C., Boesch-Achermann H., 2000. The Chimpanzees of the Tai Forest: Behavioural Ecology and Evolution. Oxford: Oxford University Press.
Boesch-Achermann H., Boesch, C., 1994. Hominization in the Rainforest: The Chimpanzee's Piece of the Puzzle. Evolutionary Anthropology 3: 9–16.
Bogucki P., 1999. The Origins of Human Society. Oxford: Blacwell Publishers.
Böhme M. et al., 2017. Messinian age and savannah environment of the possible hominin Graecopithecus from Europe. PLoS ONE 12 (5): e0177347. doi: 10.1371/journal.pone.0177347.
Böhme M., Spassov N., DeSilva J.M. et al., 2020. Reply to: Reevaluating bipedalism in *Danuvius*. Nature 586: E4–E5. https://doi.org/10.1038/s41586-020-2737-3.
Böhme M., Spassov N., Fuss J., Tröscher A., Deane A. S., Prieto J., Kirscher U., Lechner T., Begun D. R., 2019. „A new Miocene ape and locomotion in the ancestor of great apes and humans". Nature. 575 (7783): 489–493. doi:10.1038/s41586-019-1731-0.
Bolter D. R., Elliot M. C., Hawk J. D., Berger L. R., 2020. „Immature remains and the first partial skeleton of a juvenile Homo naledi, a late Middle Pleistocene hominin from South Africa". PLOS ONE 15(4): e0230440. doi:10.1371/journal.pone.0230440.
Bonmatí A., Gómez-Olivencia A., Arsuaga J-L., Carretero J. M., Gracia A., Martínez I., Lorenzo C., Bérmudez de Castro J. M., Carbonell E., 2010. Middle Pleistocene lower back and pelvis from an aged human individual from the Sima de los Huesos site, Spain. PNAS: 107(43): 18386-18391. https://doi.org/10.1073/pnas.1012131107.
Bowers, E. J., 2006. A New Model for the Origin of Bipedality. Human Evolution 21: 241–250. https://doi.org/10.1007/s11598-006-9021-x.
Boyer D. M., Costeur L., Lipman Y., 2012. Earliest record of Platychoerops (Primates, Plesiadapidae), a new species from Mouras Quarry, Mont de Berru, France. American Journal of Physical Anthropology 149(3): 329-46. doi: 10.1002/ajpa.22119.
Brain C. K., 1981. The Hunters or the Hunted? An Introduction to African Cave Taphonomy. Chicago: University of Chicago Press, 1981.
Bramble D. M., Lieberman D. E., 2004. Endurance rennine and the evolution of Homo. Nature 432: 345–352.

Bräuer G., 1989. The Evolution of Modern Humans: A Comparison of the African and Non-African Evidence. In: Mellars, P. Stringer, C. B., ed., The Human Revolution: Behavioural and Biological Perspectives on the Origins of Modern Humans. Edinburgh: Edinburgh University Press: pp.123–154.
Bräuer G., 2015. Origin of Modern Humans. Pp. 2300–2331. In: Henke, Winfried, Tattersall Ian (Editors). Handbook of Paleoanthropology 2nd ed. Edition. Springer Link
Braun D. R., Harris J. W. K., Levin N. E., McCoy J. T., Herries A. I. R., Bishop B. M. K., et al., 2010. Early hominin diet included diverse terrestrial and aquatic animals 1.95 Ma in East Turkana, Kenya. PNAS 107: 10002–10007.
Braun D. R., Plummer T, Ditchfield P, Ferraro JV, Maina D, Bishop LC, et al., 2008a. Oldowan behavior and raw material transport: perspectives from the Kanjera formation. Journal of Archaeological Science 35: 2329–2345.
Braun D. R., Tactikos J. C., Ferraro J. V., Arnow S. L., Harris J. W. K., 2008 b. Oldowan reduction sequences: methodological considerations. Journal of Archaeological Science 35: 2153-2163.
Brewster C., Meiklejohn C., von Cramon-Taubadel N. et al., 2014. Craniometric analysis of European Upper Palaeolithic and Mesolithic samples supports discontinuity at the Last Glacial Maximum. Nature Communcations 5: 4094. https://doi.org/10.1038/ncomms5094
Brewster C., Pinhasi R., Meiklejohn C., 2014. 8. Human Craniometric Variation Supports Discontinuity at the Late Glacial Maximum in Europe. Wild Things.
Bridges P. S., 1995. Skeletal Biology and Behavior in Ancient Humans. Evolutionary Anthropology 4: 112–120.
Briggs A., Good J. M., Green R. E., Krause J., Maricic T., Stenzel U., Lalueza-Fox C., P. Rudan, Brajković D., Kućan Ž., Gušić I., Schmitz R., Doronichev V.B., Golovanova L.V., de la Rasilla M., Fortea J., Rosas A., Pääbo S., 2009. Targeted retrieval and analysis of five Neandertal mtDNA genomes. Science 325: 318-321.
Britannica, 2023. The history of the idea of race. https://www.britannica.com/topic/race-human.
Bromage T. G., McMahon J. M., Thackeray J. F., Kullmer O., Hogg R., Rosenberger A.L., Schrenk F., Enlow D. H., 2008. Craniofacial architectural constraints and their importance for reconstructing the early Homo skull KNM-ER 1470. Journal of Clinical Pediatric Dentistry 33: 43-54. doi: 10.17796/jcpd.33.1.8168115j12103nut.
Broom R., 1946. The South Africa Fossil Ape-Men, The Australopithecinae (1946). The Transvaal Museum Memoirs No.2.
Broom R., 1949. Another new type of fossil ape-man. Nature, 163: 57-57.
Broom R., Robinson J. T., 1949. A new type of fossil man. Nature 164, 322–323.
Brophy J., Elliot M., De Ruiter D., Bolter D., Churchill S., Walker C., Hawks J., Berger L., 2021. „Immature Hominin Craniodental Remains From a New Locality in the Rising Star Cave System, South Africa". PaleoAnthropology.2021 (1): 1-14. doi:10.48738/2021.iss1.64.
Brown F., Harris J., Leakey R., Walker A., 1985. Early Homo erectus skeleton from west Lake Turkana, Kenya. Nature 316: 788-792.
Brown P., Sutikna T., Morwood M. J., Soejono R. P., Jatmiko W., et al., 2004. A new small-bodied hominin from the Late Pleistocene of Flores Indonesia. Nature 431: 1055–1061.
Brown P., Sutikna T., Morwood M. J., Soejono R. P., Jatmiko, Wayhu S. E., Rokus Awe Due, 2004. A new small-bodied hominin from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia. Nature 431: 1055–1061.
Brown P., Tomoko M., 2009. Liang Bua Homo floresiensis mandibles and mandibular teeth: a contribution to the comparative morphology of a new hominin species. Journal of Human Evolution 57: 571-596.
Brown S. Higham T., Slon V., Pääbo S., 2016. „Identification of a new hominin bone from Denisova Cave, Siberia using collagen fingerprinting and mitochondrial DNA analysis". Scientific Reports 6: 23559.
Brown S., Massilani D., Kozlikin M. B., Shunkov M. V., Derevianko A.P., Stoessel A., Jope-Street B., Meyer, M., Kelso, J., Pääbo, S. and Higham, T., 2022. The earliest Denisovans and their cultural adaptation. Nature Ecology and Evolution 6(1): 28-35.
Bruner E., Bondioli L., Coppa A., Frayer D.W., Holloway R.L., Libsekal Y., Medin T., Rook L., Macchiarelli R., 2016. The endocast of the one-million-year-old human cranium from Buia (UA 31), Danakil Eritrea. American Journal of Physical Anthropology 160: 458-468. https://doi.org/10.1002/ajpa.22983.
Bruner E., Manzi G., Holloway R., 2006. Krapina and Saccopastore: Endocranial Morphology in the Pre-Würmian Europeans. Periodicum Biologorum 108: 433–441.
Brunet M. et al., 2002. A new hominin from the upper Miocene of Chad, Central Africa. Nature 418: 145-151.
Brunet M. et al., 2005. New material of the earliest hominin from the upper Miocene of Chad. Nature 434: 752-755.

Brunet M., 2010. Two new Mio-Pliocene Chadian hominids enlighten Charles Darwin‘s 1871 prediction. Phil. Trans. R. Soc. B365: 3315–3321. http://doi.org/10.1098/rstb.2010.0069.
Brunet M., Beauvilain A., Coppens Y., Heintz É., Moutaye A. H. E, Pilbeam D., 1995. „The first australopithecine 2,500 kilometres west of the Rift Valley (Chad)“. Nature 378 (6554): 273–275. doi:10.1038/378273a0.
Brunet M., Guy, M., Pilbeam D., Hassane Taisso Mackaye H. T., Likius A., Ahounta D., Beauvilain A., Blondel C., Bocherens H., Boisserie J. R., De Bonis L., Coppens Y., Dejax, J., Denys C., Duringerq P., Eisenmann V., Fanone G., Fronty P., Geraads D., Lehmann T., Lihoreau F., Louchart, A., Mahamat, A., Merceron, G., Mouchelin, G., Otero, O., Pelaez Campomanes, P., Ponce De Leon, M., Rage, J.-C., Sapanet, M., Schuster, M., Sudre, J., Tassy, P., Valentin, X., Vignaud, P., Viriot, L., Zazzo, A., Zollikofer C., 2002. A New Hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. Nature 418: 145–151. https://doi.org/10.1038/nature00879.
Brunet, M., Beauvilain A., Coppens Y., Heintz É., Moutaye A. H. E, Pilbeam D., 1996. „*Australopithecus bahrelghazali*, une nouvelle espèce d‘Hominidé ancien de la région de Koro Toro (Tchad)“ [*Australopithecus bahrelghazali*, a new species of fossil hominid from Koro Toro (Chad)]. Comptes Rendus des Séances de l‘Académie des Sciences 322: 907–913.
Bruzek J., Santos F., Perréard Lopreno G., 2022. Grooves in the preauricular area of the human ilium as indicator of sex or traces of parturition: historical background with a test of Novotný‘s method. Anthropologischer Anzeigereiger 79(2): 1156-167. doi: 10.1127/anthranz/2021/1397.
Buck L. T., Stringer C. B., 2014. Having the stomach for it: a contribution to Neanderthal diets? Quaternary Science Reviews 96: 161-167. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2013.09.003.
Burbano H. A., Hodges E., Green R. E., Briggs A.W., Krause J., Meyer M., Good J.M., Maricic T., P.L.F. Johnson, Z. Xuan, M. Rooks, A. Bhattacharjee, L. Brizuela, F.W. Albert, M. de la Rasilla, J. Fortea, A. Rosas, M. Lachmann, G. J. Hannon, S. Pääbo, 2010. Targeted investigaton of the Neanderthal genome by array-based sequence capture. Science 328: 723-725. DOI: 10.1126/science.1188046.
Burch E. S., Ellanna L. J., 1994. Key Issues in Hunter-Gatherer Research. Oxford, Providence: Oxford University Press.
Butler D., 2001. The Battle of Tugen Hills. Nature 410: 508–509.
Byeon Y. J. J., Islamaj R., Yeganova L., Wilbur W. J., Lu Z., Brody L. C., Bonham V. L., 2021. Evolving use of ancestry, ethnicity, and race in genetics research – A survey spanning seven decades. The American Journal of Human Genetics 108(12): 2215-2223.
Byrne R. W., 2015. Primate Intelligence Pp. 1722–1741 In: Henke, Winfried, Tattersall Ian (Editors). Handbook of Paleoanthropology 2nd ed. 2015 Edition. Springer Link.
Caird R., Foley R. A., 1994. Apeman. London: Boxtree Publications.
Callaway E., 2017. „Oldest Homo sapiens fossil claim rewrites our species‘ history“. Nature. doi:10.1038/nature.2017.22114.
Callaway E., 2021. Oldest DNA from a Homo sapiens reveals surprisingly recent Neanderthal ancestry. Nature. Apr;592(7854): 339. doi: 10.1038/d41586-021-00916-0.
Callaway E., 2022. Evidence of Europe‘s first *Homo* sapiens found in French cave. Nature. 2022 Feb. DOI: 10.1038/d41586-022-00389-9.
Callaway E., 2023 a. Ancient genomes show how humans escaped Europe’s deep freeze. A pair of studies offer the most detailed look yet at groups of hunter-gatherers living before, during and after the last ice age. Nature 615: 197-198. doi: https://doi.org/10.1038/d41586-023-00611-2.
Callaway E., 2023b. Oldest genetic data from a human relative found in 2-million-year-old teeth. Ancient protein sequences identify the sex of Paranthropus robustus fossils and hint at evolutionary relationships. Nature NEWS 10: July 2023.
Calvin W. H., 1991. The Throwing Madonna: Essays on the Brain. Online Books (Kindle edition).
Cameron N., Bogin B., Bolter D., Berger L. R., 2017. The postcranial skeletal maturation of *Australopithecus sediba*. American Journal of Physical Anthropology 163(3): 633-640. doi: 10.1002/ajpa.23234.
Campbell B. G., 1978. Some problems in hominid classification and nomenclature. In: Jolly, C.J. (Ed.), Early Hominids of Africa. Duckworth, London, pp. 567–581.
Campbell B., 1963. Quantitative taxonomy and human evolution. In (S. L. Washburn. Ed.) Classification and Human Evolution, pp. 50–74. Chicago: Aldine.
Carlson K. J., Stout D., Jashashvili T., de Ruiter D. J., Tafforeau P, Carlson K, Berger L. R., (2011). The Endocast of MH1, Australopithecus sediba. Science, 333: 1402-1407

Carlson K., Wrangham R, Muller M, Sumner R, Morbeck ME, Nishida T, et al., 2010. The locomotor repertoire of early Homo: insights from chimpanzee variation. American Journal of Physical Anthropology S50: 42.
Carnieri E., 2006. Who Killed the Neanderthals? Human Evolution 21: 337–340.
Carto S. L., Weaver A. J., Hetherington R., Lam Y., Wiebe E. C., 2009. Out of Africa and into an ice age: on the role of global climate chase in the late Pleistocene migration of early modern humans out of Africa. Journal of Human Evolution 56: 87-218.
Casanovas-Vilar I., Alba D. M., Garcés M., Robles J. M., Moyà-Solà S., 2011. Updated chronology for the Miocene hominoid radiation in Western Eurasia. PNAS 108(14): 5554-5559. doi: 10.1073/pnas.1018562108.
Cauche D., 2022. The Vallonnet cave on the northern Mediterranean border: A record of one of the oldest human presences in Europe, L‘Anthropologie 126: 102974. https://doi.org/10.1016/j.anthro.2021.102974.
Cavalli-Sforza L. L., 2000. Genes, Peoples, and Languages, tr. Mark Seielstad, North Point Press. ISBN 0-86547-529-6.
Cavalli-Sforza L. L., P. Menozzi, A. Piazza, 1994, The History and Geography of Human Genes Princeton University Press, Princeton. ISBN 0-691-02905-9.
Cazenave M., Kivell T. L., 2022. Challenges and perspectives on functional interpretations of australopith postcrania and the reconstruction of hominin locomotion. Journal of Human Evolution 175: 103304. doi: 10.1016/j.jhevol.2022.103304.
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. Nature 476: 51-56.
Cerling T. E., Levin N. E., Quade, J., Wynn, J. G., Fox, D. L., Kingston, J. D., Klein, R. E., Brown, F. H., 2010. Comment on the Paleoenvironment of *Ardipithecus ramidus*. Science 328: 1105d.
Chaimanee Y., Chavasseau O., Lazzari V., Soe A. N., Sein C., Jaeger J-J., 2024. Early anthropoid primates: New data and new questions. Evolutionary Anthropology e22022. doi:10.1002/evan.22022
Chaimanee Y., Jolly D., Benammi M., Tafforeau P., Duzer D., Moussa I., Jaeger J. J., 2003. A Middle Miocene hominoid from Thailand and orangutan origins. Nature 422(6927): 61-65. doi: 10.1038/nature01449. PMID: 12621432.
Chaimanee Y., Lazzari V., Chaivanich K., Jaeger, J.J., 2019. First maxilla of a late Miocene hominid from Thailand and the evolution of pongine derived characters. Journal of Human Evolution 134: 102636.
Chaimanee Y., Suteethorn V., Jintasakul P., Vidthayanon C., Marandat B., Jaeger J. J., 2004. A new orangutan relative from the Late Miocene of Thailand. Nature 427(6973): 439-441. doi: 10.1038/nature02245.
Chaimanee Y., Yamee C., Tian P., Khaowiset K., Marandat B., Tafforeau P., Nemoz C., Jaeger J. J., 2006. Khoratpithecus piriyai, a Late Miocene hominoid of Thailand. American Journal of Physical Anthropology 131(3): 311-323. doi: 10.1002/ajpa.20437.
Chen F., Welker F., Shen C-C., Bailey S. E., Bergmann I., Davis S., Xia H., Wang H., Fischer R., Freidline S. E., Yu, T-L., Skinner M. M., Stelzer S., Dong G., Fu Q., Dong G., Wang J., Zhang D., Hublin, J-J., 2019. „A late Middle Pleistocene Denisovan mandible from the Tibetan Plateau“. Nature. Springer Science and Business Media LLC. 569 (7756): 409–412. doi:10.1038/s41586-019-1139-x.
Chen L., Wolf A. B., Fu W., Li L., Akey J. M., 2020. Identifying and Interpreting Apparent Neanderthal Ancestry in African Individuals. Cell 180: 677–687. **https**://doi.org/10.1016/j.cell.2020.01.012.
Chester S. G. B., Williamson T. E., Silcox M. T., Bloch J. I., Sargis E. J., 2019. Skeletal morphology of the early Paleocene plesiadapiform *Torrejonia wilsoni* (Euarchonta, Palaechthonidae). Journal of Human Evolution 128: 76-92. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2018.12.004.
Churchill S. E., 1999. Cold adaptation, heterochrony, and neanderthals. Evolutionary Anthropology 7: 46–60.
Clark E. G., Jenkins K. M., Brodersen C. R., 2023. Back to life: Techniques for developing high-quality 3D reconstructions of plants and animals from digitized specimens. PLoS ONE 18(3): e0283027. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0283027.
Clark P. U. et al, 2009. The Last Glacial Maximum. Science 325: 710-714. DOI:10.1126/science.11728.
Clark W. E. LeGros, 1955. The Fossil Evidence for Human Evolution: An Introduction to the Study of Paleoanthropology. University of Chicago Press, Chicago, IL.
Clark W. E. LeGros, 1964. The Fossil Evidence for Human Evolution: An Introduction to the Study of Paleoanthropology. Second Edition. University of Chicago Press, Chicago, IL.

Clarke R. J., 1998. First Ever Discovery of a Well-Preserved Skull and Associated Skeleton of *Australopithecus*. South African Journal of Science 94: 460–463.
Clarke R. J., 2008 „Latest information on Sterkfontein's Australopithecus skeleton and a new look at Australopithecus"; South African Journal of Science 104(11 & 12): 443–449.
Clarke R. J., 2012. A Homo habilis maxilla and other newly-discovered hominid fossils from Olduvai Gorge, Tanzania. Journal of Human Evolution 63(2): 418-28. doi: 10.1016/j.jhevol.2011.11.007.
Clarke R. J., 2013. Australopithecus from Sterkfontein Caves, South Africa. Pp. 105–124. In: Reed K. E., J. G. Fleagle, R. E. Leakey (eds.), The Paleobiology of Australopithecus, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology, DOI: 10.1007/978-94-007-5919-0_10, Springer Science+Business Media Dordrecht 2013.
Clarke R. J., Howell F. C., Brain C. K., 1970. More evidence of an advanced hominid at Swartkrans. Nature 225: 1219–1222.
Clarke R. J., Kuman K., 2019. „The skull of StW 573, a 3.67 Ma Australopithecus prometheus skeleton from Sterkfontein Caves, South Africa". Journal of Human Evolution 134: 102634. doi:10.1016/j.jhevol.2019.06.005.
Clement A. C., Peterson L. C., 2008, Mechanisms of abrupt climate change of the last glacial period, Rev. Geophys., 46, RG4002, doi:10.1029/2006RG000204.
Cofran Z., Boone M., Petticord M., 2021. Virtually estimated endocranial volumes of the Krapina Neandertals. American Journal of Physical Anthropology 174: 117–128. https://doi.org/10.1002/ajpa.24165.
Cofran Z., VanSickle C., Valenzuela R., García-Martínez D., Walker C.S., Hawks J., Zipfel B., Williams S.A., Berger L. R., 2022. The immature Homo naledi ilium from the Lesedi Chamber, Rising Star Cave, South Africa. American Journal of Biological Anthropology 179(1): 3–17. doi: 10.1002/ajpa.24522.
Cohen K.M., Harper D.A.T., Gibbard P.L., 2023. ICS International Chronostratigraphic Chart 2023/09. International Commission on Stratigraphy, IUGS. www.stratigraphy.org
Cole S., 1975. Leakey's Luck: The Life of Louis Seymour Bazett Leakey 1903–1971. Collins, London.
Collard M., Cross A., 2017. Thermoregulation in Homo erectus and the Neanderthals: A Reassessment Using a Segmented Model. In: Marom, A., Hovers, E. (eds.) Human Paleontology and Prehistory. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-46646-0_12.
Collard M., Wood B. A., 2015. Defining the Genus *Homo*. Pp. 2108 -2145. In: Henke, Winfried, Tattersall Ian (Editors). Handbook of Paleoanthropology 2nd ed. 2015 Edition. Springer Link.
Condemi S., Mounier A., Giunti P., Lari M., Caramelli D., Longo, L., 2013. Possible Interbreeding in Late Italian Neanderthals? New Data from the Mezzena Jaw (Monti Lessini, Verona, Italy). PloS ONE 8(3): 59781.
Conde-Valverde M., Martínez I., Quam R.M. et al., 2021. Neanderthals and Homo sapiens had similar auditory and speech capacities. Nature Ecology and Evolution 5: 609–615. https://doi.org/10.1038/s41559-021-01391-6.
Conroy G. C., 1990. Primate Evolution. New York: W. W. Norton and Company.
Conroy G. C., 1997. Reconstructing Human Origins. New York: W. W. Norton and Company.
Conroy G. C., Smith R. J., 2007. The size of scalable brain components in the human evolutionary lineage: with a comment on the paradox of *Homo floresiensis.* Homo 58: 1-12.
Conroy G. C., Weber G. W., Seidler H., Recheis W., Zur Nedden D., Haile Mariam J., 2000. Endocranial Capacity of the Body Cranium Determined from Three-Dimensional Computed Tomography. American Journal of Physical Anthropology 113: 111–118.
Conroy G. C., Weber G. W., Seidler H., Tobias P. V., Kane A., Brundsen B., 1998. Endocranial Capacity in an Early Hominid Cranium from Sterkfontein, South Africa. Science 280: 1730–1731.
Constantino P. J, Wood B. A., 2007 The Evolution of *Zinjanthropus boisei*. Evolutionary Anthropology 16: 49 – 62. DOI 10.1002/evan.20130
Constantino P. J., 2013. The „Robust" Australopiths. Nature Education Knowledge 4(1):1
Constantino P. J., Borrero-Lopez O., Lawn B. R., 2018. Mechanisms of tooth damage and *Paranthropus* dietary reconstruction. Biosurface and Biotribology 4: 73–78
Cooke E., 2024. What's the difference between Neanderthals and Homo sapiens? LifeScience: https://www.livescience.com/archaeology/whats-the-difference-between-neanderthals-and-homo-sapiens
Coppe J., Taipale N., Rots V., 2023. Terminal ballistic analysis of impact fractures reveals the use of spearthrower 31 ky ago at Maisières-Canal, Belgium. Scientific Reports 13: 18305. https://doi.org/10.1038/s41598-023-45554-w
Corentin G., Axelle Z., Fluteau F., Ramstein G., Chavasseau O., et al., 2022. A coherent biogeographical framework for Old World Neogene and Pleistocene mammals. Palaeontology 65 (2): ff10.1111/pala.1259
Coward F, Gamble C., 2008. Big brains, small worlds: material culture and the evolution of the mind. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci. 363(1499):1969-79. doi: 10.1098/rstb.2008.0004.
Cowgill L. W., Mednikova M. B., Buzhilova A. P., Trinkaus, E., 2015. The Sunghir 3 Upper Paleolithic Juvenile: Pathology versus Persistence in the Paleolithic. International Journal of Osteoarchaeology 25: 176–187. doi: 10.1002/oa.2273.
Crockford S. J., 2002. Commentary: Thyroid Hormone in Neanderthal Evolution: A Natural or a Pathological Role? Geographical Review 92: 73-88. https://doi.org/10.2307/4140952.
Crompton R. H., McClymont J., Elton S., Thorpe S., Sellers W., Heaton J., Pickering T. R., Pataky T., Carlson K. J., Jashashvili T., Beaudet A., 2021. „StW 573 *Australopithecus prometheus:* Its Significance for an Australopith Bauplan". Folia Primatologica. 92 (5–6): 243–275. doi:10.1159/000519723. ISSN 0015-5713.
Crompton R. H., Sellers W. I., Thorpe S. K. S., 2010. Arboreality, terrestriality and bipedalism Phil. Trans. R. Soc. B365: 3301–3314. http://doi.org/10.1098/rstb.2010.0035.
Crompton R. H., Sellers W., Davids K., McClymont J., 2023. Biomechanics and the Origins of Human Bipedal Walking: the last 50 years. Journal of Biomechanics 157: 111701. doi: 10.1016/j.jbiomech.2023.111701.
Culotta E., 1999, A New Human Ancestor? Science 284:572 -573. DOI:10.1126/science.284.5414.572.
Curnoe D., 2010. A review of early *Homo* in southern Africa focusing on cranial, mandibular and dental remains, with the description of a new species (*Homo gautengensis* sp. nov.). Homo 61(3): 151-77. doi: 10.1016/j.jchb.2010.04.002.
Curran S. C., Drăgușin V., Pobiner B., Pante M., Hellstrom J., Woodhead J., Croitor R., Doboș A.,et al., 2025. Hominin presence in Eurasia by at least 1.95 million years ago. Nature Communication, Jan 20;16(1):836. doi: 10.1038/s41467-025-56154-9.
Currie A., Meneganzin A. 2022. Not by demography alone: Neanderthal extinction and null hypotheses in paleoanthropological explanation. Biol Philos 37: 50. https://doi.org/10.1007/s10539-022-09881-y
Dagosto M., Gebo D., Ni X., Smith T., 2018. Estimating body size in early primates: The case of *Archicebus* and *Teilhardina*. Journal of Human Evolution 115: 8–19. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2017.02.005.
D'Amore G., Frederic P., Vančata V., 2001. Process of encephalization in hominid evolution: preliminary results of biostatistic analysis of brain size phylogenetic changes. Anthropologie 39: 215-226. https://www.jstor.org/stable/10.2307/26292570
Dart R. A., 1925. Australopithecus africanus The Man-Ape of South Africa. Nature 115, 195–199. https://doi.org/10.1038/115195a0.
Dart R. A., 1957. The osteodontokeratic culture of Australopithecus prometheus. Transvaal Museum (Pretoria) Memoir 10, 1-105.
Dart R. A., 1982. Adventures with the Missing Link. Better Baby Press. ISBN 978-093667629.
Darwin C., 1859. The Origin of Species. John Murray, London.
Darwin C. 1871. The descent of man, and selection in relation to sex. New York: Appleton.
Daver G., Guy F., Mackaye H. T., Likius A., Boisserie J., Moussa A., Pallas L., Vignaud P., Clarisse N. D., 2022. Postcranial evidence of late Miocene hominin bipedalism in Chad. Nature 609(7925): 94-100. doi: 10.1038/s41586-022-04901-z.
Dawkins R., Wong Y., 2016. The Ancestor's Tale: A Pilgrimage to the Dawn of Evolution. Revised and expanded/Second Mariner Books edition. Houghton Mifflin Harcourt.
Day M. H., 1971. Postcranial remains of Homo erectus from Bed IV, Olduvai Gorge, Tanzania. Nature 232: 383-387.
Day M. H., 1986. Guide to fossil man. (4th edition). Chicago: University of Chicago Press.
Day M. H., Leakey R. E. F., 1974. New evidence of the genus Homo from East Rudolf Kenya. III. American Journal of Physical Anthropology 41: 367-80.
Day M. H., Leakey R. E. F., Walker A. C., Wood B. A., 1975. New hominids from East Rudolf Kenya, I. American Journal of Physical Anthropology. 42: 461-76.
de Bonis L., 1977. Un nouveau genre de primate hominoide dans le Vallesien (Miocene superieur) de Macedoine. CR Acad. Sci. Paris 284: 1393-1396.
de Bonis L., Koufos G. D., 1993. The face and the mandible of Ouranopithecus macedoniensis: description of new specimens and comparisons. Journal of Human Evolution 24: 469–491.

De Bonis L., Koufos G. D., 1997. The phylogenetic and functional implications of Ouranopithecus macedoniensis. In: Begun D, Ward CV, Rose MD (eds) Function, phylogeny and fossils: Miocene hominoid evolution and adaptations. Plenum Press, New York, pp 317–326
de Bonis L., Koufos G. D., 2001. Phylogenetic relationships of Ouranopithecus macedoniensis (Mammalia, primates, Hominoidea, Hominidae) of the late Miocene deposits of Central Macedonia (Greece). In: de Bonis L, Koufos GD, Andrews P (eds) Hominoid evolution and climatic change in Europe 2: phylogeny of the Neogene hominoid primates of Eurasia. Cambridge University Press, Cambridge, pp 254–268
de Bonis L., Koufos G. D., 2014. First discovery of postcranial bones of Ouranopithecus macedoniensis (Primates, Hominoidea) from the late Miocene of Macedonia (Greece). Journal of Human Evolution 74: 21-36. doi: 10.1016/j.jhevol.2014.05.015.
de Bonis L., Koufos, G. D., 1994. Our ancestors' ancestor: Ouranopithecus is a Greek link in human ancestry. Evolutionary Anthropology 3: 75–83.
de Castro J. B., Martinón-Torres, M., 2022. The origin of the Homo sapiens lineage: When and where? Quaternary International 634: 1-13.
de Felipe J., 2011. The Evolution of the Brain, the Human Nature of Cortical Circuits, and Intellectual Creativity. Frontiers in Neuroanatomy 5: 1 - 17. DOI:10.3389/fnana.2011.0002.
de Heinzelin J., Clark J. D., White T. D.; Hart, W.; Renne, P.; WoldeGabriel, G.; Beyene, Y.; Vrba, E., 1999. „Environment and behavior of 2.5-million-year-old Bouri hominids". Science. 284 (5414): 625–629. doi:10.1126/science.284.5414.625.
de la Torre I., 2016. The origins of the Acheulean: past and present perspectives on a major transition in human evolution. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci. 371(1698): 20150245. doi: 10.1098/rstb.2015.0245.
de Menocal P. B., 2004. African climate change and faunal evolution during the Pliocene–Pleistocene. Earth Planet Sci. Lett. 220(1–2): 3–24.
de Ruiter D. J., Laird M. F., Elliott M., Peter S., Brophy J., Hawks J., Berger L. R.,2019. Homo naledi cranial remains from the Lesedi Chamber of the Rising star cave system, South Africa. Journal of Human Evolution 132: 1-14. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2019.03.019.
de Waal F. B. M., 1991. Peacemaking among Primates. London: Penguins Books.
de Waal F. B. M., ed., 2001. Tree of Origin: What Primate Behaviour Can Tell Us about Human Social Evolution. Cambridge (Massachusetts), London: Harvard University Press.
Dean F., Hildebolt C., Smith K., Morwood M. J., Sutikna T., Brown P., Jatmiko, Wayhu Saptomo E., Brunsden B., Prior F., 2006.The Brain of LB1, Homo floresiensis Science 308: 242-245.
Dean F., Hildebolt C., Smith K., Morwood M. J., Sutikna T., Jatmiko, Wayhu Saptomo E., Prior F., 2006. Response to Comment on „The Brain of LB1, *Homo floresiensis*. Science 312: 999c.
Dean F., Hildebolt C., Smith K., Morwood M.J., Sutikna T., Jatmiko, Wayhu Saptomo E., Prior F., 2009. LB1's virtual endocast, microcephaly, and hominin brain evolution. Journal of Human Evolution 57: 597-607.
Dean M. C., Smith B. H., 2009. Growth and development of the Nariokotome youth, KNM-ET 15000. In: Grine F. et al., editors. The first humans—origin and early evolution of the genus *Homo*. Berlin: Springer, pp. 101–20.
Dean M.C., Wood, B.A., 1981. Basicranial anatomy of Plio-Pleistocene hominids from East and South Africa. American Journal of Physical Anthropology 59: 157–174.
Deino A. L., Hill A., 2002. 40Ar/39 Ar dating of Chemeron formation strata encompassing the site of hominin KNM-BC 1, Tugen Hills, Kenya. Journal of Human Evolution 42: 141–51.
Demay L., Péan S., Patou-Mathis M., 2012. Mammoths used as food and building resources by Neanderthals: Zooarchaeological study applied to layer 4, Molodova I (Ukraine). Quaternary International 276–277: 212-226.https://doi.org/10.1016/j.quaint.2011.11.019.
Demeter, F., Zanolli, C., Westaway, K.E. et al. 2022. A Middle Pleistocene Denisovan molar from the Annamite Chain of northern Laos. Nature Communications 13: 2557. https://doi.org/10.1038/s41467-022-29923-z.
Demuro M., Arnold L. J., Parés J. M., Aranburu A., Huguet R., Vallverdú J., Arsuaga J. L., Bermúdez de Castro J. M., Carbonell E., 2022. Extended-range luminescence chronologies for the Middle Pleistocene units at the Sima del Elefante archaeological site (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). Quaternary Geochronology 71, 101318.
DeMiguel D., Rook L., 2018. Understanding climate's influence on the extinction of Oreopithecus (late Miocene, Tusco-Sardinian paleobioprovince, Italy). Journal of Human Evolution 116: 14-26. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2017.11.008.

