

**Západočeská univerzita v Plzni**

**Fakulta filozofická**

**Bakalářská práce**

**Jedna či více bipedních chůzí: evoluce variant  
pohybu po dvou**

**Sára Kuncová**

Plzeň 2015

**Západočeská univerzita v Plzni**

**Fakulta filozofická**

Katedra antropologie

**Studijní program Antropologie**

**Studijní obor Sociální a kulturní antropologie**

**Bakalářská práce**

**Jedna či více bipedních chůzí: evoluce variant  
pohybu po dvou**

**Sára Kuncová**

*Vedoucí práce:*

Mgr. Lukáš Friedl, M.A., Ph.D.

Katedra antropologie

Fakulta filozofická Západočeské univerzity v Plzni

Plzeň 2015

Prohlašuji, že jsem práci zpracovala samostatně a použila jen uvedených pramenů a literatury.

*Plzeň, duben 2015*

.....

## **Poděkování**

Tímto bych chtěla poděkovat vedoucímu mé bakalářské práce Mgr. Lukáši Friedlovi, M.A., Ph.D. za jeho pomoc při vypracování této práce, cenné rady, odborné vedení, připomínky a opravy.

## Obsah:

<b>1 ÚVOD.....</b>	<b>7</b>
<b>2 LOKOMOČNÍ VZORCE PRIMÁTŮ .....</b>	<b>9</b>
<b>2.1 Kvadrupedie .....</b>	<b>9</b>
2.1.1 Kotníkochodectví.....	10
2.1.2 Pěštní chůze .....	11
<b>2.2 Vertikální šplhání a skákání .....</b>	<b>11</b>
<b>2.3 Brachiace.....</b>	<b>12</b>
<b>2.4 Bipedie .....</b>	<b>12</b>
<b>3 NEJSTARŠÍ DOKLADY BIPEDIE.....</b>	<b>15</b>
<b>3.1 Environmentální kontext .....</b>	<b>15</b>
3.1.1 Miocén.....	16
3.1.1.1 Čad.....	16
3.1.1.2 Keňa .....	17
3.1.2 Pliocén .....	18
3.1.2.1 Etiopie .....	18
3.1.2.2 Keňa .....	20
3.1.2.3 Tanzánie .....	20
3.1.3 Pleistocén.....	20
3.1.3.1 Jižní Afrika.....	21
<b>3.2 Sahelanthropus tchadensis .....</b>	<b>22</b>
<b>3.3 Orrorin tugenensis.....</b>	<b>24</b>
<b>3.4 Ardipithecus ramidus .....</b>	<b>26</b>

<b>4 GRACILNÍ AUSTRALOPITÉCI .....</b>	<b>30</b>
<b>4.1 Australopithecus anamensis .....</b>	<b>30</b>
<b>4.2 Australopithecus afarensis .....</b>	<b>31</b>
4.2.1 Noha A. afarensis a otisky v Laetoli .....	34
<b>4.3 Australopithecus africanus.....</b>	<b>37</b>
<b>5 MLADŠÍ ZÁSTUPCI RODU HOMO .....</b>	<b>40</b>
<b>5.1 Homo habilis .....</b>	<b>40</b>
<b>5.2 Homo ergaster.....</b>	<b>42</b>
<b>6 ANATOMICKY MODERNÍ ČLOVĚK.....</b>	<b>44</b>
<b>7 DISKUZE A ZÁVĚR .....</b>	<b>46</b>
<b>8 RESUMÉ.....</b>	<b>49</b>
<b>9 SEZNAM LITERATURY .....</b>	<b>50</b>
<b>10 SEZNAM PŘÍLOH .....</b>	<b>58</b>

## 1 Úvod

V současné paleoantropologii docházelo v průběhu let ke změnám zavedených pojmů, hlavně ve 20. století. Pokud se zaměříme na systematickou problematiku lidské evoluce, tak hlavní obrat proběhl zvláště v 60. letech. Jasně definovanou čeledí *Hominidae* „zamíchaly“ nálezy evolučně starších australopitéků a mladších zástupců rodu *Homo*. Kromě šimpanzů, orangutanů a goril tvoří čeleď *Hominidae* také současný člověk a jeho předchůdci zahrnutí v podčeledi *Homininae*.

Jestliže bychom měli vyjmenovat znaky typické pro člověka, každý by jistě souhlasil s velikostí a složitou strukturou našeho mozku, schopností vyrábět sofistikované nástroje a v neposlední řadě je to možnost bipední chůze – vzpřímený pohyb po dvou končetinách. Pohyb po čtyřech má mnoho výhod a většina primátů využívá k pohybu více či méně všechny čtyři končetiny. Otázkou tedy zůstává, jakou roli hrál bipední pohyb v rámci evoluce (Lovejoy, 1988). Proč a jak dlouho chodí lidé po dvou?

Teoretikové zabývající se bipední chůzí vycházejí ze srovnávání morfologických znaků nám nejbližší příbuzných primátů, současného člověka a také fosilních pozůstatků homininů. Dle dostupných důkazů se většina autorů ztotožňuje s názorem, že dvojnohé chůzi předcházela nějaký kvadrupední vzorec jako kotníkochodectví (*knuckle-walking*) šimpanzů a goril nebo pěstní chůze (*fist-walking*) orangutanů. Důležité ale je pochopit morfologické změny, které vedly od kvadrupedie k bipedii. Fosilní nálezy odhalují, že přechod ke vzpřímené chůzi proběhl již v raném období lidské evoluce. Jednoznačným a nezpochybnitelným důkazem lidského pohybu po dvou jsou nepochybně nalezené otisky chodidel z lokality Laetoli, datované až 3,6 milionu let před dneškem, objevené roku 1978 Mary Leakey (Conroy, 1997).

Bipedie vedla k zásadní přestavbě těla, ke změně chování a rozvoji našeho mozku. Proces to byl dlouhý a složitý. Cílem této práce bude shrnutí lokomočního vzorce čeledi *Hominidae* od pohybu na zemi a stromech, až po využití pouze dolních končetin. Jak se změnilo tělo od nejstarších australopitéků k *Homo sapiens* – u vybraných zástupců? Jaký vzorec lokomoce byl prebipední? Souvisel způsob pohybu s daným prostředím, nebo to byla pouze nutnost uvolnit horní končetinu a používat tak nástroje? V této práci se zaměřím na analýzu vztahu mezi způsobem pohybu a prostředím, ve kterém uvedení zástupci žili a přežívali.



## 2 Lokomoční vzorce primátů

Primáti oplývají širokým repertoárem pohybů. Dokáží stát, ležet, sedět, chodit, běhat, skákat, šplhat, houpat se nebo viset a přeskakovat z větve na větev, dokonce se nezaleknou ani vody. Vančata (2002) rozeznává pět základních způsobů lokomoce primátů. Mezi které patří – pozemní kvadrupedie, stromová kvadrupedie, vertikální šplhání a skákání, stromová a kombinovaná antipronográdní lokomoce (brachiace), při které převažuje vertikální pozice trupu a používání horních končetin a bipedie. Ačkoliv se zdá, že uvedená klasifikace je jednoduchá, není to úplně pravda. Například brachiaci lze definovat různými způsoby. Někdy jako prosté houpání se na větvích nebo používání obou rukou k pohybu na stromech a houpání pod větvemi za určitých environmentálních podmínek (Prost, 1965).

Dalším problémem je samotný pojem lokomoce, který nemá plný český ekvivalent, jenž by zahrnoval jak dynamickou, tak statickou složku lokomoce a tak se pozornost upíná hlavně k pohybu (Vančata, 2002). Musíme se tedy spokojit s tím, že jde o proces spojený s organismem a jeho přesunem z místa na místo, jehož součástí je i držení a postoj těla (Prost, 1965).

### 2.1 Kvadrupedie

Kvadrupedií rozumíme pohyb po všech čtyřech končetinách a lze ji považovat za výchozí, po předcích zděděný typ (Gaisler, 2000). Jedná se o pronográdní typ lokomoce, kdy je po většinu pohybu trup v horizontální pozici. Kvadrupedii lze rozdělit na arboreální a terestriální, při které se primáti pohybují buď na stromech, nebo po zemi pomalou chůzí či během.

Předpokládá se, že předky terestriálních druhů byly druhy pohybující se ve stromech a větvích, tudíž je pohyb na zemi považován za druhotný.

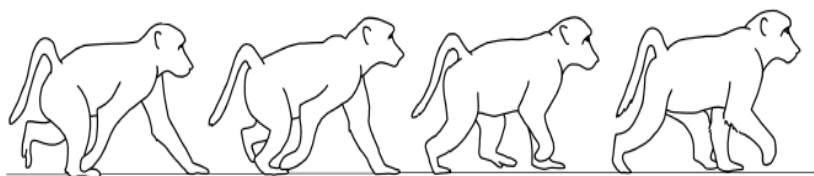
Ale to neznamená, že specificky arboreální druhy nesestupují na zem a naopak (Gaisler, 2000).

Využívání všech čtyř končetin je méně náročné z energetického hlediska při běhu. Při běhu po dvou spotřebují dvakrát tolik energie. Čtyřnožci jsou také rychlejší a agilnější. Proto se může zdát, že využití pouze dolních končetin je pro člověka znevýhodňující (Conroy, 1997).

### 2.1.1 Kotníkochodectví

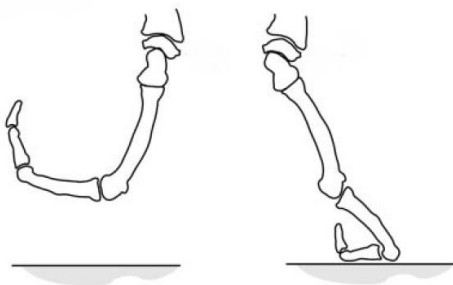
Specializovanou formou kvadrupedie je kotníkochodectví (*knuckle-walking*, obr. 1 typické pro šimpanze a gorily).

Kotníkochodectví:



**Obr. 1:** Kotníkochodectví (Schmidt, 2011 - upraveno)

Jelikož mají šimpanzi i gorily dlouhé přední končetiny, jejich trup je více napřímený než u ostatních primátů. Přední i zadní končetiny jsou drženy rovně a veškerá váha těla je nesena na kloubech nohou a rukou (Schmidt, 2011). Během kotníkochůze se horní končetiny opírají o dorzální část středních článků prstů, obr. 2 (Richmond et al., 2001).



**Obr. 2:** Použití dorzální části středních článků prstů při kotníkochůzi (Richmond and Strait, 2000 - upraveno)

Existují zde malé rozdíly ve způsobu kotníkochůze u šimpanzů a goril. Gorily oproti šimpanzům více zatěžují malíkovou stranu ruky (Dainton a Macho, 1999).

Dle Richmonda a Straita (2000) se některé znaky kotníkochodectví zachovaly u nálezů *Australopithecus afarensis* a *anamensis* (AL 288-1 a KMN-ER 20419). Ve své práci poukazují na morfologii zápěstí, která by měla ukazovat na zmíněný typ lokomoce. Předpokládají, že kotníkochodectví je výchozím lokomočním modelem pro bipedii. S tímto názorem se ovšem neztotožňují např. Gebo (1996), Keith (1923) nebo Prost (1980).

