

VZNIK A EVOLUCE HOMO SAPIENS – OD KROMAŇONCŮ K ARCHAICKÉMU HOMO SAPIENS

OPEN ACCESS



Origin and Evolution of Homo
Sapiens—from Cro-Magnon Man to
Archaic Homo Sapiens

VÁCLAV VANČATA, Pedagogická Fakulta UK, Katedra biologie
a environmentálních studií

Abstract

The aim of this paper is to explain the basic approaches and most important discoveries and methods that have led to changes in the views on the origin and evolution of Homo sapiens. This includes a new concept that distinguishes between archaic forms of Homo sapiens and modern forms of Homo sapiens, i.e., anatomically modern humans, Neanderthals, and Asian Denisovans. The most important role is played by the new and revised discoveries of the earliest representatives of archaic Homo sapiens, and the paleogenetic research that now forms part of palaeoanthropology. The earliest representatives of Homo sapiens appear 1.4 million years ago. Paleoanthropological and paleogenetic data support this data. The earliest forms of archaic Homo sapiens died out 700-800 thousand years ago and were replaced by advanced forms of archaic Homo sapiens, also known as Homo heidelbergensis. Populations of advanced Homo sapiens evolved to some degree independently. Anatomically modern humans emerged from African populations 350,000 years ago, and Neanderthals and the ancestors of Asian Denisovans emerged from European populations. Then, during the Riss glaciation (140-320 thousand years ago), the evolution of anatomically modern humans was completed in Africa and in the Mediterranean region, and at the end of the Riss glaciation, classical Neanderthals emerged, who it seems displaced anatomically modern humans from Eurasia. After the penultimate glaciation, Neanderthals changed, their brains enlarged and their skeletons, including their skulls, became more fragile. There is multiple hybridization between Neanderthals and anatomically modern humans. A third human group, the Asian Denisovans, are very well documented genetically, but fossil finds are rare and very fragmentary. The Denisovans interbred with both Neanderthals and anatomically modern humans, especially with the aboriginal populations of Australia and Papua New Guinea. Thus, new data, methods, and approaches demonstrate that the phylogeny of Homo sapiens was much longer and more complicated than previously thought.

Klíčová slova

Homo sapiens, Evoluce, Archaický Homo sapiens, Anatomicky moderní člověk, Neandrtálci, Denisované, Vědy o člověku, Vzdělávání

Keywords

Homo sapiens, Evolution, Archaic Homo sapiens, Anatomically modern humans, Neanderthals, Denisovans, Human sciences, Education

ÚVOD

Evoluce člověka je v České republice populární téma nejen díky filmu Cesta do pravěku a obrazům a ilustracím Zdeňka Buriana, ale i díky popularizačnímu úsilí mnoha vědců, jako jsou mimo jiné antropologové Jan Jelínek, Emanuel Vlček a archeolog Jiří Svoboda. Bohužel se tato snaha příliš neodrážela v kvalitě učebnic pro základní a střední školy. V podstatě byla běžná představa, že naši předci jsou lovci mamutů –

kromaňonci, kteří vznikli z neandrtálců nebo jim podobných předků. S postupem času jsme získávali stále nové poznatky, které ukázaly, že evoluce druhu *Homo sapiens* byla podstatně složitější, a hlavně mnohem delší, ne o desítky tisíc let, ale minimálně o státisíce let.

CESTA K ARCHAICKÉMU HOMO SAPIENS

Koncem minulého století učinili paleoantropologové několik klíčových objevů, které ukázaly, že je potřeba chápat fylogenezi člověka z nového úhlu pohledu, protože nálezy jsou mnohem starší, než se předpokládalo, ale zároveň se od moderního člověka příliš neliší.

Z tohoto hlediska byly klíčovými objevy především nálezy ze španělského jeskynního komplexu Atapuerca a Eritrey. Jako první byly objeveny ostatky archaického *Homo sapiens* (*Homo heidelbergensis*) v Jeskyni Kostí (Sima de los Huesos – 450–500 tisíc let) a dále ještě starší nálezy lidského skeletu z jeskyně *Gran Dolina* jeskynního komplexu Atapuerca. Paleogenetické i paleontologické analýzy ukazují, že jde s největší pravděpodobností již o druh *Homo sapiens*, tedy v případě starších forem o archaického *Homo sapiens*, jak poprvé prokázaly paleogenetické analýzy nálezů člověka typu „*Homo heidelbergensis*“ (Reich, 2018).

Zásadní význam pro pochopení současného pojetí fylogeneze *Homo sapiens* má nicméně především španělské naleziště *Sima de los Huesos*. Jedná se totiž o jedinou dobře zachovalou populaci ze středního paleolitu. V populaci 28 nalezených skeletů ze Sima de los Huesos je vysoký počet jedinců, kteří zemřeli v plodném věku. Byly nalezeny skelety 3 plně dospělých mužů. Paleogenetické analýzy této populace (Meyer et al., 2016, Reich, 2018) ukázaly několik velmi důležitých faktů.

1. Kořeny archaického *Homo sapiens* sahají hluboko za jeden milion let.
2. Paleogenetické studie prokázaly, že z archaického *Homo sapiens* vznikly 3 formy moderního *Homo sapiens* – anatomicky moderní člověk, euroasijský neandrtálcí a asijský denisovaně.