DeSilva J. M., Gill C. M., Prang T. C., Bredella M. A., Alemseged Z., 2018. A nearly complete foot from Dikika, Ethiopia and its implications for the ontogeny and function of *Australopithecus afarensis*. Science Advances 4(7): eaar7723. doi: 10.1126/sciadv.aar7723.
DeSilva J. M., Holt, K.G., Churchill, S.E., Carlson, K.J., Walker, C.S., Zipfel, B. and Berger, L.R., 2013. The lower limb and mechanics of walking in *Australopithecus sediba*. Science 340(6129): 1232999.
DeSilva J. M., McNutt E., Benoit J., Zipfel B., 2019. One small step: A review of Plio-Pleistocene hominin foot evolution. American Journal of Physical Anthropology 168 S67: 63–140.
Détroit F., Mijares A. S., Corny J., Daver G., Zanolli, C., Dizon E., Robles E., Grün R., Piper P. J., 2019. „A new species of Homo from the Late Pleistocene of the Philippines". Nature. 568 (7751): 181–186. Doi:10.1038/s41586-019-1067-9.
Devièse T., Abrams G., Hajdinjak M., Pirson S., De Groote I., Di Modica K., Toussaint M., Fischer V., Comeskey D., Spindler L., Meyer M., Semal P., Higham T., 2021. Reevaluating the timing of Neanderthal disappearance in Northwest Europe. PNAS 118(12): e2022466118. doi: 10.1073/pnas.2022466118.
Di Vincenzo F., Profico A., Bernardini F., Cerroni V., Dreossi D., Schlager S., Zaio P., Benazzi S., Biddittu I., Rubini M., Tuniz C., Manzi G., 2017. „Digital reconstruction of the Ceprano calvarium (Italy), and implications for its interpretation". Scientific Reports. 7 (1): 13974. doi:10.1038/s41598-017-14437-2
Dinnis R., Bessudnov A., Reynolds N., Devièse T., Pate A., Sablin M., Sinitsyn A., Higham T., 2019. New data for the Early Upper Paleolithic of Kostenki (Russia). Journal of Human Evolution 127: 21-40. doi: 10.1016/j.jhevol.2018.11.012.
Dirks P. H. G. M., Berger L. R., Roberts E. M. et al., 2015. „Geological and taphonomic context for the new hominin species *Homo naledi* from the Dinaledi Chamber, South Africa". eLife. 4: e09561. doi:10.7554/eLife.09561.
Disotell T. R. 2015. Phylogenetic Relationships of Hominids: Biomolecular Approach. Pp. 2017–2043. In: Henke, Winfried, Tattersall Ian (Editors). Handbook of Paleoanthropology 2nd ed. 2015 Edition. Springer Link.
Dobrovolskaya M., Richards M., Trinkaus E., 2012. Direct radiocarbon dates for the Mid Upper Palaeolithic (eastern Gravettian) burials from Sunghir, Russia. Bulletins et Memoires de la Societe d'anthropologie de Paris 24: 96-102.
Dočkalová M., Vančata V., 2005. Gravettian Human Remains Brno II: Postcranial Skeleton. Antropologie 42: 295-304. https://www.jstor.org/stable/26292745.
Domínguez-Rodrigo M., Pickering T., Almécija S. et al. 2015. Earliest modern human-like hand bone from a new >1.84-million-year-old site at Olduvai in Tanzania. Nature Communications 6: 7987. https://doi.org/10.1038/ncomms8987.
Dominguez-Rodrigo M., Pickering, T. R., Baquedano E., Mabulla A., Mark D. F., Musiba C., Bunn H. T., Uribelarrea D., Smith V., Diez-Martin F., Perez-Gonzalez A., 2013. First partial skeleton of a 1.34-million-year-old Paranthropus boisei from Bed II, Olduvai Gorge, Tanzania. PloS ONE 8: e80347. doi:10.1371/journal.pone.0080347.
Douka K., Chiotti Laurent, Nespoulet Roland, HighamT., 2020. A refined chronology for the Gravettian sequence of Abri Pataud. Journal of Human Evolution 141: 102730. doi.org/10.1016/j.jhevol.2019.102730.
Douka K., Slon, V., Jacobs, Z. et al. 2019. Age estimates for hominin fossils and the onset of the Upper Palaeolithic at Denisova Cave. Nature 565: 640–644. https://doi.org/10.1038/s41586-018-0870-z.
Drapeau M. S. M., Ward C. V., Kimbel W. H., Johanson D. C., Rak Y., 2005. Associated cranial and forelimb remains attributed to Australopithecus afarensis from Hadar, Ethiopia, Journal of Human Evolution 48: 593-642. doi.org/10.1016/j.jhevol.2005.02.005.
Drozdová E., 2002. A Rediscovered Fragment of a Human Mandible from Předmostí u Přerova (Czech Republic): Předmostí 21. Bulletin et Mémoirs de la Société d'Anthropologie de Paris, n. s., t. 14: 1–17.
Druzhkova A. S., Thalmann O., Trifonov V. A., Leonard J. A., Vorobieva N. V. et al., 2013. „Ancient DNA Analysis Affirms the Canid from Altai as a Primitive Dog". PLoS ONE 8 (3): e57.
Du A., Alemseged Z., 2019. Temporal evidence shows Australopithecus sediba is unlikely to be the ancestor of Homo. Science Advances 5: eaav9038. DOI:10.1126/sciadv.aav9038.
Du A., Zipkin A. M., Hatala K. G. et al., 2018. „Pattern and process in hominin brain size evolution are scale-dependent". Proceedings of the Royal Society B. 285 (1873): 20172738. doi:10.1098/rspb.2017.2738.
Duarte C., Maurício J., Pettitt Paul B., Zilhão João et al., 1999. The early Upper Paleolithic human skeleton from the Abrigo do Lagar Velho (Portugal) and modern human emergence in Iberia. PNAS 96 (13): 7604-7609. https://doi.org/10.1073/pnas.96.13.7604.

Dubois E., 1894. Pithecanthropus erectus, ein menschenahnliche Ubergangsform aus Java. Batavia: Landesdruckerei.
Dubois E., 1924. Figures of the calvarium and endocranial cast, a fragment of the mandible and three teeth of Pithecanthropus erectus. Proc K Ned Akad Wet. 27:459–64.
Dunbar R. I. M., 2020. Structure and function in human and primate social networks: implications for diffusion, network stability and health. Proc. R. Soc. A.476 20200446. http://doi.org/10.1098/rspa.2020.0446S.
Dunsworth H. M., 2002.The identity of the Chemeron temporal. American Journal of Physical Anthropology, Suppl 34: 65.
Dunsworth H. M., 2010. Origin of the Genus *Homo*. Evolution: Education and Outreach 3: 353–366. https://doi.org/10.1007/s12052-010-0247-8.
Dunsworth H. M., Challis J. H., Walker A., 2003. Throwing and bipedalism: a new look at an old idea. In: Franzen JL, Dohler M, Moyà-Solà S, editors. Upright walking. Frankfurt: Senckenberg Institute. p. 105–110.
Dunsworth H. M., Walker A., 2002. Early genus *Homo*. In: Hartwig W, editor. The primate fossil record. Cambridge: Cambridge University Press. p. 419–26.
Dunsworth H. M.,2015. How to Become a Primate Fossil. Nature Education Knowledge 6(7):1
Edey M. A., Johanson D. C., (1990). Blueprints: Solving the Mystery of Evolution. New York: Penguin (USA).
Egeland C. P., Domínguez-Rodrigo M., Pickering T. R. et al., 2018. „Hominin skeletal part abundances and claims of deliberate disposal of corpses in the Middle Pleistocene“. PNAS. 115 (18): 4601–4606. doi:10.1073/pnas.1718678115.
Einwögerer T., Friesinger H., Händel M., Neugebauer-Maresch C., Simon U., Teschler-Nicola M., 2006. Upper Palaeolithic infant burials. Nature 444: 285.
Elton S., Bishop L. C., Wood B. A., 2001. Comparative context of Plio-Pleistocene hominin brain evolution. Journal of Human Evolution 41: 1-27. https://doi.org/10.1006/jhev.2001.0475.
Ermini L., Der Sarkissian C., Willerslev E., Orlando L., 2015. Major transitions in human evolution revisited: A tribute to ancient DNA. Journal of Human Evolution 79: 4-20. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2014.06.015.
Evans P. D., Mekel-Bobrov N., Vallender E. J., Hudson R. R., Lahn B. T., 2006. Evidence that the adaptive allele of the brain size gene microcephalin introgressed into *Homo sapiens* from an archaic Homo lineage. PNAS 103:18178–18183.
Fa J. E., Stewart J. R., Lloveras L., Vargas J. M., 2013. „Rabbits and hominin survival in Iberia“. Journal of Human Evolution 64 (4): 233–241. doi:10.1016/j.jhevol.2013.01.002.
Fabre V., Condemi S., Degioanni A., Herrscher, E., 2011. Neanderthals versus modern humans: evidence for resource competition from isotopic modelling. International Journal of Evolutionary Biology 2011: 1 - 16. doi:10.4061/2011/689315
Fagan B. M., 1989. People of the Earth: An Introduction to the World Prehistory. Sixth Edition. Glenview, Boston, London: Scott, Foresman and Company.
Falk D., 2015. Evolution of the Primate Brain. Pp. 1496-1527. In: Henke, Winfried, Tattersall Ian (Editors). Handbook of Paleoanthropology 2nd ed. 2015. Edition. Springer Link.
Falk D., Hildebolt C, Smith K, Morwood MJ, Sutikna T, Jatmiko, et al. 2005b Response to comment on “The brain of LB1 *Homo floresiensis*”. Science 310: 236.
Falk D., Hildebolt C., Smith K., Jungers W., Larson S., Morwood M., Sutikna T, Jatmiko, Wahyu Saptomo E., Prior F., 2009. The Type Specimen (LB1) of *Homo floresiensis* Did Not Have Laron Syndrome. American Journal of Physical Anthropology 140: 52–63.
Falk D., Hildebolt C., Smith K., Morwood M. J., Sutikna T., Brown P., et al., 2005a. The brain of LB1, *Homo floresiensis*. Science 308: 242–245.
Fan Y., Linardopoulou E., Friedman C., Williams E., Trask B. J., 2002. Genomic structure and evolution of the ancestral chromosome fusion site in 2q13-2q14.1 and paralogous regions on other human chromosomes. Genome Research 12(11): 1651-1662. doi: 10.1101/gr.337602.
Feakins S. J., Levin N. E., Liddy H. M., Sieracki A., Eglinton T. I., Bonnefille R., 2013. Northeast African vegetation change over 12 m.y. Geology 41: 295-298. doi:10.1130/G33845.1.
Fedele F., Giaccio B., Isaia R., Orsi G., (2002). Ecosystem Impact of the Campanian Ignimbrite Eruption in Late Pleistocene Europe. Quaternary Research 57: 420-424. 10.1006/qres.2002.2331.
Feibel C., Brown FH, McDougall I. Stratigraphic context of fossil hominids from the Omo group deposits: Northern Turkana Basin, Kenya and Ethiopia. American Journal of Physical Anthropology 78(4): 595–622.

Ferreira R. C., Alves G. V., Ramon M., Antoneli F., Briones M. R. S., 2024 (April 21). Reconstructing prehistoric viral genomes from Neanderthal sequencing data. bioRxiv 2023.03.16.532919. doi.org/10.1101/2023.03.16.532919.
Ferring R., Oms O., Agusti J., Berna F., Nioradze M., Shelia T., Tappen M., Vekua A., Zhvania D., Lordkipanidze D., 2011. „Earliest human occupations at Dmanisi (Georgian Caucasus) dated to 1.85-1.78 Ma“. PNAS 108 (26): 10432–10436. doi:10.1073/pnas.1106638108.
Fewlass H., Talamo S., Kromer B., Bard E., Tuna T., Fagault Y., Sponheimer M., Ryder C., Hublin J-J., Perri A., Sázelová S., Svoboda J., 2019. Direct radiocarbon dates of mid Upper Palaeolithic human remains from Dolní Věstonice II and Pavlov I, Czech Republic. Journal of Archaeological Science: Reports 27: 102000. https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2019.102000.
Fewlass H., Talamo S., Wacker L. et al., 2020. A ^{14}C chronology for the Middle to Upper Palaeolithic transition at Bacho Kiro Cave, Bulgaria. Nature Ecology and Evolution 4: 794–801. https://doi.org/10.1038/s41559-020-1136-3.
Fewlass H., Zavala E. I., Fagault Y., Tuna T., Bard E., Hublin J-J., Hajdinjak M., Wilczyński J., 2023. Chronological and genetic analysis of an Upper Palaeolithic female infant burial from Borsuka Cave, Poland. iScience. 26(12): 108283. doi: 10.1016/j.isci.2023.108283.
Finlayson C., 2004. Neanderthals and Modern Humans: An Ecological and Evolutionary Perspective Cambridge University Press, New York.
Fiorenza L., Benazzi S., Henry A. G., Salazar-García D. C., Blasco R., Picin A., Wroe S., Kullmer, O., 2015. To meat or not to meat? New perspectives on Neanderthal ecology. American Journal of Physical Anthropology 156: 43-71. https://doi.org/10.1002/ajpa.22659.
Fisher S. E., 2019. Human Genetics: The Evolving Story of FOXP2. Current Biology 29: R65-R67. https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.11.047.
Fleagle J. G., 1998. Primate Adaptation and Evolution. Second Edition. London: Academic Press, Inc.
Fleagle J. G., 2013. Primate Adaptation and Evolution. Third Edition. London: Academic Press, Inc.
Fleming, N., 2019. „Unknown human relative discovered in Philippine cave“. Nature News. doi:10.1038/d41586-019-01152-3.
Foley R. A., 1987. Another Unique Species. Patterns in Human Evolutionary Ecology. Harlow: Longman Scientific and Technical.
Foley R. A., 1995a. Humans before Humanity: An Evolutionary Perspective. Oxford: Blackwells Publishers.
Foley R. A., 1995b. The Adaptive Legacy of Human Evolution: A Search for the Environment of Evolutionary Adaptedness. Evolutionary Anthropology 4: 194–203.
Foley R. A., 1996. Evolution of Social Behaviour Patterns in Primates and Man. Proceedings of the British Academy 88: 95–117.
Foley R. A., 2013. Comparative Evolutionary Models and the ‘‘Australopith Radiations’’. K. E. Reed, J. G. Fleagle, R. E. Leakey (eds.), The Paleobiology of Australopithecus, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology, pp. 163–174. DOI: 10.1007/978-94-007-5919-0_10. Springer Science+Business Media Dordrecht 2013.
Foley R. A., Gamble C., 2009. The ecology of social transitions in human evolution. Phil. Trans. R. Soc. B 364: 3267–3279. http://doi.org/10.1098/rstb.2009.0136.
Foley R. A., Lahr M. M., 2003. On stony ground: Lithic technology, human evolution, and the emergence of culture. Evolutionary Anthropology 12: 109–122.
Foley R. A., Martin L., Mirazón Lahr M., Stringer C., 2016. Major transitions in human evolution. Phil. Trans. R. Soc. B 371: 20150229. http://doi.org/10.1098/rstb.2015.022.
Foley R. A., Mirazón Lahr M. 2024. Ghosts of extinct apes: genomic insights into African hominid evolution. Trends in Ecology & Evolution 31: S0169-5347(23): 00347-6. doi: 10.1016/j.tree.2023.12.009.
Folinsbee K. E., Brooks D. R., 2007. Miocene hominoid biogeography: pulses of dispersal and Differenciation. Journal of Biogeography 34: 383-397. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01641.x.
Formicola V., 2007. From the Sunghir children to the Romito dwarf. Aspects of the Upper Paleolithic funerary landscape. Current Anthropology 48, 446–453.
Formicola V., Buzhilova A. P., 2004. Double child burial from Sunghir (Russia): Pathology and inferences for Upper Paleolithic funerary practices. American Journal of Physical Anthropology 124: 189–198.
Fox R. C., Rankin B. D., Scott C. S., Sweet A. R., 2014. Second known occurrence of the early Paleocene plesiadapiform Pandemonium (Mammalia: Primates), with description of a new species. Canadian Journal of Earth Sciences 51(12): 1059-1066. doi.org/10.1139/cjes-2014-0113.

Fox R.C., Scott C.S., Buckley, G.A., 2015, A ‘giant’ purgatoriid (Plesiadapiformes) from the Paleocene of Montana, USA: mosaic evolution in the earliest primates. Palaeontology 58: 277-291. doi.org/10.1111/pala.12141.
Franciscus R. G., 1999. Neanderthal nasal structures and upper respiratory tract „specialization“. PNAS 96: 1805-1809. doi: 10.1073/pnas.96.4.1805.
Franklin D., 2010. Forensic age estimation in human skeletal remains: Current concepts and future directions. Legal Medicine 12: 1-7. https://doi.org/10.1016/j.legalmed.2009.09.001.
Franzen J. L., Gingerich P. D., Habersetzer J., Hurum J. H., von Koenigswald W, Holly Smith B., 2009. Complete Primate Skeleton from the Middle Eocene of Messel in Germany: Morphology and Paleobiology. PLoS One 4: 1-27.
Frayer D. W., 1980. Sexual Dimorphism and Cultural Evolution in the Late Pleistocene and Holocene of Europe. Journal of Human Evolution 9: 399-415.
Frayer D. W., 1981. Body Size, Weapon Use and Natural Selection in the Upper Paleolithic and Mesolithic Europe. American Anthropologist 83: 57-73.
Frayer D. W., Clarke R. J., Fiore I., Blumenschine R. J., Pérez-Pérez A., Martinez L. M., Estebaranz F., Holloway R., Bondioli L., 2016. OH-65: The earliest evidence for right-handedness in the fossil record. Journal of Human Evolution 100: 65-72. doi: 10.1016/j.jhevol.2016.07.002.
Frayer D. W., Radovčić J., Radovčić D., 2020. Krapina and the Case for Neandertal Symbolic Behavior Current Anthropology 61(6): 713-731. DOI: 10.1086/712088.
Frayer D. W., Wolpoff M. H., 1985. Sexual Dimorphism. Annual Revue of Anthropology 14: 429–473.
Freidline S. E., Gunz P., Janković I., Harvati K., Hublin J-J., 2012. A comprehensive morphometric analysis of the frontal and zygomatic bone of the Zuttiyeh fossil from Israel. Journal of Human Evolution 62: 225-241. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2011.11.005.
Froehle A. W., Churchill S. E., 2009. Energetic Competition Between Neandertals and Anatomically Modern Humans. PaleoAnthropology 2009: 96-116.
Fu Q., Hajdinjak M., Moldovan O. T., Constantin S., Mallick S., Skoglund P., Patterson N., Rohland N., Lazaridis, I., Nickel B., Viola B., Prüfer K., Meyer M., Kelso J., Reich D., Pääbo, S., 2015. „An early modern human from Romania with a recent Neanderthal ancestor“. Nature. 524 (7564): 216-219. doi:10.1038/nature14558.
Fu Q., Li H., Moorjani P., Jay F., Slepchenko S. M., Bondarev A. A., Johnson P. L., Aximu-Petri A, Prüfer K., De Filippo C., Meyer M., Zwyns N., Salazar-García D. C., Kuzmin Y. V., Keates S. G., Kosintsev P. A., Razhev D. I., Richards M. P., Peristov N. V., Lachmann M., Douka K., Higham T. F.., Slatkin M., Hublin J-J., Reich D., Kelso J., Viola T. B., Pääbo S., 2014. „Genome sequence of a 45,000-year-old modern human from western Siberia“. Nature 514: 445-449. doi:10.1038/nature13810.
Fu Q., Mittnik A., Johnson P. L., Bos K., Lari M., Bollongino R., et al., 2013. A revised timescale for human evolution based on ancient mitochondrial genomes. Current biology 23(7):553-559. pmid:23523248.
Fu Q., Posth C., Hajdinjak M., Petr M., Mallick S., Fernandes D., Furtwängler A., Haak W. et al., 2016. „The genetic history of Ice Age Europe“. Nature. 534 (7606): 200–205. doi:10.1038/nature17993.
Fuentes A. (ed.), 2017.The International Encyclopedia of Primatology, 3 Volume Set 1st Edition. John Wiley & Sons, Inc.
Fuss J., Spassov N., Begun D. R., Böhme M., 2017. Potential hominin affinities of *Graecopithecus* from the Late Miocene of Europe. PLoS ONE 12(5): e0177127. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0177127.
Gabunia L. K., Vekua A., 1995. A Plio–Pleistocene hominid from Dmanisi, East Georgia, Caucasus. Nature 373: 509–512.
Gabunia L., Vekua A. K., de Lumley M. A., Lordkipanidze D., 2002. A new species of *Homo* represented by a fossil from the bottom part of the Pleistocene layer at Dmanisi, Georgia. Archaeol. Ethnol. Anthropol. Eurasia 4:145–152.
Gabunia L., Vekua A., Lordkipanidze D., Swisher III C. C., Ferring R., Justus A., Nioradze M., Tvalchrelidze M., Antón S. C., Bosinski G., Joris O., de Lumley M-A., Majsuradze G., Mouskhelishvil, A., 2000. Earliest Pleistocene Hominid Cranial Remains from Dmanisi, Republic of Georgia: Taxonomy, Geological Setting, and Age. Science 288: 1019–1025.
Gaffney D., 2021. Pleistocene Water Crossings and Adaptive Flexibility Within the Homo Genus. Journal of Archaeological Research 29: 255–326. https ://doi.org/10.1007/s10814-020-09149 -7.
Galik, K. et al., 2004. External and internal morphology of the BAR 1002‘00 *Orrorin tugenensis* femur. Science 305: 1450-1453.
Gamble C. S., 1986. The Paleolithic Settlement of Europe. Cambridge University Press, Cambridge.

Gamble C. S., 1995. Timewalkers: The Prehistory of Global Colonization. Harmondsworth: Penguin.
Gamble C. S., 2007. Origins and Revolutions Human Identity in Earliest Prehistory. Cambridge University Press, The Edinburgh Building, Cambridge.
Gamble C. S., Davies, W., Pettitt, P. & Richards, M. 2004. Climate change and evolving human diversity in Europe during the last glacial. Philosoph. Trans. Royal Soc. B 359: 243–253.
Gangal K., Sarson G. R., Shukurov A., 2014. The Near-Eastern Roots of the Neolithic in South Asia. PLoS One 9(5): e95714. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0095714.
Gao X., Shuangquan Z., Yue Z., Fuyou C., 2017. Evidence of Hominin Use and Maintenance of Fire at Zhoukoudian. Current Anthropology 58: S16, S267-S277.
Garba R., Usyk V., Ylä-Mella L., Kameník J., Stübner K., Lachner J., Rugel G., Veselovský F., Gerasimenko N., Herries A. I. R., Kučera, J., 2024. East-to-west human dispersal into Europe 1.4 million years ago. Nature 627: 805–810. doi.org/10.1038/s41586-024-07151-3.
García N., Arsuaga, J. L., 2011. The Sima de los Huesos (Burgos, northern Spain): palaeoenvironment and habitats of Homo heidelbergensis during the Middle Pleistocene. Quaternary Science Reviews 30(11-12): 1413-1419.
García T., Féraud G., Falguères C., de Lumley H., Perrenoud C., Lordkipanidze D., 2010. „Earliest human remains in Eurasia: New 40Ar/39Ar dating of the Dmanisi hominid-bearing levels, Georgia“. Quaternary Geochronology 5(4): 443–451. doi:10.1016/j.quageo.2009.09.012.
Garvin H. M., Elliott M. C., Delezene L. K., Hawks J., Churchill S. E., Berger L. R., Holliday T. W., 2017. Body size, brain size, and sexual dimorphism in *Homo naledi* from the Dinaledi Chamber. Journal of Human Evolution 111: 119-138. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2017.06.010.
Gathorne-Hardy F. J., Harcourt-Smith W. E. H., 2003.The super-eruption of Toba, did it cause a human bottleneck? Journal of Human Evolution 45: 227–230.
Ge Y., Xing G., 2020. “Understanding the overestimated impact of the Toba volcanic super-eruption on global environments and ancient hominins.” Quaternary International 559: 24-33.
Gebo D. L., 2004. A Shrew-Sized Origin for Primates. Yearbook of Physical Anthropology 47: S 40-62. doi: 10.1002/ajpa.
Gebo D. L., Dagosto, M., Beard, K. Ch., Tao Q., Jingwen W., 2000. The oldest known anthropoid postcranial fossils and the early evolution of higher primates. Nature 404: 276–278.
Gibbons A., 2010. Human ancestor caught in the midst of a makeover. Science 328:413.
Gibbons A., 2017. „World‘s oldest Homo sapiens fossils found in Morocco“. Science 356: 993-994. DOI:10.1126/science.356.6342.993.
Gibbons A., 2018. This ancient jawbone suggests our species left Africa 40,000 years earlier than expected. New find suggests there were multiple migrations of Homo sapiens out of Africa. Science 25 JAN 2018. doi: 10.1126/science.aat1201.
Gibbons A., 2021. „Stunning ‚Dragon Man‘ skull may be an elusive Denisovan—or a new species of human“. Science. doi:10.1126/science.abk169.
Gicqueau A., Schuh A., Henrion J. et al., 2023. Anatomically modern human in the Châtelperronian hominin collection from the Grotte du Renne (Arcy-sur-Cure, Northeast France). Scientific Reports 13, 12682. https://doi.org/10.1038/s41598-023-39767-2.
Gilbert W. H., Asfaw, B., 2008. *Homo erectus*: Pleistocene evidence from the Middle Awash, Ethiopia. Vol. 1. Berkeley: University of California Press. ISBN 978-0-520-25120-5.
Gilbert L., Scott G., Deino A., Martin R., 2024. Magnetostratigraphic dating of earliest hominin sites in Europe. Earth-Science Reviews 256: 104855.
Godinot M., 2007. Primate Origins: A Reappraisal of Historical Data Favoring Tupaiid Affinities. In: Ravosa, Matthew J., Dagosto, Marian, eds., Primate Origins: Adaptations and Evolution, pp. 83 - 142. Springer Science+Business Media, LLC.
Godinot M., 2015. Fossil Record of the Primates from the Paleocene to the Oligocene. Pp. 1137–1259. In: Henke, Winfried, Tattersall Ian (Editors). Handbook of Paleoanthropology 2nd ed. 2015 Edition. Springer Link.
Goebel T. et al., 2008. The Late Pleistocene Dispersal of Modern Humans in the Americas. Science 319: 1497-1502. DOI:10.1126/science.1153569.
Gokhman D., Mishol N., de Manuel M., Marques-Bonet T. et al., 2019. „Reconstructing Denisovan Anatomy Using DNA Methylation Maps“. Cell 179: 180–192. doi:10.1016/j.cell.2019.08.035.
Goldberg A., Günther T., Rosenberg N. A., Jakobsson M., 2017. Ancient X chromosomes reveal contrasting sex bias in Neolithic and Bronze Age Eurasian migrations. PNAS 114(10): 2657-2662. doi: 10.1073/pnas.1616392114.

Golovanova L.V., Doronichev V.B., Doronicheva E.V., Nedomolkin, A.G., 2022. The Impact of Upper Pleistocene Climatic and Environmental Change on Hominin Occupations and Landscape Use, Part 1 Dynamics of Climate and Human Settlement During the Middle and Upper Paleolithic in the Northwestern Caucasus.
Gómez-Olivencia A., Eaves-Johnson K. L., Franciscus R. G., Miguel Carretero J., Arsuaga J. L., 2009. Kebara 2: new insights regarding the most complete Neanderthal thorax. Journal of Human Evolution 57: 75–90.
Goodman M. 1963a. Serological analysis of the systematics of recent hominoids. Human Biology 35: 377–436.
Goodman M. 1963b. Man's place in the phylogeny of the primates as reflected in serum proteins. In Classification and Human Evolution, edited by S. Washburn, S. (Chicago: Viking Fund Publications in Anthropology), pp. 204–230.
Goodman M., Barnabas, J., Matsuda, G., Moore, G. W. 1971. Molecular evolution in the descent of man. Nature 233: 604–613.
Gordon A. D., Nevell L., Wood B., 2009. The *Homo floresiensis* cranium (LB1): Size, scaling, and early Homo affinities. PNAS, 105: 4650–4655.
Goren-Inbar N., Alperson N., Kislev M. E., Simchoni O., Melamed Y., Ben-Nun A., et al., 2004. Evidence of hominin control of fire at Gesher Benot Ya`aqov, Israel. Science 304: 725-727.
Gould S. J., 2002. The Structure of Evolutionary Theory, Cambridge, MA and London, England: Harvard University Press. https://doi.org/10.4159/9780674417922.
Grabowski M., Hatala K. G., Jungers W. L., Richmond B. G., 2015. Body mass estimates of hominin fossils and the evolution of human body size. Journal of Human Evolution 85: 75-93.
Graves R. R., McCarthy R. C., Lupo A. C., Wescott D. J., Cunningham D. L., 2010. New estimates of stature and body mass for KNM-WT 15000. American Journal of Physical Anthropology S50:106-107.
Green D. J., Alemseged Z, 2012, Australopithecus afarensis Scapular Ontogeny, Function, and the Role of Climbing in Human Evolution. Science 338: 514-517. DOI: 10.1126/science.1227123.
Green D. J., Gordon A. D., Richmond B. G., 2007. Limb-size proportions in *Australopithecus afarensis* and Australopithecus africanus, Journal of Human Evolution 52: 187-200.
Green R. E. , Krause J, Briggs AW, Maricic T, Stenzel U, Kircher M, Patterson N, Li H, Zhai W, Fritz MH, Hansen NF, Durand EY, Malaspinas AS, Jensen JD, Marques-Bonet T, Alkan C, Prüfer K, Meyer M, Burbano HA, Good JM, Schultz R, Aximu-Petri A, Butthof A, Höber B, Höffner B, Siegemund M, Weihmann A, Nusbaum C, Lander ES, Russ C, Novod N, Affourtit J, Egholm M, Verna C, Rudan P, Brajkovic D, Kucan Ž, Gušic I, Doronichev VB, Golovanova LV, Lalueza-Fox C, de la Rasilla M, Fortea J, Rosas A, Schmitz RW, Johnson PLF, Eichler EE, Falush D, Birney E, Mullikin JC, Slatkin M, Nielsen R, Kelso J, Lachmann M, Reich D, Pääbo S., 2010. A draft sequence of the Neandertal genome. Science 328(5979): 710-722. doi: 10.1126/science.1188021.
Green R. E., Malaspinas A-S., Krause J., Briggs A. W., Johnson P. L. F., Uhler C., Meyer M., Good J. M., Maricic T., Stenzel U., Prüfer K., Siebauer M., Burbano H. A., Ronan M., Rothberg J. M., Egholm M., Rudan P., Brajković D., Kućan Ž., Gušić I., Wikström M., Laakkonen L., Kelso J., Slatkin M., Pääbo S., 2008. A complete Neandertal mitochondrial genome sequence determined by high-throughput sequencing. Cell, 134: 416-426
Greenbaum G., Friesem D. E., Hovers E., Feldman M. W., Kolodny O., 2019. Was inter-population connectivity of Neanderthals and modern humans the driver of the Upper Paleolithic transition rather than its product? Quaternary Science Reviews 217: 316-329.
Greenbaum G., Getz, Wayne M., Rosenberg N. A., Feldman M. W., Hovers E., Kolodny O., 2019. „Disease transmission and introgression can explain the long-lasting contact zone of modern humans and Neanderthals". Nature Communications. 10 (1): 5003. doi:10.1038/s41467-019-12862-7.
Greenfield L. O., 1978, On the dental arcade reconstructions of *Ramapithecus*. Journal of Human Evolution 7: 345-359. https://doi.org/10.1016/S0047-2484(78)80075-X.
Grine F E., 2013.The Alpha Taxonomy of *Australopithecus africanus*. The Paleobiology of Australopithecus pp 73–104.
Grine F. E., 2007. Evolutionary History of the Robust Australopithecines. Taylor and Francis. Kindle Edition.
Grine F. E., 2019. The alpha taxonomy of *Australopithecus* at Sterkfontein: The postcranial evidence (La taxonomie alpha *d'Australopithecus* à Sterkfontein: le registre postcrânien. C. R. Palevol 18: 335–352.
Grine F. E., Fleagle J. G., 2009. The first humans: a summary perspective on the origin and early evolution of the genus Homo. P p. 197–207. In: Grine F et al., editors. The first humans—origin and early evolution of the genus *Homo*. Berlin: Springer.

Grine F. E., Fleagle J. G., Leakey R. E., (Eds.), 2008. The First Humans – Origin and Early Evolution of the Genus *Homo*. Springer, Science+Business Media B.V.
Grine F. E., Fleagle, J. G., 2009. The first humans: a summary perspective on the origin and early evolution of the genus Homo. In The First Humans–Origin and Early Evolution of the Genus *Homo*: Contributions from the Third Stony Brook Human Evolution Symposium and Workshop October 3–October 7, 2006, pp. 197-207. Springer Netherlands.
Grine, F. E., Fleagle, J. G. Leakey, R. E. F., eds., 2009. The First Humans: Origin and Early Evolution of the Genus *Homo*. Springer Science & Business Media.
Groves C., 2016. Primates (Taxonomy). In The International Encyclopedia of Primatology (eds. Bezanson M., MacKinnon K.C., E. Riley, C.J. Campbell, K.A.I. Nekaris, A. Estrada, A.F. Di Fiore, S. Ross, L.E. Jones-Engel, B. Thierry, R.W. Sussman, C. Sanz, J. Loudon, S. Elton and A. Fuentes). https://doi.org/10.1002/9781119179313.wbprim0045.
Grün R., 2006. Direct Dating of Human Fossils. Yearbook of Physical Anthropology 49: 2-48.
Grün R., Pike A., McDermott F., Eggins S., Mortimer G., Aubert M., Kinsley L., Joannes-Boyau R., Rumsey M., Denys C., Brink J., Clark T., Stringer C., 2020. Dating the skull from Broken Hill, Zambia, and its position in human evolution. Nature 580: 372-375. doi: 10.1038/s41586-020-2165-4.
Gruss L. T., Schmitt D., 2015. The evolution of the human pelvis: changing adaptations to bipedalism, obstetrics and thermoregulation. Phil. Trans. R. Soc. B 370: 20140063. http://doi.org/10.1098/rstb.2014.0063.
GTS 2016 (Ogg, J. G., Ogg, G. & Gradstein, F. M.): A Concise Geologic Time Scale: 234 p.; Elsevier. ISBN 978-0-444-63771-0. https://en.wikipedia.org/wiki/Timeline_of_glaciation#cite_note-Velichko_2004-22
Guatelli-Steinberg D., 2009. Recent Studies of Dental Development in Neandertals: Implications for Neandertal Life Histories. Evolutionary Anthropology 18: 9–20.
Guimarães S.W., Lorenzo C., 2015. Variability in first Homo: Analysis of the ratio between the skulls KNM-ER 1470 and KNM-ER 1813 based on sexual dimorphism of *Homo sapiens*. Homo 66(5): 387-398. doi: 10.1016/j.jchb.2015.02.009.
Gülec, E. S., Sevim A., Pehlevan C., Kaya F., 2007. A new great ape from the late Miocene of Turkey. Anthropological Science. 115 (2): 153-158. doi:10.1537/ase.070501.
Gunnell, G. F., Miller, E. R., 2001. Origin of Anthropoidea: Dental Evidence and Recognition of Early Anthropoids in the Fossil Record,With Comments on the Asian Anthropoid Radiation. American Journal of Physical Anthropology 114: 177-191.
Gunz P., Bookstein, F. L., Mitteroecker P., Stadlmayr A., Seidler H., Weber G. W., 2009. „Early modern human diversity suggests subdivided population structure and a complex out-of-Africa scenario". PNAS 106 (15): 6094–6098. doi:10.1073/pnas.0808160106.
Gunz P., Bulygina E., 2012. The Mousterian child from Teshik-Tash is a Neanderthal: A geometric morphometric study of the frontal bone. American Journal of Physical Anthropology 149: 365-379. https://doi.org/10.1002/ajpa.22133.
Gunz P., Harvati K., 2007. The Neanderthal "chignon": Variation, integration, and homology. Journal of Human Evolution, 52: 262-274.
Gunz P., Neubauer S., Golovanova L., Doronichev V., Maureille B., Hublin J-J., 2012. A uniquely modern human pattern of endocranial development. Insights from a new cranial reconstruction of the Neandertal newborn from Mezmaiskaya. Journal of Human Evolution 62(2): 300-313. doi: 10.1016/j.jhevol.2011.11.013.
Gupta A. K., 2004. Origin of agriculture and domestication of plants and animals linked to early Holocene climate amelioration. Current Science 87(1): 54–59. http://www.jstor.org/stable/24107979.
Guran S. H., Yousefi M., Kafash A., Ghasidian E., 2024. Reconstructing contact and a potential interbreeding geographical zone between Neanderthals and anatomically modern humans. Scientific Reports Sep 3;14(1):20475. doi: 10.1038/s41598-024-70206-y.
Guy F., Lieberman D.E., Pilbeam D., de Leon M. P., Likius A., Mackaye H. T., Vignaud P., Zollikofer C., Brunet, M., 2005. Morphological affinities of the *Sahelanthropus tchadensis* (Late Miocene hominid from Chad) cranium. PNAS, 102(52): 18836-18841. https://doi.org/10.1073/pnas.0509564102.
Haak W., Lazaridis I., Patterson N., Rohland N., Mallick S., Llamas B., et al., 2015. „Massive migration from the steppe was a source for Indo-European languages in Europe". Nature. 522 (7555): 207–211. doi:10.1038/nature14317.
Haeusler M., McHenry H. M., 2004. Body proportions of Homo habilis reviewed. Journal of Human Evolution. 46(4): 433-465. doi: 10.1016/j.jhevol.2004.01.004.