### **2.1.2 Pěstní chůze**

Představiteli tohoto ojedinělého způsobu lokomoce jsou orangutani. Orangutani tráví většinu života na stromech a jejich více než dva metry dlouhé ruce jim zajišťují poměrně dobrý brachiační pohyb. Jestliže se musí pohybovat na zemi, využívají pomalejší chůze na všech čtyřech končetinách v podobě pěstní chůze (fist-walking), přičemž je váha nesena na zadní straně proximálních článků prstů a ruka je sevřena v pěst. A protože mají dlouhé prsty, nemohou došlapovat na plochu dlaní (Richmond et al., 2001).

## **2. 2 Vertikální šplhání a skákání**

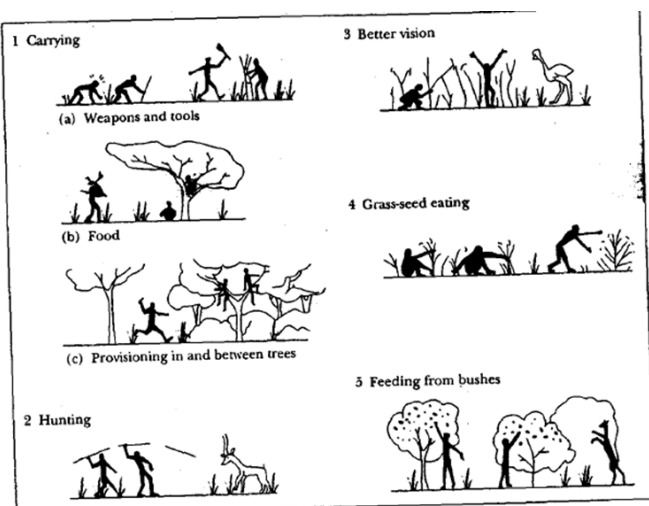
Vertikální šplhání a skákání se vyskytuje pouze u primátů. Tento způsob se vyskytuje hlavně u poloopic, kterým tak ulehčuje získávání potravy. Spočívá v přichycení a šplhání na svislý nebo šikmý strom a následným odražením se a skokem na jiný kmen nebo větev (Gaisler, 2000). U těchto primátů se značně prodloužily zadní končetiny, aby umožnily silný odraz a bezpečný dopad.

## 2.3 Brachiace

Brachiace spolu s bipedií a šplháním spadá pod antipronográdní typ lokomoce, při níž je trup držen ve vertikální poloze. Při brachiaci se využívá hlavně horních končetin, které se pohybují pod stromy z větve na větev a dolní končetiny visí volně a ve většině případů u pohybu vůbec nehrají roli. Opatrné šplhání a pomalá brachiace je typická pro lidoopy – orangutany. Kde hraje také roli pohlaví a váha. Proto si velcí a těžcí orangutani pečlivě vybírají silné větve, které musí unést jejich váhu. Rychlejší, svižná a téměř skákavá brachiace je typická pro gibbony. Délka skoku je závislá na natažení nebo pokrčení paže a funguje na principu kyvadla (Gaisler, 2000).

## 2.4 Bipédie

Bipedie neboli vzpřímený pohyb po dvou je specifický pro některé lidoopy a lidi. Otázka, proč se bipedie vůbec vyvinula, zůstává stále aktuální. Některé teorie uvádí jako důvod uvolnění rukou a možnost tak vyrábět a používat nástroje, přenášet z místa na místo jídlo nebo držet mládě. Případně by bylo snadnější si obstarat potravu z vysokého stromu postavením se na zadní a použít ruce k utrnutí ovoce nebo oříšků. Také mohlo toto postavení na obě nohy znamenat větší rozhled v travnaté krajině, obr. 3 (Conroy, 1997).



**Obr. 3:** Evoluční teorie bipedie (Conroy, 1997 - upraveno)

Bipední chůze jsou schopni také šimpanzi, i když v omezenějším provedení. Videan a McGrew (2002) se ve své studii pokouší potvrdit teorie týkající se přenášení a držení jídla, lepšího rozhledu a zvýšené ostražitosti, shánění potravy a používání nástrojů.

Šimpanzům (*Pan troglodytes* i *P. paniscus*) byly připraveny celé banány, pomeranče, jablka, mrkve a grapefruity. Jelikož byli zvyklí na menší, nakrájené kousky, museli se s tím vypořádat. Bonobové reagovali nadšeně a ukázali pozorovatelům, že dokáží přenést jídlo v rukou a pohybovat se bipedně, více než pozorovatelé očekávali. Reakce šimpanzů učenlivých se lišila podle skupin, někteří jedinci si ale také odnesli ovoce v rukách a ukázali dvojnohou chůzi. Při testu „zhoršeného výhledu“ ani jeden ze šimpanzů nereagoval změnou lokomoce. U zbylých testovaných hypotéz se ukázaly pouze menší změny v držení těla a bipedii. Největší úspěch tak zaznamenal pokus s přenášením jídla (Videan a McGrew, 2002).

Ale nejen velcí afričtí lidoopi dokáží využívat zadních končetin k pohybu po dvou. Jestliže jsou japonští makakové (též makak červenolící, *Macaca fuscata*) trénováni dostatečně dlouho, dokáží ujít 2-3 kilometry denně bipední chůzí, obr. 4 (Hirasaki et al., 2004).



**Obr. 4:** Trénovaný makak na monitorovaném pásu (Hirasaki et al., 2004)

U takovýchto makaků pak dochází i k morfologickým změnám na kostře. Můžeme u nich vidět robustnější stehenní kost a lidem podobnou bederní lordózu. Testy poukázaly na rozdíly mezi makaky trénovanými v dvojnohé chůzi pro tradiční japonskou show Sarumawashi a makaky netrénovanými. Klouby zadních končetin trénovaných primátů byly více rozšířené, také při pohybu využívali méně tělesné energie. Lze tedy říci, že bipední chůze může být zdokonalena tréninkem (Hirasaki et al., 2004).

### 3 Nejstarší doklady bipedie

Nezpochybnitelným důkazem pohybu „po dvou“ jsou otisky plosek nohou v lokalitě Laetoli, v africké Tanzánii, které zůstaly zachovány v sopečném prachu a lze je datovat do 3,6 milionu let před dneškem (Leakey a Hay, 1979). Ale jak si ukážeme v následujících kapitolách, je velmi pravděpodobné, že první bipední předci se objevili již o několik milionů let dříve.

#### 3.1 Environmentální kontext

Environmentální kontext je důležitý pro pochopení původu dvojnohé chůze, a abychom porozuměli přirozenému prostředí, ve kterém se vyskytovali homininé a ekologickému kontextu musíme vzít v potaz klima a celkovou vegetaci místa výskytu, včetně rostlin a zvířat. Tyto aspekty totiž ovlivňují to, jaký organismus přežije. Proto je paleoenvironmentální rekonstrukce nezbytná. Ta je většinou založena na porovnání se současnou ekologií. (Sponheimer et al., 2013).

Homininé a šimpanzi měli zpočátku stejně velký mozek, obě skupiny byly schopné sdílet potravu a lovit, také tvořily různá sociální uskupení. Nepochybně však existovaly jisté rozdíly v lokomočním aparátu a stavbě těla a tím se odlišoval i vykonávaný pohyb. Na změnách mělo z velké části podíl klima a „neustále“ se měnící ekologické prostředí (Vančata, 2003).

V Africe docházelo v průběhu let a geograficky k přechodům od rozlehlých a hustých pralesů k otevřenějším ekosystémům jako lesostepi a galeriové pralesy. Ty poté přecházely v savany a dokonce pouště. V Africe můžeme v současnosti rozeznávat tři kategorie prostředí dle vegetace. Jsou to vyprahlá místa bez stromů, zalesněné savany a vlhké, věčně zelené pralesy. Většina lokalit, ve kterých se vyskytovali homininé

by spadala do kategorie zalesněného prostředí. Každá lokalita je specifická množstvím srážek, teplotou, slunečním zářením a typem půdy a z těchto atributů lze získat představu o klimatu v minulosti (Sponheimer et al., 2013).

### **3.1.1 Miocén**

Epocha miocénu začíná před 23 miliony let a trvá až do doby 5,3 milionu let před dneškem. Jedná se o nejdelší geologickou epochu v období Kenozoika. Svět se před 20 miliony lety vskutku odlišoval od toho současného, kontinenty nebyly rozmístěny tak, jak je známe, klima bylo teplejší a méně sezónní. Afrika a Arábie byly součástí jednoho celku a jenom částečně je oddělovalo moře. Dalším důležitým aspektem bylo postupné posouvání a spojování Euroasie. Tyto změny vedly k vytvoření hlavních hornatých ploch (Pilbeam, 1979).

Zmíněné události znamenaly změnu klimatu. Před 15 miliony lety ve středním miocénu se svět začal postupně ochlazovat. Změny v klimatu jsou doložitelné díky zachovalým bezobratlým mořským živočichům, jež zůstali zakonzervováni na mořském dně. Ochlazení klimatu a větší sezónnost počasí je s největší pravděpodobností příčinou expanze nepralesních prostředí, jako jsou savany na konci miocénu a menší lesy, které se rozšiřují na úkor deštných pralesů (Pilbeam, 1979).

#### **3.1.1.1 Čad**

Čadská lokalita Toros Menalla vydala v roce 2002 fosilní nálezy hominina, jakožto jediná lokalita v oblasti Djurabské pouště ve střední Africe, přičemž nálezy ostatních druhů homininů jsou situovány převážně ve východní a jižní Africe – Keňa, Etiopie, Tanzánie a Jihoafrická republika. Kromě pozůstatků nejstaršího hominina bylo nalezeno na 700 neidentifikovaných ostatků savců a jiných zvířat.



Rekonstrukce tamního prostředí proběhla na základě rozboru sedimentů a stratigrafické analýzy hlavní geologické vrstvy na severním břehu jezera, které zformovalo nížiny centrálního Čadu. Stratigrafické profily nejsou tlustší než pár metrů, sedimenty ukazují na převahu písku a pískovců v jezerním prostředí. Cirkulace vody naznačuje transgresi mezi epizodickými záplavami a vysycháním jezera (Vignaud et al., 2002).

Nalezený kosterní materiál živočichů ukazuje velkou variabilitu hlavně ryb, želv, ještěrek, hadů a krokodýlů. Primáti jsou zastoupeni poškozenou horní čelistí opice neurčitého druhu z podčeledi *Colobinae*. Vodní a obojživelné formy života jasně demonstrují výskyt vodních ploch. Nález ryby rodu *Polypterus*, která je citlivá na přemíru kyslíku, zase naznačuje přítomnost bažinatého prostředí s velmi hojnou vegetací. Kostí z řádu sudokopytníků poukazují na rozlehlé louky a travnaté prostředí. Veškerá odhalení těchto fosilií představují velmi různorodé prostředí, které zahrnuje vodní zdroje, bažiny, louky, savany, galeriové pralesy a z malé části i poušť (Vignaud et al., 2002).