3. *Anatomicky moderní člověk* se zformoval zhruba před 300 tisíci lety v Africe a přilehlých mediteránních oblastech, zatímco neandrtálci a podle všeho i denisovaně v Evropě a západní Asii. Zatímco fosilní doklady o evoluci anatomicky moderního člověka a neandrtálců jsou poměrně hojné, u denisovanů jsou vzácné a často extrémně fragmentární.

Podle všeho osídlily nejstarší formy archaického *Homo sapiens* jižní Evropu a Blízký východ minimálně před 1 400 000 lety. Nález skeletu z jeskyně *Gran Dolina* starý 1,4 milionu let a stejně starý nález dolní čelisti *Sima del Elefante-TE9* prokazují, že *Homo sapiens* mohl vzniknout už před 1,5 milionem let. Tento názor podporují i jeden milion let staré nálezy zvláštní lidské lebky z Bouri Daka v Etiopii a zejména pak moderně vyhlížející lebky a páneve z eritrejského naleziště Buia.

Jak nálezy z Afriky, tak i z mediteránní oblasti Evropy jsou již nepochybnými reprezentanty našeho druhu *Homo sapiens*, což jednoznačně potvrzují i paleogenetické analýzy (Welker et al., 2020).

Naše znalosti o prvním osídlení Evropy jsou bohužel stále neúplné. Mnohé z nálezů totiž již reprezentují mladší pokročilé formy archaického *Homo sapiens*, původně řazené do druhu *Homo heidelbergensis* (Roksandic et al., 2022), které jsou příbuzné lidem ze Sima de los Huesos. Ty mají nade vše pochybnost již přímý vztah k formování moderních lidských forem, jako jsou neandrtálci nebo anatomicky moderní člověk (AMČ).

Zásadním způsobem mění situaci model osídlení Evropy (Kay, Ashton, 2023), který prokazuje, že Evropa byla osídlena před více než 1,1 milionem let, a to dokonce i Evropa severní a 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 minimálně před 1,4 milionem let (Garba et al., 2024, Reich, 2018, Welker et al., 2020). V období před 900 až 800 tisíci lety zástupci prvních forem archaického *Homo sapiens* téměř vymírají (Wangjie Hu et al., 2023, Ashton, Stringer, 2023). Zhruba před 700 tisíci lety se pak objevují pokročilé formy archaického *Homo sapiens* v Evropě i v Africe (Roksandic et al., 2022).

Nejstarší nálezy pozůstatků nedospělého lidského jedince, který zemřel asi před více jak 1,4 milionem let ze Španělska z jeskyně *Gran Dolina* (jeskynní komplex *Atapuerca*) byly španělskými antropology zařazeny do nového druhu (Bermúdez de Castro et al., 2017 a, b). Jedná se však o nejstaršího zástupce archaického *Homo sapiens*, a nikoliv o nový lidský druh (Bermúdez de Castro et al., 2017 a, b, Rightmire, 2013, 2015).

Fosilní doklady z jeskyně *Gran Dolina* jsou v současné době dostatečně početné, zahrnují i jeden částečně zachovalý skelet dospělého jedince, aby jednoznačně prokázaly existenci nejstarších forem archaického *Homo sapiens* v jižní Evropě (Bermúdez de Castro et al., 2017 a, b, Rightmire, 2013, 2015) před více jak 1,4 milionem let. Nálezy ze španělských lokalit tedy představují starobylou formu archaického *Homo sapiens*, která evolučně navazuje na africké populace *Homo ergaster* (Roksandic et al., 2022). To podporují i paleogenetické analýzy (Welker et al., 2020).

Nejstarší prokazatelně nové formy člověka, tedy formy jednoznačně odlišné od *Homo erectus* a samozřejmě i od *Homo habilis*, se objevují v Evropě a Africe mezi 650–600 tisíci lety. Podle datování jednotlivých lokalit lze nalézt tyto lidské formy v období 650–400 tisíc let po celé Evropě (Rightmire, 2013, 2015, Roksandic et al., 2022, Tattersall, 2022, Wood, 2019). První a jeden z nejstarších nálezů této lid-

ské formy (původně *Euranthropus heidelbergensis*) je dolní čelist z německé lokality Mauer stará 609 tisíc let. Vůbec nejstarším evropským nálezem pokročilých forem archaického *Homo sapiens* je však femur z jihoitalského Venosa-Notarchirico, jehož stáří se odhaduje na 635 tisíc let a který byl nalezen spolu s acheuléenskými pěstními klíny (Micarelli et al., 2024).

Další velmi důležitý nález představuje půl milionu let stará holenní kost a zub z anglické lokality *Boxgrove* (Rightmire, 2015), doprovázený bohatou acheuléenskou industrií, dále pak 450 tisíc let starý nález skeletu z jeskyně *Arago* ve Francii a také nálezy z německé lokality *Bilzingsleben* (400 tisíc let) a *Vértöszölös* v Maďarsku (330 tisíc let). Nálezy ze střední Evropy jsou sice dost fragmentární (Rightmire, 2015), ale jsou doprovázeny početnou kamennou industrií. V *Bilzingsleben* jsou lidské fosilie zachovalejší, byla zrekonstruována i nalezená lebka archaického *Homo sapiens*. Jsou tu také velmi dobré paleontologické doklady a množství kamenných nástrojů. Lebka z italské lokality *Ceprano* (400 tisíc let) rovněž zastupuje pokročilé formy archaického *Homo sapiens* (Rightmire, 2015).