Haile-Selassie Y. et al., 2004. Late Miocene teeth from Middle Awash, Ethiopia, and early hominin dental evolution. Science 303: 1503-1505.
Haile-Selassie Y. et al., 2009. „Homininae," in *Ardipithecus kadabba*: Late Miocene Evidence from the Middle Awash, Ethiopia, eds. Y. Haile-Selassie & G. WoldeGabriel (Berkeley, CA, and London, UK: University of California Press, 2009), pp.159-236.
Haile-Selassie Y., 2001. Late Miocene Hominids from the Middle Awash, Ethiopia. Nature 412: 178– 181.
Haile-Selassie Y., 2010. Phylogeny of early *Australopithecus*: New fossil evidence from the Woranso-Mille (central Afar, Ethiopia). Philosophical Transactions of The Royal Society B Biological Sciences 365(1556): 3323-3331. DOI: 10.1098/rstb.2010.0064.
Haile-Selassie Y., Gibert L., Melillo S. et al., 2015. New species from Ethiopia further expands Middle Pliocene hominin diversity. Nature 521: 483–488. https://doi.org/10.1038/nature14448.
Haile-Selassie Y., Gibert L., Melillo Stephanie M., Ryan Timothy M., Alene Mulugeta, Deino Alan, Levin Naomi E., Scott Gary, Saylor Beverly Z., 2015. New Species from Ethiopia further expands Middle Pliocene Hominin Diversity. Nature 521: 483-488. doi: 10.1038/nature14448.
Haile-Selassie Y., Latimer B. M., Alene M., Deino A. L., Gibert L., Melillo S. M., Saylor B. Z., Scott G. R., Lovejoy C. O., 2010. An early *Australopithecus afarensis* postcranium from Woranso-Mille, Ethiopia. PNAS 107: 12121-12126.
Haile-Selassie Y., Latimer, B., Alene M., Deino A. L., Gibert L., Melillo S. M., Saylor B. Z., Scott G. R., Lovejoy, O. C., 2010 a. An early *Australopithecus afarensis* postcranium from Woranso-Mille, Ethiopia. PNAS 107: 12121–12126. doi: 10.1073/ pnas.1004527107.
Haile-Selassie Y., Saylor B., Deino, A. et al. 2012. A new hominin foot from Ethiopia shows multiple Pliocene bipedal adaptations. Nature 483: 565–569. https://doi.org/10.1038/nature10922.
Haile-Selassie Y., Saylor Beverly Z., Alene Mulugeta, Deino Alan, Gibert Luis, Schwartz Gary T., 2022. Comparative description and taxonomic affinity of 3.7-million-year-old hominin mandibles from Woranso-Mille (Ethiopia), Journal of Human Evolution, 173: 1 -25. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2022.103265.
Haile-Selassie Y., Stephanie M. Melillo, and Denise F. Su. 2016. The Pliocene hominin diversity conundrum: Do more fossils mean less clarity? PNAS 113 (23): 6364-6371. https://doi.org/10.1073/pnas.15212661.
Haile-Selassie Y., Su D. F. (eds), 2016. The Postcranial Anatomy of *Australopithecus afarensis*. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-017-7429-1_
Haile-Selassie Y., Su D. F., 2015. The Postcranial Anatomy of *Australopithecus afarensis*: New Insights from KSD-VP-1/1. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology. Springer. doi:10.1007/978-94-017-7429-1.
Haile-SelassieY., Saylor B., Deino A., Alene M., Latimer, B., 2010b. New hominid fossils from Woranso-Mille (central Afar, Ethiopia) and taxonomy of early *Australopithecus*. American Journal of Physical Anthropology 141: 406–417. doi:10.1002/ajpa.21159.
Hajdinjak M., Mafessoni F., Skov L., Vernot B., Hübner A., Fu Q., Essel E., Nagel S., Nickel B., Richter J., Moldovan O. T., Constantin S., Endarova E., Zahariev N., Spasov R., Welker F., Smith G. M., Sinet-Mathiot V., Paskulin L., Fewlass H., Talamo S., Rezek Z., Sirakova S., Sirakov N., McPherron S. P., Tsanova T., Hublin J-J., Peter B. M., Meyer M., Skoglund P., Kelso J., Pääbo S., 2021. Initial Upper Palaeolithic humans in Europe had recent Neanderthal ancestry. Nature 592: 253-257. doi: 10.1038/s41586-021-03335-3.
Hammon A. S., Almécija S., Libsekal Y., Rook L., Macchiarelli R., 2018. A partial Homo pelvis from the Early Pleistocene of Eritrea, Journal of Human Evolution 123: 109-128. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2018.06.010.
Hammond A. S., Mavuso S. S., Biernat M. et al., 2021. New hominin remains and revised context from the earliest *Homo erectus* locality in East Turkana, Kenya. Nature Communications 12: 1939. doi. org/10.1038/s41467-021-22208-x
Hammond A. S., Rook L., Anaya A. D., Almécija S., 2019. Insights into the lower torso in late Miocene hominoid *Oreopithecus bambolii*. PNAS 117 (1): 278-284. https://doi.org/10.1073/pnas.1911896116.
Hammond AS, Almécija S, Libsekal Y, Rook L, Macchiarelli R. A., 2018. Partial *Homo* pelvis from the Early Pleistocene of Eritrea. Journal of Human Evolution 123: 109-128. doi: 10.1016/j.jhevol.2018.06.010.
Hamrick M. W., 2001. Primate origins: evolutionary change in digital ray patterning and segmentation. Journal of Human Evolution 40, 339–351.

Händel M., 2014. "What happened at the Wachtberg in Krems 30,000 years ago?" – A reconstruction of the local Upper Paleolithic occupation history "The Dolní Věstonice Studies, Volume 20/2014, pp. 89–93. Brno: Academy of Sciences of the Czech Republic, Institute of Archeology, Brno and Masaryk University, Department of Anthropology, ISBN 978-80-86023-46-5 (Archeologický ústav AV ČR. Brno) ISBN 978-80-210-6849-0 (Masarykova univerzita. Brno), ISSN 1801-7002.
Händel M., Einwögerer T., Simon U., 2008. Krems-Wachtberg – A Gravettian Settlement Site in the Middle Danube Region. Wiss. Mitt. Niederösterr. Landesmuseum 19: 91-108.
Harcourt-Smith W. E. H., 2015. Origin of bipedal locomotion. Pp. 1920–1961. In: Henke, Winfried, Tattersall Ian (Editors). Handbook of Paleoanthropology 2nd ed. Edition. Springer Link.
Harcourt-Smith W. E. H., 2016. Early hominin diversity and the emergence of the genus *Homo*. Journal of Anthropological Science 94:19-27.
Harcourt-Smith W. E. H., Throckmorton, Z.; Congdon, K. A.; Zipfel, B.; Deane, A. S.; Drapeau, M. S. M.; Churchill, S. E.; Berger, L. R.; DeSilva, J. M., 2015. „The foot of *Homo naledi*". Nature Communications. 6: 8432. doi:10.1038/ncomms9432.
Harding A. F., 2011. The Bronze Age. In: Milisauskas S.- European Prehistory. A Survey, 2nd edition, pp. 327 - 404. Springer.
Hardy B. L., Kay M., Marks A. E., Monigal K., 2001. Stone tool function at the paleolithic sites of Starosele and Buran Kaya III, Crimea: behavioral implications. PNAS (19): 10972-10977. doi: 10.1073/ pnas.191384498.
Harmon, E. H., 2013. „Age and Sex Differences in the Locomotor Skeleton of *Australopithecus*". The Paleobiology of *Australopithecus*. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology. Springer Science and Business Media. pp. 263–272. doi:10.1007/978-94-007-5919-0_18.
Harris D. N., Platt A., Hansen M. E. B., Fan S., McQuillan MA, Nyambo T, Mpoloka SW, Mokone GG, Belay G, Fokunang C, Njamnshi AK, Tishkoff SA., 2023. Diverse African genomes reveal selection on ancient modern human introgressions in Neanderthals. Current Biology 33(22): 4905-4916.e5. doi: 10.1016/j.cub.2023.09.066.
Harris J., Leakey M., ed., 2001. Lothagam: The Dawn of Humanity in Eastern Africa. New York: Columbia University Press.
Harrison T., 2002. Late Oligocene to middle Miocene catarrhines from Afro-Arabia. In: Hartwig, W.C. (Ed.), The Primate Fossil Record. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 311e338.
Harrison T., 2010. Apes among the tangled branches of human origins. Science 327: 532-534.
Harrison T., 2011. Hominins from the Upper Laetolil and Upper Ndolanya Beds, Laetoli. In: T. Harrison (ed.), Paleontology and Geology of Laetoli: Human Evolution in Context. Volume 2: Fossil Hominins and the Associated Fauna, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology, pp. 141 – 188. Springer Science+Business Media B.V.
Harrison T., 2013. Catarrhine origins. In: Begun, D.R. (Ed.), A Companion to Paleoanthropology. Blackwell Publishing, Chichester, pp. 376e396.
Harrison T., Andrews P., 2009. The anatomy and systematic position of the early Miocene proconsulid from Meswa Bridge, Kenya. Journal of Human Evolution 56: 479-496.
Harrison Terry, 2011. Paleontology and Geology of Laetoli: Human Evolution in Context: Volume 2: Fossil Hominins and the Associated Fauna. Springer Science & Business Media.
Harvati K., 2015. Neanderthals and Their Contemporaries Homo. Pp. 2244–2281. In: Henke, Winfried, Tattersall Ian (Editors). Handbook of Paleoanthropology 2nd ed. 2015 Edition. Springer Link.
Harvati K., Ackermann R.R., 2022. Merging morphological and genetic evidence to assess hybridization in Western Eurasian late Pleistocene hominins. Nature Ecology and Evolution 6: 1573–1585. https://doi.org/10.1038/s41559-022-01875-z.
Harvati K., Frost S. R., McNulty K. P., 2004.Neanderthal taxonomy reconsidered: Implications of 3D primate models of intra- and interspecific differences. PNAS, 101: 1147–1152.
Harvati K., Harrison T., (Eds.), 2006. Neanderthals Revisited: New Approaches and Perspectives Springer, Dordrecht. Hawks J., (2011). No Brain Expansion in *Australopithecus boisei*. American Journal of Physical Anthropology 146:155–160.
Harvati K., Reyes-Centeno H., 2022. Evolution of Homo in the Middle and Late Pleistocene. Journal of Human Evolution 173: 103279. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2022.103279.

Harvati K., Röding, C., Bosman, A.M., Karakostis, F.A., Grün, R., Stringer, C., Karkanas, P., Thompson, N.C., Koutoulidis, V., Moulopoulos, L.A. and Gorgoulis, V.G., 2019. Apidima Cave fossils provide earliest evidence of Homo sapiens in Eurasia. Nature 571(7766): 500-504.
Hatala K. G., Demes, B. & Richmond, B. G., 2016. Laetoli footprints reveal bipedal gait biomechanics different from those of modern humans and chimpanzees. Proc. R. Soc. Lond. B 283: 20160235 https://doi.org/10.1098/rspb.2016.0235.
Hatala K. G. et al., 2024. Footprint evidence for locomotor diversity and shared habitats among early Pleistocene hominins. Science386: 1004-1010. DOI:10.1126/science.ado5275
Hawks J. D., 2017. Neanderthals and Denisovans as biological invaders. PNAS 114: 9761-9763.
Hawks J. D., 2023. Guide to *Sahelanthropus*, *Orrorin* and *Ardipithecus*. https://johnhawks.net/weblog/guide-to-sahelanthropus-orrorin-and-ardipithecus/ 18 02 24.
Hawks J. D., Elliott M , Schmid P , Churchill S. E., Ruiter D. J., Roberts E. M., Hilbert-Wolf H , Garvin H..M., Williams S. A., Delezene L. K., Feuerriegel E. M., Randolph-Quinney P., Kivell T. L., Laird M. F., Tawane G., DeSilva J. M., Bailey S. E., Brophy J. K., Meyer M. R., Skinner M. M., Tocheri M. W., VanSickle C., Walker C. S., Campbell T. L., Kuhn B., Kruger A., Tucker S., Gurtov A., Hlophe N., Hunter R., Morris H., Peixotto B., Ramalepa M., Rooyen D. V., Tsikoane M., Boshoff P., Dirks P. H., Berger L. R., 2017. New fossil remains of *Homo naledi* from the Lesedi Chamber, South Africa. Elife 6: e24232. doi: 10.7554/eLife.24232.
Hawks J. D., Hunley K., Lee S-H., Wolpoff M. H., 2000. Population Bottlenecks and Pleistocene Human Evolution. Molecular Biology and Evolution 17(1): 2–22. 10.1093/oxfordjournals.molbev.a026233.
Hawks J. D., Wolpoff M. H., 2001 a. The Four Faces of Eve: Hypothesis Compatibility and Human Origins. Quaternary International 75: 41–50.
Hawks J. D., Wolpoff M. H., 2001 b. The Accretion Model of Neanderthal Evolution. Evolution 55: 1474–1485
Hawks, J. D., 2011. No brain expansion in *Australopithecus boisei*. American Journal of Physical Anthropology 146: 155-160. https://doi.org/10.1002/ajpa.21420.
Hay R. L., Leakey M. G., 1982. Fossil footprints of Laetoli. Scientific American, February 1982: 50-57.
Head M. J., Pillans B, Zalasiewicz JA, TISOQS, 2021. Formal ratification of subseries for the Pleistocene Series of the Quaternary System. Episodes 44: 241-247. https://doi.org/10.18814/epiiugs/2020/020084.
Heesy C. P., Ross, C. F., Demes, B., 2007. Oculomotor Stability and the Functions of the Postorbital Bar and Septum. In: Ravosa, Matthew J., Dagosto, Marian, eds. Primate Origins: Adaptations and Evolution, pp. 257–284. Springer Science+Business Media, LLC.
Heinzelin J. D., Clark J. D., White T. D., Hart W., Renne P., WoldeGabriel G., Beyene Y., Vrba E., 1999. Environment and behavior of 2.5-million-year-old Bouri hominids. Science 284(5414): 625-629.
Henke W., Schmitz R., Giemsch L. 2006. Die spät Eiszeitlichen Funde von Bonn-Oberkassel. In. G. Uelsberg, S. Lötters (Eds.), pp. 243-255. Roots/Wurzeln der Menschheit (2006).
Henke W., Tattersall I., 2015 a. Principles, Methods, and Approaches. Pp. IX – XVI. In: Henke, Winfried, Tattersall Ian (Editors). Handbook of Paleoanthropology 2nd ed. Edition. Springer Link.
Henke W., Tattersall I., 2015 b. Primate Evolution and Human Origins. Pp. XVII – XXII. In: Henke, Winfried, Tattersall Ian (Editors). Handbook of Paleoanthropology 2nd ed. Edition. Springer Link
Henry A. G., Brooks, A.S. and Piperno, D.R., 2014. Plant foods and the dietary ecology of Neanderthals and early modern humans. Journal of Human Evolution 69: 44-54.
Henry A. G.; Brooks, A.S.; Piperno, D.R., 2011. „Microfossils in calculus demonstrate consumption of plants and cooked foods in Neanderthal diets (Shanidar III, Iraq; Spy I and II, Belgium)“. PNAS 108: 486–491. doi:10.1073/pnas.1016868108.
Hernández Fernández M., Vrba E. S., 2005. Macroevolutionary processes and biomic specialization: testing the Resource-Use Hypothesis. Evolutionary Ecology 19: 199-219.
Herries A. I. R. et al., 2020. Contemporaneity of *Australopithecus*, *Paranthropus*, and early *Homo erectus* in South Africa. Science 368: eaaw7293. DOI:10.1126/science.aaw7293
Hershkovitz I. et al., 2018. The earliest modern humans outside Africa. Science359: 456 - 459. DOI:10.1126/science.aap8369.
Hershkovitz I. et al., 2021. A Middle Pleistocene Homo from Nesher Ramla, Israel. Science 372: 1424-1428. DOI:10.1126/science.abh3169.
Hershkovitz I., May H., Sarig R., Pokhojaev A., Grimaud-Hervé D., Bruner E., Fornai C., Quam R. Arsuaga J. L., Krenn V. A., Martinón-Torres M., 2021. „A Middle Pleistocene *Homo* from Nesher Ramla, Israel“. Science 372 (6549): 1424–1428. doi:10.1126/science.abh3169

Hershkovitz I., Weber G. W., Quam R., Duval M., Grün R., Kinsley L., Ayalon A., Bar-Matthews M., Valladas H., Mercier N., Arsuaga J. L., Martinón-Torres M., Bermúdez de Castro J. M., Fornai C., Martín-Francés L., Sarig R., May H., Krenn V. A., Slon V., Rodríguez L., García R., Lorenzo C., Carretero J. M., Frumkin A., Shahack-Gross R., Bar-Yosef Mayer D. E., Cui Y., Wu X., Peled N., Groman-Yaroslavski I., Weissbrod L., Yeshurun R., Tsatskin A., Zaidner Y., Weinstein-Evron M., 2018. The earliest modern humans outside Africa. Science 359(6374): 456-459. doi: 10.1126/science.aap8369.
Heteren van A. H., 2008. *Homo floresiensis* as an island form. Palarch's Journal of Vertebrate Palaeontology, 5: 1-19.
Higham T., Brock F., Ramsey C., Davies W., Wood R., Basell L., 2011 b. Chronology of the Grotte du Renne, Arcy-sur-Cure, France: a response to Zilhão et al. (this issue). Before Farming, 2011(3), pp.1-5.
Higham T., Douka, K., Wood, R., Ramsey, C.B., Brock, F., Basell, L., Camps, M., Arrizabalaga, A., Baena, J., Barroso-Ruíz, C. and Bergman, C., 2014. The timing and spatiotemporal patterning of Neanderthal disappearance. Nature, 512(7514): 306-309.
Higham T., Jacobi R., Basell, L., Ramsey, C.B., Chiotti, L. and Nespoulet, R., 2011 a. Precision dating of the Palaeolithic: A new radiocarbon chronology for the Abri Pataud (France), a key Aurignacian sequence. Journal of Human Evolution 61(5): 549-563.
Higham T., Jacobi R., Jacobi R., et al., 2010. Chronology of the Grotte du Renne (France) and implications for the context of ornaments and human remains within the Châtelperronian. PNAS 107: 20234-20239. https://doi.org/10.1073/pnas.1007963107.
Hill A., 2002. Paleoanthropological Research in the Tugen Hills, Kenya. Journal of Human Evolution, 42: 1-10.
Hill A., Ward S., Deino A., Curtis G., Drake R., 1992. Earliest *Homo*. Nature 355(7): 19–22.
Hiscock P., 2013. 5 Early Old World migrations of *Homo sapiens*: archaeology. In Ness (Ed.). The Encyclopedia of Global Human Migration, I. https://doi.org/10.1002/9781444351071.wbeghm806.
Hiscock P., 2015. Cultural diversification and the global dispersion of *Homo sapiens*: Lessons from Australia. In Kaifu, Y., Izuho, M., Goebel, T., Sato, H., and Ono, A. (eds.), Emergence and Diversity of Modern Human Behaviour in Paleolithic Asia, Texas A&M University Press, College Station, pp. 225–236.
Hobart B., Lisiecki, L.E., Rand, D. et al., 2023. Late Pleistocene 100-kyr glacial cycles paced by precession forcing of summer insolation. Nat. Geosci. 16: 717–722. https://doi.org/10.1038/s41561-023-01235-.
Hodder I., 2014. „Çatalhöyük excavations: the 2000-2008 seasons.“, British Institute at Ankara, Monumenta Archaeologica 29. ISBN 978-1-898249-29-0.
Hoffecker J. F. et al., 2008. From the Bay of Naples to the River Don: the Campanian Ignimbrite eruption and the Middle to Upper Paleolithic transition in eastern Europe. Journal of Human Evolution 55: 858–870.
Hoffecker J. F., 2009. The spread of modern humans in Europe. PNAS 106 (38) 16040-16045. https://doi.org/10.1073/pnas.0903446106.
Hoffecker J. F., 2011. The early upper Paleolithic of eastern Europe reconsidered. Evolutionary Anthropology 20(1): 24-39. doi: 10.1002/evan.20284.
Hoffmann D. L. et al., 2018. U-Th dating of carbonate crusts reveals Neandertal origin of Iberian cave art. Science359: 912-915 .DOI:10.1126/science.aap7778.
Holliday T. W., 1997. Postcranial evidence of cold adaptation in European Neandertals. American Journal of Physical Anthropology 104(2): 245-58. doi: 10.1002/(SICI)1096-8644(199710)104:2<245.
Holliday T. W., Churchill S. E., Carlson K. J., DeSilva J. M., Schmid P., Walker C. S., Berger, L.R., 2018. *Australopithecus sediba* -Body Size and Proportions of *Australopithecus sediba*. PaleoAnthropology, 2018: 406-422.
Holliday T. W., Franciscus R. G., 2009. Body size and its consequences: Allometry and the lower limb length of Liang Bua 1 (*Homo floresiensis*). Journal of Human Evolution 57: 223-228.
Holloway R. L., 1981. The endocast of the Omo L338y-6 Juvenile Hominid: gracile or robust *Australopithecus*? American Journal of Physical Anthropology 54: 109–118.
Holloway R. L., 1983. Human paleontological evidence relevant to language behavior. Human Neurobiology 2: 105–114.
Holloway R. L., 2000. Brain. In: Delson E et al., editors. Encyclopedia of human evolution and prehistory. New York: Garland, pp. 141–149.
Holloway R. L., 2015. The Evolution of the Hominid Brain. Pp. 1962–1989. In: Henke, Winfried, Tattersall Ian (Editors). Handbook of Paleoanthropology 2nd ed. 2015 Edition. Springer Link.

Holloway R. L., Hurst, S. D.; Garvin, H. M.; Schoenemann, P. T.; Vanti, W. B.; Berger, L. R.; Hawks J., 2018. „Endocast morphology of Homo naledi from the Dinaledi Chamber, South Africa“. PNAS. 115 (22): 5738–5743. doi:10.1073/pnas.172084211.
Holt B. M., Formicola V., 2008. Hunters of the Ice Age: The Biology of Upper Paleolithic People. Yearbook of Physical Anthropology 51:70–99.
Hora M., Pontzer H., Struška M., Entin P., Sládek V., 2022. Comparing walking and running in persistence hunting. Journal of Human Evolution. 172:103247. doi: 10.1016/j.jhevol.2022.103247.
Hora M., Pontzer H., Wall-Scheffler C. M., Sládek V., 2020. Dehydration and persistence hunting in Homo erectus. Journal of Human Evolution 138: 102682. doi: 10.1016/j.jhevol.2019.102682.
Hou Y., Potts R., Yuan B., Guo Z., Deino A., Wang W., Clark J., Xie G., Huang W., 2000. Mid-Pleistocene Acheulean-like stone technology of the Bose Basin, South China. Science 287: 1622-1626.
Houldcroft C. J., Underdown S. J., 2016. „Neanderthal genomics suggests a pleistocene time frame for the first epidemiologic transition: Neanderthal Infectious Diseases Genetics“. American Journal of Physical Anthropology 160 (3): 379-388. doi:10.1002/ajpa.22985.
Howell F. C., 1972. Pliocene/Pleistocene Hominidae in eastern Africa: absolute and relative ages. In: Bishop WW, Miller JA, editors. Calibration of hominoid evolution. Edinburgh: Scottish Academic. pp. 331-68.
Howell F. C., 1978. Hominidae. In: Maglio, V.J., Cooke, H.B.S. (Eds), Evolution of African Mammals. Harvard University Press, Cambridge, MA, pp. 154-248.
Hublin J-J., 2009. The origin of Neandertals. PNAS 106: 16022–16027.
Hublin J-J., 2021. How old are the oldest *Homo sapiens* in Far East Asia? PNAS 118(10): e2101173118. doi: 10.1073/pnas.2101173118.
Hublin J-J., Ben-Ncer A., Bailey S. et al. 2017. New fossils from Jebel Irhoud, Morocco and the pan-African origin of Homo sapiens. Nature 546: 289–292. https://doi.org/10.1038/nature22336.
Hublin J-J., Sirakov N., Aldeias V. et al., 2020. Initial Upper Palaeolithic Homo sapiens from Bacho Kiro Cave, Bulgaria. Nature 581: 299–302. https://doi.org/10.1038/s41586-020-2259-z.
Hublin J-J., Talamoa S., Julien M., David F., Connet N., Bodu P., Vandermeersch B., Richards M. P., 2012. Radiocarbon dates from the Grotte du Renne and Saint-Césaire support a Neandertal origin for the Châtelperronian. PNAS 109: 18743-18748. https://doi.org/10.1073/pnas.121292410.
Huerta-Sánchez E., Jin X., Asan Bianba Z., Peter B. M., Vinckenbosch N., Liang Y., Yi X., He M., Somel M., Ni P., Wang B., Ou X., Huasang L. J., Cuo Z. X., Li K., Gao G., Yin Y., Wang W., Zhang X., Xu X., Yang H., Li Y., Wang J., Wang J., Nielsen R., 2014. Altitude adaptation in Tibetans caused by introgression of Denisovan-like DNA. Nature 512(7513):194-197. doi: 10.1038/nature13408.
Huff W. D., Bergström S. M., Kolata D. R., 1992. Gigantic Ordovician volcanic ash fall in North America and Europe: biological, tectonomagmatic, and event-stratigraphic significance. Geology 20(10): 875-878.
Huffman O. F., Zaim Y., Kappelman J., Ruez D. R. Jr., de Vos J., Rizal Y., et al., 2006. Relocation of the 1936 Mojokerto skull discovery site near Perning, East Java. Journal of Human Evolution 50: 431-451.
Hughes A. R., Tobias P. V., 1977. A fossil skull probably of the genus Homo from Sterkfontein, Transvaal. Nature 265: 310-312.
Huoponen K., Schurr T. G, Yu-Sheng Chen, Wallace D. C, 2001. Mitochondrial DNA variation in an Aboriginal Australian population: evidence for genetic isolation and regional differentiation. Human Immunology 62: 954-969. https://doi.org/10.1016/S0198-8859(01)00294-4.
Chen, F., Welker, F., Shen, CC. et al. A late Middle Pleistocene Denisovan mandible from the Tibetan Plateau. Nature 569, 409–412 (2019). https://doi.org/10.1038/s41586-019-1139-x
Ibrahim Y. Kh., Tshen L. T., Westaway K. E., Cranbrook E. O., Humphrey L., Muhammad R. F., Zhao J. X., Peng L. C., 2013. First discovery of Pleistocene orangutan (*Pongo* sp.) fossils in Peninsular Malajsií: biogeographic and paleoenvironmental implications. Journal of Human Evolution 65(6):770-797. doi: 10.1016/j.jhevol.2013.09.005.
Indriati E., Swisher C. C. 3rd, Lepre C., Quinn R. L., Suriyanto R. A., Hascaryo A. T., Grün R., Feibel C. S., Pobiner B. L., Aubert M., Lees W., Antón S. C., 2011. The age of the 20 meter Solo River terrace, Java, Indonesia and the survival of Homo erectus in Asia. PLoS ONE 6(6): e21562. doi: 10.1371/journal.pone.0021562.
Indriati E., Swisher C. C. III, Lepre C., Quinn R. L., Suriyanto R. A., Hascaryo A. T., et al., 2010. The age of the 20 meter Solo River Terrace, Ngandong (Java, Indonesia) reconsidered. American Journal of Physical Anthropology Suppl 50:135.

Ingicco T., van den Bergh G. D., Jago-on C., Bahain J.-J., Chacón M. G., Amano N., Forestier H., King C., Manalo K., Nomade S., Pereira A., Reyes M. C., Sémah A.-M., Shao Q., Voinchet P., Falguères C., Albers P. C. H., Lising M., Lyras G., Yurnaldi D., Rochette P., Bautista A., de Vos J., 2018. „Earliest known hominin activity in the Philippines by 709 thousand years ago“. Nature. 557 (7704): 233–237. doi:10.1038/s41586-018-0072-8.
Ioannidou M., Koufos G. D., de Bonis L., Harvati K., 2019. „A new three-dimensional geometric morphometrics analysis of the Ouranopithecus macedoniensis cranium (Late Miocene, Central Macedonia, Greece)“. American Journal of Physical Anthropology 170: 295–307. doi:10.1002/ajpa.23900.
Jablonski N., 2004. The evolution of Human Skin and Skin Color. Annual Review of Anthropology 33: 585-623.
Jacob T., Indriati E., Soejono R. P., Hsu K., Frayer D. W., Eckhardt R. B., Kuperavage A. J., Thorne A., Henneberg M., 2006. Pygmoid Australomelanesian Homo sapiens skeletal remains from Liang Bua, Flores: Population affinities and pathological abnormalities. PNAS 103: 13421–13426.
Jacobs K., 1993. Human Postcranial Variation in the Ukrainian Mesolithic-Neolithic. Current Anthropology 34: 311-324.
Jacobs Z., Li B., Shunkov M.V. et al., 2019. Timing of archaic hominin occupation of Denisova Cave in southern Siberia. Nature 565: 594–599. doi.org/10.1038/s41586-018-0843-2.
Jaeger J.-J., Beard K. C., Chaimanee Y., Salem M., Benammi M., Hlal O., Coster P., Bilal A. A., Duringer P., Schuster M., Valentin X., Marandat B., Marivaux L., Métais E., Hammuda O., Brunet M., 2010. Late middle Eocene epoch of Libya yields earliest known radiation of African anthropoids. Nature 467: 1095-1098.
Jaeger J.-J., Marivaux L., 2005. Shaking the earliest branches of anthropoid primate evolution. Science 310 (5746): 244-245. doi: 10.1126/science.
Janson C., van Schaik C., 1993. Ecological Risk Aversion in Juvenile Primates: Slow and Steady Wins the Race. In: Periera, M. E., Fairbanks, L. A., ed., Juvenile Primates: Life History, Development and Behaviour. Oxford: Oxford University Press: pp.57–74.
Janssens L., Giemsch L., Schmitz R., Street M., Van Dongen S., Crombé P., 2017. A new look at an old dog: Bonn-Oberkassel reconsidered. Journal of Archaeological Science 92: 126-138.
Jaouen K., Richards M. P., Le Cabec A., Welker F., Rendu W., Hublin J-J., Talamo S., 2019. Exceptionally high δ15N values in collagen single amino acids confirm Neandertals as high-trophic level carnivores. PNAS 116(11): 4928-4933. doi:10.1073/pnas.1814087116.
Jelinek J., Dupree L., Gallus A., Gams H., Narr K. J., Poulianos A. N., Sackett J. R., Schott L., Suchy J., Yakimov V. P., 1969. „Neanderthal Man and Homo sapiens in Central and Eastern Europe [and Comments and Reply]“. Current Anthropology. 10 (5): 475–503. doi:10.1086/201049.
Ji Q., Wu W., Ji Y., Li Q., Ni X., 2021. „Late Middle Pleistocene Harbin cranium represents a new Homo species“. The Innovation. 2 (3): 100132. doi:10.1016/j.xinn.2021.100132.
Ji X., Jablonski N.G., Su D.F. et al., 2013. Juvenile hominoid cranium from the terminal Miocene of Yunnan, China. Chin. Sci. Bull. 58: 3771–3779. doi.org/10.1007/s11434-013-6021-x.
Jochim M., 2011. The Mesolithic. In: Milisauskas S.- European Prehistory. A Survey, 2nd edition, pp. 125-153. Springer.
Johanson D. C., 2004. Lucy, Thirty Years Later: An Expanded View of *Australopithecus afarensis*. Journal of Anthropological Research 60(4): 465-486.
Johanson D. C., Blake E., 2006. From Lucy to Language: Revised, Updated, and Expanded 2006. Simon & Schuster, UK.
Johanson D. C., Edey M. A., 1981, Lucy: The Beginnings of Humankind. Simon and Schuster, New York.
Johanson D. C., Edey M. A., 1990. Lucy: The Beginnings of Humankind. Touchstone Books, New York.
Johanson D. C., Edgar B., 1996. From Lucy to Language, New York; University of Witwatersrand Press, Johannesburg.
Johanson D. C., Masao F. T., Eck G. G., White T. D., Walter R. C., Kimbel W. H., et al., 1987. New partial skeleton of Homo habilis from Olduvai Gorge, Tanzania. Nature 327: 205–209.
Johanson D. C., Masao F. T., Eck G. G., White T. D., Walter R. C., Kimbel W. H., Asfaw B., Manega P., Ndessokia, P., Suwa, G., 1987. New partial skeleton of *Homo habilis* from Olduvai Gorge, Tanzania. Nature 327(6119): 205-209.
Johanson D. C., Masao F., Eck G. G., White T. D. et al., 1987. „New partial skeleton of Homo habilis from Olduvai Gorge, Tanzania“. Nature. 327 (6119): 205–209. doi:10.1038/327205a0.
Johanson D. C., Shreeve J., 1989. Lucy's Child: The Discovery of a Human Ancestor. Early Man Publishing, Inc., New York.