### 3.1.1.2 Keňa

I když je Afrika na prostředí různorodá, v současné době převládají suché oblasti. Ve východní části kontinentu převládají aridní půdy až z 83 %, jež se objevily již před miliony let (Bobe, 2006). V Tugenských horách, lokalitě Lukeino bylo odkryto 13 fosilií, které byly poté zařazeny jako nový homininní rod *Orrorin* a různé druhy fauny. Nalezený materiál se nacházel ve všech stratigrafických vrstvách a zkoumané sedimenty lze datovat mezi 6,2 až 5,65 miliony let (Pickford and Senut, 2001a).

Protože se nedochovaly skoro žádné zbytky rostlin, většina výsledků vychází z výzkumu pozůstatků fauny (Evans et al., 1981). Tyto výsledky odkrývají skutečnost, že během přechodu ze středního k pozdnímu miocénu došlo ke změnám v živočišné říši. *Creodonta*

(prašelmy), *Climatocera* (lichokopytníci podobní žirafám), antilopy a kozy nahradili slonovití, turovití a nejstarší zajícovití. Přítomnost těchto zástupců ukazuje na zalesněnou část zastoupenou pralesem, v jehož blízkosti se nacházela rozlehlá travnatá plocha. V současné době reliéf Tugenských hor, vyšší než 3000 metrů podporuje širokou škálu ekosystémů od otevřených akátových křovinatých ploch po galeriový prales přecházející v prales deštný (Kingston et al., 2002).

### 3.1.2 Pliocén

Epochu pliocénu datujeme do období 5,3 až 2,58 milionu let před dneškem. Pliocén je obdobím, kdy Země zažívá změny klimatu od relativně teplých podmínek k chladnějším. Je tak předzvěstí dob meziledových a ledových v nadcházejícím pleistocénu (Salzmann et al., 2011). Pliocén je také dobou, kdy dochází ke značné diverzifikaci nejen u zvířat, ale také v linii homininů. Můžeme vidět regionální rozdíly v částech Afriky – různorodé nálezy z Etiopie, Keni a Tanzánie, počínající nejstarším Ardipitékem (4,4 mya<sup>1</sup>), až po australopitéky – *anamensis* a *afarensis* (3 mya). Začínají se více rozšiřovat otevřené travnaté plochy, které se začaly objevovat již v pozdním miocénu. Změny prostředí během pliocénu otevřely otázku vlivu prostředí na vznik bipední chůze (Bobe et. al, 2007).

#### 3.1.2.1 Etiopie

Výzkumy začaly v 80. letech v údolí Middle Awash, které je součástí Afarské pánve v Etiopii. Na tomto paleoantropologickém výzkumu se podíleli profesorové Desmond Clark a Tim White z univerzity v Berkley v Kalifornii. V Etiopii bylo odkryto 16 fosilií později zařazené jako

---

<sup>1</sup> zkratka mya = milion years ago/milion let před dneškem

*Ardipithecus ramidus* z oblastí Aramis a Gona a *Australopithecus afarensis* z oblasti Maka, Dikika a Hadar (Haile-Selassie, 2008).

Jako v jiných oblastech i v Aramisu se rekonstrukce prostředí odvíjí od nalezených fosilií zvířat, kromě nich se našla zkamenělá dřeva a semena rostlin. Větší živočichové jako žirafy, chobotnatci a hroši se podle záznamů vyskytovali jen vzácně. Nejvíce jsou rozšířeni sudokopytníci (hlavně *Tragelaphus*), kočkodanovití zastoupeni *Cercopithecinae* a *Colobinae* (White et al., 2009a).

*A. ramidus* žil a zemřel v lesnatém biotopu, který zahrnoval uzavřené lesy s menšími travnatými plochami a známkami pravého pralesa. Načež další evidence vlhkého prostředí je zprostředkována analýzou izotopů ze zubní skloviny u *A. ramidus* ukazující na převahu C3 rostlin v potravě. Není žádný důkaz, že by obýval otevřené plochy jako pastviny nebo savany (White et al., 2009b). Rekonstruované prostředí vykazuje bohatší faunu a flóru, než je tomu v tomto regionu dnes (WoldeGabriel et al., 2009).

V Hadaru zase můžeme nalézt velké množství fosilií jak živočichů, tak homininů (konkrétně *A. afarensis* datované mezi 2,9 až 3,42 mya a nejznámějšího nálezu AL 288-1, známý jako Lucy). Probíhaly zde palynologické, geologické a stratigrafické výzkumy a izotopová analýza. Ty odhalují více otevřené prostředí jako louky, křovinaté plochy nebo otevřenější lesy, ale vždy s přístupem do více uzavřeného pralesního prostředí (Reed, 2008).

Lokalita Dikika zase odkrývá mnoho vodních živočichů, ryby, krokodýly a hrochy. Terestriální živočichy zastupuje suchozemská želva (*Geochelone*), nálezy fragmentů malých masožravců a impal. Tyto ostatky ukazují na otevřenější prostředí – louky nebo lesy v blízkosti vodních ploch (Alemseged et al., 2005).

### 3.1.2.2 Keňa

Výzkumy se týkají hlavně dvou lokalit v Keni, jsou to oblasti Allia Bay u východního břehu jezera Turkana a lokalita Kanapoi na břehu jihozápadním, jež byly domovem *A. anamensis* (datován kolem 3,9 až 4,2 mya). Zásadní roli zde hraje řeka Omo, hlavní tok v Etiopii, který ale tvoří hranice s Keňou, jenž přivádí vodu do jezera Turkana již více jak 5 milionů let (Schoeninger et al., 2003).

Z živočišné říše jsou v Allia Bay nejvíce zastoupeni sudokopytníci – žirafovití, turovití, gazely apod. Dále se našly fragmenty ukazující na výskyt hlodavců, chobotnatců, ale i primátů. Z toho vyplývá více mozaikovitá krajina s přítomností pralesa a otevřenějších lesů a na ně navazující křovinaté plochy, naproti tomu stojí analýza z Kanapoi, která ukazuje na suché lesní prostředí a křovinaté plochy (Coffing et. al, 1994).

### 3.1.2.3 Tanzánie

Dalším areálem, kde byly odkryty fosilie patřící *A. afarensis* k tomu společně s otisky chodidel v sopečném prachu, je Laetoli v Tanzánii. Stáří bylo stanoveno mezi 3,6 a 3,75 mya. Místo výzkumu bylo rozděleno na více částí, v nichž se našly fragmenty patřící k zajícovitým, primátům, žirafovitým, chobotnatcům, turovitým a dalším, jenž opět ukazují na mozaikovitost krajiny (Leakey a Hay, 1979).

### 3.1.3 Pleistocén

Období pleistocénu datujeme od 2,58 milionu let až do období 11,7 tisíc let před dneškem. Za této epochy se klima výrazně ochladilo a během celého období se střídají doby ledové a meziledové. Na konci pleistocénu dochází k vymírání megafauny (DeMenocal, 1995). Pleistocén je dobou, kdy se objevuje další gracilní forma *Australopithecus*

*africanus*, zástupci z robustních australopitéků (také označovaní jako parantropové) a v neposlední řadě zástupci rodu *Homo*, až po anatomicky moderního člověka.

*Australopithecus africanus* se vyskytoval hlavně v Jižní Africe a jeho stáří se odhaduje mezi 3 – 2,1 milionu let. V této době byla pro tento region typická větší vlhkost a přítomnost hustších křovisek, než je tomu dnes. Hlavní změna prostředí proběhla mezi 3-2 miliony let, kdy dochází k rozšiřování sušších míst a travnatých ploch (Conroy, 1997). Reed (1997) tvrdí, že australopitéci žili ve stabilní a statické ekologické nice, která zahrnovala lesy a křovinaté plochy a jakmile došlo kolem 2,8 až 2,5 mya (dále pak dochází ke změnám během 1,7 a 1 mya) ke změně prostředí k více otevřenému a suššímu přirozenému prostředí, tito homininé zmizeli z fosilního záznamu.

*Homo habilis* žil v mozaikovitě krajině v Tanzánii, Keni i Jižní Africe. *Homo ergaster (erectus)* je první známý hominin, který se objevuje mimo Afriku. Vyskytoval se v sezónnějším oblastech s mírnějším klimatem a celkově za dob vývoje rodu *Homo* se objevují savany a otevřenější plochy s křovinami a bez velkých stromů (Wood and Richmond, 2000)

### 3.1.3.1 Jižní Afrika

*A. africanus* byl nalezen v různých lokalitách Jižní Afriky. Jsou to lokality (od nejstaršího datovaného nálezu k nejmladšímu) Makapansgat (3-2,9 mya), Taung (2,6 mya) a Sterkfontein (2,6-2,4 mya). Jedná se o jeskynní komplexy, takže běžné geologické analýzy nejsou úplně možné. Proto rekonstrukce vychází opět z nalezených ostatků živočichů a pylů.

Paleoenvironmentální rekonstrukce v Makapansgatském údolí nám ukazuje, že kolem 3 milionů let před dneškem bylo tamní prostředí vlhčí s větší mírou srážek. Prosyčené úrodné alkalické půdy vypovídají o subtropickém pralesu a prostředí s hustými keři, spíše než o savaně nebo

louce. Z tisíce zvířecích pozůstatků patří až 92 % turovitým. Dále jsou hojně zastoupeni paviáni (Rayner et al., 1993). Prostředí v Makapasgatu zahrnuje lesy a křovinaté plochy v blízkosti pralesa s řekou. Říční systém podporoval také vznik travnatých míst (Reed, 1997).

Analýza fosilních pozůstatků živočichů ukazuje, že prostředí v Taungu bylo do jisté míry stejné jako dnes, tedy že převládalo sušší prostředí. Z živočišné říše jsou opět štědře zastoupeni paviáni. Malí savci jsou zastoupeni hlodavci, netopýry, hmyzožravci a jinými. Větší savce reprezentují turovití, masožravci i primáti (*Cercopithecinae*) (McKee, 1993).

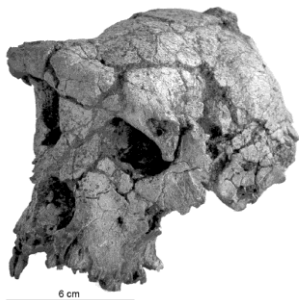
Sterkfonteinský jeskynní komplex vydal na 850 ostatků homininů a celé tisíce fosilií jiných živočichů. Ve vrstvě označené termínem member 4 byl nalezen *A. africanus* a ve vrstvě member 5 *H. habilis*. Díky různým nálezům v obou vrstvách můžeme dokázat, že došlo ke změně klimatu v průběhu let (McKee, 1991). Později je prostředí, ve kterém přežíval *A. africanus* ve Sterkfontein znázorněno jako uzavřené lesnaté a bohaté na křoviny, ale na druhou stranu více otevřené než v lokalitě Makapasgat. Ekologická nika je tak podobná té, ve které žil dřívější *A. afarensis*, i když trochu sušší (Reed, 1997).