Afrických nálezů pokročilého archaického *Homo sapiens* známe jen několik, ale poměrně dobře zachovalých fosilií, jako je téměř úplná lebka a kosti končetin z Kabwe (dříve Broken Hill, 350 tisíc let) ze Zambie (Rhodesie) a lebka z Bodo z Etiopie (600 tisíc let). Africké nálezy z období 650 až 300 tisíc let jsou mnohem vzácnější než nálezy evropské (Rightmire, 2013, 2015).

Jednou z příčin změn v evoluci archaického *Homo sapiens* byly nepochybně změny klimatické, které se mohly odrazit i v 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, Ashton, Strin-

ger, 2023, Wangjie Hu et al., 2023, Muttoni et al., 2010). V období mezi 700–620 tisíci lety pak došlo k mírnému ochlazení klimatu s následným oteplením mezi 620–565 tisíci lety (Abbate, Sargi, 2012). V následujícím teplém období se pak objevují v Africe i v Evropě pokročilé formy archaického *Homo sapiens*. Nálezy mladší 300 tisíc let pak spadají většinou do pokročilých forem *Homo sapiens*, konkrétně se jedná buď o anatomicky moderního člověka v Africe nebo v Evropě o neandrtálce, případně jejich předchůdce a příbuzné (Rightmire, 2013, 2015, Roksandic et al., 2022).

Pokročilé formy archaického *Homo sapiens* reprezentovaly poměrně vysoko rostlé atleticky stavěné populace (Jungers et al., 2016, Rightmire, 2015). Podle stavby těla, zranění, používaných nástrojů i archeologického a paleontologického kontextu to byli první skuteční lovci (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 (Lockey et al., 2023).

MODERNÍ LIDSKÉ FORMY

Ke konci středního pleistocénu, v období mezi 300 000–130 000 lety se objevují nejprve v Africe a posléze také na Blízkém východě a v Evropě nové moderní lidské formy.

Moderní formy druhu *Homo sapiens* 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, charakterem ontogeneze, fyziologie a regulačního systému, ale také ekologicky. Byli to anatomicky moderní lidé a neandrtálci (Foley et al., 2016, Stringer, Galway-Witham, 2017). Lišili se

i způsobem života vyplývajícím z doposud známých biologických, paleoekologických a paleobiogeografických rozdílů mezi oběma formami. K tomu přistupuje třetí, geneticky jasně definovaná forma, asijská denisovaná, o které však existují pouze sporadické fosilní doklady (Chen et al., 2019, Harvati, Reyes-Centeno, 2022).

Ve formování anatomicky moderního člověka, neandrtalců i denisovanů hrály kromě jiného důležitou fylogenetickou roli dva následující 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 (Clement, Peterson, 2008, Harvati, Reyes-Centeno, 2022). Nutnost přizpůsobení se takto extrémním podmínkám nakonec vedla ke genetickým změnám u evropských forem archaického *Homo sapiens* a následně ke vzniku jediné skutečně specializované lidské formy – neandrtalců, kteří ekologicky představovali skupinu vrcholových predátorů. V Asii se začala formovat další lidská forma původem z Evropy – denisovaná (Reich, 2018).
2. Výbuch supervulkánu Toba před 74 tisíci lety (Ge, Xing, 2020), který, po první vlně vymí-

zení 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 kritické zmenšení velikosti populací v některých regionech. To se projevilo opět změnou genetických charakteristik u populací žijících po předposledním glaciálním maximu jak u neandrtálců, tak i u anatomicky moderního člověka. Vedlo to možná i ke snížení diferenční plodnosti u neandrtálců, které nakonec vyústilo v jejich vymření a zároveň ve vznik efektivních 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 nepřiliš robustní populace s poměrně krátkou lebkou s méně výrazným lebečním reliéfem, s prokazatelným bradovým výběžkem, dlouhými dolními končetinami a poměrně krátkým trupem (Piontek, Vančata, 2012, Tattersall, 2022, Wolpoff, 1999).

Že se jednalo o přímé předky moderních lidských druhů, prokázaly paleogenetické analýzy neandrtálců a anatomicky moderního člověka, protože řada typicky lidských genů, například FOXP2 geny, je pro oba druhy společná, a tudíž vznikla zřejmě už v průběhu evoluce pokročilého archaického *Homo sapiens* (Vančata, 2018). (Pra)neandrtálci a anatomicky moderní člověk se po celou dobu své koexistence křížili, a to od více jak 300 tisíc let až do zániku neandrtálců před 38 tisíci lety (Harris et al., 2023, Krause, Trappe, 2022, Vančata, 2018). V období zhruba před 300 000–200 000 lety se v Africe a mediteránní oblasti začínají objevovat nové formy člověka (např. Jebel Irhoud, Florisbad, Apidima 2). Tyto anatomicky modernímu člověku blízké fosilní nálezy reprezentují se vši pravděpodobností archaické formy anatomicky moderního člověka (Bermúdez de Castro, Martínón-Torres, 2022, Harvati, Reyes-Centeno, 2022, Reich, 2018). Podle paleogenetických studií se tyto populace anatomicky moderního člověka křížily již s předky klasických neandrtálců (Harris et al., 2023).

Anatomicky moderní člověk

Klíčové doklady o vzniku anatomicky moderního člověka pocházejí z Afriky z období mezi 233–150 tisíci lety. Pro pochopení evoluce člověka jsou důležitější nálezy z období 150–60 tisíc let, které již beze zbytku splňují kritéria pro anatomicky moderního člověka (Trinkaus, 2005, Wolpoff, 1999). Jsou to 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.