Johanson D. C., Taieb T., 1976. A preliminary anatomical diagnosis of the first plio/pleistocene hominid discoveries in the central Afar, Ethiopia. American Journal of Physical Anthropology 45: 217-234.
Johanson D. C., White T. D., 1979. A Systematic Assessment of Early African Hominids. Science 203: 321-330.
Johanson D. C., White T. D., Coppens, Y., 1978. „A New Species of the Genus *Australopithecus* (Primates: Hominidae) from the Pliocene of Eastern Africa“. Kirtlandia 28: 1–14.
Johanson D. C., White, T. D. 1979. „A Systematic Assessment of Early African Hominids“. Science. 203 (4378): 321–330. doi:10.1126/science.104384.
Johanson D. C., Wong K., 2009. Lucy's Legacy. The Quest for Human Origins. New York: Harmony Books, 320 pp. ISBN-13: 9780307396396.
Jolly C. J., 1970. The Seed-Eaters: A New Model of Hominid Differentiation Based on a Baboon Analogy. Man, New Series 5: 5–26. https://doi.org/10.2307/2798801.
Jones D., 2007. The Neanderthal within. New Scientist 193: 28-32. https://doi.org/10.1016/S0262-4079(07)60550-8.
Jones S., Martin R., Pilbeam D., 1995. The Cambridge Encyclopedia of Human Evolution. Cambridge University Press, Cambridge.
Jones, E. R. et al., 2015. „Upper Palaeolithic genomes reveal deep roots of modern Eurasians“. Nature Communications. Nature Research. 6 (8912): 8912. doi:10.1038/ncomms9912.
Jones, E., Gonzalez-Fortes, G., Connell, S. et al. 2015. Upper Palaeolithic genomes reveal deep roots of modern Eurasians. Nature Communications 6: 8912. https://doi.org/10.1038/ncomms9912.
Jöris O., Street M., Terberger T., Weninger B., 2011. Radiocarbon Dating the Middle to Upper Palaeolithic Transition: The Demise of the Last Neanderthals and the First Appearance of Anatomically Modern Humans in Europe. In: S. Condemi & G.-Chr. Weniger (eds.), Continuity and Discontinuity in the Peopling of Europe: One Hundred Fifty Years of Neanderthal Study, pp.239-298. "Neanderthals and Modern Humans". Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology, DOI 10.1007/978-94-007-0492-3_22, © Springer Science+Business Media B.V. 2011.
Juan D., Santpere G., Kelley J. L. et al., 2023. Current advanced in primate genomics: novel approaches for understanding evolution and disease. Nature Reviews Genetics 24: 314–331. https://doi.org/10.1038/s41576-022-00554-w.
Jungers W. L., 1988. New estimates of body size in australopithecines. In Evolutionary history of the"Robust" Australopithecines, ed Grine F.E (New York, Aldine de Gruyter), pp 115–126.
Jungers W. L., 2009. Interlimb Proportions in Humans and Fossil Hominins: Variability and Scaling. In: Grine, F.E., Fleagle, J.G., Leakey, R.E. (eds) The First Humans – Origin and Early Evolution of the Genus *Homo*. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9980-9_9.
Jungers W. L., Grabowski M., Hatala K. G., Richmond B. G. 2016. The evolution of body size and shape in the human career. Phil. Trans. R. Soc. B 371: 20150247. http://doi.org/10.1098/rstb.2015.024
Jungers W. L., Harcourt-Smith W. E. H., Wunderlich R. E., Tocheri M. W., Larson S. G., Sutikna T., et al., 2009a. The foot of *Homo floresiensis*. Nature 459: 81–84.
Jungers W. L., Larson S. G., Harcourt-Smith W., Morwood M. J., Sutikna T., Rokhus Due Awe, Djubiantono T., 2009. Descriptions of the lower limb skeleton of *Homo floresiensis*. Journal of Human Evolution 57: 538-554.
Juras A., Chyleński M., Ehler E., Malmström H., Żurkiewicz D., Włodarczak P., Wilk S., Peška J., Fojtík P., Králík M., Libera J., Bagińska J., Tunia K., Klochko V. I., Dabert M., Jakobsson M., Kośko A., 2018. A. Mitochondrial genomes reveal an east to west cline of steppe ancestry in Corded Ware populations. Scientific Reports 8(1): 11603. doi: 10.1038/s41598-018-29914-5.
Kaifu Y., Kono R. T., Sutikna T., Saptomo E. W., Jatmiko, Due Awe R., 2015. Unique Dental Morphology of Homo floresiensis and Its Evolutionary Implications. PLoS ONE 10(11): e0141614. doi.org/10.1371/journal.pone.0141614.
Kaifu Y., Athreya S., 2024. Diversity and Evolution of Archaic Eastern Asian Hominins: A Synthetic Model of the Fossil and Genetic Records. Paleoanthropology: 1–19. ISSN 1545-0031.
Kaifu Y., Kurniawan I., Mizushima S. et al., 2024. Early evolution of small body size in Homo floresiensis. Natuýre Communcations 15, 6381 https://doi.org/10.1038/s41467-024-50649-7
Kaminski J., 2015. Theory of Mind: A Primatological Perspective. Pp. 1742–1757. In: Henke, Winfried, Tattersall Ian (Editors). Handbook of Paleoanthropology 2nd ed. 2015 Edition. Springer Link.

Kaplan H. S., Hooper P. L., Gurven M., 2009. The evolutionary and ecological roots of human social organization. Phil. Trans. R. Soc. B364: 3289–3299. http://doi.org/10.1098/rstb.2009.0115.
Kappelman J., 1996. The evolution of body mass and relative brain size in fossil hominids. Journal of Human Evolution 30: 243–276.
Kappelman J., Swisher III C. C., Fleagle J. G., Yirga S., Brown T. M., Feseha M., 1996. Age of *Australopithecus afarensis* from Fejej, Ethiopia. Journal of Human Evolution 30: 139–146.
Kay R. E., Fleagle J. G., Leakey R. E. F., 2013, The Paleobiology of *Australopithecus*. ISBN 978-94-017-8240-1, 2013, Editon 1, XIII, 282 p. 92 illus., 69 illus. in color.
Kay R. F., Ross C., Williams, B. A., 1997. Anthropoid Origins. Science 275: 797–804.
Kegley A.D.T., Hemingway, J., 2005. Surveying stress and developmental stability in *Homo habilis* via fluctuating odontometric asymmetry: assessing generic patterns and australopithecine differentiation. In: Strkalj, G., Pather, N., Kramer, B. (Ed.), Voyages in Science. Content Solutions, Pretoria, pp. 35–49
Kelley J., 2002. The Hominoid Radiation in Asia. In: Hartwig W. (ed.), The Primate Fossil Record, pp. 369–384. Cambridge University Press, Cambridge.
Kelley J., 2005. Twenty-five years contemplating *Sivapithecus* taxonomy. In Interpreting the Past, pp. 123-143. Brill.
Key A., Ashton, N., 2023, Hominins likely occupied northern Europe before one million years ago. Evolutionary Anthropology 32: 10-25. doi:10.1002/evan.21966
Keyser A. W., 2000. „The Drimolen skull, the most complete australopithecine cranium and mandible to date“. South African Journal of Science 96: 189–197.
Kibii J. M., Churchill S. E., Schmid P., Carlson K. J., Reed N. D., De Ruiter D. J., Berger L. R., 2011. A partial pelvis of *Australopithecus sediba*. Science 333(6048): 1407-1411. doi:10.1126/science.1202521.
Kimbel W. H., 2009. The origin of Homo. In: Grine F et al., editors. The first humans—origin and early evolution of the genus Homo. Berlin: Springer. pp. 31–37.
Kimbel W. H., 2015. The Species and Diversity of Australopiths. Pp. 2072–2107. In: Henke, Winfried, Tattersall Ian (Editors). Handbook of Paleoanthropology 2nd ed. 2015 Edition. Springer Link.
Kimbel W. H., Delezene, L. K., 2009. „"Lucy" Redux: A Review of Research on *Australopithecus afarensis*“. American Journal of Physical Anthropology 49: 2–48. doi:10.1002/ajpa.21183.
Kimbel W. H., Lockwood C. A., Ward C. V., Leakey M. G., Rak Y., Johanson D. C., 2006. „Was *Australopithecus anamensis* ancestral to *A. afarensis*? A case of anagenesis in the hominin fossil record“. Journal of Human Evolution 51 (2): 134–152. doi:10.1016/j.jhevol.2006.02.003.
Kimbel W. H., Rak Y., 2017. Australopithecus sediba and the emergence of *Homo*: Questionable evidence from the cranium of the juvenile holotype MH 1. Journal of Human Evolution 107: 94-106. doi: 10.1016/j.jhevol.2017.03.011.
Kimbel W. H., Villmoare B., 2016. From Australopithecus to Homo: the transition that wasn't. Phil. Trans. R. Soc. B 371: 20150248. http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2015.0248.
Kimbel W. H., Walter RC, Johanson DC, Reed KE, Aronson JL, Assefa Z, et al. Late Pliocene Homo and Oldowan tools from the Hadar Formation (Kada Hadar Member), Ethiopia. Journal of Human Evolution: 31:549–561.
Kirchengast S, 2014. Human sexual dimorphism – a sex and gender perspective Anthropologischer Anzeiger 71/1–2: 123–133. DOI: 10.1127/0003-5548/2014/0376.
Kissel M., Hawks J., 2015. What are the Lothagam and Tabarin Mandibles? PaleoAnthropology 2015: 37−43. doi:10.4207/PA.2015.ART94.
Kivell T. L., 2015. Evidence in hand: recent discoveries and the early evolution of human manual manipulation. Phil. Trans. R. Soc. B 370: 20150105. http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2015.0105.
Kivell T. L., 2019. „Fossil ape hints at how walking on two feet evolved“. Nature News and Views. 575 (7783): 445–446. doi:10.1038/d41586-019-03347-.
Kivell T. L., Kibii J. M., Churchill S. E., Schmid P., Berger L. R., 2011. *Australopithecus sediba* hand demonstrates mosaic evolution of locomotor and manipulative abilities. Science 333: 1411-1417.
Klein R. G., 1989. The Human Career: Human Biological and Cultural Origins. University of Chicago Press, Chicago.
Klíma B., 1983. Dolní Věstonice, tábořiště lovců mamutů. Academia, Praha.
Klíma B., 1987. Mladopaleolitický trojhrob v Dolních Věstonicích. Archeologické rozhledy, 39: 353–357.
Klíma B., 1990. Lovci mamutů z Předmostí. Academia, Praha.

Knussman R., 1988. Anthropologie: Handbuch der vergleichenden Biologie des Menschen . Band 1: Wesen und Methoden der Anthropologie. Stuttgart, Gustav Fischer Verlag, New York.
Köhler M., Moyà-Solà S., Alba D. M., 2001. Cranial Reconstruction of *Dryopithecus*. American Journal of Physical Anthropology 115: 284–288.
Koji Shichi et al. , 2023. Climate amelioration, abrupt vegetation recovery, and the dispersal of *Homo sapiens* in Baikal Siberia. Science Advances 9: eadi0189. DOI:10.1126/sciadv.adi0189.
Kortlandt A., 1974. New Perspectives on Ape and Human Evolution by Adriaan Kortlandt. Current Anthropology, 15(4): 427-448. https://www.jstor.org/stable/274079.
Koufos G. D., de Bonis L., 2005. „The Late Miocene hominoids *Ouranopithecus* and *Graecopithecus*. Implications about their relationships and taxonomy“. Annales de Paléontologie 91(3): 227-240. doi:10.1016/j.annpal.2005.05.001
Koufos G.D. de Bonis L., 2006. New material of *Ouranopithecus macedoniensis* from late Miocene of Macedonia (Greece) and study of its dental attrition. Geobios 39, 223e243.
Kowalik N., Anczkiewicz R., Wilczyński J. et al., 2020. Tracing human mobility in central Europe during the Upper Paleolithic using sub-seasonally resolved Sr isotope records in ornaments. Scientific Reports 10: 10386. https://doi.org/10.1038/s41598-020-67017-2.
Kračmar B. a kol., 2016. Fylogeneze lidské lokomoce. Karolinum 2016.
Krause J., Briggs A. W., Kircher M., Maricic T., Zwyns N., Derevianko A., Pääbo S., 2009. A complete mtDNA genome of an early modern human from Kostenki, Russia. Current Biology 20(3): 231-236. doi: 10.1016/j.cub.2009.11.068.
Krause J., Fu Q., Good J. M., Viola B., Shunkov M. V., Derevianko A. P., Pääbo S., 2010. The complete mitochondrial DNA genome of an unknown hominin from southern Siberia. Nature 464: 894-897.
Krause J., Lalueza-Fox C., Orlando L., Enard W., Green R. E., Burbano H. A., Hublin J.-J., Hanni C., Fortea J., de la Rasilla M., Bertranpetit J., Rosas A., Pääbo S., 2007. The Derived FOXP2 Variant of Modern Humans Was Shared with Neandertals. Current Biology 17: 1-5.
Krause J., Trappe T., 2021. A Short History of Humanity. How Migration Made Us Who We Are. Eburi publishing.
Krause J., Trappe T., 2022. Zrození Evropanů: Skutečný příběh našich předků vyprávěný geny. Nakladatel: Jan Melvil Publishing.
Krause J., Unger T., Noçon A., Malaspinas A.-S., Kolokotronis S.- O., Stiller M., Soibelzon L., Spriggs H., Dear P. H., Briggs A. W., Bray S. C. E., O'Brien S. J., Rabeder G., Matheus P., Cooper A., Slatkin M., Pääbo S., Hofreiter M., 2008. Mitochondrial genomes reveal an explosive radiation of extinct and extant bears near the Miocene-Pliocene boundary. BMC Evolutionary Biology 8: 220.
Krause, J., Fu Q., Good J. M., Viola B., et al., 2010. „The complete mitochondrial DNA genome of an unknown hominin from southern Siberia“. Nature. 464 (7290): 894-897. doi:10.1038/nature08976.
Kroll E. M., Price T. D., 1991. The Interpretation of Archaeological Spatial Patterning. Plenum Press, New York, London.
Kruk J., Milisauskas S., 1999. The Rise and Fall of Neolithic Societies (Rozkwit i upadek spoleczenstw rolniczych neolitu). Institut Archeologii i Etnografii PAN, Kraków.
Kuhlwilm M., Davierwala A, Pääbo S., 2013. Identification of putative target genes of the transcription factor RUNX2. PLoS ONE 8(12): e83218. doi: 10.1371/journal.pone.0083218.
Kuhn D., Wang Y., Li Huamei, 2010. Why Argue? Developing Understanding of the Purposes and Values of Argumentive Discourse, Discourse Processes, 48: 26-49. DOI: 10.1080/01638531003653344.
Kuhn, T. S., 1962. The Structure of Scientific Revolutions. University of Chicago Press, Chicago, IL.
Kullmer O., Sandrock O., Abel R., Schrenk F., Bromage T. G., Juwayeyi Y. M., 1999. The first Paranthropus from the Malawi Rift. Journal of Human Evolution 37(1): 121-127. doi: 10.1006/jhev.1999.0308.
Kunimatsu Y., Nakatsukasa M, Sawada Y, Sakai T, Hyodo M, Hyodo H, Itaya T, Nakaya H, Saegusa H, Mazurier A, Saneyoshi M, Tsujikawa H, Yamamoto A, Mbua E., 2007. A new Late Miocene great ape from Kenya and its implications for the origins of African great apes and humans. PNAS 104(49): 19220–19225. doi: 10.1073/pnas.0706190104.
Kuperavage A. J., Sommer H. J., Eckhardt R. B., 2010. Moment coefficients of skewness in the femoral neck cortical bone distribution of BAR 1002'00. Homo 61: 244e252.
Kurtén, B., 1972. Not from the Apes: Man's Origins and Evolution. Victor Gollancz, London.
Kuzmin Y. V., Keates S. G., 2014. Direct Radiocarbon Dating of Late Pleistocene Hominids in Eurasia: Current Status, Problems, and Perspectives. Radiocarbon, 56(2): 753–766.

Kuzmin Y. V., van der Plicht J., Sulerzhitsky M. D., 2014. Puzzling radiocarbon dates for the Upper Paleolithic for the Upper Paleolithic Site of Sungir (Central Russian Plain). Radiocarbon 56(2): 451–459.
Kuzmin, Y. V., Keates, S.G., 2014. Direct radiocarbon dating of Late Pleistocene hominids in Eurasia: current status, problems, and perspectives. Radiocarbon 56(2): 753-766.
Lague M. R., 2002. Another Look at Shape Variation in the Distal Femur of *Australopithecus afarensis*: Implications for Taxonomic and Functional Diversity at Hadar. Journal of Human Evolution 42: 609-626.
Lague M. R., 2014. The pattern of hominin postcranial evolution reconsidered in light of size-related shape variation of the distal humerus. Journal of Human Evolution 75: 90-109.
Lague M. R., 2015. „Taxonomic identification of Lower Pleistocene fossil hominins based on distal humeral diaphyseal cross-sectional shape“. PeerJ. 3: e1084. doi:10.7717/peerj.1084.
Lahr M. M., Foley R. A., 1998. Towards a Theory of Modern Human Origins: Geography, Demography and Diversity in Recent Human Evolution. Yearbook of Physical Anthropology 41: 137-176.
Lambert J. E., 2015. Evolutionary Biology of Ape and Monkey Feeding and Nutrition. Pp. 1632-1660. In: Henke, Winfried, Tattersall Ian (Editors). Handbook of Paleoanthropology 2nd ed. 2015 Edition. Springer Link.
Lari M., Di Vincenzo F., Borsato A., Ghirotto S., Micheli M., Balsamo C., Collina C., De Bellis G., Frisia S., Giacobini G., Gigli E., Hellstrom J. C., Lannino A., Modi A., Pietrelli A., Pilli E., Profico A., Ramirez O., Rizzi E., Vai S., Venturo D., Piperno M., Lalueza-Fox C., Barbujani G., Caramelli D., Giorgio M., 2015. The Neanderthal in the karst: First dating, morphometric, and paleogenetic data on the fossil skeleton from Altamura (Italy). Journal of Human Evolution 82: 88-94. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2015.02.007.
Larson S. G., 2009. Evolution of the hominin shoulder: early Homo. In: Grine F et al., editors. The first humans—origin and early evolution of the genus Homo. Berlin: Springer; 2009, pp. 65–75.
Larson S. G., Jungers W. L., Morwood M. J., Sutikna T., Jatmiko S. E. W., Due R. A., et al., 2007. *Homo floresiensis* and the evolution of the hominin shoulder. Journal of Human Evolution 53(6): 718–31.
Larson S. G., Jungers W. L., Tocheri M. W., Orr C.M., Morwood M. J., Sutikna T., Rokhus Due Awe, Djubiantono T., 2009. Descriptions of the upper limb skeleton of *Homo floresiensis*, Journal of Human Evolution, 57: 555-570.
Latimer B., Lovejoy C. O., 1990. Hallucal tarsometatarsal joint in *Australopithecus afarensis*. American Journal of Physical Anthropology 82: 125-133.
Le Fur S. et al., 2009. The mammal assemblage of the hominid site TM266 (Late Miocene, Chad Basin): Ecological structure and paleoenvironmental implications. Naturwissenschaften 96: 565-574.
Leakey L. S. B., 1934. Adam's Ancestors. Methuen & Co., London.
Leakey L. S. B., 1961. New finds at Olduvai Gorge. Nature 189:649–650.
Leakey L. S. B., 1971. The Stone Age Cultures of Kenya Colony. Peter Cass Publication.
Leakey L. S. B., 1974. By the Evidence: Memoirs, 1932–1951. Harcourt Brace Jovanovich, New York.
Leakey L. S. B., 1980. Adam's Ancestors the Evolution of Man and His Culture. Peter Smith Publication.
Leakey L. S. B., 1981. Progress and Evolution of Man in Africa. Oxford University Press, Oxford.
Leakey L. S. B., ed., 1976. Fossil Vertebrates of Africa. Academic Press, London, New York.
Leakey L. S. B., Leakey, M. G., 1964. „Recent Discoveries of Fossil Hominids in Tanganyika: At Olduvai and Near Lake Natron“. Nature 202 (4927): 5–7. doi:10.1038/202005a0.
Leakey L. S. B., Tobias P. V., Napier J. R., 1964. A new species of the genus *Homo* from Olduvai Gorge. Nature 202: 7–9. https://doi.org/10.1038/202007a0.
Leakey L.S.B., 1959a. A new fossil skull from Olduvai. Nature 184, 491–493.
Leakey L.S.B., 1959b. The newly discovered skull from Olduvai: first photographs of the complete skull. Illustrated London News 235, 288 19th September; 217–219, 12th September.
Leakey L.S.B., 1959c. A New Fossil Skull from Olduvai. Nature 184, 491–493 (1959). doi.org/10.1038/184491a0.
Leakey L.S.B., Evernden J. F., Curtis G. H., 1961. Age of Bed I, Olduvai Gorge, Tanganyika. Nature 191: 478-479.
Leakey L.S.B., Tobias P. V., Napier J. R., 1964. A new species of the genus *Homo* from Olduvai Gorge. Nature 202: 7–9.
Leakey M. G., 1971. Discovery of postcranial remains of Homo erectus and associated artifacts in Bed IV at Olduvai Gorge, Tanzania. Nature 232:380–383.
Leakey M. G., 1971. Olduvai Gorge: Excavations in Beds I and II, 1960–1963. Vol. III. Cambridge University Press, Cambridge.

Leakey M. G., 1971. Olduvai Gorge: Volume 3. Cambridge University Press, Cambridge.
Leakey M. G., 1984. Disclosing the Past: An Autobiography. Weidenfeld & Nicolson, London.
Leakey M. G., Clarke R. J., Leakey L. S. B., 1971. New hominid skull from Bed I, Olduvai Gorge, Tanzania. Nature 232: 308–312.
Leakey M. G., Feibel C. S., MacDougall I., Walker A., 1995. „New four-million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya“. Nature. 376 (6541): 565–571. doi:10.1038/376565a0.
Leakey M. G., Feibel C. S., MacDougall I., Ward C., Walker, A., 1998. „New specimens and confirmation of an early age for Australopithecus anamensis“. Nature 393 (6680): 62–66. doi:10.1038/29972.
Leakey M. G., Hay, R. (1979). Pliocene footprints in the Laetolil Beds at Laetoli, northern Tanzania. Nature 278: 317–323 https://doi.org/10.1038/278317a0.
Leakey M. G., Leakey, R. E. F., ed., 1993. The Fossil Hominids and an Introduction to Their Context, 1968–1974 (Koobi Fora Research Project, Vol.1). Oxford University Press, Oxford.
Leakey M. G., Roe, D., 1995. Olduvai Gorge: Volume 5, Excavations in Beds III, IV and the Mask Beds. Cambridge University Press, Cambridge.
Leakey M. G., Spoor F., Brown F. H., Gathogo P. N., Kiarie C., Leakey L. N., McDougall I., 2001. New hominin genus from eastern Africa shows diverse middle Pliocene lineages. Nature 410: 433–440. doi:10.1038/35068500
Leakey R. E. F., 1973 a. Further evidence of lower Pleistocene hominids from East Rudolf, North Kenya, 1972. Nature 242:170–173.
Leakey R. E. F., 1973 b. Evidence for an advanced Plio–Pleistocene hominid from East Rudolf, Kenya. Nature 242: 447–450.
Leakey R. E. F., 1974. Further evidence of lower Pleistocene hominids from East Rudolf, North Kenya, 1973. Nature 248: 653–656.
Leakey R. E. F., 1976. New hominid fossils from the Koobi Fora formation in Northern Kenya. Nature: 261: 574–576.
Leakey R. E. F., 1978. People of the Lake: Mankind and Its Beginnings. New York: Doubleday.
Leakey R. E. F., 1981. The Making of Mankind. New York: Doubleday.
Leakey R. E. F., 1982. Human Origins. E. P. Dutton, New York.
Leakey R. E. F., 1982. The Illustrated Origin of Species (by Charles Darwin). Hill and Wang Publication, New York.
Leakey R. E. F., 1994. The Origin of Humankind. BasicBooks, New York.
Leakey R. E. F., Lewin R., 1984. Lidé od jezera. Mladá fronta, Praha.
Leakey R. E. F., Lewin R., 1986. Origins. E. P. Dutton, New York.
Leakey R. E. F., Lewin R., 1991. Origins: What New Discoveries Reveal About the Emergence of Our Species and Its Possible Future. E. P. Dutton, New York.
Leakey R. E. F., Lewin R., 1993. Origins Reconsidered: In Search of What Makes Us Human. Doubleday, New York.
Leakey R. E. F., Lewin R., 1996. The Sixth Extinction: Patterns of Life and the Future of Humankind. Anchor Books, New York.
Leakey R. E. F., Wood B. A., 1973. New evidence of the genus Homo from East Rudolf Kenya. II. American Journal of Physical Anthropology 39: 355–368.
Lebatard A. E. et al., 2008. Cosmogenic nuclide dating of *Sahelanthropus tchadensis* and *Australopithecus bahrelghazali*: Mio-Pliocene hominins from Chad. PNAS 105: 3226-3231. doi.org/10.1073/pnas.0708015105.
Lebatard A. E., Alçiçek M. C., Rochette P., Khatib S., Vialet, A., Boulbes, N., Bourlès, D. L., Demory, F., Guipert, G., Mayda, S., Titov, V. V., 2014. Dating the *Homo erectus* bearing travertine from Kocabaş (Denizli, Turkey) at at least 1.1 Ma. Earth and Planetary Science Letters 390: 8-18.
Leigh S. R., 1995. Ontogeny and the Evolution of Body Size Dimorphism in Primates. Anthropologie 33: 17–28
Lepre C. J., Roche H., Kent D. V., Harmand S., Quinn R. L., Brugal J. P, et al., 2011. „An earlier origin for the Acheulian“. Nature. 477 (7362): 82–85. doi:10.1038/nature10372.
Levin N. E. et al., 2008. Herbivore enamel carbon isotopic composition and the environmental context of Ardipithecus at Gona, Ethiopia. The Geological Society of America Special Paper 446: 215-234.
Levin N. E., 2015. Environment and climate of early human evolution. Annual Review of Earth and Planetary Sciences 43: 405-429.

Lewis J. E., Ward C. V., Kimbel W. H., Kidney C. L., Brown F. H., Quinn R. L., Rowan J., Lazagabaster I. A., Sanders W. J., Leakey M. G., Leakey L. N., 2024. A 4.3-million-year-old Australopithecus anamensis mandible from Ileret, East Turkana, Kenya, and its paleoenvironmental context. Journal of Human Evolution, 194: 103579. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2024.103579.
Li Z. Y., Wu X. J., Zhou L. P., Liu W., Gao X., Nian X. M., Trinkaus E., 2017. Late Pleistocene archaic human crania from Xuchang, China. Science 355(6328): 969-972. doi: 10.1126/science.aal2482.
Liang H., Harrison T., Shao Q., Bahain J. J., Zhao J., Bae C. J., Liao W., Wang W., 2023. Middle Pleistocene Pongo from Ganxian Cave in southern China with implications for understanding dental size evolution in orangutans. Journal of Human Evolution 178: 103348. doi: 10.1016/j.jhevol.103348.
Liao W., Harrison T., Yao Y., Liang H., Tian C., Feng Y., Li S., Bae C. J., Wang W., 2022. Evidence for the latest fossil Pongo in southern China. Journal of Human Evolution 170:103233. doi: 10.1016/j.jhevol.2022.
Lieberman D. E., 2001. Another Face in Our Family Tree. Nature 410: 419–420.
Lieberman D. E., Wood B. A., Pilbeam, D. R., 1996. Homoplasy and Early Homo: An Analysis of the Evolutionary Relationships of H. habilis sensu stricto and H. rudolfensis. Journal of Human Evolution 30: 97–120.
Lieberman DE, Bramble DM, Raichlen DA, Shea JJ. Brains, brawn, and the evolution of human endurance running capabilities. In: Grine F et al., editors. The first humans—origin and early evolution of the genus Homo. Berlin: Springer 2009, pp. 77–92.
Lieberman DE., 2022. Standing up for the earliest bipedal hominins. Nature 609(7925): 33-35. doi: 10.1038/d41586-022-02226-5.
Lisá L., Škrdla P., Havlín Nováková D., Bajer A., Čejchan P., Nývltová Fišáková M., Lisý P., 2013. The role of abiotic factors in ecological strategies of Gravettian hunter–gatherers within Moravia, Czech Republic. Quaternary International 294: 71-81. https://doi.org/10.1016/j.quaint.2012.08.2107.
Lockey A. L., Rodríguez L., Martín-Francés L., Arsuaga J. L., Bermúdez de Castro J. M., Créte L., Martinón-Torres M., Parfitt S., Pope M., Stringer C., 2022. Comparing the Boxgrove and Atapuerca (Sima de los Huesos) human fossils: Do they represent distinct paleodemes? Journal of Human Evolution 172: 103253, https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2022.103253.
Lockwood C. A, Kimbel W, Lynch J., 2002. Temporal bone morphology and earliest *Homo*. American Journal of Physical Anthropology. Suppl 34: 102-103.
Lockwood C. A., 2013. Whence *Australopithecus africanus*? Comparing the Skulls of South African and East African Australopithecus. Pp. 175–234. In: K. E. Reed, J. G. Fleagle, R. E. Leakey (eds.), The Paleobiology of Australopithecus, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology, DOI: 10.1007/978-94-007-5919-0_10, Springer Science+Business Media Dordrecht 2013.
Lockwood C. A., 2013. Whence *Australopithecus africanus*? Comparing the Skulls of South African and East African Australopithecus. K. E. Reed, J. G. Fleagle, R. E. Leakey (eds.), The Paleobiology of Australopithecus, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology, pp. 175- 182. DOI: 10.1007/978-94-007-5919-0_10, Springer Science+Business Media Dordrecht 2013
Lockwood C. A., Tobias, P. V., 1999. A large male hominin cranium from Sterkfontein, South Africa, and the status of Australopithecus africanus. Journal of Human Evolution 36(6): 637-685. doi.org/10.1006/jhev.1999.0299.
Lokrantz H., Sohlenius G., 2006. Ice marginal fluctuations during the Weichselian glaciation in Fennoscandia, a literature review (Technical Report TR-06-36)
Lombard M., 2022. Re-considering the origins of Old World spearthrower-and-dart hunting. Quaternary Science Reviews 293: 107677. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2022.107677.
Lordkipanidze D., Jashashvil, T., Vekua A., Ponce De Leon M., Zollikofer C. P. E., Rightmire G. P., Pontzer H., Ferring R., Oms O., Tappen M., Bukhsianidze M., Agustí J., Kahlke R.D., Kiladze G., Martínez Navarro B., Mouskhelishvili A., Nioradze M., Rook L., 2007. Postcranial evidence from early *Homo* from Dmanisi, Georgia. Nature 449: 305e310.
Lordkipanidze D., Ponce de Leon M. S., Margvelashvili A., Rak Y., Rightmire G.P., Vekua A., Zollikofer C.P., 2013. A complete skull from Dmanisi, Georgia, and the evolutionary biology of early *Homo*. Science 342: 326e331.
Lordkipanidze D., Ponce de León M. S., Margvelashvili A., Rak Y., Rightmire G. P., Vekua A., Zollikofer C. P., 2013. A complete skull from Dmanisi, Georgia, and the evolutionary biology of early *Homo*. Science 342: 326-331. doi: 10.1126/science.1238484.

Lordkipanidze D., Vekua A., Ferring R., Rightmire G. P., Agusti J., Kiladze G., et al., 2005. The earliest toothless hominin skull. Nature 434:717–718.
Lordkipanidze D., Vekua A., Ferring R., Rightmire G. P., Zollikofer C., Ponce de Leon M., Agustí J., Kiladze G., Mouskhelishvili A., Nioradze M., Tappen M., 2006. A fourth hominin skull from Dmanisi, Georgia. Anatomical Records A 288A: 1146e1157.
Lordkipanidze D., Vekua A., Ferring, R., Rightmire, G.P., Agustí, J., Kiladze, G., Mouskhelishvili, A., Nioradze, M., Ponce de Leon, M., Tappen, M., Tvalchreridze, M., Zollikofer, C., 2005. The earliest toothless hominin skull. Nature 434: 717e718.
Louchart A., Wesselman H., Blumenschine R. J., Hlusko L. J., Njau J. K., Black M. T., Asnake M, White T. D., 2009. Taphonomic, Avian, and Small-Vertebrate Indicators of *Ardipithecus ramidus* Habitat. Science. 326: 66, 66e1-66e4.
Lovejoy C. O, Simpson S. W., White T. D., Berhane A., Suwa G., 2009. Careful Climbing in the Miocene: The Forelimbs of *Ardipithecus ramidus* and Humans Are Primitive. Science, 326: 70, 70e1-70e8.
Lovejoy C. O. et al., 2009 a. Careful climbing in the Miocene: The forelimbs of Ardipithecus ramidus and humans are primitive. Science 326, 70e1-70e8 ().
Lovejoy C. O. et al., 2009 b. The pelvis and femur of *Ardipithecus ramidus*: The emergence of upright walking. Science 326: 71e1-71e6.
Lovejoy C. O. et al., 2009 c. Combining prehension and propulsion: The foot of *Ardipithecus ramidus*. Science 326: 72e1-72e8.
Lovejoy C. O. et al., 2009 d. The great divides: Ardipithecus ramidus reveals the postcrania of our last common ancestors with African apes. Science 326: 100-106.
Lovejoy C. O., 1981. The Origin of Man. Science 211: 341-350. https://www.jstor.org/stable/1685332
Lovejoy C. O., 1988. Evolution of Human Walking. Scientific American 259(5): 118-125. https://www.jstor.org/stable/24989268.
Lovejoy C. O., 2009. Reexamining Human Origins in Light of *Ardipithecus ramidus*. Science 326: 74, 74e1-74e8.
Lovejoy C. O., Latimer B., Suwa G., Asfaw B., White T. D., 2009. Combining Prehension and Propulsion: The Foot of *Ardipithecus ramidus*. Science 326: 72, 72e1-72e8.
Lovejoy C. O., Latimer, B.M., Spurlock, L., Haile-Selassie, Y., 2016. The Pelvic Girdle and Limb Bones of KSD-VP-1/1. In: Haile-Selassie, Y., Su, D. (eds) The Postcranial Anatomy of *Australopithecus afarensis*. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-017-7429-1_8.
Lovejoy C. O., McCollum M. A., 2010. Spinopelvic pathways to bipedality: why no hominids ever relied on a bent-hip–bent-knee gait. Phil. Trans. R. Soc. B365: 3289–3299. http://doi.org/10.1098/rstb.2010.0112.
Lovejoy C. O., Suwa G., Simpson S. W., Matternes J. H., White T. D., 2009. The Great Divides: *Ardipithecus ramidus* Reveals the Postcrania of Our Last Common Ancestors with African Apes. Science 326: 100-106.
Lovejoy C. O., Suwa G., Spurlock L., Asfaw B., White T. D., (2009). The Pelvis and Femur of *Ardipithecus ramidus*: The Emergence of Upright Walking. Science 326: 71, 71e1-71e6.
Macchiarelli R., Bondioli L. et al. 2004. The Late Early Pleistocene human remains from Buia, Danakil Depression, Eritrea, Rivista Italiana di Paleontologie e Stratigrafie 110: 133-144. DOI: 10.13130/2039-4942/5768.
Macchiarelli R., Bondioli, L., Chech, M., Coppa, A., Fiore, I., Russom, R., Vecchi, F., Libsekal, Y., Rook, L., 2004. The late Early Pleistocene human remains from Buia, Danakil Depression, Eritrea. Riv. Ital. Paleontol. Stratigr. 110 (Suppl.): 133-144.
Machnicki A. L., Reno P. L., 2020. Great apes and humans evolved from a long-backed ancestor. Journal of Human Evolution 144: 102791. doi: 10.1016/j.jhevol.2020.102791.
MacLatchy L. et al., 2023. The evolution of hominoid locomotor versatility: Evidence from Moroto, a 21 Ma site in Uganda. Science 380: eabq2835. DOI:10.1126/science.abq2835.
MacLatchy L., 2004. The oldest ape. Evolutionary Anthropology 13: 90-103. doi.org/10.1002/evan.10133
MacLatchy L., Gebo D., Kityo R., Pilbeam D., 2000. Postcranial functional morphology of *Morotopithecus bishopi*, with implications for the evolution of modern ape locomotion. Journal of Human Evolution 39(2): 159-83. doi: 10.1006/jhev.2000.0407.
MacLatchy L., Rossie J., Houssaye A., Olejniczak A. J., Smith T. M., 2019. New hominoid fossils from Moroto II, Uganda and their bearing on the taxonomic and adaptive status of *Morotopithecus bishopi*. Journal of Human Evolution 132: 227-246. doi: 10.1016/j.jhevol.2019.03.008.