### 3.2 Sahelanthropus tchadensis

Bylo odkryto celkem šest částí skeletu, jejichž stáří se odhaduje na 7 milionů let před dneškem. Skoro kompletní lebka (*cranium*), dva úlomky dolní čelisti (*mandibuly*) a tři izolované zuby, konkrétně dolní špičák, horní řezák a část třetí horní stoličky, reprezentující nejméně tři jedince rodu *Sahelanthropus* – holotyp TM 266 (Brunet et al., 2004).

Svémi proporcemi a váhou kolem 45 kilogramů se blíží k šimpanzům. Nemůžeme s jistotou říci, že by byl *Sahelanthropus*

schopný bipední chůze, protože nemáme dostatek fosilních důkazů, vzhledem k tomu, že nebyl nalezen žádný postkraniální materiál. Ale lebka vykazuje jisté charakteristické znaky pro dvojnohou chůzi (Brunet et al., 2002).



Vyznačuje se krátkou obličejovou částí s výrazným alveolárním prognatismem, obr. 5.

**Obr. 5:** Rekonstrukce crania TM 266 (Brunet et al., 2004)

Také objem mozkovny je poměrně malý (kolem 320-380 cm<sup>3</sup>), což se téměř shoduje s mozkovou kapacitou dnešních šimpanzů (cca 337-397 cm<sup>3</sup>). Zubní oblouk je ve tvaru písmene U s menšími moláry v porovnání s australopitéky, ale většími v porovnání se šimpanzi. Dále je pro *Sahalanthropa* typický velký a spojený supraorbitální val. K bipední chůzi odkazuje jen vpřed posunutý velký týlní otvor (*foramen magnum*) (Brunet et al., 2004). Podle raných interpretací posunutí velkého týlního otvoru souviselo s udržením rovnováhy hlavy během bipední chůze a s tím souvisí i vertikální držení trupu (Russo and Kirk, 2013).

TM 266 vykazuje zvláštní kombinaci primitivních a odvozených znaků, které nejsou shodné ani se šimpanzi ani s gorilami. *Sahalanthropus* je zatím nejbližší ke společnému předkovi oddělující větev šimpanzů a lidí (Brunet, 2010). K tomuto názoru se rozhodně nepřiklání Wolpoff (2006). Na základě morfologie zubů a lebky zařazuje *Sahelanthropa* jako lidoopa – příbuzného gorilám nebo šimpanzům.

Dle paleoenvironmentální a geologické rekonstrukce přežíval *Sahalanthropus* v mozaikovitě krajině zahrnující jezero, louky i lesy (Vignaud et al., 2002). Společně s Ardipitékem je tak další, který obýval i lesnatou krajinu. Brunet (2010) ve svém článku tvrdí, že *Sahelanthropus*

by mohl být bipední spolu s adaptací na lezení ve stromech, protože takovýto způsob lokomoce by byl neefektivnější v daném prostředí. Bohužel nelze toto tvrzení nijak dokázat, vzhledem k nedostatečným důkazům v podobě nalezených fosilií.

### 3.3 *Orrorin tugenensis*

V roce 2000 byl v Keni nalezen nový hominin, který je mnohem blíže svou velikostí a morfologií lidem, než mladší australopitéci nebo *Ardipithecus ramidus* (Pickford and Senut, 2001). Typový jedinec nese označení BAR 1000'00. Odkyv proběhl ve čtyřech lokalitách – Cheboit, Aragai, Kapsomin a Kapcheberek, které jsou součástí horské formace Lukeino v Tugenských horách (Sawada et al., 2002).

Celkově byly vyzdvihnuty tři proximální části kostí stehenních. Dále se našly dvě neúplné dolní čelisti, zuby, část kosti pažní a dva články prstů. Jedná se o nejstarší datované postkraniální části skeletu (Pickford et al., 2002). Na základě dentální a postkraniální morfologie lze *Orrorina* zařadit mezi homininy, protože moláry jsou menší než u Australopitéků a svojí velikostí jsou blíže spíše Ardipitékovi. Horní řezák i špičák vypadá jako u lidoopů, konkrétně jako u samice šimpanze. Zubní sklovina je velmi silná, obzvláště na stoličkách (Senut et al., 2001b).

Stehenní kost označená BAR 1002'00 se zachovala nejlépe, proto jsou veškeré interpretace týkající se dvojnohé chůze vztaženy k tomuto nálezu. Zmíněné úlomky femurů indikují odvozené charakteristiky pro bipední chůzi, stejně tak vykazují určité znaky nalezené u nebipedních primátů (Richmond a Jungers, 2013). Analýza proběhla na základě srovnání BAR 1002'00 a proximálních částí femurů *P. troglodydes*, *A. robustus a boisei*, *A. afarensis*, *H. erectus* a moderního člověka, obr. 6.





**Obr. 6:** Srovnání morfologie proximálních částí femurů: A – šimpanz, B – Orrorin, C, D – A. robustus, E – A. afarensis, F – A. boisei, G – H. erectus, H – moderní člověk – upraveno (Richmond a

Jungers, 2013)

Morfologie femuru ukazuje na znaky společné pro lidoopy i lidi. Tyto znaky jsou převážně plesiomorfního charakteru a vyskytují se napříč homininy, a lze je nalézt u australopitéků i moderního člověka. Tyto znaky zahrnují silně stlačený *femur* v antero-posteriorním směru (*platymerie stehenní kosti*) a pozici a směr linie pod malým chocholíkem (*trochanterem minor*).

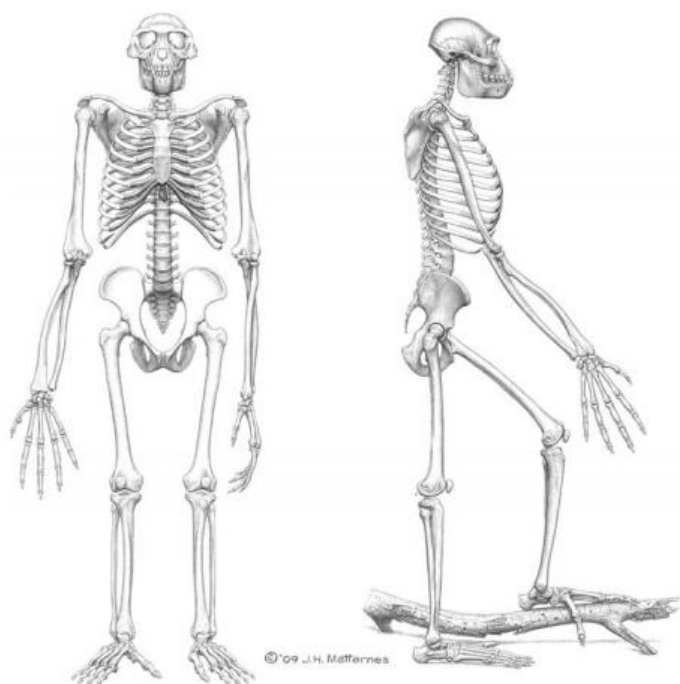
Právě od *platymerie stehenní kosti* se odvozuje zařazení k homininům. Vyhynulí lidoopi vykazují malou nebo vůbec žádnou zmíněnou charakteristiku femuru. Mediální výběžek malého chocholíku je plesiomorfním znakem objevující se jak u *Orrorina*, tak u opic Starého světa (Pickford et al., 2002).

V kontrastu se zmíněnými znaky existují apomorfní charakteristiky vyskytující se u australopitéků a lidí, jako je jáma velkého chocholíku (*fossa trochanterica*) pro úpon *musculus obturatorius externus*, protáhlý krček kosti stehenní, vpřed natočená kloubní hlavice a třetí trochanter, který vzniká z vystouplé gluteální linie. U lidí se třetí trochanter vyskytuje jen výjimečně. Uvedené charakteristiky značí dvě věci. Za prvé – *Orrorin* patří mezi homininy, za druhé – byl schopný dvojnohé chůze, případně dokázal tělo udržet ve vzpřímené pozici jako australopitéci. Jisté znaky se od australopitéků liší, takže by výsledná chůze mohla vypadat jinak. Tělo

humeru a morfologie nalezeného falangu zase ukazuje možné adaptace pro lezení na stromech (Pickford et al., 2002).

### 3. 4 *Ardipithecus ramidus*

Nález v Aramisu byl nejdříve popsán jako *Australopithecus ramidus* (White et al., 1994), ale morfologické odlišnosti se jen hromadily a to vedlo ke změně rodového jména (Gibbons, 2009). Typový jedinec nese označení ARA-VP-6/1 (pouze horní a dolní čelist). V letech 1992 až 1994 byly objeveny další ostatky – úlomky lebky, zuby, části hrudníku (žebra a oblouky obratlů), kost pažní i vřetení a většina předloktí, dvě proximální části stehenních kostí a kosti pánevního pletence – neúplná kostra jedince ARA-VP-6/500 (White et al., 1994; Lovejoy et al., 2009a; b; c; d), obr. 7.



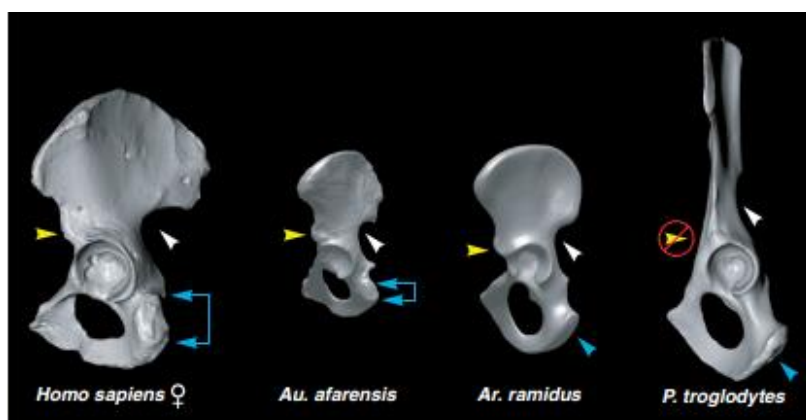
**Obr. 7:** Rekonstrukce skeletu ARA-VP-6/500 – upraveno (Lovejoy et al., 2009c)

Z lebky se zachovala klenba i spodina lebeční (*basicranium*), pravá část obličeje, levá strana *mandibuly*, *maxilla* a většina zubů (Suwa et al.,

2009). Z horní čelisti *A. ramidus* lze odvodit, že obličej byl krátký s nevýrazným prognatismem. Zuby se liší od šimpanzů svojí velikostí (megadoncie zadních zubů) a špičáky mají tlustší sklovinu.