Nejstarší reprezentanti moderních forem anatomicky moderního člověka se objevují ve druhé polovině risského zalednění (Apidima 2, Omo, Misliya Cave a Herto) (Hershkovitz et al., 2018) a na ně pak

navazují anatomicky moderní lidé z oblasti Blízkého východu, kteří se objevují v období od 120 do 80 tisíc let (např. Skhul a Quafzeh – HersHKovitz et al., 2018, Schwartz, Tattersall, 2003, Wolpoff, 1999). Základní význam pro evoluci pokročilých forem anatomicky moderního člověka mají čtyři lokality: řecká Apidima, izraelská Mysliya Cave a etiopské lokality Herto a Omo. Nálezy Apidima 2 a Mysliya (HersHKovitz et al., 2018) pravděpodobně reprezentují nejstarší nálezy anatomicky moderního člověka mimo Afriku (220–190 tisíc let), jsou z mediteránní oblasti. Vůbec nejstarší jsou ale nálezy z etiopského Omo, které přesahují 233 tisíc let (Sahle et al., 2019).

Historicky i paleoantropologicky jsou velmi důležité nálezy z Etiopie z lokality Herto staré 165 000 let (Sahle et al., 2019). Jedná se totiž o dvě lebky dospělých jedinců (BOU-VP-16/1, BOU-VP-16/2) a jednu dětskou lebku (BOU-VP-16/5). Lebky z Herto mají sice některé starobylé znaky podobné archaickým formám *Homo sapiens*, ale rozhodně reprezentují pokročilého anatomicky moderního člověka a nemají žádné znaky typické pro neandrtálce (Reich, 2018).

Jak jsme již zmínili, velmi důležité pro pochopení další evoluce anatomicky moderního člověka jsou nálezy skeletů z lokalit Quafzeh a Skhul v Palestině, jejichž stáří se pohybuje okolo 100 000 let (Tattersall, 2022, Trinkaus, 2005, Wolpoff, 1999, Wood, 2018). Tyto nálezy zároveň prokazují možnou koexistenci dvou zcela odlišných lidských forem *Homo sapiens*, anatomicky moderního člověka a neandrtálců, již před 100 000 lety. Zmíněné nálezy anatomicky moderního člověka prokazují paralelní vývoj obou skupin v rozdílných biogeografických regionech po dobu nejméně 70 000 let. Současné výzkumy prokazují, že anatomicky moderní člověk úspěšně kolonizoval celou Evropu, včetně Evropy severní (Mylopotamitaki et al., 2024, Smith et al., 2024), a v rámci migrací byl schopen překračovat i vodní bariéry (Gaffney, 2021).

Nové objevy a výzkumy z posledního desetiletí významně přispěly k pochopení kolonizace Evropy anatomicky moderním člověkem. Jedním z nejdůležitějších objevů je 54 tisíc let starý dětský zub nalezený spolu s čepelovými neronienskými kamennými nástroji ve francouzské jeskyni Grotte de Mandrin, a to mezi vrstvami obsahujícími výhradně pozůstatky neandrtálců spojené s typickými neandrtálskými kamennými nástroji (Slimak et al., 2022, Metz et al., 2023). Přítomnost anatomicky moderního člověka v Grotte de Mandrin byla pravděpodobně jen krátkodobá, ale objev z této lokality je starší než doposud nejstarší známé nálezy anatomicky moderního člověka v Evropě, a to asi o 7 000 let. Nalezená neronienská čepelová industrie, včetně funkčních hrotů k šípům, se podobá nástrojům nalezeným na mladších nalezištích v jižní Francii a na podobně starých nalezištích na Blízkém východě, které jsou spojovány s anatomicky moderním člověkem (Slimak et al., 2022, Metz et al., 2023).

Mezi další důležité doklady o kolonizaci Evropy patří objev lebky anatomicky moderního člověka z jeskyně Zlatý Kůň v Koněprusech v České republice, který byl původně považován za ostatky anatomicky moderního člověka z magdaleníenu. Naleziště bylo kompletně revidováno a ukázalo se, že lebka je stará minimálně 45 000 let (Prüfer et al., 2021). Jedná se o nejlépe zachovaný skelet z tohoto období – téměř kompletní lebku ženy (Vančata, 2013). Bohužel na lokalitě Zlatý Kůň nebyly nalezeny žádné kamenné nástroje, takže nemáme informace o typu kamenné industrie prvních populací AMČ mimo mediteránní oblast. Byla provedena analýza genomu, která prokazuje, že zkoumaný genom AMČ obsahuje minimálně 3 % neandrtálského genomu (Prüfer et al., 2021). Pravděpodobně se tedy jednalo o jedince reprezentujícího nejstarší vlnu kolonizace Evropy anatomicky moderním člověkem. Část této populace možná vyhynula spolu s neandrtálci (Prüfer et al., 2021).

V jeskyni Bacho Kiro v Bulharsku byly nalezeny dvě dolní čelisti a jedna stolička staré zhruba 46 tisíc let, nejstarší doklady o existenci anatomicky moderního člověka v oblasti Balkánu (Hublin et al., 2020). Paleogenetické analýzy potvrzují, že se jedná o anatomicky moderního člověka, a potvrzují rozšíření nejstarších svrchně paleolitických kamenných technologií společně s rozšířením anatomicky moderního člověka do mírného pásma Eurasie před minimálně 45 tisíci lety (Hublin et al., 2020, Slimak et al., 2022). Byla také zjištěna poměrně vysoká míra zastoupení neandrtálských genů v genomu této svrchně paleolitické populace. Výsledky genetických analýz naznačují nedávného neandrtálského předka u tří jedinců možná o šest nebo sedm generací dříve (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 a představují v současnosti nejstarší známé ozdoby v Evropě (Fewlass et al., 2020).