Madar S. I., Rose M. D., Kelley J., MacLatchy L., Pilbeam, D., 2002. New Sivapithecus postcranial specimens from the Siwaliks of Pakistan. Journal of Human Evolution 42(6): 705-752. https://doi.org/10.1006/jhev.2002.0554.
Madison P., Wood B. A., 2021. Birth of *Australopithecus*. Evolutionary Anthropology 30(5): 298-306. doi: 10.1002/evan.21917.
Madupe P. P., Koenig C., Patramanis I., Rüther P. L., Hlazo N., Mackie M., Tawane M., Krueger J., Taurozzi A. J., Troché G., Kibii J., Pickering R. et al., 2023. Enamel proteins reveal biological sex and genetic variability within southern African *Paranthropus*. bioRxiv 2023.07.03.547326. doi: https://doi.org/10.1101/2023.07.03.547326.
Mafessoni F., Grote S., de Filippo C., Slon V., Kolobova K. A., Viola B., Markin S. V., Chintalapati M., …, Prüfer K., Pääbo S., 2020. A high-coverage Neandertal genome from Chagyrskaya Cave. PNAS 117(26):15132-15136. doi: 10.1073/pnas.2004944117.
Mahoney P., McFarlane G., Smith B. H., Miszkiewicz J. J., Cerrito P., Liversidge H., Mancini L., Dreossi D., Veneziano A., Bernardini F., Cristiani, E., 2021. Growth of Neanderthal infants from Krapina (120–130 ka), Croatia. Proceedings of the Royal Society B, 288(1963): 20212079.
Maier A. 2015. The Central European Magdalenian: Regional Diversity and Internal Variability. New York: Springer, , 455 pp. ISBN-13: 9789401772051.
Maier G. J., 2023. Interpreting Sapiens' Consciousness through Paleolithic Cave Art: The Lascaux Testament. Cambridge Scholars Publishing, 2023. ISBN 1527519015, 9781527519015
Malaspinas A. S., Westaway M. C., Muller C., Sousa V. C., Lao O., Alves I., Bergström A., Athanasiadis G., Cheng J. Y., Crawford J. E., Heupink T. H., 2016. A genomic history of Aboriginal Australia. Nature 538: 207-214.
Maley B., Buzhilova A. P., 2008. Brief communication: paleopathology of the Kiik-Koba 1 Neandertal. American Journal of Physical Anthropology 137(1):106-112. doi: 10.1002/ajpa.20833.
Malina J. (ed.), 2009–. Encyklopedie antropologie: První interaktivní mezinárodní encyklopedie antropologie – https://is.muni.cz/do/sci/UAntrBiol/el/encyklopedie/encyklopedie.html
Malina J. (ed.), 2012–. Encyklopedie sexuality, erotiky a lásky všech kultur světa – https://is.muni.cz/do/sci/UAntrBiol/el/encykl-sexuality/index.html
Mallegni, F. 2003. Homo cepranensis sp. nov. and the evolution of African-European Middle Pleistocene hominids. Comptes Rendus Palevol.: 153–159. ISSN 1631-0683. DOI 10.1016/S1631-0683(03)00015-0.
Manolis S. K., Mallegni F. F, 1996. The Gravettian fossil hominids of Italy. Anthropologie 34: 99-108.
Manzi G., 2011. „Before the Emergence of Homo sapiens: Overview on the Early-to-Middle Pleistocene Fossil Record (with a Proposal about *Homo heidelbergensis* at the subspecific level)", International Journal of Evolutionary Biology 2011: 582678. https://doi.org/10.4061/2011/582678.
Manzi G., 2016. „Humans of the Middle Pleistocene: The controversial calvarium from Ceprano (Italy) and its significance for the origin and variability of *Homo heidelbergensis*". Quaternary International 411: 254–261. doi:10.1016/j.quaint.2015.12.047.
Manzi G., Mallegni, F., Ascenzi A., 2001. A cranium for the earliest Europeans: Phylogenetic position of the hominid from Ceprano, Italy. PNAS 98(17): 10011-10016. https://doi.org/10.1073/pnas.15125999.
Manzi, G., 2016. „Humans of the Middle Pleistocene: The controversial calvarium from Ceprano (Italy) and its significance for the origin and variability of *Homo heidelbergensis*". Quaternary International 411: 254–261. doi:10.1016/j.quaint.2015.12.047.
Marchi D., Walker C. S., Wei P., Holliday T. W , Churchill S. E., Berger L. R., DeSilva J. M., 2017. The thigh and leg of Homo naledi. Journal of Human Evolution 104: 174-204. doi: 10.1016/j.jhevol.2016.09.005.
Marchi N., Winkelbach L., Schulz I., Brami M., Hofmanová Z., Blöcher J., Reyna-Blanco C. S., Diekmann Y., Thiéry Alexandre, Kapopoulou Adamandia, Link Vivian, Piuz Valérie, Kreutzer Susanne, Figarska Sylwia M., Ganiatsou E., Pukaj A., Struck T. J., Gutenkunst R. N., Karul N., Gerritsen F., Pechtl J., Peters J., Zeeb-Lanz A., Lenneis E., Teschler-Nicola M., Triantaphyllou S., Stefanović S., Papageorgopoulou C., Wegmann D., Burger J., Excoffier L., 2022. The genomic origins of the world's first farmers. Cell 185: 1842-1859.e18. doi.org/10.1016/j.cell.2022.04.008.
Marean C. W., Assefa Z., 1999. Zooarcheological evidence for the faunal exploitation behavior of Neandertals and early modern humans? Evolutionary Anthropology 8: 22–37.

Marginedas F., Saladié P., Połtowicz-Bobak M. et al., 2025. New insights of cultural cannibalism amongst Magdalenian groups at Maszycka Cave, Poland. Scientific Reports 15: 2351. https://doi.org/10.1038/s41598-025-86093-w
Marín-Arroyo A. B., Terlato G., Vidal-Cordasco M., Peresani M., 2023. Subsistence of early anatomically modern humans in Europe as evidenced in the Protoaurignacian occupations of Fumane Cave, Italy. Scientific Reports 13(1): 3788. doi: 10.1038/s41598-023-30059-3.
Marks J., 1994. Human Biodiversity: Genes, Races, and History. Aldan de Gruber, New York.
Márquez S., Pagano A. S., Delson E., Lawson W., Laitman, J.T., 2014, The Nasal Complex of Neanderthals: An Entry Portal to their Place in Human Ancestry. The Anatomical Record 297: 2121-2137. doi.org/10.1002/ar.23040.
Marsh W. A., Bello S., 2023. Cannibalism and burial in the late Upper Palaeolithic: Combining archaeological and genetic evidence. Quaternary Science Reviews 319: 108309, https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2023.108309.
Marshack A., 1992. The Roots of Civilization. Second Edition. McGraw-Hill, New York.
Martin R. D., MacLarnon A. M, Phillips J. L., Dussubieux L, Williams PR, Dobyns WB., 2006. Comment on "The brain of LB1 *Homo floresiensis*". Science 312: 999.
Martin R. D., MacLarnon A. M., Phillips J. L., Dobyns W. B., 2006. Flores Hominid: New Species or Microcephalic Dwarf? The Anatomical Record, Part A, 288A: 1123–1145.
Martin R. D., MacLarnon A. M., Phillips J. L., Dussubieux L., Williams P. R., Dobyns W. B., 2006. Comment on ''The Brain of LB1, Homo floresiensis''. Science 312: 999b.
Masao F. T., Ichumbaki E. B, Cherin M., Barili A., Boschian G., Iurino D. A., Menconero S., Moggi-Cecchi J., Manzi G., 2016. „New footprints from Laetoli (Tanzania) provide evidence for marked body size variation in early hominins". eLife. 5: e19568. doi:10.7554/eLife.19568.
Maslin M. A., Trauth M. H., 2009. Plio–Pleistocene East African pulsed climate variability and its influence on early human evolution. In: Grine F et al., editors. The first humans—origin and early evolution of the genus Homo. Berlin, Springer; 2009, pp. 151–158.
Mathieson I., et al., 2015. „Genome-wide patterns of selection in 230 ancient Eurasians". Nature. Nature Research 528 (7583): 499–503. doi:10.1038/nature16152.
Matiegka J., 1938. Homo předmostensis: Fosilní člověk z Předmostí na Moravě. II. Ostatní části kostrové. Česká akademie věd a umění, Praha.
Mattle-Greminger M. P., Bilgin Sonay, T., Nater A. et al., 2018. Genomes reveal marked differences in the adaptive evolution between orangutan species. Genome Biology 19: 193. doi.org/10.1186/s13059-018-1562-6.
Mayr E., 1963. The taxonomic evaluation of fossil hominids. In: Washburn, S.L. (Ed.), Classification and Human Evolution. Viking Fund Publications in Anthropology, Chicago, IL, pp. 332–346.
Mayr E., 1972. The nature of the Darwinian revolution. Science 176 981–989.
Mazák V., 1977. Jak vznikl člověk: Sága rodu Homo. Práce, Praha.
McBrearty S., Brooks A. S., 2000. The Revolution that Wasn't: A New Interpretation of the Origin of Modern Human Behavior. Journal of Human Evolution 39: 453-563.
McBrearty S., Jablonski N. G., 2005. First fossil chimpanzee. Nature 437: 105-108.
McGrew W. C. 2015. Theoretical Review – The cultured chimpanzees: Nonsense of Breakthrough? Human Ethology Bulletin – Proc. of the XXII. ISHE Conference (2015): 41-52.
McGrew W. C., 1992. Chimpanzee Material Culture: Implications for Human Evolution. Cambridge University Press, Cambridge.
McGrew W. C., 2010. In search of the last common ancestor: new findings on wild chimpanzees. Phil. Trans. R. Soc. B365: 3267–3276. http://doi.org/10.1098/rstb.2010.0067.
McGrew W. C., Marchant L. F., Nishida T., 1996. Great Ape Societies. Cambridge University Press, Cambridge.
McHenry H. M., 1978. Fore and hindlimb proportions in Plio-Pleistocene hominids. American Journal of Physical Anthropology 49:15–22.
McHenry H. M., 1992. How Big Were Early Hominids. Evolutionary Anthropology 1: 15–20.
McHenry H. M., 1994. Behavioral ecological implications of early hominid body size. Journal of Human Evolution 27: 77–87.
McNulty K.P. 2010. Apes and Tricksters: The Evolution and Diversification of Humans' Closest Relatives. Evolution: Education and Outreach 3: 322–332. https://doi.org/10.1007/s12052-010-0251-z.
McNutt E. J., Hatala K. G., Miller C. et al., 2021. Footprint evidence of early hominin locomotor diversity at Laetoli, Tanzania. Nature 600: 468–471. https://doi.org/10.1038/s41586-021-04187-7.

Melillo S. M., Gibert L., Saylor B. Z., Deino A., Alene M., Ryan T. M., Haile-Selassie Y., 2021. New Pliocene hominin remains from the Leado Dido'a area of Woranso-Mille, Ethiopia. Journal of Human Evolution 153: 102956. doi: 10.1016/j.jhevol.2021.102956.
Mellars P., 2006. Going east: new genetic and archaeological perspectives on the modern human colonization of Eurasia. Science, 313(5788): 796-800.
Mellars P., Gori, K.C., Carr, M., Soares, P. A. and Richards, M.B., 2013. Genetic and archaeological perspectives on the initial modern human colonization of southern Asia. PNAS 110(26): 10699-10704.
Mellars P., Stringer Ch., ed., 1989. The Human Revolution. Princeton University Press, Princeton.
Mercader J., Barton H., Gillespie J., Boesch C., 2007. 4,300-Year-old chimpanzee sites and the origins of percussive stone technology. PNAS104 (9): 3043-3048. https://doi.org/10.1073/pnas.0607909104.
Mercier N., Valladas H., 2003. Reassessment of TL age estimates of burnt flints from the Paleolithic site of Tabun Cave. Israel. Journal of Human Evolution 45: 401e409.
Metz L., Lewis J. E. Slimak L., 2023. Bow-and-arrow, technology of the first modern humans in Europe 54,000 years ago at Mandrin, France. Science Advances 9: eadd4675. DOI:10.1126/sciadv.add4675.
Meyer, M., Arsuaga, J.-L., de Filippo, C. et al., 2016. Nuclear DNA sequences from the Middle Pleistocene Sima de los Huesos hominins. Nature 511: 504-507. https://doi.org/10.1038/nature17405.
Meyer, M., Fu, Q., Aximu-Petri, A. et al., 2014. A mitochondrial genome sequence of a hominin from Sima de los Huesos. Nature 505: 403–406. https://doi.org/10.1038/nature12788
Meyer, M., Kircher, M., Gansauge, M-T., Li, H., Racimo, F., Mallick, S., Schraiber, J. G., Jay, F., Prüfer, K., de Filippo, C. et al., 2012. A High-Coverage Genome Sequence from an Archaic Denisovan Individual. Science 338: 222-226. https://doi.org/10.1126/science.1224344.
Mgeladze A., Lordkipanidze D., Moncel M.-H., Despriee J., Chagelishvili R., Nioradze M., Nioradze G., 2011. Hominin occupations at the Dmanisi site, Georgia, Southern Caucasus: Raw materials and technical behaviours of Europe's first hominins, Journal of Human Evolution 60: 571-596. doi.org/10.1016/j.jhevol.2010.10.008.
Michel V., Shen C. C., Woodhead, J. et al., 2017. New dating evidence of the early presence of hominins in Southern Europe. Scientific Reports 7: 10074. https://doi.org/10.1038/s41598-017-10178-4.
Mijares A. S., Détroit F., Piper P., Grün R., Bellwood P., Maxime A., Guillaume C., Nida C., De Leon A., Dizon E., 2010. New evidence for a 67,000-year-old human presence at Callao Cave, Luzon, Philippines. Journal of Human Evolution 59: 123-132. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2010.04.008.
Milisauskas S., 2011. Early Neolithic, the First Farmers in Europe, 7000–5500/5000 BC. In: Milisauskas S.- European Prehistory. A Survey, 2nd edition, pp. 153–222. Springer.
Milisauskas S., Kruk J., 2011a. Middle Neolithic/Early Copper Age, Continuity, Diversity, and Greater Complexity, 5500/5000–3500 BC. In: Milisauskas S.- European Prehistory. A Survey, 2nd edition, pp. 223–292. Springer.
Milisauskas S., Kruk J., 2011 b. Late Neolithic/Late Copper Age 3500–2200 BC. In: Milisauskas S.- European Prehistory. A Survey, 2nd edition, pp. 293–326. Springer.
Miller E. R., Gunnell G. F., Martin R. D., 2005. Deep Time and the Search for Anthropoid Origins. Yearbook of Physical Anthropology 48: 60–95.
Miller J. A., 1990. Does brain size variability provide evidence of multiple species in Homo habilis? American Journal of Physical Anthropology 84(4): 385–398.
Milliken S., 2007. Neanderthals, Anatomically Modern Humans, and Modern Human Behaviour in Italy. Oxford Journal of Archaeology 26: 331-358. https://doi.org/10.1111/j.1468-0092.2007.00288.x.
Micarelli I., Minozzi S., Rodriguez L., di Vincenzo F., García-González R., Giuffra V., Paine R. R., Carretero J-M., Fornaciari G., Moncel M-H., Manzi G., 2024. The oldest fossil hominin from Italy: Reassessment of the femoral diaphysis from Venosa-Notarchirico in its Acheulean context. Quaternary Science Reviews 334:108709. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2024.108709.
Mirazón Lahr M., 2021.The complex landscape of recent human evolution. Science 372:1395-1396. DOI:10.1126/science.abj3077.
Mirazón Lahr M., Foley R. A., 2001. Mode 3, *Homo helmei*, and the pattern of human evolution in the Middle Pleistocene. In L Barham & K Robson Brown (Eds) Human Roots: Africa and Asia in the Middle Pleistocene, pp. 23-39. Bristol: Western Academic & Specialist Press.
Mirazón Lahr M., Foley R. A., 2004. Human evolution writ small. Nature 431: 1043-1044.
Mithen S. J., 1996. The Prehistory of the Mind. Thames and Hudson, London.

Mittnik A., Wang C-C., Svoboda J., Krause J., 2016. A Molecular Approach to the Sexing of the Triple Burial at the Upper Paleolithic Site of Dolní Věstonice. PLoS ONE 11(10): e0163019. doi.org/10.1371/journal.pone.0163019.
Mongle, C. S., Strait, D. S. and Grine, F.E., 2019. Expanded character sampling underscores phylogenetic stability of Ardipithecus ramidus as a basal hominin. Journal of Human Evolution 131:.28-39.
Moore M. W., Sutikna T., Jatmiko, Morwood M. J., Brumm A., (2009). Continuities in stone flaking technology at Liang Bua, Flores, Indonesia, Journal of Human Evolution 57: 503-526.
Morgan E., 1982. The Aquatic Ape, Souvenir Press, ISBN 0-285-62509-8.
Morgan E., 1997. The Aquatic Ape Hypothesis, Souvenir Press, ISBN 0-285-63377-5.
Morgan M. E., Lewton K. L., Kelley J., Otárola-Castillo E., Barry J. C., Flynn, Lawrence J. Pilbeam D., 2015. A partial hominoid innominate from the Miocene of Pakistan: Description and preliminary analyses. PNAS: 112 (1): 82-87. Doi 10.1073/pnas.1420275111.
Moroni A., Boscato P., Ronchitelli A., 2013. What roots for the Uluzzian? Modern behaviour in Central-Southern Italy and hypotheses on AMH dispersal routes. Quaternary International 316: 27-44.
Morris D., 1967. The Naked Ape: A Zoologist's Study of the Human Animal. New York: McGraw-Hill.
Morse P. E., Chester S. G. B., Boyer D. M., Smith T., Smith R., Gigase P., Bloch J. I., 2019. New fossils, systematics, and biogeography of the oldest known crown primate *Teilhardina* from the earliest Eocene of Asia, Europe, and North America. Journal of Human Evolution 128: 103-131. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2018.08.005.
Morse P. E., Pampush J. D., Kay R. F., 2023. Dental topography of the Oligocene anthropoids Aegyptopithecus zeuxis and Apidium phiomense: Paleodietary insights from analysis of wear series. Journal of Human Evolution, 180: 103387. doi.org/10.1016/j.jhevol.2023.103387.
Morwood M. J., Brown P., Jatmiko, Sutikna T., Wahyu Saptomo E., Westaway K. E., Rokus Awe Due, Roberts R. G., Maeda T., Wasisto S., Djubiantono T., 2005. Further evidence for small-bodied hominins from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia. Nature 437: 1012-1017.
Morwood M. J., Jungers W. L., 2009. Conclusions: implications of the Liang Bua excavations for hominin evolution and biogeography. Journal of Human Evolution, 57: 640-648.
Morwood M. J., Sutikna T., Saptomo E. W., Jatmiko, Hobbs D. R., Westaway K. E., 2009. Preface: research at Liang Bua, Flores, Indonesia. Journal of Human Evolution 57: 437-449.
Mounier A., Marchal F., Condemi S., 2009. Is *Homo heidelbergensis* a distinct species? New insight on the Mauer mandible. Journal of Human Evolution 56: 219-246.
Movius H. L., 1948. The Lower Palaeolithic cultures of southern and eastern Asia. Trans Am Philos Soc 38: 329–420.
Moyà-Solà S., Albab D. M., Almécija S., Casanovas-Vilar I., Köhler M., De Esteban-Trivigno S., Robles J. M., Galindo J., Fortuny J., 2009. „A unique Middle Miocene European hominoid and the origins of the great ape and human clade". PNAS 106 (24): 9601–9606. doi:10.1073/pnas.0811730106.
Muller A., Shipton C., Clarkson C., 2022. Stone toolmaking difficulty and the evolution of hominin technological skills. Scientific Reports 12: 5883. https://doi.org/10.1038/s41598-022-09914-2.
Musil R., 2010. Palaeoenvironment in Gravettian Sites in Central Europe with emphasis on Moravia, Czech Republic, Quartär 2010, 57: 95-123.
Musil, R., 2011. Gravettian environmental changes in a N–S transect of central Europe. Cent.eur.j.geo. 3: 147–154. https://doi.org/10.2478/s13533-011-0015-5.
Mussi M. et al., 2023. Early Homo erectus lived at high altitudes and produced both Oldowan and Acheulean tools. Science 382: 713-718. DOI:10.1126/science.add9115.
Muttoni G., Scardia G., Kent D. V., 2010. Human migration into Europe during the late Early Pleistocene climate transition, Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 296: 79-93. doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.06.016.
Mylopotamitaki D., Weiss M., Fewlass H. et al., 2024. Homo sapiens reached the higher latitudes of Europe by 45,000 years ago. Nature 626: 341–346. https://doi.org/10.1038/s41586-023-06923-7.
Nabais M., Dupont C., Zilhão J., 2023. The exploitation of crabs by Last Interglacial Iberian Neanderthals: The evidence from Gruta da Figueira Brava (Portugal). Front. Environ. Archaeol., Sec. Zooarchaeology 2: 1–15. https://doi.org/10.3389/fearc.2023.109781.
Nagle N., van Oven M., Wilcox S. et al., 2017. Aboriginal Australian mitochondrial genome variation – an increased understanding of population antiquity and diversity. Scientific Reports 7: 43041. doi.org/10.1038/srep43041.

Nalawade-Chavan S., McCullagh J, Hedges R., 2014. New hydroxyproline radiocarbon dates from Sungir, Russia, confirm early Mid Upper Palaeolithic burials in Eurasia. PLoS One 8;9(1): e76896. doi: 10.1371/journal.pone.0076896.
Neruda, Petr, Lada KRUTILOVÁ, , 2016. Čas neandertálců - Time of Neanderthals. Moravské zemské muzeum / Moravian Museum. Vydání první. 315 stran. ISBN 978-80-7028-475-9.
Nerudová Z., 2018. Základní příručka paleolitických technologií – A basic handbook of Palaeolithic technologies: survival skills for the Old Stone Age. Studie Centra kulturní antropologie 4, 2018. ISBN: 978-80-7028-502-2
Nesturkh M., 1967. The Origin of Man. Progress Publishers, Moscow.
Neubauer S. et al., 2018. The evolution of modern human brain shape. Science Advances 4: eaao5961. DOI:10.1126/sciadv.aao596.
Neubauer S., Gunz P., Leakey L. S. B., Leakey M. G., Hublin J-J., et al., 2018. Reconstruction, endocranial form and taxonomic affinity of the early Homo calvaria KNM-ER 42700. Journal of Human Evolution 121: 25-39. Doi 10.1016/j.jhevol.2018.04.005.
Neubauer T. A., Harzhauser M., Mandic O., Kroh A., Georgopoulou E., 2016. Evolution, turnovers and spatial variation of the gastropod fauna of the late Miocene biodiversity hotspot Lake Pannon. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 442: 84-95.
Neústupný E. (ed.), 2008. Archeologie pravěkých Čech 4 – Eneolit. Archeologický ústav AV ČR, Praha, v. v. i., ISBN 978-80-86124-77-3.
Newton-Fisher N. E., 2015. The Hunting Behavior and Carnivory of Wild Chimpanzees. Pp. 1662–1693. In: Henke, Winfried, Tattersall Ian (Editors). Handbook of Paleoanthropology 2nd ed. 2015 Edition. Springer Link.
Ni X., Gebo, D., Dagosto, M. et al. 2013. The oldest known primate skeleton and early haplorhine evolution. Nature 498: 60–64. https://doi.org/10.1038/nature12200.
Ni X., Ji Q., Wu W., et al., 2021. „Massive cranium from Harbin in northeastern China establishes a new Middle Pleistocene human lineage". The Innovation. 2 (3): 100130. doi:10.1016/j.xinn.2021.100130.
Nielsen-Marsh C. M., Richards M. P., Hauschk P. V., Thomas-Oates J. E., Trinkaus E., Pettitt P. B, Karavanič I., Poinar H., Collins M. J., 2005. Osteocalcin protein sequences of Neanderthals and modern primates. PNAS 102: 4409–4413.
Nigst P. R., et al., 2014. Early modern human settlement of Europe north of the Alps occurred 43,500 years ago in a cold steppe-type environment, PNAS 111(40): 14394-14399.
Nigst, P. R., 2006. The first modern humans in the Middle Danube Area? New Evidence from Willendorf II (Eastern Austria). In NJ Conard (Ed), When Neanderthals and Modern Humans Met, Pp. 269-304.
Nitecki M. H., Nitecki, D. V., ed., 1994. Origins of Anatomically Modern Humans. New York, Plenum, London.
Norton (Bae) C. J., Bae K., 2008. The Movius Line sensu lato (Norton et al. 2006) further assessed and defined. Journal of Human Evolution 55:1148–1150.
Novotný V., 1992. Pánev a sexuální dimorfismus lovců z Dolních Věstonic. In (E. Vlček, Ed.) Lovci mamutů z Dolních Věstonic. Acta Musei Nationalis Pragae 48: 152–163.
Novotný V., 1994. Pánev a sexuální dimorfismus lovců z Dolních Věstonic. Časopis Národního musea, Přírodní vědy, 159: 152–163.
Nowell A., 2023. Rethinking neanderthals. Annual Review of Anthropology 52: 151-170.
Nývltová Fišáková M., 2000. Menu of Gravettian people from southern Moravia. Acta Univ Carol Med (Praha).;41(1-4): 37-40. PMID: 15828198.
Nývltová Fišáková M., 2013. Seasonality of Gravettian sites in the Middle Danube Region and adjoining areas of Central Europe. Quaternary International 294: 120-134. https://doi.org/10.1016/j.quaint.2011.08.017
O'Connell J. F., Allen J., Williams M. A. J., Cooper A., 2018. When did *Homo sapiens* first reach Southeast Asia and Sahul? PNAS 115: 8482-8490. https://doi.org/10.1073/pnas.1808385115.
O'Brien K., Hebdon N., Faith J. T., 2023. Paleoecological evidence for environmental specialization in *Paranthropus boisei* compared to early *Homo*. Journal of Human Evolution 177: 103325. doi.org/10.1016/j.jhevol.2023.103325.
Ohman J. C. et al., 2005. Questions about Orrorin femur. Science 307: 845.
Ohman J. C., Wood C., Wood B. A., Crompton R. H., Günther M. M., Yu L., et al., 2000. Stature-at-death of KNM-WT 15000. Human Evolution 17: 129-141.
O'Neill M.C., Demes, B., Thompson, N.E., Larson, S.G., Stern Jr., J.T. Umberger, B.R., 2022. Adaptations for bipedal walking: Musculoskeletal structure and three-dimensional joint mechanics of humans and bipedal chimpanzees (Pan troglodytes). Journal of Human Evolution 168:103195.

Orschiedt J., 2018. The Late Upper Palaeolithic and earliest Mesolithic evidence of burials in Europe. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 373: 20170264. doi 10.1098/rstb.2017.0264.
Osmaston H. A., Harrison S. P., 2005. The Late Quaternary glaciation of Africa: A regional synthesis. Quaternary International 138: 32-54.
Otte M., ed.(1988–1989): L'Homme de Néandertal, Vols. 1–8. ERAUL 28–35. Université de Liège, Liège.
Palmer, C., 2013. Fossils indicate common ancestor for two primate groups. Nature (2013). https://doi.org/10.1038/nature.2013.12997
Palombo M. R., 2016. Large mammals faunal dynamics in Southwestern Europe during the late Early Pleistocene: Implications for the biochronological assessment and correlation of mammalian faunas. Alpine and Mediterranean Quaternary 29(2): 143-168.
Pan L., Ji X., Liao W., Wang W., Liu J., Xing, S., 2021. Premolar enamel thickness and distribution of a Miocene hominid Lufengpithecus hudienensis compared with Pleistocene and extant hominids. Journal of Human Evolution 157: 103030.
Papagianni D., Morse, M. A, 2022. Neanderthals Rediscovered: How A Scientific Revolution Is Rewriting Their Story. Thames & Hudson Ltd.
Parkinson E.W., Stoddart, S., Sparacello, V. et al., 2023. Multiproxy bioarchaeological data reveals interplay between growth, diet and population dynamics across the transition to farming in the central Mediterranean. Scientific Reports 13: 21965. https://doi.org/10.1038/s41598-023-49406-5.
Patterson B., Howells W. W., 1967. „Hominid Humeral Fragment from Early Pleistocene of Northwestern Kenya". Science 156 (3771): 64–66. doi:10.1126/science.156.3771.64.
Paul H. A., Zachos J. C., Flower B. P., Tripati A., 2000, Orbitally induced climate and geochemical variability across the Oligocene/Miocene boundary, Paleoceanography 15(5): 471–485. doi:10.1029/1999PA000443.
Pawłowski B., Nowaczewska W., 2015. Origins of Homininae and Putative Selection Pressures Acting on the Early Hominins. Pp. 1888–1919. In: Henke, Winfried, Tattersall Ian (Editors). Handbook of Paleoanthropology 2nd ed. Edition. Springer Link.
Pearce E., Stringer C., Dunbar R.I., 2013. New insights into differences in brain organization between Neanderthals and anatomically modern humans. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 280(1758): 20130168.
Pearson O. M., 2013. Africa: the cradle of modern people. The origins of modern humans: Biology reconsidered, pp.1-43.
Pearson O. M., Osbjorn M., 2013. Hominin Evolution in the Middle-Late Pleistocene: Fossils, Adaptive Scenarios, and Alternatives. Current Anthropology 54: S221-S233. doi 10.1086/673503.
Peppe D. J. et al., 2023. Oldest evidence of abundant C4 grasses and habitat heterogeneity in eastern Africa. Science 380: 173-177. DOI:10.1126/science.abq2834.
Peppe D. J., Deino A. L. (2013) Dating Rocks and Fossils Using Geologic Methods. Nature Education Knowledge 4(10):1.
Perkins, S., 2013. Oldest primate skeleton unveiled. Nature 29013. doi.org/10.1038/nature.2013.13142
Perry G. H., Orlando l., 2015. Ancient DNA and human evolution. Journal of Human Evolution 79: 1-3. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2014.12.002.
Petraglia M. D., Shipton C., 2008. Large cutting tool variation west and east of the Movius Line. Journal of Human Evolution 55: 962–966.
Petru S., 2018. Identity and Fear – Burials in the Upper Palaeolithic. Documenta Praehistorica 45: 6-13. DOI: 10.4312/dp.45.1.
Pettit P. B. et al., 2003. „The Gravettian burial known as the Prince („Il Principe"): new evidence for his age and diet". Antiquity. 77 (295): 15. doi:10.1017/S0003598X00061305.
Pettit P., White M. 2012. The British Palaeolithic: Human Societies at the Edge of the Pleistocene World. Abingdon, UK: Routledge. ISBN 978-0-415-67455-3.
Pickering R., Dirks P. H. G. M., Jinnah Z., de Ruiter D. J., Churchill S. E., Herries A. I. R., Woodhead J. D., Hellstrom J. C., Berger L. R., 2011. *Australopithecus sediba* at 1.977 Ma and Implications for the Origins of the Genus *Homo*. Science 333: 1421-1423. DOI:10.1126/science.1203697.
Pickford M., Senut, B. 2001. The geological and faunal context of late Miocene hominin remains from Lukeino, Kenya. Comptes Rendus Académie de la Terres et des Planètes 332: 145-152.
Pickford M., Senut, B., Gommery, D., Treil, J., 2002. Bipedalism in Orrorin tugenensis revealed by its femora. Comptes Rendus Palevol, 1(4): 191-203.

Pinhasi R., Fort J., Ammerman A. J., 2005. Tracing the Origin and Spread of Agriculture in Europe. PLoS Biology 3(12): e410. https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0030410.
Pinhasi R., Higham T. F., Golovanova L. V., Doronichev, V. B., 2011. Revised age of late Neanderthal occupation and the end of the Middle Paleolithic in the northern Caucasus. PNAS 108(21): 8611-8616.
Pinhasi R., Nioradze M., Tushabramishvili N., Lordkipanidze D., Pleurdeau D., Moncel, M. H., Adler, D. S., Stringer, C., Higham T. F. G., 2012. New chronology for the Middle Palaeolithic of the southern Caucasus suggests early demise of Neanderthals in this region. Journal of Human Evolution 63(6): 770-780.
Pinhasi R., von Cramon-Taubadel N., 2012. A Craniometric Perspective on the Transition to Agriculture in Europe," Human Biology 84: 45-66. doi.org/10.3378/027.084.0102.
Piontek J., 1999. Patterns of Adaptive Strategy in the Upper Paleolithic and Post-Paleolithic Populations: Evidence from Central Europe. In: Ullrich, H., ed., Hominid Evolution: Lifestyles and Survival Strategies. Gelsenkirchen /Schwelm: Edition Archaea: 187–204.
Piontek J., Marciniak A., 1990 b. Biocultural Perspectives on Ecology of the Prehistoric Population from Central Europe. Wydawnictwo SGGW-AR, Warszawa.
Piontek J., Vančata V., 2002. Transition to Agriculture in Europe: Evolutionary Trends in Body Size and Body Shape. In: Bennike, P., Bodzsar, E., Susane, Ch., ed., Ecological Aspects of Past Human Settlements in Europe. Biennial Books of EAA, Vol. 2, pp. 61–92. Eötvös University Press, Budapest.
Piontek J., Vančata V., 2004: Two models of the adaptive strategy of the Neolithic populations in Central Europe (early pastoral and agricultural) and thein biological consequeance. In: A. Kośko, M. Smyt (eds.), Nomadyzm a pastoralizm w miedzyrzeczu Wisly i Dniepru (neolit, eneolit i opoka brazu), pp. 255–268. Wydawnictwo Poznańskie, Poznan.
Piontek J., Vančata V., 2012. Transition to Agriculture in Central Europe: Body Size and Body Shape Amongst the First Farmers. IANSA III/1: 139–157. DOI:10.24916/iansa.2012.1.2.
Plavcan J. M., van Schaik C. P., 1997. Interpreting Hominid Behavior on the Basis of Sexual Dimorphism. Journal of Human Evolution 32: 345–374.
Plavcan, J. M., 2012. Social Behavior of Early Hominins. International Journal of Primatology 33: 1247–1250. https://doi.org/10.1007/s10764-012-9641-0
Pleiner R., Rybová A., 1978. Pravěké dějiny Čech. Academia, Praha.
Plummer T. W., Oliver J. S., Finestone E. M., Ditchfield P.W., Bishop L. C., Blumenthal S. A., Lemorini C., Caricola I., Bailey S. E., Herries A. I., Parkinson J. A., 2023. Expanded geographic distribution and dietary strategies of the earliest Oldowan hominins and *Paranthropus*. Science 379(6632): 561-566.
Pollen A. A., Kilik U., Lowe C. B., Camp J. G., 2023. Human-specific genetics: new tools to explore the molecular and cellular basis of human evolution. Nature Reviews Genetics 24(10): 687-711.
Pomeroy E., 2023. Review: The different adaptive trajectories in Neanderthals and Homo sapiens and their implications for contemporary human physiological variation. Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol. 280: 111420. doi: 10.1016/j.cbpa.2023.111420.
Pomeroy E., Bennett P., Hunt C. O., et al., 2020. New Neanderthal remains associated with the 'flower burial' at Shanidar Cave. Antiquity 94(373): 11-26. doi:10.15184/aqy.2019.207.
Pomeroy E., Mirazón Lahr M., Crivellaro F., Farr L., Reynolds T., Hunt C. O., Barker G., 2017. Newly discovered Neanderthal remains from Shanidar Cave, Iraqi Kurdistan, and their attribution to Shanidar 5. Journal of Human Evolution 111: 102-118. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2017.07.001.
Ponce de León M. S. et al., 2021. The primitive brain of early *Homo*. Science372: 165-171. DOI:10.1126/science.aaz0032.
Ponce de León M. S., Golovanova L., Doronichev V., Romanova G., Akazawa T., Kondo O., Ishida H., Zollikofer C. P. E., (2008). Neanderthal brain size at birth provides insights into the evolution of human life history. PNAS, 105: 13764–13768.
Posth C., Wissing Ch., Kitagawa K., Pagani L., van Holstein L., Racimo F., Wehrberger K., Nicholas J. Conard N. J., Kind C. J., Bocherens H., Krause J., 2017. Deeply divergent archaic mitochondrial genome provides lower time boundary for African gene flow into Neanderthals. Nature Communications 8: 16046. DOI: 10.1038/ncomms16046.
Posth C., Yu H., Ghalichi A. et al., 2023. Palaeogenomics of Upper Palaeolithic to Neolithic European hunter-gatherers. Nature 615: 117–126. https://doi.org/10.1038/s41586-023-05726-0.
Potts R., 1998 a. Environmental hypotheses of hominin evolution. Yearbook of Physical Anthropology 41:93–136.
Potts R., 1998 b. Variability selection in hominid evolution. Evolutionary Anthropology 7: 81–96.