Také se liší od australopitéků – horní a dolní špičáky jsou větší a třetí premolár a poslední molár jsou asymetričtější (White et al., 1994). K bipední chůzi na lebce odkazuje anteriorně posunutý *foramen magnum*. Na základě vyhodnocení nejmodernější mikro-CT metody sdílí znaky na bázi lební se *S. tchadensis* a australopitéky (Suwa et al., 2009)

Pro rekonstrukci lokomoce se nám dochovaly kosti pánevního pletence a kosti dolních a horních končetin. Pánev a femur ukazují na bipední chůzi, ale i na pohyb ve stromech. Kyčelní kost (*os ilium*) popisuje Lovejoy (2009d) jako mediolaterálně širokou a superiorně zkrácenou jako u goril, australopitéků nebo *Homo*. Přítomný je i přední dolní kyčelní trn (*spina iliaca anterior inferior*), který se vyskytuje u jiných homininů. Chůze byla jistější a méně kymácivá, protože rozšíření laterálním směrem, které je zde patrné, znamená relokaci hýžd'ových svalů. Dalším znakem na pánvi nasvědčující dvojnohé chůzi je velký sedací zářez (*incisura ischiadica major*), jenž je oproti šimpanzům hlubší, ale tupější ve srovnání s ostatními homininy, obr. 8.



**Obr. 8:** Srovnání pánevní kosti člověka, *A. afarensis*, *A. ramidus* a šimpanze, žlutá šipka ukazuje na přední dolní kyčelní trn, bílá šipka ukazuje na hluboký sedací zářez a modrá

míří na sedací hrbol – upraveno (Lovejoy et al., 2009d)

Dolní část pánve neprodělala větší morfologické změny a zůstává podobná lidopům. Z toho můžeme odvodit adaptaci pro lezení na stromech (dle úponů pro svaly).

Dále se uchovaly proximální části femuru, ale bohužel chybí kloubní hlavice, velký trochanter i krček (White et al., 2009b). Znaky na femuru ukazují, že čtyřhlavý stehenní sval (*m. quadriceps femoris*) a zadní svaly stehenní (*m. biceps femoris*, *m. semitendinosus* a *m. semimembranosus*) nezaujímají proporce typické pro člověka (Lovejoy et al., 2009d). Vzhledem k dobře zachovaným kostem nohy (články prstů, hlezenní kost, dvě kosti klínové a kosti nártní) mohl Lovejoy (2009a) a jeho tým spolehlivě rekonstruovat chodidlo *A. ramidus*. Nártní kůstky jsou podlouhlé jako u člověka, ale podle pozice střední kosti klínové a první nártní kůstky můžeme říci, že palec byl odtažený do prostoru jako u *P. troglodytes*. Je tedy zachována opozice a chápavost palce u dolní končetiny, což značí zachování adaptace pro efektivní pohyb na stromech. Při bipední chůzi palec spíše zajišťoval rovnováhu, nežli pohyb vpřed.

Horní končetina byla odkryta téměř úplně, kromě pár částí – kosti hráškové a některých článků prstů. Lovejoy a jeho tým (Lovejoy et al., 2009b) analýzou ruky vyvrací Richmondovu teorii (Richmond a Strait, 2000; Richmond et al., 2001), že se bipední jedinci vyvinuli z předka, který by využíval k lokomoci kotníkochodectví, protože je zde patrná absence mechanismů zabraňujících pohyblivosti kloubů ruky jako u dnešních šimpanzů a goril.

*A. ramidus* je zcela vhodným kandidátem pro analýzu způsobu lokomoce, na rozdíl od uvedeného *Sahelanthropa* nebo *Orrorina*, protože u zmíněných dvou nemáme dostatek důkazů v podobě uchovaných fosilií a o bipedii lze tedy jen polemizovat. Z uvedených znaků *A. ramidus* vyplývá, že byl schopný dvojnohé chůze, ale výsledná lokomoce se velmi

lišila od moderního člověka, vezme-li v potaz adaptaci na pohyb na stromech a odlehlý palec na noze. A vzhledem k paleoenvironmentální rekonstrukci prostředí, která jasně říká, že se pohyboval ve vlhkém pralesním prostředí, můžeme vyloučit teorii o vzniku bipedie, která zahrnuje prostředí savany jako determinant pro vznik chůze po dvou.

## 4 Gracilní australopitéci

### 4.1 Australopithecus anamensis

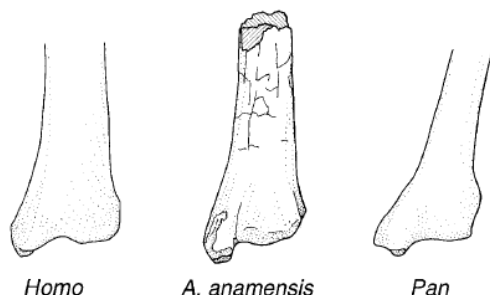
První nález kosterního materiálu pochází z roku 1965, kdy Bryan Patterson z Harvardovy univerzity odkryl distální část kosti pažní (*humerus*) v lokalitě Kanopoi v severní Keni, která byla zařazena pod rod *Homo*, ale další čtyři roky výzkumu přinesly objev nového hominina starého 4 miliony let. Holotyp nese označení KMN-KP 29281 (pouze *mandibula*). Během let bylo odkryto nespočet částí z lebky i postkraniálního skeletu. Kosterní materiál čítá několik dolních a horních čelistí, více než 50 izolovaných zubů, kosti spánkové, část kosti pažní a vřetenní (*radius*), kosti holenní (*tibie*), a z kostí ruky – kost hlavatá (*os capitatum*), reprezentující několik jedinců (Ward et al., 1999).

*A. anamensis* nese přechodné znaky mezi Ardipitékem a mladším *A. afarensis*, ale morfologicky je vzdálený od obou zmíněných v několika směrech. S *A. afarensis* sdílí stejnou megadoncii zadních zubů, i když moláry jsou o něco větší. Zuby mají celkově větší kořeny, také se liší špičáky, které jsou delší. Tvar zubního oblouku je spíše do písmene U, zatímco u *A. afarensis* do písmene V (Ward et al., 1999).

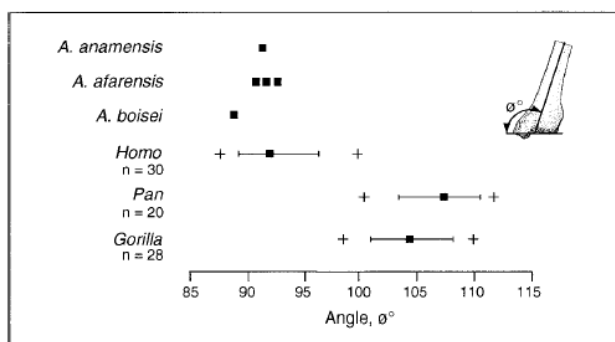
Postkraniálními znaky je *A. anamensis* velice podobný mladšímu *A. afarensis*. Velikost a morfologie *humeru*, *radia* a *tibie* je téměř shodná s nálezem z Hadaru. V porovnání se současným člověkem měl *A. anamensis* velmi dlouhé předloktí. Morfologie *tibie* nepopíratelně svědčí o bipedním pohybu, obr. 9.

Distální část kosti holenní je orientována vertikálně vzhledem ke kloubní ploše s hlezenní kostí, zatímco u šimpanzů je nakloněná doprava až o 20-30°. Holenní kost tedy svírá pravý úhel s kostí hlezenní a tím se přesouvá i poloha kolena, která je přímo nad chodidlem, což jasně

ukazuje na vzpřímené držení těla. Dalším znakem ukazujícím na



dvounohou chůzi je rozšířená metafýza *tibie*, proximálním i distálním směrem, což je znak objevující se napříč bipedními homininy (Ward et al., 1999).



**Obr. 9:** Pohled na zadní stranu distální části tibie. Srovnání Homo sapiens, A. anamensis a šimpanze. U hominů je tělo tibie ve vertikální poloze, vzhledem k hlezennímu kloubu, zatímco u

šimpanze je nakloněné, což nám odvozuje pozici talusu i kolena – upraveno dle (Ward et al., 1999)

I když tvrzení o bipední chůzi vychází pouze z analýzy holenní kosti, protože se nedochovaly další důležité části postkraniálního skeletu jako pánev nebo stehenní kost, zdá se být uvedená analýza o něco přesvědčivější než tomu je například u *Orrorina*, kde tvrzení o bipední chůzi vychází z rozboru femuru. Z paleoenvironmentální rekonstrukce víme, že se *A. anamensis* vyskytoval v suchém lesním prostředí, v blízkosti křovinatých ploch. Opět se nám potvrzuje, že ke vzniku dvounohé chůze nebylo zapotřebí prostředí savany.

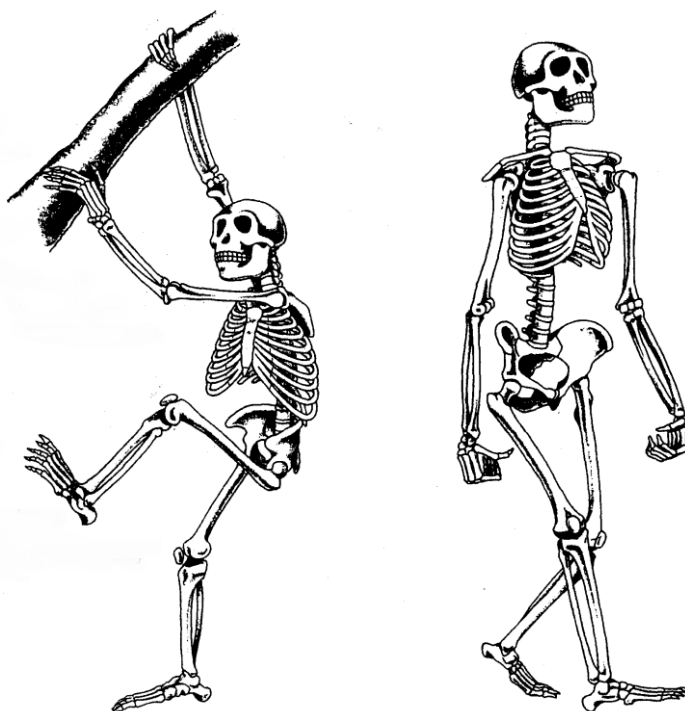
## 4.2 Australopithecus afarensis

*Australopithecus afarensis* (holotyp LH4) je možná jeden z nejznámějších předků a to díky nálezu Lucy (AL 288-1), jež zůstala po dlouhou dobu od objevu jedním z nejkompletnějších kosterních zbytků našich předků. V roce 1973 došlo k prvnímu objevu v Hadaru. Jednalo se

o fragmenty pravého a levého proximálního *femuru*, proximální části pravé *tibie* a distální části kosti stehenní. Blízkost, ve které se úlomky našly, naznačuje, stejně jako jejich velikost a morfologie, že patří stejnému jedinci. Stáří bylo určeno na 4 až 3 miliony let před dneškem (Johanson a Taieb, 1976). Do dnešního dne máme na 400 vzorků patřící více než tuctu jedinců taxonomicky zařazených jako *A. afarensis*. Proto mohly být učiněny rekonstrukce lebky, celého těla i lokomoce (Kimbel a Delezene, 2009).