Nálezy AMČ z období 54–42 tisíc let jsou sice značně fragmentární (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, které podle klasického členění svrchního paleolitu řadíme do aurignackého období (Vančata, 2013).

Nejdůležitější nálezy z aurignackého období (Vančata, 2013) pocházejí z Moravy z lokality Mladeč (Teschler-Nicola et al., 2006, Wolpoff, 1999), jejíž stáří je nyní odhadováno na minimálně 37–40 tisíc let. Důležité jsou i další nálezy z Čech, jako je Svatý Prokop (Svoboda, 2014), a klasické nálezy z Francie z lokality Aurignac (Svoboda, 2014) a z Abri Pataud, jejichž stáří je 39 tisíc let (Douka et al., 2020).

Nejstaršími nálezy moderní formy anatomicky moderního člověka, který patřil do evropského aurignackého období, jsou 35 tisíc let staré nálezy z rumunské jeskyně Pestera cu Oase (Oase 1, 2, 3, Rougier et al., 2007) a nálezy z belgické jeskyně Goyet, které geneticky zastupují klasty Goyet západních populací svrchně paleolitického AMČ (Reich, 2018, Vančata, 2024).

Zásadní význam mají nálezy skeletů Kostěnki 12, 17 z Ruska staré 36–40 tisíc let (Dinnis et al., 2019) se specifickou spytsinskou kulturou. Paleogenetické studie pak prokázaly genetickou příbuznost k mladším svrchně paleolitickým, a dokonce i neolitickým populacím.

Neandrtálci

Fosilní doklady o vzniku klasických neandrtálců jsou mnohem méně početné než nálezy anatomicky moderního člověka. Původ typických robustních a nízkorostlých neandrtálců zatím postrádá dostatek fosilních dokladů, není ani jasné, kdy se zformoval typický neandrtálský genom (Harvati, Reyes-Centeno, 2022, Reich, 2018).

Nález z italské Altamury (Lari et al., 2015) datovaný mezi 135–173 tisíc let vykazuje některé znaky netypické pro neandrtálce a představuje archaickou formu neandrtálců. Bohužel DNA tohoto nálezu je zatím nepoužitelná (Lari et al., 2015). Další nález starobylých neandrtálců pochází z řecké Apidimy (Apidima 2) (Harvati et al., 2019) a je datován na 170 tisíc let. Vzhledem k tomu, že nález anatomicky moderního člověka Apidima 1 je mnohem starší, bylo by možné uvažovat i o vytěsnění anatomicky moderního člověka z Eurasie neandrtálskými populacemi před 200–180 tisíci lety (Harvati et al., 2019, Raia et al., 2020).

Mezi nejstarší naleziště s kostrami klasických neandrtalců patří *Krapina* v Chorvatsku (Radović et al., 1988) a *Saccopastore* v Itálii (stáří asi 130 000 let – Harvati, 2015). Neobyčejně důležitá je jeskyně *Shanidar* v Íránu, která zřejmě představuje první kontinuální pohřebiště člověka. Kromě dobře známých nálezů klasických neandrtalců (Vančata, 2013) je třeba zmínit nálezy dětských koster neandrtalců – dětský hrob v *Kiik Koba* z Uzbekistánu, dětský skelet ve španělském *El Sidrón* a kostra novorozence v jeskyni *Mezimayskaya* v Rusku (Gunz, Bulygina, 2012, Gunz et al., 2012, Trinkaus et al., 2016).

Právě v souvislosti s dětským hrobem v *Kiik Koba* a pohřby v jeskyni *Shanidar* v Íránu (Harvati, 2015, Pomeroy et al., 2017, 2020) se diskutuje, zda neandrtalci pohřbívali své mrtvé. Nález kostry *Shanidar 4* byl původně interpretován jako „květinový“ pohřeb, protože na jeho dně bylo přítomno množství pylů. Dnes víme, že se sice jednalo o pohřeb, ale pyly se pod kostru dostaly díky hmyzu, a nikoliv záměrně jako část rituálu pohřbu. Nicméně většinu nalezených koster *Shanidar 4*, 6, 8, 9 a nově objevený 70 tisíc let starý skelet *Shanidar Z* (potenciálně nový zdroj použitelné DNA starších neandrtalců – Pomeroy et al., 2017, 2020) je možno jednoznačně kvalifikovat jako regulérní (rituální???) pohřby.

Denisované

Kosterní doklady o existenci denisovanů jsou dosti kusé a problematické. Kromě velmi fragmentárních částí skeletu z jeskyně Denisova (Reich, 2018) známe novější nálezy z Číny, a to jednu částečnou mandibulu 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).

Nově popsáný druh člověka „*Homo longi*“ z naleziště Harbin představuje úplná lebka datovaná do období středního pleistocénu východní Asie před minimálně 146 000 lety (Ji et al., 2021). Podle všeho by *H. longi* mohl být blízký příbuzný nebo i reprezentant denisovanů, což zatím nebylo prokázáno genetickou analýzou (Ji et al., 2021, Xiu et al., 2021).