Poux C., Madsen O., Marquard E., Vieites D. R., de Jong W. W., Vences M., 2005. Asynchronous Colonization of Madagascar by the Four Endemic Clades of Primates, Tenrecs, Carnivores, and Rodents as Inferred from Nuclear Genes, Systematic Biology 54(5): 719-730. https://doi.org/10.1080/10635150500234534.

Pozzi L., Hodgson J. A., Burrell A. S., Disotell T. R., 2011. „The stem catarrhine *Saadanius* does not inform the timing of the origin of crown catarrhines". Journal of Human Evolution 61(2): 209–210. doi:10.1016/j.jhevol.2011.02.008.

Pozzi L., Penna A., 2022. Rocks and clocks revised: New promises and challenges in dating the primate tree of life. Evolutionary Anthropology 31: 138–153. https://doi.org/10.1002/evan.21940.

Prabhat A. M., Miller C. K., Prang T. C., Spear J., Williams S. A, DeSilva J. M., 2021. Homoplasy in the evolution of modern human-like joint proportions in *Australopithecus afarensis*. eLife 10: e65897. https://doi. org/ 10. 7554/ eLife. 65897

Prang T. C., 2019. The African ape-like foot of *Ardipithecus ramidus* and its implications for the origin of bipedalism. eLife, 8, e44433. https://doi.org/10.7554/eLife.44433.

Prang T. C., Ramirez K., Grabowski M., Williams S. A., 2021. *Ardipithecus* hand provides evidence that humans and chimpanzees evolved from an ancestor with suspensory adaptations. Science Advances 7(9): eabf2474. https://doi.org/10.1126/sciadv.abf2474.

Prat S., 2022. Emergence of the genus *Homo*: From concept to taxonomy. L'Anthropologie 126 (4) Doi: 10.1016/j.anthro.2022.103068.

Prat S., Péan S. C., Crépin L., Drucker DG, Puaud SJ, Valladas H, Lázničková-Galetová M, van der Plicht J, Yanevich A., 2011. The oldest anatomically modern humans from far southeast Europe: direct dating, culture and behavior. PLoS ONE 6(6): e20834. doi: 10.1371/journal.pone.0020834.

Preuss T. M., (2007). Evolutionary Specializations of Primate Brain Systems. In: Ravosa, Matthew J., Dagosto, Marian, eds. Primate Origins: Adaptations and Evolution, pp. 625 -666 . Springer Science+Business Media, LLC.

Price T. D., Bar-Yosef O., 2011. The origins of agriculture: New data, new ideas: An introduction to supplement 4. Current Anthropology 52(S4): S163–S174.

Proffitt T., Reeves J., S., Pacome S. S., Luncz L. V., 2022. Identifying functional and regional differences in chimpanzee stone tool technology. R. Soc. Open Sci. 922: 0826220826. http://doi.org/10.1098/rsos.220826.

Profico A., Buzi C., Di Vincenzo F. et al., 2023. Virtual excavation and analysis of the early Neanderthal cranium from Altamura (Italy). Communications Biology 6: 316. doi.org/10.1038/s42003-023-04644-1.

Prost J. H., 1965. A Definitional System for the Classification of Primate Locomotion. American Anthropologist 67: 1198–1214

Prost J. H., 1980. Origin of bipedalism. American Journal of Physical Anthropology 52(2): 175-189. doi:10.1002/ajpa.1330520204.

Pruetz J. D., Bertolani P., 2007. Savanna chimpanzees, *Pan troglodytes verus*, hunt with tools. Current Biology: 17:1–6.

Pruetz J. D., Bertolani P., Onttl K. B., Lindshield S., Shelley M., Wessling E. G., 2015. New evidence on the tool-assisted hunting exhibited by chimpanzees (*Pan troglodytes verus* in a savannah habitat at Fongoli, Sénégal. Royal Society Open Science 2(4): 140507.

Pruetz J. D., Herzog N. M., 2017. Savanna Chimpanzees at Fongoli, Senegal, Navigate a Fire Landscape. Current Anthropology 58: S16: S337-S350.

Prüfer K., Posth C., Yu H., Stoessel A., Spyrou M. A., Deviese T., Mattonai M., Ribechini E., Higham T., Velemínský P., Brůžek J., 2021. A genome sequence from a modern human skull over 45,000 years old from Zlatý kůň in Czechia. Nature Ecology & Evolution, 5: 820-825. https://doi.org/10.1038/s41559-021-01443-x.

Prüfer K., Racimo F., Patterson N. et al., 2014. The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains. Nature 505: 43–49. https://doi.org/10.1038/nature12886.

Qi X., Chan, W.L., Read, R.J., Zhou, A. and Carrell, R.W., 2014. Temperature-responsive release of thyroxine and its environmental adaptation in Australians. Proceedings of the Royal Society B: Biological Science 281(1779): 20132747.

Qiaomei F. et al., 2013. A Revised Timescale for Human Evolution Based on Ancient Mitochondrial Genomes, Current Biology 23: 553–559.

Raaum R. L., 2015. Molecular Evidence on Primate Origins and Evolution, Pp. 1084–1138. In: Henke, Winfried, Tattersall Ian (Editors). Handbook of Paleoanthropology 2nd ed. Edition. Springer Link.

Radivojević M., Rehren T., Pernicka E., Šljivar D., Brauns, Michael; Borić, Dušan, 2010. „On the origins of extractive metallurgy: New evidence from Europe". Journal of Archaeological Science 37(11): 2775–2787. doi:10.1016/j.jas.2010.06.012.

Radivojević M., Roberts B. W., Marić M., Kuzmanović Cvetković J., Rehren T., (eds) 2021. The Rise of Metallurgy in Eurasia Evolution, Organisation and Consumption of Early Metal in the Balkans. Archaeopress Archaeology

Radovčić J., Smith F. H., Trinkaus E., Wolpoff M. H., 1988. The Krapina Hominids: An Illustrated Catalog of the Skeletal Collection. Mladost Publishing House, Zagreb.

Rae T. C., Koppe T., Stringer C. B., 2011. The Neanderthal face is not cold adapter. Journal of Human Evolution 60: 234-239.

Ragsdale A.P., Weaver T. D., Atkinson E. G. et al., 2023 A weakly structured stem for human origins in Africa. Nature 617: 755-763. https://doi.org/10.1038/s41586-023-06055-y.

Raia P., Mondanaro A., Melchionna M., Di Febbraro M., Diniz-Filho J. A., Rangel T. F., Holden P. B., Carotenuto F., Edwards N. R., Lima-Ribeiro M. S., Profico A., 2020. Past extinctions of *Homo species* coincided with increased vulnerability to climatic change. One Earth, 3(4): 480-490.

Ramirez Rozzi F. V., Bermudez de Castro J. M., 2004. Surprisingly rapid growthin Neanderthals. Nature 428: 936-939.

Rampino M. R., Ambrose S. H., 2000, Volcanic winter in the Garden of Eden: The Toba supereruption and the late Pleistocene human population crash. 2000/01/01: 345. In: McCoy, Floyd W. Heiken, Grant, Volcanic Hazards and Disasters in Human Antiquity, Geological Society of America. SN - 9780813723457, Https://doi.org/10.1130/0-8137-2345-0.71.

Rasmussen E. S., Heilmann-Clausen C., Waagstein R., Eidvin, T., 2008. The tertiary of Norden. Episodes Journal of International Geoscience, 31(1): 66-72.

Raum R. L. 2015. Molecular Evidence on Primate Origins and Evolution. Pp. 1083 – 1135. In: Henke, Winfried, Tattersall Ian (Editors). Handbook of Paleoanthropology 2nd ed. 2015 Edition. Springer Link

Ravosa M. J., Savakova, D. G., 2004. Euprimate origins: the eyes have it. Journal of Human Evolution 46: 357-364.

Ravosa M. J., Savakova, D. G., Johnson, K. R., Hylander W. L., 2007. Primate Origins and the Function of the Circumorbital Region: What's Load Got to Do with It? In: Ravosa, Matthew J., Dagosto, Marian, eds. Primate Origins: Adaptations and Evolution, pp. 285 - 327. Springer Science+Business Media, LLC.

Rayner R. J., Moon B. P., Masters J. C., 1993. The Makapansgat australopithecine environment. Journal of Human Evolution 24: 219-231.

Reed D. L., Light J. E., Allen J. M., Kirchman J. J., 2007. Pair of lice lost or parasites regained: the evolutionary history of anthropoid primate lice. BMC Biology 5: 7.

Reed K. E., 1997. Early hominid evolution and ecological change through the African Plio–Pleistocene. Journal of Human Evolution.32: 289–322.

Reed K. E., Fleagle J. G., Leakey R. E. F. (eds.), The Paleobiology of Australopithecus, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology, DOI: 10.1007/978-94-007-5919-0_10, Springer Science+Business Media Dordrecht 2013.

Reed K. E., Fleagle J. G., Leakey R. E. F., 2013. The Paleobiology of *Australopithecus*. ISBN 978-94-017-8240-1, 2013, Editon 1, XIII, 282 p. 92 illus., 69 illus. in color.

Reed K. E., Russak SM., 2009. Tracking ecological change in relation to the emergence of Homo near the Plio–Pleistocene boundary. In: Grine F et al., editors. The first humans—origin and early evolution of the genus Homo. Berlin: Springer, pp. 159–171.

Reich D., 2018. Who We Are and How We Got Here: Ancient DNA and the New Science of the Human Past. Knopf Doubleday Publishing Group. Kindle Edition.

Reich D., Green R. E., Kircher M., Krause J., Patterson N., Durand E.Y., Viola B., Briggs A.W., Stenzel U., Johnson P.L.F., Maricic T., Good J. M., Marques-Bonet T., Alkan C., Fu Q., Mallick S., Li H., Meyer M., Eichler E. E., Stoneking M., Richards M., Talamo S., Shunkov M. V., Derevianko A. P., Hublin J-J., Kelso J., Slatkin M., Pääbo S., 2010. Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia. Nature 468: 1053-1060.

Rendu W., Renou S., Soulier M. C. et al., 2019. Subsistence strategy changes during the Middle to Upper Paleolithic transition reveals specific adaptations of Human Populations to their environment. Scientific Reports 9: 15817. https://doi.org/10.1038/s41598-019-50647-6

Renfrew C., 2006. „Inception of agriculture and rearing in the Middle East“. Human Palaeontology and Prehistory 5 (1): 395–404. doi:10.1016/j.crpv.2005.10.012.
Renne P. R. et al., 2009. „Geochronology,“ in Ardipithecus kadabba: Late Miocene Evidence from the Middle Awash, Ethiopia, eds. Y. Haile-Selassie & G. WoldeGabriel (Berkeley, CA, and London, UK: University of California Press, pp. 93-103.
Reno P. L., 2014. Genetic and developmental basis for parallel evolution and its significance for hominoid evolution. Evolutionary Anthropology 23: 188-200. https://doi.org/10.1002/evan.21417.
Reno P. L., Lovejoy C. O., 2015. „From Lucy to Kadanuumuu: balanced analyses of *Australopithecus afarensis* assemblages confirm only moderate skeletal dimorphism“. PeerJ. 3: e925. doi:10.7717/peerj.925. ISSN 2167-8359.
Reno P. L., Meindl R. S., McCollum M. A., Lovejoy C. O., 2003. „Sexual dimorphism in *Australopithecus afarensis* was similar to that of modern humans“. PNAS. 100 (16): 4404–4409. Bibcode:2003PNAS.100.9404R.
Richards M. P., Pettitt P. B., Trinkaus E., Smith F. H., Paunović M., Karavanić I., 2000. „Neanderthal diet at Vindija and Neanderthal predation: The evidence from stable isotopes“. PNAS 97(13): 7663–7666. doi:10.1073/pnas.120178997.
Richards M. P., Trinkaus E., 2009. Isotopic evidence for the diets of European Neanderthals and early modern humans. PNAS 106: 16034–16039.
Richmond B. G., Aiello L. C., Wood B.A., 2002. Early hominin limb proportions. Journal of Human Evolution 43(4): 529-48. Erratum in: Journal of Human Evolution 44(3): 397. PMID: 12393007.
Richmond B. G., Green D. J., Lague M. R., Chirchir H., Behrensmeyer A. K., Bobe R., Bamford M. K., Griffin N. L., Gunz P., Mbua E., Merritt S.R., 2020. The upper limb of *Paranthropus boisei* from Ileret, Kenya. Journal of Human Evolution 141: 102727. doi:10.1016/j.jhevol.2019.102727.
Richmond B. G., Jungers W. L., 2008. *Orrorin tugenensis* femoral morphology and the evolution of hominin bipedalism. Science 319(5870):1662-1665. doi: 10.1126/science.1154197.
Richmond B. G., Roach N. T., Ostrofsky K. R., 2016. Evolution of the Early Hominin Hand. In: (Tracy L. Kivell, Pierre Lemelin, Brian G. Richmond, Daniel Schmitt, eds.) -The Evolution of the Primate Hand Anatomical, Developmental, Functional, and Paleontological Evidence, pp. 515–545, Springer.
Richmond B. G., Roach N. T., Ostrofsky K. R., 2016. Evolution of the Early Hominin Hand. In: (Tracy L. Kivell, Pierre Lemelin, Brian G. Richmond, Daniel Schmitt, eds.) -The Evolution of the Primate Hand Anatomical, Developmental, Functional, and Paleontological Evidence, pp. 515 - 545, Springer.
Richter D., Grün R., Joannes-Boyau R., Steele T. E., Amani F., Rué M., Fernandes P., Raynal J-P., Geraads D., Ben-Ncer A., Hublin J-J., McPherron S. P., 2017. „The age of the hominin fossils from Jebel Irhoud, Morocco, and the origins of the Middle Stone Age“. Nature 546 (7657): 293–296. doi:10.1038/nature22335.
Rightmire G. P., 1996. The Human Cranium from Bodo, Ethiopia: Evidence for Speciation in the Middle Pleistocene? Journal of Human Evolution 31: 21–39.
Rightmire G. P., 1998. Evidence from Facial Morphology for Similarity of Asian and African Reprezentatives of Homo erectus. American Journal of Physical Anthropology 106: 61–85.
Rightmire G. P., 2001. Patterns of Hominid Evolution and Dispersal in the Middle Pleistocene. Quaternary International 75: 77–84.
Rightmire G. P., 2013. *Homo erectus* and Middle Pleistocene hominins: Brain size, skull form, and species recognition. Journal of Human Evolution 65: 223-252. doi.org/10.1016/j.jhevol.2013.04.008.
Rightmire G. P., 2015. Later Middle Pleistocene *Homo*. Pp. 2222–2243. In: Henke, Winfried, Tattersall Ian (Editors). Handbook of Paleoanthropology 2nd ed. 2015 Edition. Springer Link.
Rightmire G. P., Lordkipanidze D., 2009. Comparisons of early Pleistocene skulls from East Africa and the Georgian Caucasus: evidence bearing on the origin and systematics of genus *Homo*. In: Grine F et al., editors. The first humans—origin and early evolution of the genus Homo. Berlin: Springer. pp. 39–48.
Rightmire G. P., Lordkipanidze D., Vekua A., 2006. Anatomical descriptions, comparative studies and evolutionary significance of the hominin skulls from Dmanisi, Republic of Georgia. Journal of Human Evolution 50(2): 115-141.
Rightmire G. P., Margvelashvili A., Lordkipanidze D., 2019. Variation among the Dmanisi hominins: Multiple taxa or one species? American Journal of Physical Anthropology 168: 481-495.
Rizal Y., Westaway K. E., Zaim Y., van den Bergh G. D., Bettis E. A., Morwood M. J., et al., 2020. „Last appearance of *Homo erectus* at Ngandong, Java, 117,000-108,000 years ago“. Nature 577(7790): 381-385. doi:10.1038/s41586-019-1863-2.

Robinson J. T., 1972. Early Hominid Posture and Locomotion. University of Chicago Press, Chicago.
Robinson, J. T., 1965 a. *Homo habilis* and the australopithecines. Nature 205: 121–124.
Robinson, J. T., 1965 b. Comments on new discoveries in Tanganyika: their bearing on hominid evolution (by P.V. Tobias). Current Anthropology 6: 403–406.
Roche H, Blumenschine R. J., Shea J. J., 2009. Origins and adaptations of early Homo: what archaeology tells us. In: Grine F et al., editors. The first humans—origin and early evolution of the genus *Homo*. Berlin: Springer. pp. 135–147.
Rodríguez L., García-González, R., Arsuaga, J. L., & Carretero, J.-M., 2023. Uncovering the adult morphology of the forearm bones from the Sima de los Huesos Site in Atapuerca (Spain), with comments on biomechanical features. The Anatomical Record: 1–25. https://doi.org/10.1002/ar.25281.
Roebroeks W., Mussi M., Svoboda J., Fennema K., ed., 2000. Hunters of the Golden Age. University of Leiden, Leiden.
Roebroeks W., van Kolfschoten T., ed., 1995. The Earliest Occupation of Europe. University of Leiden, Leiden.
Roebroeks W., Villa P., 2011. On the earliest evidence for habitual use of fire in Europe. PNAS 2011: 1018116108v1 - 201018116.
Rogachev A. N., Anikovich M. V., 1982. Kostenki 12 (Volkovskaya stoyanka). In: Praslov ND, Rogachev AN, editors. Paleolit Kostenkovsko-Borshchevskogo raiona na Donu 1879–1979. Leningrad: Nauka, pp 132–140.
Rogachev A. N., Sinitsyn A. A., 1982. Kostenki 15 (Gorodtsovskaya stoyanka). In: Praslov ND, Rogachev AN, editors. Paleolit Kostenkovsko-Borshchevskogo raiona na Donu 1879–1979. Leningrad: Nauka, pp 162–171.
Rogers A. R. et al., 2020. Neanderthal-Denisovan ancestors interbred with a distantly related hominin. Science Advances 6: eaay5483.DOI:10.1126/sciadv.aay5483.
Rogers A. R., Harris N. S., Achenbach A. A., 2020. Neanderthal-Denisovan ancestors interbred with a distantly related hominin. Science Advances 6(8): eaay5483. doi: 10.1126/sciadv.aay5483.
Roksandic M., Radović P., Wu X-J., Bae C. J., 2022 a. Resolving the “muddle in the middle”: The case for Homo bodoensis sp. nov. Evolutionary Anthropology 31: 20–29. https://doi.org/10.1002/evan.21929.
Roksandic M., Radović P., Wu X-J., Bae C. J., 2022 b. *Homo bodoensis* and why it matters. Evolutionary Anthropology 31: 240-244. https://doi.org/10.1002/evan.21954.
Rook L., Bondioli L., Köhler M., Moyà-Solà S., Macchiarelli R., 1999. *Oreopithecus* was a bipedal ape after all: evidence from the iliac cancellous architecture. PNAS 96(15): 8795-8799. doi: 10.1073/pnas.96.15.8795.
Rosas A., 2000. Human Evolution in the Last Million Years: The Atapuerca Evidence. Acta Anthropologica Sinica, 19 (Supplement): 47-56.
Rosas A., 2001. Occurrence of Neanderthal Features in Mandibles from the Atapuerca-SH Site. American Journal of Physical Anthropology 114: 74-91.
Rosas A., Bastir M., Martínez-Maza C., Bermúdez de Castro J.-M., 2002. Sexual Dimorphism in the Atapuerca-SH hominids: The Evidence from the Mandibles. Journal of Human Evolution 42: 451-474.
Rosas A., Ríos L., Estalrrich A., Liversidge H., García-Tabernero A., Huguet R., Cardoso H., Bastir M., Lalueza-Fox C., de la Rasilla M., Dean C., 2017. The growth pattern of Neandertals, reconstructed from a juvenile skeleton from El Sidrón (Spain). Science 357(6357): 1282-1287. doi: 10.1126/science.aan6463.
Rose M. D., 1997. Functional and phylogenetic features of the forelimb in Miocene hominoids. In: Begun D.R., Ward C.V. and Rose M.D. (eds.), Function, Phylogeny and Fossils: Miocene Hominoid Evolution and Adaptations, pp. 79–100. Plenum Press, New York.
Rosenberg K., DeSilva J., 2017. Evolution of the Human Pelvis. The Anatomical Record 300: 89–797.
Ross C. F., 2000. Into the Light: The Origin of Anthropoidea. Annual Revue of Anthropology 29:147– 94.
Ross C. F., Hall M. I., Heesy C. P., 2007. Were Basal Primates Nocturnal? Evidence From Eye and Orbit Shape. In: Ravosa, Matthew J., Dagosto, Marian, eds. Primate Origins: Adaptations and Evolution, pp. 233 - 256. Springer Science+Business Media, LLC.
Rougier H., Milota S., Rodrigo R., Gherase M., Sarcină L., Moldovan O., Zilhão J., Constantin S., Franciscus G. R., Zollikofer C. P. E., Ponce de León M., Trinkaus E., 2007. Peştera cu Oase 2 and the cranial morphology of early modern Europeans. PNAS 104: 1165–1170.
Rougier H., Milota Ş., Rodrigo R., Trinkaus E., 2007. Peştera cu Oase 2 and the cranial morphology of early modern Europeans. PNAS 104(4): 1165-1170. https://doi.org/10.1073/pnas.0610538104.

Rowe N., 1996. The Pictorial Guide to the Living Primates. Pogonias Press, New York.
Ruff C. B., 1993. Climatic adaptation and hominid evolution: The thermoregulatory imperative. Evolutionary Anthropology 2: 53-60. https://doi.org/10.1002/evan.1360020207
Ruff C. B., 2009. Relative limb strength and locomotion in *Homo habilis*. American Journal of Physical Anthropology138: 90–100.
Ruff C. B., 2010. Body size and body shape in early hominins - implications of the Gona pelvis. Journal of Human Evolution 58(2): 166-78. doi: 10.1016/j.jhevol.2009.10.003.
Ruff C. B., Trinkaus E., Holliday T. F., 1997. Body Mass and Encephalisation in Pleistocene *Homo*. Nature 387: 173–175. (Database supp .xls „Body Mass and Encephalization in Pleistocene Homo“)
Ruff C. B., Wunderlich R. E., Hatala K. G., Tuttle R. H., Hilton C. E., D'Août K., Webb D. M., Hallgrímsson B., Musiba C, Baksh M., 2021. Body mass estimation from footprint size in hominins, Journal of Human Evolution, 156: 1-23.
Russo G. A., Marsh D., Foster A. D., 2020. Response of the Axial Skeleton to Bipedal Loading Behaviors in an Experimental Animal Model. The Anatomical Record 303: 150-166. https://doi.org/10.1002/ar.24003.
Russo G., Milks A., Leder D., Koddenberg T., Starkovich B. M., Duval M., Zhao J. X., Darga R., Rosendahl W., Terberger, T., 2023. First direct evidence of lion hunting and the early use of a lion pelt by Neanderthals. Scientific Reports, 13:16405. https://doi.org/10.1038/s41598-023-42764-0.
Ryan T. M., Sukhdeo, S., 2016. KSD-VP-1/1: Analysis of the Postcranial Skeleton Using High-Resolution Computed Tomography. In: Haile-Selassie, Y., Su, D. (eds) The Postcranial Anatomy of Australopithecus afarensis. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-017-7429-1_4.
Sahle Y., Beyene Y., Defleur A., White T. D., 2019b. Human emergence: Perspectives from Herto, Afar Rift, Ethiopia. In: Modern Human Origins and Dispersal, pp. 105-136. Kerné Verlag. http://kernsverlag.com/en/modern-human-origins-and-dispersal.
Sahle Y., Reyes-Centeno H., Bentz C. eds., 2019 a. Modern Human Origins and Dispersal. Kerns Verlag.
Sala N., Arsuaga J. L., Pantoja-Pérez A., Pablos A., Martínez I., Quam R. M., et al., 2015. Lethal Interpersonal Violence in the Middle Pleistocene. PLoS ONE 10(5): e0126589. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0126589.
Salazar-García D. C., Power R. C., Rudaya N., Kolobova K., Markin S., Krivoshapkin A., Henry A. G., Richards M. P., Viola B., 2021. Dietary evidence from Central Asian Neanderthals: A combined isotope and plant microremains approach at Chagyrskaya Cave (Altai, Russia). Journal of Human Evolution 156: 102985. doi: 10.1016/j.jhevol.2021.102985.
Sánchez-Quinto F., BotiguéL. R., Civit S., Arenas C., Avila-Arcos M. C., Bustamante C. D., Comas D., Lalueza-Fox C., 2012. „North African Populations Carry the Signature of Admixture with Neandertals“. PLoS ONE. 7 (10): e47765. doi:10.1371/journal.pone.0047765.
Sankararaman S., Mallick S., Patterson N., Reich D., 2016. The Combined Landscape of Denisovan and Neanderthal Ancestry in Present-Day Humans. Current Biology 26(9): 1241-1247. doi: 10.1016/j.cub.2016.03.037.
Sargis E. J., 2002. Primate Origins Nailed. Science 298:1564-1565. DOI:10.1126/science.1079034.
Sargis E. J., 2007. The Postcranial Morphology of Ptilocercus lowii (Scandentia, Tupaiidae) and its Implications for Primate Supraordinal Relationships In: Ravosa, Matthew J., Dagosto, Marian, eds. Primate Origins: Adaptations and Evolution, pp. 51–82. Springer Science+Business Media, LLC.
Sarmiento E. E., 2010. Comment on the Paleobiology and Classification of *Ardipithecus ramidus*. Science 328: 1105b
Sartono S., 1972. Discovery of another hominid skull at Sangiran, Central Java. Current Anthropology13(1):124–125.
Sawada Y. et al., 2002. The age of *Orrorin tugenensis*, an early hominin from the Tugen Hills, Kenya. Comptes Rendus Palevol 1: 293-303.
Sawyer, S., Renauda, G., Viola, B. et al., 2015. Nuclear and mitochondrial DNA sequences from two Denisovan individuals. PNAS 112: 15696-15700. https://doi.org/10.1073/pnas.15199051.
Saylor B. Z., Gibert, L., Deino, A. et al., 2019. Age and context of mid-Pliocene hominin cranium from Woranso-Mille, Ethiopia. Nature 573: 220–224. https://doi.org/10.1038/s41586-019-1514-7.
Scardia G., Parenti, F., Miggins, D.P., Gerdes, A., Araujo, A. G., Neves, W. A., 2019. Chronological constraints on hominin dispersal outside Africa since 2.48 Ma from the Zarqa Valley, Jordan. Quaternary Science Reviews 219: 1-19.

Schoenemann P. T., 2013. Hominid Brain Evolution. In A Companion to Paleoanthropology, D.R. Begun (Ed.). https://doi.org/10.1002/9781118332344.ch8.
Schrenk F., Kullmer O., Bromage T., 2015. The Earliest Putative Homo Fossils. Pp. 2146–2167. In: Henke, Winfried, Tattersall Ian (Editors). Handbook of Paleoanthropology 2nd ed. 2015 Edition. Springer Link
Schutkowski H., 2007. Human Ecology: Biocultural Adaptations in Human Communities. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
Schwartz J. H., Tattersall I., 2002. The Human Fossil Record, Vol. 1: Terminology, and Craniodental Morphology of Genus Homo (Europe). New York: John Wiley & Sons. Schwartz J. H., Tattersall I., (2003). The Human Fossil Record, Vol. 2: Craniodental Morphology of Genus Homo (Africa and Asia). New York: John Wiley & Sons.
Schwartz J. H., Tattersall I., 2003. The Human Fossil Record: Craniodental Morphology of Genus *Homo* (Africa and Asia) Print ISBN:9780471319283 |Online ISBN:9780471722717 |DOI:10.1002/0471722715.
Schwartz J. H.; Tattersall I., 2010. „Fossil evidence for the origin of *Homo sapiens*“. American Journal of Physical Anthropology 143 (S51): 96–98, 101–103. doi:10.1002/ajpa.21443.
Scott B., Bates M., Bates R., Conneller C., Pope M., Shaw A., Smith, G., 2014. „A new view from La Cotte de St Brelade, Jersey“. Antiquity (88): 13–29.
Seiffert E. R., 2012. Early primate evolution in Afro-Arabia. Evolutionary Anthropology 21: 239-253. https://doi.org/10.1002/evan.21335.
Seiffert E. R., Boyer D. M., Fleagle J. G., Gunnell G. F., Heesy C. P., Perry J. M. G., Sallam H. M., 2018. New adapiform primate fossils from the late Eocene of Egypt. Historical Biology 30: 1-2, 204-226, DOI: 10.1080/08912963.2017.1306522.
Seiffert E. R., Simons E. L., Fleagle J. G., Godinot M., 2010. Paleogene Anthropoids. In: Werdelin Lars (ed.)- Cenozoic Mammals of Africa Get access Arrow, pp 369-392. University of California Press.
Seiffert E. R., Simons E.L., 2013. Last of the oligopithecids? A dwarf species from the youngest primate-bearing level of the Jebel Qatrani Formation, northern Egypt. Journal of Human Evolution 64(3): 211-215. doi: 10.1016/j.jhevol.2012.10.011.
Semaw S. et al. 2005. Early Pliocene hominins from Gona, Ethiopia. Nature 433: 301-305.
Semaw S., Renne P., Harris J. W. K., Feibel C. S., Bernor R. L., Fesseha N., et al., 1997. 2.5-million-year-old stone tools from Gona, Ethiopia. Science 284: 625–629.
Semaw S., Rogers M. J., Quade J. et al., 2003. „2.6-Million-year-old stone tools and associated bones from OGS-6 and OGS-7, Gona, Afar, Ethiopia“. Journal of Human Evolution. 45 (2): 169-177. doi:10.1016/s0047-2484(03)00093-9.
Semaw S., Rogers M. J., Quade J., Renne P. R., Butler R. F., Dominguez-Rodrigo M, et al., 2003. 2.6-million-year-old stone tools and associated bones from OGS-6 and OGS-7, Gona, Afar, Ethiopia. Journal of Human Evolution 45(2):169-77.
Semaw S., Rogers M. J., Quade J., Renne P. R., Butler R. F., Dominguez-Rodrigo M., Stout D., Hart W. S., Pickering T., Simpson, S.W., 2003. 2.6-Million-year-old stone tools and associated bones from OGS-6 and OGS-7, Gona, Afar, Ethiopia. Journal of Human Evolution 45(2): 169-177.
Senut B., 2015. The Miocene Hominoids and the Earliest Putative Hominids. In: Henke, Winfried, Tattersall Ian (Editors). Handbook of Paleoanthropology 2nd ed. 2015 Edition. Springer Link Pp. 2044–2071
Senut B., Coppens Y., ed., 1991. Origines de la Bipédie chez les Hominidés (Cahiers de Paléoanthropologie). Paris: C. N. R. S.
Senut B., Pickford M., Gommery D., Mein P., Cheboi C., Coppens Y., 2001. First Hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya). Comptes Rendus des Seances de l'Academie des Sciences (Paris), 332: 137–144.
Senut B., Pickford M., Gommery D., Ségalen L., 2018. Palaeoenvironments and the origin of hominid bipedalism. Historical Biology 30: 1-2, 284-296. DOI: 10.1080/08912963.2017.1286337.
Senut, B. et al., 2001. First hominin from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya). Comptes Rendus Académie de la Terres et des Planètes 332: 137-144.
Ševčáková et al., 2011, A Late Upper Paleolithic Skull from Moča (The Slovak Republic) in the Context of Central Europe. Sborník Národního Muzea v Praze. Řada B – Přírodní vědy 67: 3–24.
Sevim-Erol A., Begun D. R., Sözer Ç. S. et al., 2023. A new ape from Türkiye and the radiation of late Miocene hominines. Communications Biology 6: 842. https://doi.org/10.1038/s42003-023-05210-5.
Shao Q., Ge J., Ji Q., et al., 2021. „Geochemical provenancing and direct dating of the Harbin archaic human cranium“. The Innovation. 2 (3): 100131. doi:10.1016/j.xinn.2021.100131.

Shapiro D., 2009. The Hominid Status of *Sahelanthropus tchadensis* and *Orrorin tugenensis*. Senior Honor Theses, University of Michigan.
Shaw A., Bates M., Conneller C., Gamble C., Julien, M., McNabb, J., Scott, B., 2016. The archaeology of persistent places: The Palaeolithic case of La Cotte de St Brelade, Jersey. Antiquity 90(354): 1437-1453. doi:10.15184/aqy.2016.212.
Shea B. T., 1990. Dynamic Morphology: Growth, Life History, and Ecology in Primate Evolution. In: Rousseau, Jean de, ed., Primate Life History and Evolution. New York: Wiley-Liss: pp.325–352.
Shea B. T., 1995. Ontogenetic Scaling and Size Correction in the Comparative Study of Primate Adaptations. Anthropologie 33: 1–16.
Shen G., Gao X., Gao B., Granger D. E., 2009. Age of Zhoukoudian Homo erectus determined with 26Al/10Be burial dating. Nature 458:198–200.
Sherwood R. J., Ward S.C., Hill A., 2002. The taxonomic status of the Chemeron temporal (KNM-BC 1). Journal of Human Evolution 42:153–184.
Shillito L-M., Matthews W., Almond M., Bull I. D., 2011. „The microstratigraphy of middens: capturing daily routine in rubbish at Neolithic Çatalhöyük, Turkey“. Antiquity. 85 (329): 1024–1038. doi:10.1017/S0003598X00068460.
Shipley G. P., Kindscher K., 2016. Evidence for the Paleoethnobotany of the Neanderthal: A Review of the Literature. Scientifica (Cairo) 2016: 8927654. doi: 10.1155/2016/8927654.
Shipman P, Walker A., 1989. The costs of becoming a predator. Journal of Human Evolution 18: 373-92.
Shipman P., 2008. Separating ‘‘us’’ from ‘‘them’’: Neanderthal and modern human behavior. PNAS 105: 14241-14242.
Shoshani J., Groves C. P., Simons E. L., Gunnell, G. F., (1996). Primate Phylogeny: Morphological vs Molecular Results. Molecular Phylogenetics and Evolution 5: 102–154.
Shreeve J., 1995. The Neandertal Enigma: Solving the Mystery of Human Origins. William Morrow, New York.
Shukurov A., Sarson G. R., Gangal K., 2014. „The Near-Eastern Roots of the Neolithic in South Asia“. PLoS ONE. 9 (5): Appendix S1. doi:10.1371/journal.pone.0095714.
Shultz S., Nelson E., Dunbar R. I., 2012. Hominin cognitive evolution: identifying patterns and processes in the fossil and archaeological record. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci. 367(1599): 2130-2140. doi: 10.1098/rstb.2012.0115.
Shultz S., Nelson E., Dunbar R. I., 2012. Hominin cognitive evolution: identifying patterns and processes in the fossil and archaeological record. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 367: 2130-2140.
Shultz S., Opie C., Atkinson Q. D., 2011. Stepwise evolution of stable sociality in primates. Nature 479(7372): 219-22. doi: 10.1038/nature10601.
Siepel A., 2009. Phylogenomics of primates and their ancestral populations. Genome Research 19(11):1929-1941. doi: 10.1101/gr.084228.108.
Silcox M. T., 2007. Primate Taxonomy, Plesiadapiforms, and Approaches to Primate Origins. In: Ravosa, Matthew J., Dagosto, Marian, eds. Primate Origins: Adaptations and Evolution, pp. 143-178. Springer Science+Business Media, LLC
Silcox M. T., 2014. Primate Origins and the Plesiadapiforms. Nature Education Knowledge 5(3):1
Silcox M. T., López-Torres S., 2017. Major Questions in the Study of Primate Origins. Annual Review of Earth and Planetary Sciences 45(1): 113-137.
Silcox M. T., Sargis E. J., Bloch J. I., Boyer D. M. 2015. Primate Origins and Supraordinal Relationships: Morphological Evidence. Pp. 1053-1081 In: Henke, Winfried, Tattersall Ian (Editors). Handbook of Paleoanthropology 2nd ed. 2015 Edition. Springer Link.
Simons E. L., 2001. The cranium of *Parapithecus grangeri*, an Egyptian Oligocene anthropoidean primate. PNAS 98(14): 7892-7897. doi: 10.1073/pnas.051003398.
Simons E. L., Pilbeam D. R., 1965. Preliminary revision of the *Dryopithecinae* (Pongidae, Anthropoidea). Folia Primatologica 3: 81–152.
Simons E. L., Seiffert E. R., Ryan T. M., Attia Y., 2007. A remarkable female cranium of the early Oligocene anthropoid *Aegyptopithecus zeuxis* (Catarrhini, Propliopithecidae). PNAS 104: 8731-8736. https://doi.org/10.1073/pnas.0703129104.
Simpson S. W., 2013. Before Australopithecus: The Earliest Hominins A Companion to Paleoanthropology, pp. 417-433. First Edition. Edited by David R. Begun. Blackwell Publishing Ltd. https://doi.org/10.1002/9781118332344.ch22.