Obličej se vyznačuje silným alveolárním prognatismem, patro úst je mělké a zubní arkáda je podlouhlá, úzká a proti *A. anamensis* spíše do tvaru písmene V. Opět je zde přítomna, pro australopitéky typická megadoncie zadních zubů, zatímco špičáky se více redukují a zmenšují, zubní sklovina je tlustší. Postkraniální skelet vykazuje směsici primitivních a moderních znaků, ze kterých můžeme

odvodit, že *A. afarensis* byl pokročile bipední s možnou adaptací pro lezení na stromech, obr. 10 (Conroy, 1997).



**Obr. 10:** Zobrazení *A. afarensis* při chůzi a při šplhání – upraveno (Conroy, 1997).



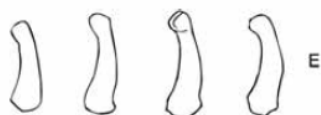
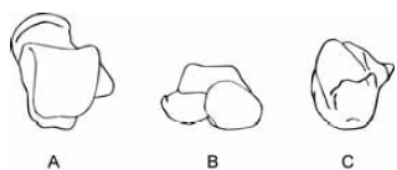
Pro interpretaci způsobu lokomoce se zachovaly všechny důležité části jako pánev, stehenní kost, kosti nohy nebo dokonce obratle páteře, které naznačují esovitě prohnutí páteře. Přesto zde byla hypotéza, která vykreslila *A. afarensis* jako kontíkochodce (Sarmiento, 1987, 1994, 1998). Tato hypotéza upozorňuje na společné morfologické podobnosti ruky a chodila s gorilami. S gorilami sdílí stejně dlouhé prsty a palce u nohou, které jsou typické i mezi ostatními lidoopy. Také je stejná morfologie plochy kosti trojhranné (*os triquetrum*) pro přilehnutí kosti hákovité (*os hamatum*) na ruce, naštěstí tuto teorii vyvrací mnoho znaků ukazujících na bipedii, na ostatních částech skeletu (Ward, 2002). Druhá teorie je nejvíce přijímána a také nejvíce zpracována. A tato teorie tvrdí, že *Australopithecus afarensis* byl primárně terestriálně bipední, ale ve svém lokomočním repertoáru měl i lezení po stromech. Třetí také podporována říká, že se *A. afarensis* stal bipední v průběhu let. Bipédie byla produktem procesu, během kterého postupně zredukoval stromovou kompetenci a přidal vzpřímený pohyb. Tento odklon od arboreální lokomoce by znamenal, že pohyb ve větvích nebyl selekčně výhodný (Ward, 2002).

Vzhledem k množství nálezů můžeme rekonstrukci bipédie vztáhnout k lebce. V 40. letech W. E. Le Gros Clark zavádí „týlní index“ (*nuchal area height index*), aby vyjádřil do jaké míry se krční svaly rozšiřují v superiorním směru. Index uvádí velikost týlní oblasti z celkové výšky lebky v procentech. U afrických lidoopů tvoří výška nuchální (týlní) oblasti až 50 % z celkové výšky lebky, zatímco u australopiték je to průměrně 10 %, v rozmezí -3 % až 14 %, což je blízko k modernímu člověku – průměr -2 % (Kimbel a Rak, 2010). *Foramen magnum* a s ním i kondyly kosti týlní (*condyli occipitales*) jsou posunuty vpřed. Dalším odvozeným znakem sdíleným s lidmi je zkrácení vnější délky spodiny lebeční. Z těchto charakteristik vyplývá, že *A. afarensis* již využíval k pohybu pouze dolní končetiny (Kimbel a Rak, 2010).

Morfologie pánve a dolních končetin vykazuje smíšené primitivní a moderní znaky a ty jsou interpretovány jako přechodová forma v evoluci homininů. Nejvíce se o způsobu lokomoce dozvíme z nálezů AL 288-1 („Lucy“). Femur vypadal stejně jako u jiných zástupců *A. afarensis*. Vyznačuje se malou kloubní hlavicí a dlouhým krčkem. Kost křížová (*os sacrum*) je široká a rotovaná vzad. Kost kyčelní je krátká a široká (Cartmill a Smith, 2009). Z rozboru pánve a úponů pro gluteální svaly, kdy dochází k jejich relokaci, vyplývá, že se výsledná chůze lišila od té naší. Nejenže měla Lucy problém s udržením pozice boků a kolen, také je velmi pravděpodobné, že pohyb pánve a dolních končetin byl celkově odlišný a výsledná dvounohá chůze byla hodně kolébová a energeticky náročnější, než u rodu *Homo* (Berge, 1994).

#### 4.2.1 Noha *A. afarensis* a otisky v Laetoli

Chodidlo si opět ponechává jisté primitivní znaky jako flexibilní střed nohy. Naproti tomu zase stojí skoro lidská morfologie kotníku. Jedním z moderních znaků je hlezenní kloub, který vypadá téměř lidsky, dalším prvkem je schopnost dorziflexe u palců nohy a kost patní (*calcaneus*) má typický předozadně protáhlý tvar. Jasně primitivní je tvar a velikost falangů, které jsou protáhlé a zakřivené a tyto charakteristiky odkazují ke stromové lokomoci, obr. 11 (Août and Aerts, 2008).



**Obr. 11:** Kosti nohy *Australopithecus afarensis* a), b) talus – dorzální a anteriorní pohled, c) calcaneus, d) metatarsy a falangy – dorzální pohled, e) proximální falangy, laterální pohled – upraveno (Août a Aerts, 2008).

Již několikrát byly v této práci zmíněny otisky chodidel z lokality Laetoli v Tanzánii. Jelikož jsou nepopiratelným důkazem bipední chůze, budeme se jim tedy v této podkapitole věnovat podrobněji. První stopy byly objeveny na jihu řeky Garousi, v areálu o rozměru 490 m<sup>2</sup>. Odkryty byly v důsledku eroze půdy a částečné exkavace (Leakey a Hay, 1979).

*A. afarensis* je s největší pravděpodobností původcem stop, protože jak víme, byly v Laetoli nalezeny i fosilní pozůstatky. Z otisků vyplývá, že měl klenutou nohu a palec směřoval dopředu (což se poté potvrdilo rekonstrukcí chodidla). Ale například Tuttle (1990) tvrdí, že podobnost s otisky moderního člověka je tak vysoká, že je přisuzuje nějakému mladšímu zástupci z řad australopitéků nebo dokonce ranému Homo. Clarke a Tobias (1995) zase porovnávají otisky s nálezem „*Little foot*“ Stw 573 a říkají, že by je tedy mohl v popelu zanechat *A. africanus*. Kromě diskuzí zabývajících se původem otisků se také hojně řeší typ bipední chůze, který z nich vyplývá, což přivedlo Ch. Berge (2006) k experimentální studii, ve které porovnává otisky z Laetoli s 62 otisky moderního člověka a 5 otisky zachycenými při bipední chůzi šimpanze. Otisky z Laetoli mají stejný tvar, ale liší se svou velikostí, tab 1.

**Tabulka 1:** Míry otisků zanechaných v Laetoli v cm (upraveno – White, 1980)

	Noha hominina 1(cm)	Noha hominina 2 (cm)
Délka otisku	21,5	18,5
Šířka otisku	10	8,8
Délka kroku	47,2	28,7
Rekonstruovaná velikost těla	134-156	115-134

Průměrná lidská noha má úzký otisk s výrazným zúžením ve středu nohy, s palcem blízko druhého prstu a ostatní prsty jsou kratší než palec. Centra tlaku jsou orientována na ostatní prsty. Otisky z Laetoli jsou oproti lidským dost široké, bez zúžení ve středu nohy. Ukazovák je od palce

odtažený a ostatní prsty jsou delší než palec. Váha těla spočívala spíše na patě a během pohybu se tlak přenesl na vnější okraj nohy. Naproti tomu je noha šimpanze velice rozšířená v oblasti palce a zužuje se směrem k patě. Pokud šimpanz použije k pohybu pouze dolní končetiny, tak má zatnuté prsty, často ohnuté pod chodidlo. Maximální tlak je vyvíjen na patu a laterální stranu chodidla. Nejvýraznější otisk zanechává zadní část nohy. Otisky z Laetoli jsou ve srovnání se šimpanzími užší v oblasti prstů a tlak je spíše vyvíjen na střed nohy a okrajovou část prstů. Homininové z Laetoli se opírali o celou plochu chodidla při pohybu po zemi (oproti tomu šimpanzi měli prsty stočené pod chodidlem), jejich prsty byly taktéž protažené. Hluboký otisk palce dokazuje, že váha těla byla nesena na prstech nohy, spíše než na patě. Z těchto výsledků vyplývá, že otisky nezanechali šimpanzi, jak tvrdil Clarke (1999), ale také ještě nepatřily nikomu z rodu *Homo*. Příčinou malé rychlosti a vzdálenosti mezi stopami byla nejspíše snaha nespadnout v náročném terénu a tím se váha více přenesla na patu. I když jsou zde patrné jisté primitivní znaky, není pochyb, že australopitéci byli schopní bipední chůze a, že je obě nohy donesly do vzdálených míst (Berge et al., 2006).

Lucy a její příbuzní se již zaručeně pohybovali bipedně. I když si biomechaniku kroku nesmíme představovat jako tu dnešní, moderní. Chůze byla nejistější a kolébavější, ale i tak bylo možné ujít veliké vzdálenosti. Rekonstrukce prostředí nám říká, že *Australopithecus afarensis* žil v mozaikovitém prostředí s přítomností otevřenějších ploch a křovisek, vždy poblíž uzavřeného pralesního prostředí. Některé znaky jsou jistě primitivnější povahy a odkazují k pohybu na stromech (jako například morfologie lopatky – *scapuly* (Green a Alemseged, 2012)). S jistotou můžeme vyloučit první zmíněnou hypotézu, o tom, že by *A. afarensis* byl kvadrupední, tedy že se pohyboval jako gorila kotníkochoďcem, vzhledem k důkazům odkazujícím k bipedii. Zbývající dvě hypotézy lze brát v potaz. *A. afarensis* byl pod určitým selekčním

tlakem, který ho „donutil“ stát se dvojnožcem. Ztráta chápavého palce spíše naznačuje, že se stal plně bipedním během let a postupně redukoval arboreální lokomoci, která by byla výhodná v pralesním prostředí. Ale právě redukce stromolezectví naznačuje, že tento způsob lokomoce nebyl tak důležitý pro rozmnožování a přežití. Z toho lze usoudit, že se mohl volněji a rychleji pohybovat v otevřeném prostředí. Přesto nemůžeme tvrdit, že by otevřenější plochy byly determinantem pro vznik bipední chůze, spíše se díky nim postupně zdokonalovala. Jak jsme si ukázali v předchozích kapitolách, tak bipední jedinci existovali již dříve a vždy v zalesněném prostředí.