Denisované jsou podle všech paleogenetických studií potomky vrcholových populací archaických *Homo sapiens*, které migrovaly do východní a jiho-východní Asie před více jak 300 tisíci lety a zpětně do střední Asie před více jak 200 tisíci lety (Reich, 2018).

Analýza mitochondriální DNA z nalezeného malíčku prokázala (Denisova 3), že se nejspíš jednalo o reprezentanta archaického *Homo sapiens* nebo nějaké mladší formy člověka. To potvrdila i analýza jaderné DNA z nalezeného zubu (Denisova 4 – Reich, 2018) a i paleogenetické analýzy dalších jedinců z jeskyně Denisova. Tedy moderní formy *Homo sapiens*, kterou představují i 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. Denisovanská DNA je ve vysoké míře (až 8 %) zastoupena v populacích původních obyvatel Austrálie a denisovanský gen pro adaptaci na vysokohorské prostředí mají například tibetští Šerpové.

DISKUZE

Ukazuje se, že koncept archaického *Homo sapiens* je nosný a užitečný, a to jak z teoretického a odborného hlediska, tak i z hlediska praktického výkladu fylogeneze *Homo sapiens* pro ostatní vědy i pro použití v pedagogické praxi na všech stupních, protože se tím zcela mění chápání druhu *Homo sapiens*, jeho vzniku a evoluce. Snad tyto nové poznatky přispějí k transformaci velmi zjednodušeného lineárního chápání evoluce člověka do didakticky komplexnějšího a realističtějšího pohledu na člověka, jeho kořeny a proměnlivost. Velmi důležitá je shoda mezi výzkumy paleoantropologickými a paleontologickými a výsledky výzkumů paleogenetických (Vančata, 2024).

Nicméně existují i nezanedbatelné teoretické i praktické problémy. Fosilní doklady starobylých forem archaického *Homo sapiens* sice prokazují, spolu s analýzami paleogenetickými, že druhu *Homo sapiens* vznikl již před 1,5 milionem let, tedy žil v Africe minimálně půl milionu let společně s *Homo erectus*, avšak fosilní doklady jsou nečetné a v mnoha případech prací zabývajících se vznikem *Homo sapiens* jde spíše o teoretické studie nebo hypotézy. Vyměření starobylých forem archaického *Homo sapiens* je tedy z paleoantropologického hlediska obtížné prokázat, protože nemáme relevantní fosilní doklady. Nepřímo to však prokazují nově se objevivší nálezy pokročilých forem archaického *Homo sapiens*.

Pokročilé formy archaického *Homo sapiens* (popisované původně jako *Homo heidelbergensis*) se objevují v období postupného oteplování mezi 700–620 tisíci lety. Zatímco máme řadu velmi dobrých fosilních nálezů v Evropě a mediteránní oblasti, v Africe se archaický *Homo sapiens* objevuje později, tedy v období před 600–350 tisíci lety. Mnohé z těchto nálezů, například Jebel Irhoud, však již evidentně reprezentují starobylé formy anatomicky moderního člověka, což prokazují také paleogenetické studie.

V Evropě, severní mediteránní oblasti a západní Asii se v období 350–170 tisíc let objevují potenciální předchůdci neandrtálců a ve východní Asii pak možní denisované. Problém je, že zatímco u předků neandrtálců je dostatek fosilních i paleogenetických dokladů, u asijských denisovanů je situace dramaticky odlišná.

Denisované totiž byli popsáni na základě paleogenetických analýz bez dostatečně přesvědčivých paleoantropologických dokladů. Nálezy jsou extrémně fragmentární, nejčastěji jde o zuby a poškozené čelisti, a je obtížné je korektně taxonomicky vyhodnotit. Mimo jiné neexistuje holotyp denisovanů, takže z paleoantropologického hlediska denisované jako samostatná lidská forma neexistují. Výjimku tvoří *Homo longi*, který však nebyl doposud analyzovaný paleogeneticky, takže zatím nevíme, zda se jedná o denisovana nebo jinou formu *Homo sapiens*.

Pro nás jsou však nejdůležitější neandrtálci a anatomicky moderní člověk. Ve druhém případě je, v mezích možností, situace poměrně jednoduchá. Nálezy jsou vesměs korektně hodnoceny z paleoantropologického hlediska a paleogenetické analýzy se mohou opírat i o analýzu genomu současného člověka (Krause, Trappe, 2022, Reich, 2018, Vančata, 2018, 2024).

U neandrtálců je situace mnohem komplikovanější. První nálezy klasických neandrtálců od 170 do 70 tisíc let jsou poměrně početné, leč postrádají paleogenetické vyhodnocení. To je běžné až u neandrtálců žijících v období od 65 do 38 tisíc let. Avšak tito neandrtálci se od svých předků liší v řadě znaků, ať už to je gracilnější skelet, nebo větší mozek (Harvati, 2015, Stringer, 2016, Tattersall, 2022). Takže známý genom neandrtálců reprezentuje genetickou výstavu mladších forem neandrtálců, ale původní neandrtálský genom de facto stále neznáme.

Posledním problémem je míra a stupeň hybridizace moderních lidských forem. Ukazuje se totiž, že hybridizace probíhala mezi všemi známými lidskými formami (Harvati, Ackermann, 2022), a to už od období okolo 350 tisíc let, byla spojena i s některými migracemi, například do Austrálie. V souvislosti s tím mohlo docházet i k přenosu patogenů včetně virů. Nicméně nové a nové výsledky paleogenetických výzkumů prohlubují naše znalosti o evoluci *Homo sapiens*, které již nemusí být zcela závislé na často nejednoznačně interpretovaných poznatcích paleoantropologie a paleontologických věd.