Simpson S. W., Quade J., Levin N. E., Butler R., Dupont-Nivet G., Everett M., Semaw S., 2008. „A female *Homo erectus* pelvis from Gona, Ethiopia“. Science 322 (5904): 1089–1092. doi:10.1126/science.1163592.
Simpson, G. G., 1963. The meaning of taxonomic statements. In: Washburn, S.L. (Ed.), Classification and Human Evolution. Viking Fund Publications in Anthropology, Chicago, IL, pp. 1-31.
Singleton M., 2000. A Phylogenetic Position of *Otavipithecus namibiensis* Journal of Human Evolution 38: 537-573.
Sinitsyn A. A., 1996. Kostenki 14 (Markina gora): data, problems, and perspectives. Préhistoire Européenne (Liège) 9: 273-313.
Sinitsyn A. A., 2002. Nizhnie kul‘turnye sloi Kostenok 14 (Markina gora) (raskopki 1998-2001 gg.). In: Sinitsyn A. A., Sergin V. Ya., Hoffecker J.F., editors. Kostenki v kontekste paleolita Evrazii. St-Peterburg: IIMK. p 219–236.
Sinitsyn A. A., 2003. A Palaeolithic ‘Pompeii’ at Kostenki, Russia. Antiquity 77: 9-14.
Sinitsyn A. A., Hoffecker J. F., 2006. Radiocarbon dating and chronology of the Early Upper Paleolithic at Kostenki. Quaternary International 152: 164-174.
Sistiaga A., Mallol C., Galván B., Summons R.E., 2014. The Neanderthal meal: a new perspective using faecal biomarkers. PloS ONE 9(6): e101045. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0101045.
Skov L., Peyrégne S., Popli D., Iasi L. N., Devièse T., Slon, V., Zavala E. I., Hajdinjak M., Sümer A. P., Grote S., Bossoms M. A., 2022. Genetic insights into the social organization of Neanderthals. Nature 610(7932): 519-525. https://doi.org/10.1038/s41586-022-05283-y.
Sládek V., 2000. Hominid Evolution in Central Europe during Upper Pleistocene: Origin of Anatomically Modern Humans. Ph.D. Theses. L’Université de Bordeaux 1, Bordeaux.
Sládek V., Trinkaus E., Hillson S. W., Holliday T. W., 2000. The People of the Pavlovian: Skeletal Catalogue and Osteometrics of the Gravettian Fossil Hominids from Dolní Věstonice and Pavlov Dolní Věstonice Studies 5. Brno: Archeologický ústav Akademie věd České republiky v Brně.
Slimak L., Svendsen J. I., Mangerud J., Plisson H., Presthus Heggen H., Brugère A., Pavlov P. Y., 2011. Late Mousterian Persistence near the Arctic Circle. Science 332: 841-845. DOI:10.1126/sciadv.abj9496.
Smith G. M., Ruebens K., Zavala E. I. et al., 2024. The ecology, subsistence and diet of ~45,000-year-old Homo sapiens at Ilsenhöhle in Ranis, Germany. Nature Ecology and Evolution 8(3): 564-577. doi: 10.1038/s41559-023-02303-6.
Smith S. L., Harold F. B., 1997. A Paradigm’s Worth of Difference? Understanding the Impasse Over Modern Human Origins. Yearbook of Physical Anthropology 40: 113–138.
Smith T. M., Martin L. B. Reid D. J., de Bonis L., Koufos G. D., 2004. „An examination of dental development in *Graecopithecus freybergi* (=*Ouranopithecus macedoniensis*)“. Journal of Human Evolution 46(5): 551–577. doi: 10.1016/j.jhevol.2004.01.006.
Snyder W. D., Tennie C., 2022. What kind of culture did early hominin toolmakers have? Mitteilungen der Berliner Gesellschaft für Anthropologie, Ethnologie und Urgeschichte Bd. 43, S: 57–64.
Soffer O., 1985. The Upper Paleolithic of the Central Russian Plain. Academic Press, Orlando. Soffer O.,ed., 1990. The World at 18 .000 B. P. Unwin Hyman, London.
Soffer O., Praslov, N. D., ed., 1993. From Kostenki to Clovis. Plenum, New York, London. Soligo C., Martin R. D., 2006. Adaptive origins of primates revisited. Journal of Human Evolution 50: 414–430.
Soligo C., Will, O. A., Tavaré, S., Marshall, C. R., Martin, R. D., 2007. New Light on the Dates of Primate Origins and Divergence. In: Ravosa, Matthew J., Dagosto, Marian, eds., Primate Origins: Adaptations and Evolution, pp. 29–50. Springer Science+Business Media, LLC.
Sonakia A., 1984. The skull-cap of early man and associated mammalian fauna from Narmada Valley alluvium, Oasangabad Area, Madhya Pradsesh (India). Rec Geol Surv India.;113:159–172.
Soukup M., 2009. Základy kulturní antropologie. Akademie veřejné správy, Praha. 214 s. ISBN 978¬80-87207-03-1.
Soukup M., 2011 a. Kultura Biokulturologická perspektiva. Pavel Mervart, Červený Kostelec, 367 s. ISBN 978-80-87378-96-0.
Soukup V., 2011 b. Antropologie. Teorie člověka a kultury. Portál, Praha.
Sparacello V. S, Samsel M., Villotte S., Varalli A., Schimmenti V, et al., 2020. Inferences on Sicilian Mesolithic subsistence patterns from cross-sectional geometry and entheseal changes. Archaeological and Anthropological Sciences 12 (5): 101. https://doi.org/10.1007/s12520-020-01044-y.

Sparacello V. S., Dori I., Rossi S., Varalli A., Riel-Salvatore J., Gravel-Miguel C., Riga A., Seghi F., Goude G., Palstra S. W. L., Starnini E., Formicola V., Moggi-Cecchi J., 2021. New human remains from the Late Epigravettian necropolis of Arene Candide (Liguria, northwestern Italy): Direct radiocarbon evidence and inferences on the funerary use of the cave during the Younger Dryas. Quaternary Science Reviews 268: 107131. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2021.107131.

Spear J. K., Grabowski M., Sekhavati Y., Costa C. E., Goldstein D. M., Petrullo L. A., Peterson A. L., Lee A. B., Shattuck M. R., Gómez-Olivencia A., Williams S. A., 2023. Evolution of vertebral numbers in primates, with a focus on hominoids and the last common ancestor of hominins and panins, Journal of Human Evolution179: 103359. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2023.103359.

Sperber G. H., 2017. Dental Wear: Attrition, Erosion, and Abrasion-A Palaeo-Odontological Approach. Dent J (Basel) 5(2):19. doi: 10.3390/dj5020019.

Sponheimer M., Daegling D. J., Ungar P. S., Bobe R., Paine O. C. C., 2023. Problems with *Paranthropus*. Quaternary International 650: 40-51. https://doi.org/10.1016/j.quaint.2022.03.024. https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1040618222001239

Sponheimer M., Lee-Thorp J. A., 2009. Biogeochemical evidence for the environments of early *Homo* in South Africa. In: Grine F et al., editors. The first humans—origin and early evolution of the genus *Homo*. Berlin: Springer. pp. 185–194.

Spoor F., 2013. Small-brained and big-mouthed. Nature 502: 452–453. https://doi.org/10.1038/502452a

Spoor F., Leakey M. G., Gathogo P. et al., 2007. Implications of new early *Homo* fossils from Ileret, east of Lake Turkana, Kenya. Nature 448: 688–691. https://doi.org/10.1038/nature05986

Spoor F., Leakey M. G., Gathogo P. N., Brown F. H., Antón S. C., McDougall I., et al., 2007. „Implications of new early Homo fossils from Ileret, east of Lake Turkana, Kenya“. Nature 448(7154): 688–691. doi:10.1038/nature05986.

Spoor F., Leakey M. G., Leakey L. N., 2010. Hominin diversity in the Middle Pliocene of eastern Africa: the maxilla of KNM-WT 40000. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci. 365(1556): 3377–3388. doi: 10.1098/rstb.2010.0042.

Spoor F., Leakey M. G., O'Higgins P., 2016. Middle Pliocene hominin diversity: Australopithecus deyiremeda and Kenyanthropus platyops. Phil. Trans. R. Soc. B 371: 20150231. http://doi.org/10.1098/rstb.2015.0231.

Springer M. S., Murphy W. J., Eizirik E., Madsen, O., Scally, M., Douady, C. J., Teeling, E. C., Stanhope, M. J., de Jong, W. W., O'Brien, S. J., 2007. A Molecular Classification for the Living Orders of Placental Mammals and the Phylogenetic Placement of Primates. In: Ravosa, Matthew J., Dagosto, Marian, eds., Primate Origins: Adaptations and Evolution, pp. 1–28. Springer Science+Business Media, LLC.

Stamos P. A., Alemseged Z., 2023. Hominin locomotion and evolution in the Late Miocene to Late Pliocene. Journal of Human Evolution178: 103332. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2023.103332.

Stanford C. B., Allen J. S., 1991. On Strategic Storytelling: Current Models of Human Behavioral Evolution. Current Anthropology, 32(1): 58–61. http://www.jstor.org/stable/2743896.

Steegmann A. T. Jr., Cerny F. J., Holliday T. W., 2002. Neandertal cold adaptation: physiological and energetic factors. American Journal of Human Biology 14: 566-583. doi: 10.1002/ajhb.10070.

Steiper M. E., Young, N. M., 2006. Primate molecular divergence dates. Molecular Phylogenetics and Evolution 41: 384-394.

Stevens N. J., Seiffert E. R., O'Connor P. M., Roberts, E. M., Schmitz, M. D., Krause C., Gorscak E., Ngasala S., Hieronymus T. L.; Temu J., 2013. „Palaeontological evidence for an Oligocene divergence between Old World monkeys and apes“. Nature. 497 (7451): 611–614. doi:10.1038/nature12161.

Stewart J. R., 2004. Neanderthal – Modern Human Competition? A Comparison between the Mammals Associated with Middle and Upper Palaeolithic Industries in Europe during OIS 3. International Journal of Osteoarchaeology 14: 178–189.

Stloukal M. a kolektiv, 1999. Anthropologie: Příručka pro studium kostry. Národní museum Praha.

Stoneking M., Arias L., Liu D., Oliveira S., Pugach I., Rodriguez J., Joseph R. B., 2023. „Genomic perspectives on human dispersals during the Holocene“. PNAS. 120 (4): e2209475119. doi:10.1073/pnas.2209475119.

Stout D., 2011. Stone toolmaking and the evolution of human culture and cognition. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci. 366(1567):1050-1059. doi: 10.1098/rstb.2010.0369.

Strait D. S., 2013, The Biogeographic Implications of Early Hominin Phylogeny. K. E. Reed, J. G. Fleagle, R. E. Leakey (eds.), The Paleobiology of Australopithecus, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology, pp. 183-192. DOI: 10.1007/978-94-007-5919-0_10, Springer Science+Business Media Dordrecht 2013.

Strait D. S., Grine F. E., Fleagle J. G., 2015. „Analyzing Hominin Phylogeny: Cladistic Approach“. Pp. 1990–2016. In: Henke, Winfried, Tattersall Ian (Editors). Handbook of Paleoanthropology 2nd ed. 2015 Edition, Springer Link

Straus L. G., 1992. Iberia before the Iberians: The Stone Age Prehistory of Cantabrian Spain University of New Mexico Press, Albuquerque.

Straus L. G., 1995. The Upper Paleolithic Europe: An Overview. Evolutionary Anthropology, 4: 4–16.

Street M., Terberger T., Orschiedt J., 2006. A critical review of the German Paleolithic hominin record. Journal of Human Evolution 51: 551–579. doi:10.1016/j.jhevol.2006.04.014.

Stringer C. B., 1992. Replacement, Continuity, and the Origin of Homo sapiens. In: Bräuer, G., Smith, F. H., ed., Continuity or Replacement? Controversies in Homo sapiens Evolution, pp. 9–24. Balkema, Rotterdam.

Stringer C. B., 1989. Documenting the Origin of Modern Humans. In: Trinkaus, Erik, ed., The Emergence of Modern Humans: Biocultural Adaptations in the Later Pleistocéne, pp. 67–96. Cambridge University Press, Cambridge.

Stringer C. B., 1990. The Emergence of Modern Humans. Scientific American (December): 68-74.

Stringer C. B., 1994. Out of Africa – A pesronal history. In. Nitecky M., Nitecky D. – Origins of Anatomicaly Modern Humans, pp. 149 – 172. Plenum Press, New York.

Stringer C. B., 1995. The Evolution and Dispersal of Later Pleistocene Human Populations. In: Vrba, E., Denton, G. H., Partridge, T. C., Burckle, L. H., ed., Paleoclimate and Evolution with Special Reference to Human Origins. New Haven: Yale University Press, pp. 524–531.

Stringer C. B., 2014. Why we are not all multiregionalists now. Trends in Ecology and Evolution 29: 248-251. https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.03.001.

Stringer C. B., 2016. The origin and evolution of Homo sapiens. Phil. Trans. R. Soc. B 371: 2015023720150237. http://doi.org/10.1098/rstb.2015.0237.

Stringer C. B., Crété L., 2022. Mapping Interactions of H. neanderthalensis and Homo sapiens from the Fossil and Genetic Records. PaleoAnthropology 2022/2: 401−412.

Stringer C. B., Galway-Witham J., 2017. Paleoanthropology: On the origin of our species. Nature 546(7657): 212-214. doi: 10.1038/546212a. Erratum in: Nature. 2017 Jun 14;546(7658):362. PMID: 28593955.

Stringer C. B., Gamble C., ed., 1993. In Search of the Neanderthals. London: Thames and Hudson.

Stringer, C. B., Galway-Witham, J., 2017. On the origin of our species. Nature 546, 212–214. https://doi.org/10.1038/546212a.

Su D. F. et al., 2009. „Paleoenvironment,“ in Ardipithecus kadabba: Late Miocene Evidence from the Middle Awash, Ethiopia, eds. Y. Haile-Selassie & G. WoldeGabriel (Berkeley, CA, and London, UK: University of California Press, 2009), Pp. 521-547.

Su D. F., Haile-Selassie Y., 2022. Mosaic habitats at Woranso-Mille (Ethiopia) during the Pliocene and implications for Australopithecus paleoecology and taxonomic diversity. Journal of Human Evolution 163: 103076. doi: 10.1016/j.jhevol.2021.103076.

Su, D. F., 2013. The Earliest Hominins: Sahelanthropus, Orrorin, and Ardipithecus. Nature Education Knowledge 4(4):11.

Susman R. L., 2008. Evidence bearing on the status of *Homo habilis* at Olduvai Gorge. American Journal of Physical Anthropology 137: 356–61.

Sussman R.W., Rasmussen T., D., Raven P. H., 2013. Rethinking Primate Origins Again. American Journal of Primatology 75: 95-106. https://doi.org/10.1002/ajp.22096.

Sutikna T., Tocheri M. W., Morwood M. J., Saptomo E. W., Jatmiko, Awe R. D., Wasisto S., Westaway K. E., Aubert M., Li B., Zhao J. X., Storey M., Alloway B. V., Morley M. W., Meijer H. J., van den Bergh G. D., Grün R., Dosseto A., Brumm A., Jungers W. L., Roberts R. G., 2016. Revised stratigraphy and chronology for *Homo floresiensis* at Liang Bua in Indonesia. Nature 532(7599): 366-369. doi: 10.1038/nature17179.

Suwa G. et al. 2009 a The *Ardipithecus* skull and its implications for hominin origins. Science 326: 68e1-68e7.

Suwa G., Asfaw B., Kono R. T., Kubo D., Lovejoy C. O., White T. D., 2009. The *Ardipithecus ramidus* skull and its implications for hominid origins. Science 326(5949): 68e1-7. PMID: 19810194.

Suwa G., Asfaw, B., Beyene Y., White T. D., Katoh S., Nagaoka S., Nakaya H., Uzawa K., Renne P., Wolde-Gabriel, G., 1997. The first skull of *Australopithecus boisei*. Nature 389: 489-492.
Suwa G., Kono R. T., Simpson S. W., Asfaw B., Lovejoy C. O., White T. D., 2009 b. Paleobiological implications of the *Ardipithecus ramidus* dentition. Science 326(69): 94-99.
Svoboda J., 1988. A New Male Burial from Dolní Věstonice. Journal of Human Evolution 16: 827– 830.
Svoboda J., 1991. Dolní Věstonice II, Western Slope. Études et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège, 54: 1–60.
Svoboda J., 1999. Čas lovců: Dějiny paleolitu, zvláště na Moravě. Archeologický ústav Akademie věd České republiky v Brně, Brno.
Svoboda J., 2000. Paleolit a mezolit: Lovecko-sběračská společnost a její proměny. In: Malina, Jaroslav, ed., Panoráma biologické a sociokulturní antropologie: Modulové učební texty pro studenty antropologie a „příbuzných" oborů, 1. svazek. Nadace Universitas Masarykiana, Masarykova univerzita, Nakladatelství a vydavatelství NAUMA, Brno.
Svoboda J., 2002. Paleolit a mezolit: Myšlení, symbolismus a umění. In: Malina, Jaroslav, ed., Panoráma biologické a sociokulturní antropologie: Modulové učební texty pro studenty antropologie a „příbuzných" oborů, 6. svazek. Nadace Universitas Masarykiana, Masarykova univerzita, Nakladatelství a vydavatelství NAUMA, Brno.
Svoboda J., 2003. Paleolit a mezolit: Pohřební ritus. In: Malina, Jaroslav, ed., Panoráma biologické a sociokulturní antropologie: Modulové učební texty pro studenty antropologie a „příbuzných" oborů, 6. svazek. Nadace Universitas Masarykiana, Masarykova univerzita, Nakladatelství a vydavatelství NAUMA, Brno.
Svoboda J., 2009. Čas lovců. Aktualizované dějiny paleolitu. 1. vyd. Brno: Nadace Universitas; Akademické nakladatelství CERM, 2009. 298 s. Panorama biologické a sociokulturní antropologie. ISBN 978-80-7204-628-7.
Svoboda J., 2015. Perspectives on the Upper Paleolithic in Eurasia: the case of the Dolní Vestonice-Pavlov sites. World Heritage Papers. Mexico: UNESCO 41: 190-204.
Svoboda J., Czudek T., Havlíček P., Ložek V., Macoun, J. Přichystal A., Svobodová H., Vlček E., 1994. Paleolit Moravy a Slezska. Archeologický ústav Akademie věd České republiky v Brně, Brno.
Svoboda J., ed., 1996. Paleolithic in the Middle Danube Region. Archeologický ústav Akademie věd České republiky v Brně, Brno. Svoboda, J., ed., (1997). Pavlov I, Northwest. Archeologický ústav Akademie věd České republiky v Brně, Brno.
Svoboda J., Ložek V., Vlček E., 1996. Hunters between East and West: The Paleolithic of Moravia Plenum, New York, London.
Svoboda, J., 2014. Předkové. Evoluce člověka. 1. vyd. Praha: Academia. 480 s. ISBN 978-80-200-2324-7.
Svoboda, J., Novák M., Sázelová S., Hladilová Š., Škrdla P., 2018. Dolní Věstonice I. Excavations 1990–1993. Přehled výzkumů., roč. 59, č. 1, s. 35-68. ISSN 1211-7250.
Swisher C. C., Curtis G. H., Jacob T., Getty A. G., Suprijo A., 1994. Widiasmoro. Age of the earliest known hominids in Java, Indonesia. Science 263(5150): 1118–1121.
Swisher C. C., Rink W. J., Antón S. C., Schwarcz H. P., Curtis G. H., Suprijo A., et al., 1996. Latest *Homo erectus* of Java: potential contemporaneity with *Homo sapiens* in Southeast Asia. Science 274(5294): 1870–1874.
Szalay F. S., Berzi A., 1973. Cranial anatomy of *Oreopithecus*. Science 180(4082): 183-185. doi: 10.1126/science.180.4082.183.
Szalay F. S., Delson E., 1979. Evolutionary History of the Primates. Academic Press, New York.
Tardieu C, C. Boulay, Duval-Beaupère G., 2008. Learning to walk modifies the whole locomotor skeleton: bipedalism and impact of gravity in humans. Comparative Bioch. and Physiol., 150A(3): A325.
Tardieu C, Glard Y., Garron E., Boulay C., Jouve J-L., Dutour O., Boetsch G., Bollini G., 2006. Relationships between femoral bicondylar angle and trochlear shape. Independence of diaphyseal and epiphyseal growth. American Journal of Physical Anthropology 130: 491-500.
Tardieu C., 1999. Ontogeny and phylogeny of femoro-tibial characters in humans and fossil hominids. Functional influence and genetic determinism. American Journal of Physical Anthropology 110: 365-377.
Tardieu C., Boulay C., Duval-Beaupère G. (2008) Learning to walk modifies the whole locomotor skeleton: bipedalism and impact of gravity in humans. Comparative Bioch. and Physiol. 150A(3): A325.
Tattersall I., 1982. The Primates of Madagascar. Columbia University Press, New York.
Tattersall I., 1993. The Human Odyssey: Four Million Years of Human Evolution. Prentice Hall, New York.
Tattersall I., 1995 a. The Fossil Trail: How We Know What We Think We Know about Human Evolution Oxford University Press, Oxford, New York.

Tattersall I., 1995 b. The Last Neanderthal: The Rise, Success and Mysterious Extinction of Our Closest Human Relatives. Macmillan Publishing, New York.
Tattersall I., 1998. Becoming Human: Evolution and Human Uniqueness. Harcourt Brace, New York.
Tattersall I., 2002. The Monkey in the Mirror: Essays on the Science of What Makes Us Human. Harcourt Brace New York.
Tattersall I., 2006. Neanderthal Skeletal Structure and the Place of Homo neanderthalensis in European Hominid Phylogeny. Human Evolution, 21: 269–274.
Tattersall I., 2008. The World from Beginnings to 4000 bc. Oxford University Press, Inc., Oxford.
Tattersall I., 2009. Human origins: Out of Africa. PNAS, 106: 16018–16021.
Tattersall I., 2015. Homo ergaster and Its Contemporaries. In: Pp. 2168–2189. In: Henke, Winfried, Tattersall Ian (Editors). Handbook of Paleoanthropology 2nd ed. 2015 Edition. Springer Link.
Tattersall I., 2022. Understanding Human Evolution (Understanding Life) (p. v). Cambridge University Press. Kindle Edition. doi.org/10.1017/9781009106177.
Tattersall I., 2023. Endocranial volumes and human evolution. F1000Res. 2023 May 30;12:565. doi: 10.12688/f1000research.131636.1.
Tattersall I., Johanson D. C., 2001. The Human Odyssey: Four Million Years of Human Evolution . iUniverse.com.
Tattersall I., Sawyer G. J., 1996. The skull of "Sinanthropus" from Zhoukoudian, China: a new reconstruction, Journal of Human Evolution 31: 311-314. https://doi.org/10.1006/jhev.1996.0063.
Tattersall I., Schwartz J. H., 2000. Extinct Humans. Westview Press, Boulder (Colorado).
Tavaré S., Marshall C., Will O. et al., 2002. Using the fossil record to estimate the age of the last common ancestor of extant primates. Nature 416: 726–729. https://doi.org/10.1038/416726a.
Tennie C., 2023. The Earliest Tools and Cultures of Hominins. Jamshid J. Tehrani (ed.) et al. The Oxford Handbook of Cultural Evolution, pp. https://doi.org/10.1093/oxfordhb/9780198869252.013.33. Oxford University Press.
Teschler-Nicola M., Schwartz J. H., Tattersall I. (Eds.), 2006. Early Modern Humans at the Moravian Gate. The Mladeč Caves and their Remains. Springer Wien, New York.
Teschler-Nicola, M., Fernandes, D., Händel, M. et al., 2020. Ancient DNA reveals monozygotic newborn twins from the Upper Palaeolithic. Communications Biology 3: 650. https://doi.org/10.1038/s42003-020-01372-8.
Teyssandier N., 2024. "The beginnings of the Aurignacian in a European framework: where do we stand?", Gallia Préhistoire [Online], 63 | 2023, Online since 17 January 2024, connection on 18 November 2024. URL: http://journals.openedition.org/galliap/4154; DOI: https://doi.org/10.4000/galliap.4154
Thorn A. G., Wolpoff M. H., 2003. Multiregional Evolution of Humans. Scientific American 13(2): 46-53.
Thorpe, S., McClymont, J., Crompton, R., 2014. The arboreal origins of human bipedalism. Antiquity 88(341): 906-914. doi:10.1017/S0003598X00050778.
Tiesler N. C., 2021.The Conceptual History of Ethnogenesis: A Brief Overview, „New Diversities", 23 nr. 1. ISSN 2199-8108.
Tobias P. V., 1959. Studies on the occipital bone in Africa: part IV. Components and correlations of occipital curvature in relation to cranial growth. Human Biology 31: 138–161.
Tobias P. V., 1963. Cranial capacity of Zinjanthropus and other australopithecines. Nature 197: 743–746.
Tobias P. V., 1964. The Olduvai Bed I hominine with special reference to its cranial capacity. Nature 202: 3–4.
Tobias P. V., 1967. Olduvai Gorge, Vol. 2. The Cranium and Maxillary Dentition of *Australopithecus* (*Zinjanthropus*) *boisei*. Cambridge University Press, Cambridge
Tobias P. V., 1967. Pleistocene deposits and new fossil localities in Kenya. Nature 215: 476–80.
Tobias P. V., 1971. The Brain in Hominid Evolution. Columbia University Press, New York.
Tobias P. V., 1975. Brain evolution in the Hominoidea. In: Tuttle, R. (Ed.), Primate Functional Morphology and Evolution. Mouton, The Hague, pp. 353–392.
Tobias P. V., 1978. The earliest Transvaal members of the genus *Homo* with another look at some of the problems of hominid taxonomy and systematics. Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie 69: 225–265.
Tobias P. V., 1980 a. The natural history of the helicoidal occlusal plane and its evolution in early *Homo*. American Journal of Physical Anthropology 53: 13–187.
Tobias P. V., 1980 b. L'évolution du cerveau humain. La Recherche 11: 282–292.

Tobias P. V., 1987. The brain of *Homo habilis*: a new level of organisation in cerebral evolution. Journal of Human Evolution 16: 741–761.
Tobias P. V., 1991. Olduvai Gorge, Volume 4. The Skulls, Endocasts and Teeth of Homo habilis. Cambridge University Press, Cambridge.
Tobias P. V., 2003. Encore Olduvai. Science 299: 1193-1194. DOI:10.1126/science.1081736.
Tobias P. V., 2009. *Homo habilis*—A Premature Discovery: Remembered by One of Its Founding Fathers, 42 Years Later. In: Grine, F.E., Fleagle, J.G., Leakey, R.E. (eds) The First Humans – Origin and Early Evolution of the Genus Homo. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9980-9_2.
Tocheri M. W., 2019. „Previously unknown human species found in Asia raises questions about early hominin dispersals from Africa“. Nature News. 568 (7751): 176–178. doi:10.1038/d41586-019-01019-7.
Tocheri M. W., Orr C. M., Larson S. G., Sutikna T., Jatmiko, Saptomo E. W., et al., 2007. The primitive wrist of *Homo floresiensis* and its implications for hominin evolution. Science 317:1743–1745.
Tomasso A., Rots V., Purdue L., Beyries S., Buckley M., Cheval C., Cnuts D., Coppe J., Julien M.-A., Grenet M., Lepers C., M'hamdi M., Simon P., Sorin S., Porraz G. , 2018. Gravettian weaponry: 23,500-year-old evidence of a composite barbed point from Les Pres de Laure (France). Journal of Archaeological Science, 100, 158-175. https://doi.org/10.1016/j.jas.2018.05.003
Toth N., Schick K., 2015, Overview of Paleolithic Archaeology. Pp. 2442–2464. In: Henke, Winfried, Tattersall Ian (Editors). Handbook of Paleoanthropology 2nd ed. 2015 Edition. Springer Link.
Towle I., Borths M. R., Loch C., 2023. Tooth chipping patterns and dental caries suggest a soft fruit diet in early anthropoids. American Journal of Biological Anthropology, 1–9. https://doi.org/10.1002/ajpa.24884.
Trinkaus E., 1983. Functional Aspects of Neandertal Pedal Remains. Foot & Ankle 3(6): 377-390. doi:10.1177/107110078300300606.
Trinkaus E., 1983. The Shanidar Neandertals. Academic Press, New York.
Trinkaus E., 1986. The Neandertals and Modern Human Origins. Annual Review of Anthropology 15: 193-218. https://www.jstor.org/stable/2155760.
Trinkaus E., 1989. Issues Concerning Human Emergence in the Later Pleistocene. In: Trinkaus, Erik, ed., The Emergence of Modern Humans: Biocultural Adaptations in the Later Pleistocéne, pp.1–17. Cambridge University Press, Cambridge.
Trinkaus E., 2005. Early Modern Humans. Annual Revue of Antropology 34: 207–230.
Trinkaus E., 2006, Modern Human versus Neandertal Evolutionary Distinctiveness. Current Anthropology 47(4): 597-620.
Trinkaus E., 2011. Late Neandertals and early modern humans in Europe: Population dynamics and paleobiology. In: Condemi S & Weniger GC (eds.) Continuity and Discontinuity in the Peopling of Europe: One Hundred Fifty Years of Neanderthal Study. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology Vol. 1. Dordrecht: Springer Verlag. pp. 315-329. doi 10.1007/978-94-007-0492-3_24.
Trinkaus E., Buzhilova A. P., Mednikova M. B., Dobrovol'skaia M. V., 2014. The people of Sunghir: burials, bodies, and behavior in the earlier Upper Paleolithic. Oxford University Press.
Trinkaus E., Jelínek J., 1997. Human Remains from the Moravian Gravettian: The Dolní Věstonice 3 Postcrania. Journal of Human Evolution 33: 33–82.
Trinkaus E., Mednikova M. B., Cowgill L. W., 2016. The Appendicular Remains of the Kiik-Koba 2 Neanderthal Infant. PaleoAnthropology 2016: 185−210. doi:10.4207/PA.2016.ART103.
Trinkaus E., Shipman P., 1993. The Neandertals: Changing the Image of Mankind. Alfred A. Knopf Publishers, New York.
Trinkaus E., Svoboda J., West D. L., Sládek V., Hillson S. W., Drozdová E., Fišáková M., 2000. Human Remains from the Moravian Gravettian: Morphology and Taphonomy of Isolated Elements from the Dolní Věstonice II Site. Journal of Archaeological Science 27: 1115–1132.
Trinkaus E.,1986. The Neandertals and Modern Human origins. Annual Revue of Anthropology 15: 193-218.
Turk M., Turk I., Otte M., 2020. „The Neanderthal Musical Instrument from Divje Babe I Cave (Slovenia): A Critical Review of the Discussion“. Applied Sciences 10 (4): 1226. doi:10.3390/app10041226.
Tuttle R., Butzer K. W., Blumenberg B., 1974. Darwin's Apes, Dental Apes, and the Descent of Man: Normal Science in Evolutionary Anthropology. Current Anthropology 15(4): 389-426.
Ubelaker D. H., Khosrowshahi H., 2019. Estimation of age in forensic anthropology: historical perspective and recent methodological advances. Forensic Sci Res. 4(1): 1-9. doi: 10.1080/20961790.2018.1549711.
Uhlíř M., 2007. Jak jsme se stali lidmi. Dokořán, Praha.