### 4.3 Australopithecus africanus

V roce 1924 byl svou žačkou zavolán profesor Raymond Dart k nálezům fosilie primáta z čeledi kočkodanovitých, tato fosilie byla ukrytá pod vrstvou vápence. Jak pokračovala exkavace, nálezy z řad úzkonosých opic se hromadily. Ale ten nejcennější fosilní materiál teprve čekal na vyzvednutí. Po začištění části vápence prof. Dart nachází část *mandibuly*, poté i celou obličejovou část, která nepatří ani úzkonosým, ani gorile a působí více lidsky (Dart, 1925). Takto došlo k objevu typového jedince *A. africanus* Taung 1, označovaného jako „Taungské dítě“. Dart pracoval ve dne v noci a za šest týdnů stihl popsat lebku a poslat článek do časopisu Nature, chytil se příležitosti a popsal Taungské dítě jako chybějící článek mezi lidoopy a lidmi (Cartmill a Smith, 2009).

Datování nálezů *A. africanus*, jak už bylo řečeno, je složitější než u ostatních předchůdců, a to díky jeskynnímu komplexu, kde se většina kosterního materiálu dostala na světlo světa. Lebka byla popsána jako úzká, dlouhá a dolichokranní bez výrazného supraorbitálního valu. Očnice jsou zakulacené a ne čtvercovité jako u lidoopů. Obličejový prognatismus je nepatrný (patro úst je umístěno více pod obličejem).

Celková dentice a mandíbula již mají lidský vzhled a zubní arkáda je parabolická. Špičáky jsou menší a premoláry a moláry jsou opět velké s výraznými hrbolky, přední zuby jsou s výjimkou centrálních řezáků menší (Conroy, 1997).

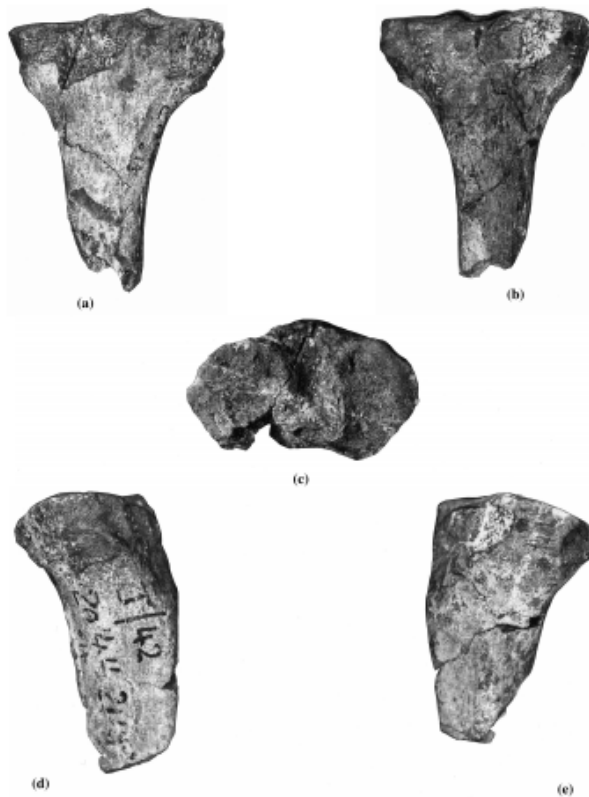
Lebka Stw 505 je nejkompletnějším nálezem od Broomova objevu Sts 5. Do roku 1966 bylo odkryto na 600 pozůstatků homininů z vrstvy 4 z lokality Sterkfontein, mezi nimi byl i zmiňovaný Stw 505 a s ním i 20 izolovaných zubů a další úlomky lebky. Lebka je obdařena řadou znaků, kombinací plesiomorfních rysů, které sdílí s *A. afarensis* a řadou odvozených charakteristik, jenž sdílí s *A. robustus*, *A. boisei* nebo časnými *Homo*. Důležité ale je, že spodina lebeční je velice podobná ranému *Homo* a vpřed posunutý *foramen magnum* svědčí o habituální bipední chůzi (Lockwood a Tobias, 1999).

Ch. Berge a D. Gourelas (2010) za pomoci počítačové tomografie (CT) a 3D modelovacích technik rekonstruovali pánev *A. africanus*, konkrétně jedince Sts 14. Hřeben kosti kyčelní má malé esovité zakřivení, celkově je pánev široká s proporčně menší sakrální rovinou kyčle v porovnání s lidmi. Iliosakrální úhel je u Sts 14 – 128,7°, zatímco u moderního člověka se jedná o úhel 104,6° a u šimpanzů se rovná 137,9°. Dorzální zakončení kyčelního hřebene se vertikálně nenapojuje na symfýzu kosti stydké jako u lidí. Kost křížová je o trochu více posteriorně nakloněná než u lidí, naproti tomu je *os sacrum* široké a rotované vzad. *Ilium* má hluboký sedací zářez. Pánev vykazuje stejnou směs primitivních a moderních znaků jako *A. afarensis*. Chůze tak ještě nebyla dokonalá (Berge a Gourelas, 2010).

Dalším ukazatelem bipedie jsou nálezy Stw 514a Stw 514b, jsou v tomto pořadí, proximální a distální konec pravé kosti holenní, obr. 12. Morfologie *tibie* má více primitivních, lidoopích znaků než *tibie A. afarensis*. Proximální spojení pro kolenní kloub u holenní kosti vypadá

více nestabilní a více pohyblivé než u člověka. Dále se nabízí schopnost

velké rotace kosti jako u vyhynulých afrických lidoopů. Přesto je tělo kosti ve vertikální poloze vůči kloubu a to svědčí o používání dvou končetin k pohybu po zemi (Berger a Tobias, 1996).



pohled – upraveno (Berger a Tobias, 1996).

**Obr. 12:** Stw 514a proximální část tibie, a) posteriorní pohled b) anteriorní pohled c) superiorní pohled d) laterální pohled e) mediální

Jediným úplně moderním znakem na skeletu *A. africanus* je anteriorně posunutý velký týlní otvor. Prvky na postkranální části skeletu jsou hodně smíšené, a více převládají primitivnější znaky. Výsledky analýzy pánve i holenní kosti naznačují, že *A. afarensis* byl více „lidský“. Tudíž zde vzniká otázka, jestli je *A. africanus* v přímě linii s *A. afarensis*, jak to naznačuje White a kolektiv (1983). *A. africanus* žil ve více zalesněném prostředí než *A. afarensis*. Obýval uzavřenější prostředí s lesy a hustými křovinami. Je tedy možné, že primitivnější znaky na skeletu jsou jen potřebnou adaptací pro pohyb v neprostupném prostředí Jižní Afriky.

## 5 Mladší zástupci rodu Homo

V šedesátých letech byla v Olduvajské rokli v Tanzánii odkryta fosilie hominina, která svou morfologií nezapadala mezi již známé australopitéky. Louis a Mary Leakeyovi se proto rozhodli přiřadit ji k rodu *Homo* a rozhodli se pro obsáhlejší popsání charakteristik, jež by měly reprezentovat daný rod. Do té doby byla jediným znakem velikost mozkovny v rozmezí od 700 do 800 kubických centimetrů. Nejstarším zástupcem raných forem rodu *Homo* je *H. habilis*, jedinec z Hadaru, jehož stáří se odhaduje na 2,3 milionu let před dneškem (Leakey et al., 1964), ale recentní objev mandibuly z Ledi-Geraru z Etiopie posouvá hranici až na 2,8 milionu let před dneškem (Villmoare et al., 2015). Mezi rané formy rodu *Homo* řadíme také *H. rudolfensis*, ale pro naši práci plně postačí *H. habilis a ergaster*.

Mezi uvedené znaky určující příslušnost k rodu *Homo* patří tělesná adaptace na vzpřímený postoj a bipední chůzi, palec ruky je dobře vyvinutý a v plné opozici od ostatních prstů, schopný precizního úchopu, velikost mozkovny je variabilní, ale dosahuje vyšší kapacity než u australopitéků – u nejranějších forem *Homo* více než 600 cc, u moderního člověka až 1600 cc (Leakey et al., 1964), ale nedávná rekonstrukce OH7 uvádí kapacitu mozkovny od 729 do 824 kubických centimetrů (Spoor et al., 2015). Kromě tělesných znaků se rod *Homo* vyznačuje také schopností vyrábět kamenné nástroje a využíváním jazyka k dorozumívání (Leakey et al., 1964).

### 5.1 Homo habilis

Holotypem se stal OH 7, starý 1,75 milionu let, jenž reprezentuje *H. habilis* dolní, neúplnou čelistí, dvěma temenními kostmi a kostrou ruky. Další jedinci (paratypy) nám poslouží k rekonstrukci bipední chůze, a to hlavně lebka KNM-ER 1813, stehenní kosti KNM-ER 1472 a 1481, kostra



ruky zmíněného OH 7 a kostra nohy OH 8 (Leakey, 1973; Susman a Stern, 1982; Harcourt-Smith a Aiello, 2004; Benazzi et al., 2014).

Lebka *H. habilis* odhaluje jako první z pleistocénních nálezů přítomnost Brocova centra (oblast mozkové kůry obsahující motorické centrum řeči). Obecně *mandibula* a *maxilla* jsou menší než u australopitéků a svou velikostí se nachází v rozmezí mezi *H. erectus* a *H. sapiens*. Obličej je již poměrně zploštělý bez výrazného vystupování dopředu (Conroy, 1997). Morfologie a délka distálních falangů ruky OH 7 vypadá jako u moderního člověka, až větší průměr ve středu distálního článku prstu a mediální falangy jsou robustnější a zakřivenější jako u lidoopů (Susman a Stern, 1982). Kostra nohy OH 8 byla nalezena nedaleko OH 7 a mohlo by se jednat o stejného jedince. Dle metatarsů a článků prstů na noze, které jsou kratší než u lidoopů a uspořádání druhého až pátého prstu vedle sebe jako u moderních lidí, se *H. habilis* jasně pohyboval plně bipedně. Naproti tomu stojí tvrzení, že si noha uchovala adaptaci na arboreální lokomoci, kdy si noha ještě uchovává pohyblivý talonavikulární kloub (spojení kosti hlezenní s kostí loďkovitou) a palec na noze v opozici (Harcourt-Smith a Aiello, 2004). Oproti *A. afarensis*, jehož noha byla dle analýz plochá, *H. habilis* má již stoprocentně vyvinutý dvojitý oblouk chodidla (Harcourt-Smith a Aiello, 2004). S dolní končetinou také souvisí nález pravého a levého femuru (ten je lépe zachovalý) KNM-ER 1472 a 1481. Pro tento levý femur (KNM-ER 1481) je typické štíhlé tělo kosti a relativně velká hlavice. Kloubní hlavice je velká a robustní cylindrický krček svírá s tělem tupější úhel než u *A. afarensis*. Také je zde patrný úpon pro *m. gluteus maximus*. Celkově vykazuje charakteristiky jako femur moderního člověka (Leakey, 1973).