ZÁVĚR

Výzkumy evoluce člověka v posledních letech umožňují mnohem hlubší a komplexnější pochopení procesu lidské fylogeneze. Za přispění moderních metod a poznatků paleobiologie člověka víme, že evoluce našeho druhu byla ve skutečnosti dlouhodobým procesem, který se odehrával v souladu, souvislosti se změnami ekosystémů, jichž byl *Homo sapiens* nedílnou součástí. Za významného přispění nových metod datování, paleoekologických a paleobiogeografických a paleogenetických metod mnohem lépe rozumíme procesu změn v průběhu vzniku a formování lidských forem v průběhu čtvrtohor. K poznání evoluce člověka přispěla výrazným způsobem i archeologie, která ukázala, že materiální kultura *Homo sapiens* byla mnohem vyspělejší, než se běžně uvažovalo.

Ukazuje se, že koncept archaického *Homo sapiens* s jeho postupnou diferenciací na moderní lidské formy je nosný a v dobré shodě s poznatky paleoantropologie a paleogenetiky (Reich, 2018, Vančata, 2018, 2024). Tento přístup k evoluci člověka umožňuje rovněž změnit způsob interpretace evoluce člověka jak pro ostatní obory zabývající se člověkem, tak i pro výuku na všech vzdělávacích stupních. Opírá se totiž o maximum relevantních faktů a minimum

spekulací, které byly doposud v literatuře i učebnicích běžné a které dnes zpětně můžeme označit jako nešťastné miskoncepce. Tímto způsobem je možno vznik a evoluci uchopit mnohem komplexnějším, ale zároveň pro odborníky i poučené laiky pochopitelnějším způsobem.

Pokusme se o několik praktických závěrů. Především většina studií jednoznačně potvrzuje tezi významného českého antropologa Aleše Hrdličky, a totiž „Lidstvo jednoho původu jest“, tedy že druh *Homo sapiens* má jeden genetický základ a velmi variabilní morfologii. Ukazuje se totiž, že evoluce *Homo sapiens* byla mnohem delší, než se kdy předpokládalo, a probíhala v několika specifických etapách.

Vznik archaického *Homo sapiens* před 1,5 milionem let a jeho vývoj ve východní Africe a evropské části mediteránní oblasti. V této fázi probíhal vývoj paralelně a nezávisle na člověku vzpřímeném. Tyto poznatky jasně vylučují druh *Homo habilis* jako předka *Homo erectus* i *Homo sapiens*.

Archaický *Homo sapiens* kolonizuje Afriku, Evropu a západní Asii a diferencuje se na populace obývající Afriku, ze kterých vzniká anatomicky moderní člověk, a evropské populace, které jsou geneticky příbuzné neandrtálcům i denisovanům.

Archaický *Homo sapiens* se transformuje na moderní lidské formy anatomicky moderního člověka, neandrtálce a denisovany, které se vzájemně úspěšně křížily. Dokladem je existence některých neandrtálských a denisovanských genů i u současných lidských populací.

Ukazuje se, že velká morfologická i genetická variabilita současných lidských populací se formovala mnohem déle, než jsme předpokládali ještě před 10 lety. Anatomicky moderní člověk byl dlouhodobě ovlivněn genomem neandrtálců i denisovanů. Víme,

že různé lidské formy žily vedle sebe a jejich vývoj, včetně vývoje kultury a sociální struktury, závisel na podmínkách prostředí i na sociálních kontaktech mezi jednotlivými lidskými populacemi v různých regionech světa. Ani velké biologické a kulturní

rozdíly mezi jednotlivými lidskými formami, jako byli lidé a neandrtálci, však nebránily bezproblémovému soužití mezi nimi a křížení populací v oblastech kontaktu.