Ungar P. S.,2004. Dental topography and diets of *Australopithecus afarensis* and early *Homo*. Journal of Human Evolution 46: 605–622.
Unger P. S., Scott R. S., 2009. Dental evidence for diets of early *Homo*. In: Grine F et al., editors. The first humans—origin and early evolution of the genus *Homo*. Berlin: Springer. pp. 121–134.
Urciuoli A., Alba D. M, 2023. Systematics of Miocene apes: State of the art of a neverending controversy. Journal of Human Evolution 175: 103309.
Vaesen K., Dusseldorp G. L., Brandt, M. J., 2021. An emerging consensus in palaeoanthropology: demography was the main factor responsible for the disappearance of Neanderthals. Scientific Reports 11: 4925. https://doi.org/10.1038/s41598-021-84410-7.
Vaesen K., Scherjon F., Hemerik L., Verpoorte A., 2019. Inbreeding, Allee effects and stochasticity might be sufficient to account for Neanderthal extinction. PLoS ONE 14(11): e0225117. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0225117.
Vallverdú J., Alonso S., Bargalló A., Bartrolí R., Campeny G., Carrancho Á., ... Carbonell E., (2012). Combustion structures of archaeological level O and mousterian activity areas with use of fire at the Abric Romaní rockshelter (NE Iberian Peninsula). Quaternary International 247, 313-324.
Van Arsdale A. P., 2013. *Homo erectus* - A Bigger, Smarter, Faster Hominin Lineage. Nature Education Knowledge 4(1): 2.
van den Bergh G. D., Meijer H. J. M., Rokhus Due Awe, Morwood M. J., Szabó K., van den Hoek Ostende L. W., Sutikna T., Saptomo E. W., Piper P. J., Dobney K. M., 2009. The Liang Bua faunal remains: a 95.0 k.yr. sequence from Flores, East Indonesia, Journal of Human Evolution 57: 527-537.
Vančata V., 1988. Ecological Aspects of Skeletal Sexual Dimorphism in Microevolution of *Homo sapiens*. Anthropologie 26: 83-92.
Vančata V., 1989. Mikroevoluce *Homo sapiens*, morfologická analýza femuru a tibie. Časopis Národního Musea, Přírodní vědy, 155: 205-206.
Vančata V., 1991 a. Adaptive Radiation in Higher Primate Evolution. In: Seth, P. K., Seth, S., ed., Perspectives in Primate Biology IV. New Delhi: Tomorrows & Todays Publishers: 43-54.
Vančata V., 1991 b. Evolution of Higher Primate Femur and Tibia: Adaptive Morphological Patterns and Phylogenetic Diversity. Human Evolution 6: 1-47.
Vančata V., 1993. Evolution of Hominid Femur and Tibia: A Morphometric Approach to the Evolutionary Research in Anthropology. Human Evolution 8: 65-79.
Vančata V., 1994. New Estimates of Femoral Length in Early Hominids. Anthropologie (Brno) 32: 269-272.
Vančata V., 1994. Základní metrické znaky a proporce dlouhých kostí dolní končetiny nálezu čtyř jedinců (DV-XIII, DV-IV, DV-XV, DV-XVI) ze svrchně paleolitického naleziště Dolní Věstonice. Časopis Národního Musea, řada přírodovědná,159: 144-155.
Vančata V., 1996. Major Patterns of Early Hominid Evolution: Body Size, Proportions, Encephalisation and Sexual Dimorphism. Anthropologie 34: 11-26.
Vančata V., 1997. Velikost a tvar těla jako ukazatel významných evolučních a ekologických změn ve fylogenezi hominoidů. Nepublikovaná habilitační práce.: Přírodovědecká fakulta Masarykovy univerzity v Brně, Brno.
Vančata V., 2002 a. Honba za chybějícím článkem končí. Lidové noviny, 13. 7. 2002 (Věda), 21.
Vančata V., 2002 b. Fylogeneze člověka a jeho předků. In: Švecová, Milada a kolektiv, Nové směry v biologických oborech a jejich speciálních didaktikách, str. 47–84. Karolinum, Praha.
Vančata V., 2003 a. Paleoantropologie: Stručný přehled fylogeneze hominidů. Nadace Universitas Masarykiana, Masarykova Universita v Brně, Edice Scientia: Panoráma biologické a sociokulturní antropologie. Nakladatelství a vydavatelství Nauma v Brně, Brno.
Vančata V., 2003 b. Primatologie, Díl 1, Evoluce, ekologie a chování primátů, Prosimii a Platyrrhina. Nakladatelství Pedagogické fakulty Univerzity Karlovy v Praze, Praha.
Vančata V., 2003 c. Primatologie, Díl 2, Catarrhina, opice a lidoopi. Nakladatelství Pedagogické fakulty Univerzity Karlovy v Praze, Praha.
Vančata V., 2003 d. Sexual Dimorphism in Body Size and Shape in Pavlovian Upper Paleolithic Group: A population approach. Anthropologie (Brno) 41/3: 213-240.
Vančata V., 2005. A preliminary analysis of long bone measurements of *Homo floresiensis*: Bone robusticity, body size, proportions and encephalisation. Antropologie 42: 273-282.
Vančata V., 2012. Svrchně paleolitické venuše – gender nebo sex-idoly? Culturologia 1(2): 23-27.

Vančata V., 2013 a. Paleoantropologie a evoluční antropologie. Praha: Nakladatelství PedF UK v Praze. ISBN 978-80-7290-592-8.
Vančata V., 2013 b. Vznik a evoluce rodu Homo: Mýty a milníky. Vývoj lidského rodu s nastíněním vztahu neandertálců a anatomicky moderního člověka. Culturologia 2(1): 18-35.
Vančata V., 2014. Změní nové metody datování náš názor na evoluci člověka ve svrchním paleolitu? Culturologia 3: 18-24.
Vančata V., 2015. *Australopithecus deyiremeda* – klíčový objev nebo jeden z mnoha? Hledání předků dnešního člověka stále pokračuje. Jak úspěšně? Zprávy MUNI https://www.em.muni.cz/vite/6486-australopithecus-deyiremeda-klicovy-objev-nebo-jeden-z-mnoha.
Vančata V., 2018. Jak současná paleogenetika přispívá ke změně našeho chápání vzniku, vývoje a migrací moderních lidských skupin. Biologie, chemie a zeměpis 1/2018: 35-44. DOI: 10.14712/25337556.2018.1.4.
Vančata V., 2023. Vývoj primátů. Pravěký svět Zdeňka Buriana – Monstra třetihor a čtvrtohor, str. 448-466. Praha, Albatros, Albatros Media, ISBN: 978-80-00-07200-5.
Vančata V., 2024. Křížení předků člověka. Živá historie 7-8/2024: 42-45. ISBN: 9771803332001 0000-0001-2345-6789
Vančata V., Charvátová M., 2001. Post-Paleolithic Homo sapiens evolution in Central Europe: Changes in body size and proportions in the Neolithic and early Bronze age. Anthropologie 39: 133-152.
Vančata V., Myszka A., Piontek J. (2014). Body mass reconstruction on the basis of selected skeletal traits: Application for Holocene and Late Upper Pleistocene human skeletons. In: The Dolní Věstonice Studies, Volume 20/2014, (159–162). Brno: Academy of Sciences of the Czech Republic, Institute of Archeology, Brno and Masaryk University, Department of Anthropology, Brno 2014 ISBN 978-80-86023-46-5 (Archeologický ústav AV ČR. Brno) ISBN 978-80-210-6849-0 (Masarykova univerzita. Brno)
Vančata V., Vančatová M. A. 1987. Major features in the evolution of early hominoid locomotion. Human Evolution 2: 517-537. https://doi.org/10.1007/BF02437426
Vančata V., Vančatová M., 2002. Sexualita primátů. In: Malina, Jaroslav, ed., Panoráma biologické a sociokulturní antropologie: Modulové učební texty pro studenty antropologie a „příbuzných“ oborů, 10. svazek. Nadace Universitas Masarykiana, Masarykova univerzita, Nakladatelství a vydavatelství NAUMA, Brno.
Vančatová M., 2011. Nástrojové chování vyšších primátů: od manipulačních aktivit k používání nástrojů. Doktorská disertační práce. Ústav antropologie PřF MU, Brno
Vančatová M., Vančata V., 2018. The biological roots of private ownership? Anthropologia integra 9(1): 7-13. https://doi.org/10.5817/AI2018-1-7.
Vančatová M., Vančata V., 2021. The simple objects place in enclosure for gorillas initiate rare or new behavioural patterns – implications for the origin of hominine tool behaviour. Anthropologie (Brno) 59(1): 45-54.
VanSickle C., Cofran Z., Hunt D., 2020. Did Neandertals have large brains? Factors affecting endocranial volume comparisons. American Journal of Physical Anthropology 173(4): 768-775. doi: 10.1002/ajpa.24124.
Vekua A., Lordkipanidze D., Rightmire G. P., Agusti J., Ferring R., Maisuradze G., Mouskhelishvili A., Nioradze M., Ponce de Leon M., Tappen M., Tvalchrelidze M., Zollikofer C., 2002. A New Skull of Early Homo from Dmanisi, Georgia. Science 297: 85–89.
Velazquez-Arcelay K., Colbran L. L, McArthur E., Brand C. M, Rinker D. C, Siemann J. K, McMahon D. G, Capra J. A., 2023. Archaic Introgression Shaped Human Circadian Traits. Genome Biology and Evolution 15(12): evad203. https://doi.org/10.1093/gbe/evad203.
Velichko et al., 2004. „Glaciations of the East European Plain – distribution and chronology“. In Ehlers, J.; Gibbard, P.L. (eds.). Quaternary Glaciations – Extent and Chronology. Elsevier. pp. 337–354. ISBN 9780080540146.
Vialet A., Prat S., Wils P., Alçiçek M. C., 2018. The Kocabaş hominin (Denizli Basin, Turkey) at the crossroads of Eurasia: New insights from morphometric and cladistic analyses. Comptes Rendus. Palevol.17(1-2): 17-32. https://doi.org/10.1016/j.crpv.2017.11.003.
Vidal C. M., Lane C. S., Asrat A. et al., 2022. Age of the oldest known *Homo sapiens* from eastern Africa. Nature 601: 579–583. https://doi.org/10.1038/s41586-021-04275-8 - Omo.
Vidal-Cordasco M., Terlato G., Ocio D., Marín-Arroyo, A. B., 2023. Neanderthal coexistence with *Homo sapiens* in Europe was affected by herbivore carrying capacity. Science Advances 9(38): p.eadi4099.
Viehberg F. A., Just J., Dean J. R., Wagner B., Franz S. O., Klasen N., Kleinen T., Ludwig P., Asrat A., Lamb H. F., Leng, M. J., 2018. Environmental change during MIS4 and MIS 3 opened corridors in the Horn of Africa for *Homo sapiens* expansion. Quaternary Science Reviews 202:139-153.

Vignaud P. et al., 2002. Geology and palaeontology of the upper Miocene Toros-Menalla hominin locality, Chad. Nature 418: 152-155.
Villa C., Lynnerup N., 2014. Age estimation of skeletal remains: principal methods. Research and Reports in Forensic Medical Science 2014 4: 3-9. https://doi.org/10.2147/RRFMS.S35660.
Villa P., Roebroeks W., 2014. Neandertal demise: an archaeological analysis of the modern human superiority complex. PLoS ONE 30: e96424. doi: 10.1371/journal.pone.0096424.
Villanea F. A., Huerta-Sanchez E., Fox K., 2021. ABO Genetic Variation in Neanderthals and Denisovans. Mol Biol Evol. 38(8): 3373-3382. doi: 10.1093/molbev/msab109.
Villaseñor A., Uno K. T., Kinyanjui R. N., Behrensmeyer A. K., Bobe R., Advokaat E. L., ... & Braun, D. R., 2023. Pliocene hominins from East Turkana were associated with mesic environments in a semiarid basin. Journal of Human Evolution 180: 103385.
Villmoare B. A., 2018. Early *Homo* and the role of the genus in paleoanthropology. American Journal of Physical Anthropology 165: 72-89. https://doi.org/10.1002/ajpa.23387.
Villmoare B. A., Kimbel W. H., 2011. CT-based study of internal structure of the anterior pillar in extinct hominins and its implications for the phylogeny of robust *Australopithecus*. PNAS 108(39): 16200-5. doi: 10.1073/pnas.1105844108.
Villmoare B. A., Kimbel W. H., Seyoum C., Campisano C. J., DiMaggio E. N., Rowan J., Braun D. R., Arrowsmith J. R., Reed K. E., 2015. Paleoanthropology. Early *Homo* at 2.8 Ma from Ledi-Geraru, Afar, Ethiopia. Science 347(6228):1352-5. doi: 10.1126/science.aaa1343.
Vishnyatsky L. B., Nekhoroshev P. E., 2004. The beginning of the Upper Paleolithic on the Russian Plain. In: Brantingham J, Kuhn SL, Kerry KW, editors. The early Upper Paleolithic beyond Western Europe. Berkeley: University of California Press, pp 80–96.
Vlček E., 1992. Die Mammutjäger von Dolní Věstonice. Archäologie und Museum. Heft 022. Baselland, Liestal.
Vlček E., 1994. Lovci mamutů z Dolních Věstonic. Časopis Národního musea, Přírodní vědy, 159: 3–64
Vodanović M., Dumančić J., Galić I., Savić Pavičin I., Petrovečki M., Cameriere R., Brkić H., 2011. Age estimation in archaeological skeletal remains: evaluation of four non-destructive age calculation methods. J Forensic Odontostomatol. 29(2): 14-21. PMID: 22717909.
Vrba E. S., 1993. Turnover-pulses, the Red Queen, and related topics. American Journal of Science 293-A: 418-452.
Vrba E. S., 1995. On the connections between paleoclimate and evolution. In: Vrba ES et al., editors. Paleoclimate and evolution with emphasis on human origins. New Haven: Yale University Press.
Vrba E. S., 2005. Mass turnover and heterochrony events in response to physical change. Paleobiology 31(S2): 157-174.
Vrba E. S., 2015. Role of Environmental Stimuli in Hominid Origins. Pp. 1838–1888. In: Henke, Winfried, Tattersall Ian (Editors). Handbook of Paleoanthropology 2nd ed. 2015 Edition. Springer Link
Wade L., 2019. „New species of ancient human unearthed in the Philippines“. Science. 364. doi:10.1126/science.aax6501.
Waguespack N. M., 2015. The Pleistocene colonization and occupation of the Americas. In: Part II - The Paleolithic and the beginnings of human history. Published online by Cambridge University Press.
Walker A. C., Leakey R. E. F., 1993. The Nariokotome *Homo erectus* skeleton. Harvard University Press, Cambridge (Massachusetts).
Walker A. C., Leakey R. E. F., Harris, J. M., Brown, F. H., 1986. 2.5-myr *Australopithecus boisei* from west of Lake Turkana, Kenya. Nature 322(6079): 517-522.
Walker A. C., Shipman, P., 1996. The Wisdom of Bones. Weidenfeld and Nicolson, London.
Wang Q., Tobias P. V., 2001. An Old Species and a New Frontier: Some Thoughts on the Taxonomy of *Homo erectus*. Przegląd Antropologiczny, 64: 9–20.
Wang W., Mo J. Y., Huang Z. T., 2008. Recent discovery of handaxes associated with tektites in the Nanbanshan locality of the Damei site, Bose ba-sin, Guangxi, South China. Chin Sci Bull.53(6): 878–83.
Wangjie H. et al., 2023. Genomic inference of a severe human bottleneck during the Early to Middle Pleistocene transition. Science 381: 979-984. DOI:10.1126/science.abq7487.
Ward C. V., 2002. Interpreting the posture and locomotion of Australopithecus afarensis: where do we stand? Yearbook of Physical Anthropology 45: 185-215. doi: 10.1002/ajpa.10185.
Ward C. V., 2013 Postural and Locomotor Adaptations of Australopithecus. Pp. 233 - 246. In: K. E. Reed, J. G. Fleagle, R. E. Leakey (eds.), The Paleobiology of Australopithecus, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology, DOI: 10.1007/978-94-007-5919-0_10, Springer Science+Business Media Dordrecht 2013

Ward C. V., 2014. Taxonomic affinity of the Pliocene hominin fossils from Fejej, Ethiopia, Journal of Human Evolution 73: 98-102. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2014.05.008.
Ward C. V., Feibel C. S., Hammond A. S., Leakey L. N., Moffett E. A., Plavcan J. M., Skinner M. M., Spoor F., Leakey M. G., 2015. Associated ilium and femur from Koobi Fora, Kenya, and postcranial diversity in early Homo. Journal of Human Evolution 81: 48-67. doi: 10.1016/j.jhevol.2015.01.005.
Ward C. V., Hammond A. S., Plavcan J. M., Begun D. R., 2019. A late Miocene hominid partial pelvis from Hungary. Journal of Human Evolution136: 102645. doi: 10.1016/j.jhevol.2019.102645.
Ward C. V., Hammond A.S., 2016. Australopithecus and Kin. Nature Education Knowledge 7(3): 1.
Ward C. V., Leakey M. D., Walker A., 1999. „The new hominid species *Australopithecus anamensis*". Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews. 7 (6): 197–205. doi:10.1002/(SICI)1520-6505(1999)7:6<197
Ward C. V., Leakey M. G., Walker A., 2001. Morphology of *Australopithecus anamensis* from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. Journal of Human Evolution 41: 255-368.
Ward C. V., Leakey M.G., Brown B., Brown F., Harris J., Walker A., 1999, South Turkwel: A new Pliocene hominid site in Kenya, Journal of Human Evolution 36: 69-95. doi.org/10.1006/jhev.1998.0262.
Warinner Ch., Korzow Richter K., Matthew J. Collins M. J., 2022 Paleoproteomics. Chemical Reviews 122 (16): 13401-13446. DOI: 10.1021/acs.chemrev.1c00703
Washburn, S. L., 1963. Behavior and human evolution. In: Washburn, S.L. (Ed.), Classification and Human Evolution. Aldine, Chicago, IL, pp. 190–203.
Weaver T. D., 2009. The meaning of Neandertal skeletal morfology. PNAS 105: 16028–16033.
Weidenreich F., 1943. Giant early man from Java and South China. Science 99: 479-482.
Weidenreich F., 1943. The skull of *Sinanthropus pekinensis*: a comparative study on a primitive hominid skull. Palaeontol Sin New D. 10: 1–484.
Weinstein K. J., 2008. Thoracic morphology in Near Eastern Neandertals and early modern humans compared with recent modern humans from high and low altitudes. Journal of Human Evolution 54: 287-295.
Welker, F., Ramos-Madrigal, J., Kuhlwilm, M. et al., 2019. Enamel proteome shows that *Gigantopithecus* was an early diverging pongine. Nature 576: 262-265. https://doi.org/10.1038/s41586-019-1728-8.
Weyrich L. S., Duchene S., Soubrier J. et al., 2017. „Neanderthal behaviour, diet, and disease inferred from ancient DNA in dental calculus". Nature. 544 (7650): 357-361. doi:10.1038/nature21674.
White C. L., Bloch J. I., Morse P. E., Silcox M. T., 2023. Virtual endocast of late Paleocene Niptomomys (Microsyopidae, Euarchonta) and early primate brain evolution. Journal of Human Evolution 175: 103303. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2022.103303.
White T. D. et al., 2009a. *Ardipithecus ramidus* and the paleobiology of early hominins. Science 326: 75-86.
White T. D., 2003. Early Hominids--Diversity or Distortion? Science 299: 1994-1997. DOI: 10.1126/science.1078294.
White T. D., 2006. Early hominin femora: The inside story. Comptes Rendus Palevol 5: 99-108.
White T. D., Ambrose S. H., Suwa G., Su D. F., DeGusta D., Bernor R. L., Boisserie J.-R., Brunet M., Delson E., Frost S., Garcia N., Giaourtsakis I. X., Haile-Selassie Y., Howell F. C., Lehmann T., Likius A., Pehlevan C., Saegusa H., Semprebon G, Teaford M., Vrba E., 2009. Macrovertebrate Paleontology and the Pliocene Habitat of *Ardipithecus ramidus*. Science 326(67): 87-93.
White T. D., Ambrose, S. H., Suwa, G., WoldeGabriel, G., 2010. Response to Comment on the Paleoenvironment of *Ardipithecus ramidus*. Science 328(5982): 1105–1105. https://doi.org/10.1126/science.1185466.
White T. D., Asfaw B, Beyene Y., Haile-Selassie Y., Lovejoy C. O., Suwa G., WoldeGabriel G., 2009. *Ardipithecus ramidus* and the Paleobiology of Early Hominids. Science 326: 64, 75-86.
White T. D., Lovejoy C. O., Asfaw B., Carlson J. P., Suwa G., 2015. Neither chimpanzee nor human, *Ardipithecus* reveals the surprising ancestry of both. PNAS 112(16): 4877-4884.
White T. D., Suwa G., Asfaw B., 1994. *Australopithecus ramidus*, a New Species of Hominid from Aramis, Ethiopia. Nature 371: 306–312.
White T. D., Suwa G., Hart, W. K., Walter, R. C., WoldeGabriel, G., de Heinzelin, J., … Vrba, E., 1993. New discoveries of *Australopithecus* at Maka in Ethiopia. Nature, 366(6452): 261–265. https://doi.org/10.1038/366261A0.
White T. D., Suwa G., Lovejoy C. O., 2010. Response to Comment on the Paleobiology and Classification of *Ardipithecus ramidus*. Science, 328: 1105c.
White T. D., Suwa, G., 1987. Hominid footprints at Laetoli: Facts and Interpretations. American Journal of Physical Anthropology 72 (4): 485–514.

White, T. D. et al., 1994. *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominin from Aramis, Ethiopia. Nature 371: 306-312.
White, T. D. et al., 1995. Corrigendum: *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominin from Aramis, Ethiopia. Nature 375: 88.
White, T. D. et al., 2009 a. *Ardipithecus ramidus* and the paleobiology of early hominins. Science 326: 75-86.
White, T. D. et al., 2009 b. Macrovertebrate paleontology and the Pliocene habitat of *Ardipithecus ramidus*. Science 326: 87-93.
Whiten A., Goodall J., McGrew W. C., Nishida T., Reynolds V., Sugiyama Y., Tutin C. E. G., Wrangham R. W., Boesch C., 1999. Cultures in Chimpanzees. Nature 399: 682–685.
Wildman D. E., Uddin M., Liu G., Grossman L. I., Goodman M., 2003. Implications of natural selection in shaping 99.4% nonsynonymous DNA identity between humans and chimpanzees: Enlarging genus *Homo*. PNAS 100: 7181–7188.
Wilczyński J, Wojtal P., Robličková M., Oliva M., 2015. Dolní Věstonice I (Pavlovian, the Czech Republic) – Results of zooarchaeological studies of the animal remains discovered on the campsite (excavation 1924–52). Quaternary International 379: 58-70. https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.05.059.
Will M., Pablos A., Stock J. T., 2017. Long-term patterns of body mass and stature evolution within the hominin lineage. R Soc Open Sci. 4(11): 171339. doi: 10.1098/rsos.171339.
Will M., Stock J. T., 2015. Spatial and temporal variation of body size among early *Homo*. Journal of Human Evolution 82: 15-33. doi: 10.1016/j.jhevol.2015.02.009.
William D., Tennie C, 2022. What kind of culture did early hominin toolmakers have? Mitteilungen der Berliner Gesellschaft für Anthropologie, Ethnologie und Urgeschichte Bd. 43, 2022, S: 57–64.
Williams B. A., 2016. Effects of Climate Change on Primate Evolution in the Cenozoic. Nature Education Knowledge 7(1):1
Williams B. A., Kay R.F., Kirk E. C., 2010. New perspectives on anthropoid origins. PNAS 107: 4797-4804. https://doi.org/10.1073/pnas.0908320107.
Williams S. A., Middleton, E.R., Villamil, C.I. and Shattuck, M.R., 2016. Vertebral numbers and human evolution. American Journal of Physical Anthropology 159: 19-36.
Williams S. A., Pilbeam D., 2021. Homeotic change in segment identity derives the human vertebral formula from a chimpanzee-like one. American Journal of Physical Anthropology 176(2): 283-294. https://doi.org/10.1002/ajpa.24356.
Williams S. A., Prang T. C., Meyer M. R., Russo G. A., Shapiro L. J., 2020. „Reevaluating bipedalism in *Danuvius*". Nature 586 (7827): E1–E3. doi:10.1038/s41586-020-2736-4.
Wilson A. C., 1993. O lidské přirozenosti. Nakladatelství Lidové noviny, Praha.
Wilson M., Gregory P., Chester S. G. B., Clemens W. A., Moore J. R. Sprain C. J., Hovatter B. T., Mitchell W.S. et al., 2021. Earliest Palaeocene purgatoriids and the initial radiation of stem primates. Royal Society Open Science 8/2: 210050. doi = {10.1098/rsos.210050}.
Wojtal P., Wilczyński J., Wertz K., Svoboda J. A., 2018. The scene of a spectacular feast (part II): Animal remains from Dolní Věstonice II, the Czech Republic. Quaternary International 466, Part B: 194-211, https://doi.org/10.1016/j.quaint.2016.03.022.
WoldeGabriel G. et al., 1994. Ecological and temporal placement of early Pliocene hominins at Aramis, Ethiopia. Nature 371: 330-333.
WoldeGabriel G. et al., 2001. Geology and paleontology of the late Miocene Middle Awash valley, Afar rift, Ethiopia. Nature 412: 175-178.
WoldeGabriel G. et al., 2009. The geological, isotopic, botanical, invertebrate, and lower vertebrate surroundings of *Ardipithecus ramidus*. Science 326: 65e1-65e5.
WoldeGabriel G. et al., 2001. Geology and paleontology of the late Miocene Middle Awash valley, Afar rift, Ethiopia. Nature 412: 175-178.
WoldeGabriel G., Ambrose S. H., Barboni D., Bonnefille R., Bremond L., Currie B., DeGusta D., Hart W. K., Murray A. M., Renne P. R., Jolly-Saad M. C., Stewart K. M., White T. D., 2009. The geological, isotopic, botanical, invertebrate, and lower vertebrate surroundings of *Ardipithecus ramidus*. Science 326: 65e1-5. doi: 10.1126/science.1175817.
Wolf A. B., Akey J. M., 2018. Outstanding questions in the study of archaic hominin admixture. PLoS Genet 14(5): e1007349. https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1007349.
Wolpoff M. H., 1999. Paleoanthropology. Second Edition. Boston: McGraw-Hill.

Wolpoff M. H., 2009. How Neandertals Inform Human Variation. American Journal of Physical Antropology 139: 91-102
Wolpoff M. H., Caspari R., 1997. Race and Human Evolution. New York: Simon and Schuster.
Wolpoff M. H., Caspari R., 2000. The Many Species of Humanity. Przegląd Antropologiczny 63: 3–17.
Wolpoff M. H., De Bonis L., Fleagle J. G., Frayer D. W., Greenfield L. O., Jacobs K. H., Protsch R., Rightmire G. P., Sarich V., Schwartz J. H., Tattersall I., Walker M. J., Zihlman A. L., Lowenstein J. M., 1982. *Ramapithecus* and Hominid Origins [and Comments and Reply]. Current Anthropology 23: 501-522.
Wolpoff M. H., et al., 2002 a. *Sahelanthropus* or '*Sahelpithecus*'? Nature 419: 581-582.
Wolpoff M. H., et al., 2006 b. An ape or the ape: Is the Toumaï cranium TM 266 a hominin? PaleoAnthropology 2006: 36-50.
Wolpoff M. H., Hawks J., Caspari R., 2000. Multiregional, Not Multiple Origins. American Journal of Physical Anthropology 112: 129-136.
Wolpoff M. H., Hawks J., Caspari, R., 2000. Multiregional, not multiple origins. American Journal of Physical Anthropology 112: 129-136. https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(200005)112:1<129::AID-AJPA11>3.0.CO;2-K.
Wolpoff M. H., Hawks J., Frayer D. W., Hunley K., 2001. Modern Human Ancestry at the Peripheries: A Test of the Replacement Theory. Science 291: 293–297.
Wolpoff M. H., Senut B., Pickford M., Hawks J., 2002. Sahelanthropus or 'Sahelpithecus'? Nature 419: 581–582
Wong K., 2000. Who Were the Neanderthals? Scientific American 282: 98-107. (Updated 2003 pp. 29 - 37)
Wong K., 2006. The Littlest Human. Scientific American 16: 48–57.
Wong K., 2019. A Face from Deep Time. Scientific American 321, 6: 58-59. doi:10.1038/scientificamerican1219-58
Wood B. A., 1985. „Early Homo in Kenya, systematic relationships". In Delson, E. (ed.). Ancestors: The hard evidence. Alan R. Liss. ISBN 978-0-8451-0249-7.
Wood B. A., 1991. Koobi Fora Research Project, Volume 4: Hominid Cranial Remains. Clarendon Press, Oxford.
Wood B. A., 1992. Origin and Evolution of the Genus Homo Nature 355: 122-130.
Wood B. A., 1992. Origin and evolution of the genus Homo. Nature 355(6363): 783-790.
Wood B. A., 1993. Early Homo: How many species? Pp. 485–522 W. H. Kimbel et al. (eds.), Species, Species Concepts and Primate Evolution. Springer Science+Business Media New York 1993.
Wood B. A., 2002. Hominid Revelations from Chad. Nature, 418: 133-135.
Wood B. A., 2009. Where does the genus Homo begin, and how would we know? In: Grine F et al., editors. The first humans—origin and early evolution of the genus Homo, pp. 17-28. Berlin: Springer.
Wood B. A., 2014. Human evolution: Fifty years after *Homo habilis*. Nature 508: 31-33. https://doi.org/10.1038/508031a.
Wood B. A., 2019. Human Evolution: A Very Short Introduction (Very Short Introductions) (p. xi). OUP Oxford. Kindle Edition.
Wood B. A., Brooks, A. (1999). We Are What We Ate. Nature 400: 219-220.
Wood B. A., Collard M. 1999. The human genus. Science 284: 65–71.
Wood B. A., Constantino P., 2007. *Paranthropus boisei*: Fifty years of evidence and analysis. American Journal of Physical Anthropology 134: Issue S45: 106-132.
Wood B. A., Dean, M. C., 1981. Comparative basicranial morphology of Plio-Pleistocene hominids: background studies and fossil evidence. International Union for Prehistoric and Palaeontological Sciences, X Congrés, Colloquium of Commission VIII, pp. 1–46
Wood B. A., Grabowski, M., 2015. Macroevolution in and Around the Hominin Clade. In: Serrelli, E., Gontier, N. (eds) Macroevolution. Interdisciplinary Evolution Research, vol 2. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-15045-1_11.
Wood B. A., Harrison, T., 2011. The evolutionary context of the first hominins. Nature 470: 347-352.
Wood B. A., Leakey, M. G., 2011. The Omo-Turkana Basin Fossil Hominins and Their Contribution to Our Understanding of Human Evolution in Africa. Evolutionary Anthropology 20: 264-292. https://doi.org/10.1002/evan.20335
Wood B. A., Richmond B. G., 2000. „Human evolution: taxonomy and paleobiology". Journal of Anatomy 197: 39-41. doi:10.1046/j.1469-7580.2000.19710019.x.

Wood B. A.,1999. Plio–Pleistocene hominins from. the Baringo Region, Kenya. In: Andrews P, Banham P, editors. Late Cenozoic environments and hominid evolution: a tribute to Bill Bishop. London: Geological Society. Pp. 113–22.
Wrangham R. W., McGrew W. C., de Waal F. B. M., Heltne P. G., ed., 1994. Chimpanzee Cultures Harvard University Press, Cambridge (Massachusetts).
Wright J. L., Wasef S., Heupink T. H., Westaway M. C., Rasmussen S., Pardoe C., Fourmile GG, Young M, Johnson T, Slade J, Kennedy R, Winch P, Pappin M Sr, Wales T, Bates WB, Hamilton S, Whyman N, van Holst Pellekaan S, McAllister PJ, Taçon PSC, Curnoe D, Li R, Millar C, Subramanian S, Willerslev E, Malaspinas AS, Sikora M, Lambert DM., 2018. Ancient nuclear genomes enable repatriation of Indigenous human remains. Science Advances 4(12): eaau5064. doi: 10.1126/sciadv.aau5064.
Wu Y., Wang H., Wang H. et al., 2017. Rethinking the Origin of Primates by Reconstructing Their Diel Activity Patterns Using Genetics and Morphology. Scientific Reports 7: 11837. https://doi.org/10.1038/s41598-017-12090-3.
Wynn J. G., Sponheimer M., Kimbel W. H. et al., 2013. „Diet of *Australopithecus afarensis* from the Pliocene Hadar Formation, Ethiopia". PNAS 110 (26): 10495–10500. doi:10.1073/pnas.1222559110.
Xiu-Jie W., Shu-Wen P., Wu L., 2019. Archaic human remains from Hualongdong, China, and Middle Pleistocene human continuity and variation. PNAS 116: 9820–9824.
Yang M., 2022. A genetic history of migration, diversification, and admixture in Asia. Hum Popul Genet Genom. 2(1): 0001. https://doi.org/10.47248/hpgg2202010001
Yi S., Li W.-H., 2007. Episodic Molecular Evolution of Some Protein Hormones in Primates and Its Implications for Primate Adaptation. In: Ravosa, Matthew J., Dagosto, Marian, eds. Primate Origins: Adaptations and Evolution, pp. 739–774. Springer Science+Business Media, LLC.
Yichen L. et al., 2021. Insights into human history from the first decade of ancient human genomics. Science 373: 1479-1484. DOI:10.1126/science.abi8202.
Yong G., Xing G., 2020. Understanding the overestimated impact of the Toba volcanic super-eruption on global environments and ancient hominins, Quaternary International 559: 24-33. doi.org/10.1016/j.quaint.2020.06.021.
Young N. M., Capellini T. D., Roach N. T., Alemseged, Z., 2015. Fossil hominin shoulders support an African ape-like last common ancestor of humans and chimpanzees. PNAS 112(38): 11829-11834.
Zaidner Y., Centi L., Prévost M., Mercier N., Falguères C., Guérin G., Valladas H., Richard M., Galy A., Pécheyran C., Tombret, O. 2021. Middle Pleistocene *Homo* behavior and culture at 140,000 to 120,000 years ago and interactions with *Homo sapiens*. Science 372(6549): 1429-1433.
Zalmout I. S., Sanders W. J., MacLatchy L. M., Gunnell G. F., Al-Mufarreh Ali, Y. A. M. A., Nasser A.-A. H., Al-Masari A. M., Al-Sobhi S. A., Nadhra A. O., Matari A. H., Wilson J. A., Gingerich P. D., 2010. New Oligocene primate from Saudi Arabia and the divergence of apes and Old World monkeys. Nature 466: 360-364.
Zanolli C., Kullmer O, Kelley J, Bacon AM, Demeter F, Dumoncel J, et al., 2019. „Evidence for increased hominid diversity in the Early to Middle Pleistocene of Indonesia". Nature Ecology and Evolution 3(5): 755–764. doi:10.1038/s41559-019-0860-z.
Zeder M. A., 2015. Core questions in domestication research. PNAS 112(11): 3191–3198. https://doi.org/10.1073/pnas.15017111.
Zhang Y., Harrison, T. 2017. „*Gigantopithecus blacki*: a giant ape from the Pleistocene of Asia revisited". American Journal of Physical Anthropology 162 (S63): 153–177. doi:10.1002/ajpa.23150.
Zhang Y., Westaway K. E., Haberle S. et al., 2024. The demise of the giant ape Gigantopithecus blacki. Nature 625: 535–539. https://doi.org/10.1038/s41586-023-06900-0.
Zhan-Yang L., et al., 2017, Late Pleistocene archaic human crania from Xuchang, China. Science 355: 969-972. doi:10.1126/science.aal2482.
Zhu R. X., Potts R., Pan Y. X., Yao H. T., Lü L. Q., Zhao X., Gao X., Chen L. W., Gao F., Deng C. L., 2008. Early evidence of the genus Homo in East Asia. Journal of Human Evolution 55(6): 1075-85. doi: 10.1016/j.jhevol.2008.08.005.
Zhu Z., Dennell R., Huang W. et al., 2018. Hominin occupation of the Chinese Loess Plateau since about 2.1 million years ago. Nature 559: 608–612. https://doi.org/10.1038/s41586-018-0299-4.
Zilhão J., Angelucci D. E., Igreja M. A.; et al., 2020. „Last Interglacial Iberian Neandertals as fisher-hunter-gatherers". Science 367 (6485): eaaz7943. doi:10.1126/science.aaz7943.

Zipfel B., DeSilva, J.M., Kidd, R.S., Carlson, K.J., Churchill, S.E. and Berger, L.R., 2011. The foot and ankle of *Australopithecus sediba*. Science 333(6048): 1417-1420.
Zirkle D., Lovejoy C. O., 2019. The hominid ilium is shaped by a synapomorphic growth mechanism that is unique within primates. PNAS 116(28): 13915-13920. doi: 10.1073/pnas.1905242116.
Zohary D., Hopf, M., Weiss E., 2012. Domestication of plants in the old world: The origin and spread of domesticated plants in Southwest Asia, Europe, and the Mediterranean Basin. Oxford: Oxford University Press.
Zollikoffer C. P. E., 2012. Evolution of hominin cranial ontogeny, Pp. 273-292, In: M. A. Hofman and D. Falk (Eds.) Progress in Brain Research, Vol. 195. Elsevier B.V.
Zollikoffer C. P. E., Ponce de Leon M. S., Lieberman D. E., Guy F., Pilbeam D., Likius A., Mackaye H.T., Vignaud P., Brunet M., 2005. Virtual Cranial Reconstruction of Sahelanthropus tchadensis. Nature 434: 755-759. https://doi.org/10.1038/nature03397.