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.
- Ashton N., Stringer C. (2023). Did our ancestors nearly die out? *Science*, 381, 947-948. doi:10.1126/science.adj9484.
- Bermúdez de Castro J. M., Martínón-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., Martínón-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., Martínón-Torres M., Martín-Francés L., Modesto-Mata M., Martínez-de-Pinillos M., García C., Carbonell E. (2017a). 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., Martínón-Torres M., Arsuaga, J. L., Carbonell E. (2017b). 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., Martínez I., Gracia-Téllez A., Martínón-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.
- Bräuer G. (2015). Origin of Modern Humans. Pp. 2300-2331. In: Henke, Winfried, Tattersall Ian (Eds.). *Handbook of Palaeoanthropology*. 2nd ed. Springer Link.
- Clement A. C., Peterson L. C. (2008). Mechanisms of abrupt climate change of the last glacial period. *Revue of Geophysics*, 46, RG4002. doi: 10.1029/2006RG000204.
- Dinnis R., Bessudnov A., Reynolds N., Devière T., Pate A., Sablin M., Sinitsyn A., Higham T. (2019). New data for the Early Upper Palaeolithic of Kostenki (Russia). *Journal of Human Evolution*, 127, 21-40. doi: 10.1016/j.jhevol.2018.11.012.
- Douka K., Chiotti L., Nespoulet R., Higham T. (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.
- Fewlass H., Talamo S., Wacker L. et al. (2020). A ¹⁴C 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- Gunz P., Bulugina 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., 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 Neanderthal newborn from Mezimayskaya. *Journal of Human Evolution*, 62(2), 300-313. doi: 10.1016/j.jhevol.2011.11.013.
- Harris D. N., Platt A., Hansen M. E. B. et al. (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.
- Harvati K. (2015). Neanderthals and Their Contemporaries Homo. Pp. 2244-2281. In: Henke, Winfried, Tattersall Ian (Eds.). *Handbook of Palaeoanthropology*. 2nd ed. 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., Reyes-Centeno H. (2022). Evolution of Homo in the Middle and Late Pleistocene. *Journal of Human Evolution*, 173, 103279. doi.org/10.1016/j.jhevol.2022.103279.
- Harvati K., Röding C., Bosman A. M. (2019). A late Middle Pleistocene Denisovan mandible from the Tibetan Plateau. *Nature*, 569 (7756), 409-412. doi:10.1038/s41586-019-1139-x.
- Harvati K., Röding C., Bosman A. M., Karakostis F. A., Grün R., Stringer C., Karkanas P., Thompson N. C., Koutoulidis V., Moulopoulos L. A., Gorgoulis V. G. (2019). Apidima Cave fossils provide earliest evidence of Homo sapiens in Eurasia. *Nature*, 571(7766), 500-504.
- HersHKovitz I., Weber G. W., Quam R. et al. (2018). The earliest modern humans outside Africa. *Science*, 359(6374), 456-459. doi: 10.1126/science.aap8369.
- 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>.
- 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>.
- 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. (2019). A late middle Pleistocene Denisovan mandible from the Tibetan Plateau. *Nature*, 569, 409-412. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1139-x>.
- 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.
- 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>.
- 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.
- 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.
- Lari M., Di Vincenzo F., Borsato A. et al. (2015). The Neanderthal in the karst: First dating, morphometric, and paleo-

- genetic 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>.
- Lockey 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>.
- 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., Fu Q., Aximu-Petri A. et al. (2014). A mitochondrial genome sequence of a hominin from Sima de los Huesos. *Nature*, 505, 403-406. doi.org/10.1038/nature12788.
- Micarelli I., Minozzi S., Rodriguez L. et al. (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>.
- 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. doi.org/10.1038/s41586-023-06923-7.
- 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.
- Osmaston H. A., Harrison S. P. (2005). The Late Quaternary glaciation of Africa: A regional synthesis. *Quaternary International*, 138, 32-54.
- Pearson O. M. (2013). Africa: the cradle of modern people. The origins of modern humans: Biology reconsidered, 1-43.
- 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.
- 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. doi.org/10.1016/j.jhevol.2017.07.001.
- 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.
- Prüfer K., Posth C., Yu H., Stoessel A. et al. (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>.
- Raia P., Mondanaro A., Melchionna M., Di Febraro 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.
- 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.
- 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 (Eds.). *Handbook of Palaeoanthropology*. 2nd ed. Springer Link.
- Roksandic M., Radović P., Wu X.-J., Bae C. J. (2022). 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>.
- Sahle Y., Reyes-Centeno H., Bentz C. (Eds.) (2019). *Modern Human Origins and Dispersal*. Kerns Verlag.
- Schwartz J. H., Tattersall I. (2003). *The Human Fossil Record: Craniodental Morphology of Genus Homo (Africa and Asia)*. 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.
- Slimak L., Zanolli C., Higham T. et al. (2022). Modern human incursion into Neanderthal territories 54,000 years ago at Mandrin, France. *Science advances*, 8(6), p.eabj9496.
- Smith G. M., Ruebens K., Zavala E. I. et al. (2024). The ecology, subsistence and diet of ~45,000-year-old Homo sapiens at Ilsehöhle in Ranis, Germany. *Nature Ecology and Evolution*, 8(3), 564-577. doi: 10.1038/s41559-023-02303-6.
- Stringer C. B. (2016). The origin and evolution of Homo sapiens. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 371, 20150237. <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.
- Svoboda, J. (2014). Předkové. Evoluce člověka. 1. vyd. Praha: Academia. 480 s. ISBN 978-80-200-2324-7.
- 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.
- 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.
- Toth N., Schick K. (2015). Overview of Palaeolithic Archaeology. Pp. 2442-2464. In: Henke, Winfried, Tattersall Ian (Eds.). *Handbook of Palaeoanthropology*. 2nd ed. Springer Link.
- Trinkaus E. (2005). Early Modern Humans. *Annual Review of Anthropology*, 34, 207-230.
- 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.
- Vančata V. (2013). *Paleoantropologie a evoluční antropologie*. Praha: Nakladatelství PedF UK v Praze. ISBN 978-80-7290-592-8.
- Vančata V. (2018). Jak současná paleogenetika přispívá ke změně našeho chápání vzniku, vývoje a migrací moderních lidských skupin. *Biologie-chemie-zeměpis*, 1/2018, 35-44. doi: 10.14712/25337556.2018.1.4.
- Vančata V. (2024). Křížení předků člověka. *Živá historie* 7-8/2024, 42-45.
- 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.
- Welker F., Ramos-Madriral J., Gutenbrunner P. (2020). The dental proteome of Homo antecessor. *Nature*, 580(7802), 235-238. doi: 10.1038/s41586-020-2153-8.
- Wolpoff M. H. (1999). *Palaeoanthropology*. Second Edition. Boston: McGraw-Hill.
- Wood B. A. (2019). *Human Evolution: A Very Short Introduction*. OUP Oxford. Kindle Edition.
- 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.
- 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.