Díky ochlazování za celou epochu pleistocénu se více a více rozšiřovalo otevřenější prostředí. Jak je patrné z popsané morfologie, *H. habilis* již nemá výraznější adaptace pro stromolezectví, pouze podle úponu pro *m. tibialis* u OH 8 lze říci, že šplhal jen občasně. Podle

charakteristik femuru a kostí nohy byl raný zástupce Homo plně bipední a chůzi už si můžeme představit jistější jako u moderního člověka. Zajímavý je, ale humero-femorální index, který je nezvykle vysoký – 95 %, zatímco u „Lucy“ byl index 85 % a u moderního člověka je 75 % (Richmond et al., 2002)

## 5.2 Homo ergaster

*Homo ergaster* je celkem problematický taxon. Je *Homo ergaster* jiný druh než *Homo erectus*? V této práci budeme pracovat s tím, že *Homo ergaster* je africkou variantou *Homo erectus* a je zdrojem asijské populace (Wood a Richmond, 2000). V práci se zabýváme pouze africkými zástupci, hlavně kvůli kapitolám o prostředí, které se věnují pouze Africe, poněvadž popsat nálezy i prostředí ve světovém měřítku nám nedovoluje povolený rozsah práce. Kromě moderních znaků na skeletu je s *H. ergaster* spojovaná kamenná industrie a používání ohně (Balter, 2007). Holotyp *H. ergaster* KNM-ER 922 je spodní čelist popsána Grovesem a Mazákem (1975).

Materiál s největší vypovídající informační hodnotou byl objeven v Tanzanii, v Olduvajské rokli. Datuje se 1,2 milionu let před dneškem a nese označení OH 9. Nález obsahuje části lebky, bohužel chybí celá obličejová část. Na základě analýzy jiných zástupců můžeme říct, že velikost mozkovny vzrostla na 900 cm<sup>3</sup>. Obličej je nevýrazný a zkrácený s méně robustními čelistmi a dále pokračuje redukce velikosti zubů. Končetiny jsou proporcemi stejné jako u anatomicky moderního člověka. Humero-femorální index je 72 % a proporce dolní končetiny je stejná jako u moderních subtropických populací (Wood a Richmond, 2000).

Postkraniální charakteristiky jsou nejvíce vztahovány k nejznámějšímu nálezu z řady *H. ergaster* s přezdívkou „Nariokotomský chlapec“ s katalogovým označením KNM-WT 15000. Velikost těla se

odhaduje kolem 185 cm a vážit mohl až 70 kg. Tvar hrudníku se oproti australopitékům také změnil, s rostoucí kapacitou plic získal tvar soudku a s žebry se také našlo 12 hrudních obratlů a 5 lumbálních obratlů, páteř měla esovitě prohnutí typické pro moderní *H. sapiens*. Horní končetiny nejsou zakřivené, dlouhé nebo robustní jako u australopitéků (Wood a Richmond, 2000). Páneve je poměrně úzká u KNM-WT 15000, ale pánev samice z Gony je příčně široká a jako jediná si zachovala kompletní stydkou kost (Simpson et al., 2008).

*Homo ergaster*, potažmo *erectus* žil v různých oblastech severní i východní Afriky, na Blízkém Východě, v Asii – Číně i Jávě. Klima bylo sezónnější a mírnější, také se vyskytoval v travnatých oblastech a savanách. Během let došlo k opuštění Afriky a k tomu byla zapotřebí bipední chůze, která byla jistá, vytrvalá, a méně energeticky náročná. Již vypadala jako u anatomicky moderního člověka a kostra vykazovala jen minimum archaických znaků. Proto se v další části již přesuneme k anatomicky modernímu člověku a vynecháme archaičtější formy *Homo* – *hiedelbergensis* či *antecessor*.

## 6 Anatomicky moderní člověk

Anatomicky moderní člověk se objevuje před 190 tisíci lety v Africe. Kromě Afriky začíná dobývat celý svět. V Evropě se dělí o území s *Homo neanderthalensis* a stává se vítězem v konkurenčním boji. I když je „strom života“ naší evoluce do jisté míry zlomkovitý a neúplný a jistě plno objevů ještě čeká na své odhalení, i tak můžeme s jistotou rekonstruovat způsob lokomoce celé čeledi *Hominidae*.

Jak jsme si ukázali v předchozích kapitolách, dochází k přestavbě těla od lebky až ke změně struktury chodidla. Lebka člověka během hominizačního procesu změnila tvar a velikost. Přes velikost mozkovny, zkrácení obličejové části, změny tvaru dentice a k celkovému zmenšení zubů. S bipedií tak spojujeme vpřed posunutý týlní otvor a také orientaci *planum nuchale*, které je oproti primátům v horizontálnější pozici, protože není potřeba silných krčních svalů, aby udržely hlavu ve vzpřímené pozici (Aeillo a Dean, 2002).

K proměně dochází i u hrudníku a páteře. Hrudník má soudkovitý tvar, zatímco u primátů má tvar obrácené nálevky, protože část pánve např. u šimpanze expanduje směrem nahoru (Aeillo a Dean, 2002). U člověka je také typické esovité prohnutí páteře, které se objevuje již u *A. afarensis*.

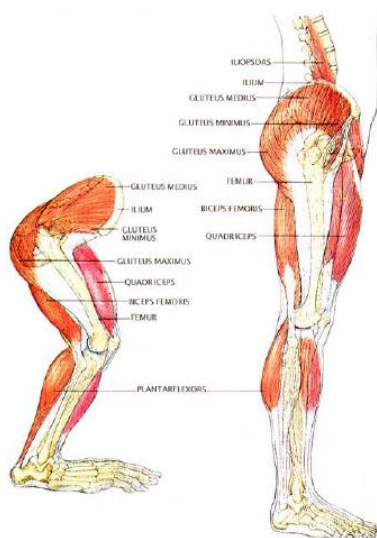
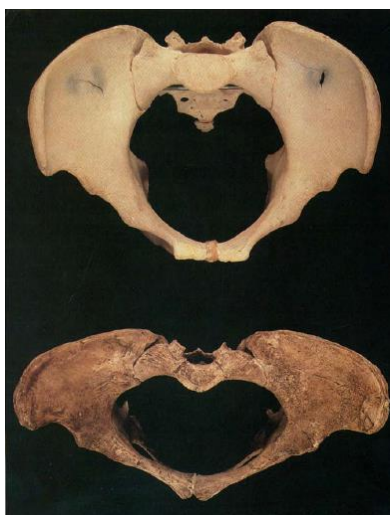
Další proměnou prošla horní končetina s rukou. Došlo k postupnému zkrácení kosti pažní a předloktí. Humero-femorální index je u anatomicky moderního člověka 72 %, zatímco u „Lucy“ činil 85 % a dokonce u *H. habilis* až 95 %. Na ruce došlo ke zkrácení falangů a prodloužení palce, díky tomu je ruka schopna precizního gripu.

Největší a nesložitější změnou prošla pánev, kde se mění celková šířka pánve, kost kyčelní je také široká a krátká, její hřebeny při pohledu shora vytvářejí konvexní oblouk, jáma kosti kyčelní je hluboká, jak jsme

mohli vidět při srovnání pánve *A. ramidus* s *A. afarensis* a šimpanzem učenlivým. Taktéž dochází k relokaci hýžďových svalů, které jsou u člověka umístěny vodorovně a jsou poměrně krátké, malou změnu v přestavbě svalů jsme mohli vidět již u *A. afarensis*. Malý a střední gluteální sval zajišťuje stabilitu během dvounohé chůze a nedovolí, aby během chůze došlo ke kymácení ze strany na stranu (Dylevský et. al, 2000).

Abychom byli schopni efektivního pohybu po dvou, muselo dojít k výraznému prodloužení a celkovému napřímení dolní končetiny. Kloubní hlavice stehenní kosti je oproti lidoopům zvětšená. Krčec je delší a kost je celkově zesílená robustnější. Kolenní kloub je schopný plné extenze s „uzamknutím“ kolena, díky tomu může efektivněji nést celou váhu těla (Čihák, 2011). Proměnou prošlo i chodidlo. Z relativně plochého, širokého chodila, se vyvinulo chodidlo s klenbou a je zúžené ve středu nohy. Palec je u lidoopů v opozici a má chápavou funkci, zatímco u moderního člověka je v rovině s ostatními prsty. Chodidlo je celkově rigidní a pevné,

zatímco u lidoopů je hodně flexibilní.



**Obr. 13:** Srovnání pánve Lucy a AMČ **Obr. 14:** Srovnání úponů svalů šimpanze a AHČ – oba obr. (Lovejoy, 1988)

## 7 Diskuze a závěr

Pro analýzu způsobu bipední chůze jsou v práci uvedeni zástupci čeledi *Hominidae* a jejich tělesná morfologie. Zahrnujeme lokomoční repertoár nám nejbližší příbuzných primátů, nejranější nálezy homininů jako *Sahelanthropus tchadensis*, *Orrorin tugenensis*, *Ardipithecus ramidus* a gracilních australopitéků přes vývoj rodu *Homo*.

Za prvního bipedního hominina můžeme označit Ardipitéka, protože máme dostatek fosilního materiálu k rekonstrukci dvojnohé chůze (se stromovou adaptací). Je patrné, že tento způsob pohybu byl zcela odlišný od dnešní moderní chůze. Z morfologie ruky vyplývá, že se rozhodně nepohyboval pomocí kotníkochodectví jako šimpanzi nebo gorily a tím vyvrací Richmondovu teorii, že by se bipední chůze vyvinula právě z kotníkochodectví. Charakteristiky nohy jako odlehlý a chápavý palec působí jistě archaickým dojmem. Palec se zapojoval do bipední chůze pouze jako opora bez účelu propulze. Jiné znaky na ruce a na noze nám říkají, že se Ardipiték pohyboval často ve stromech.

Mohl se pohybovat spíše stromovou kvadrupedií, protože žil v hustě zalesněném prostředí s menšími travnatými plochami a známkami pravého pralesa. Tím pádem převažovalo neprostupné prostředí, ve kterém by tento typ lokomoce byl velice výhodný a efektivní. Toto nám také říká, že ke vzniku bipedie nebylo zapotřebí velkých otevřených ploch a savan, jak píše Potts (1998). Díky ochlazení klimatu se měla zhoršit dostupnost potravy a měl by se zvýšit konkurenční boj. A aby měli první homininé přehled o hrozícím nebezpečí museli se napřímit přes vysoké traviny. Rekonstrukcí prostředí a lokomoce Ardipitéka bychom mohli tuto teorii vyloučit.

Dalšími bipedními jedinci jsou všichni zástupci gracilních australopitéků. *A. anamensis* nese přechodné znaky mezi Ardipitékem a

*A. afarensis*. Způsob lokomoce byl rekonstruován hlavně z nálezů holenní kosti. Z paleoenvironmentální rekonstrukce vyplývá, že se během života pohyboval v suchém zalesněném prostředí v blízkosti křovinatých ploch. Vzhledem k nedostatku fosilního materiálu nemůže říci, jestli se na kostře objevují nějaké znaky pro arboreální lokomoci, avšak v tomto prostředí by byla takováto adaptace výhodná.

Zástupci *A. afarensis* jsou již plně bipední. K tomuto závěru nás dovedla celková rekonstrukce jak pánve, stehenní kosti, tak chodidla a otisků v Laetoli. Ačkoliv nebyla chůze ještě plně dokonalá a energeticky výhodná je jisté, že *A. afarensis* mohl tímto způsobem urazit i mnoho kilometrů. Ztráta chápavého palce a ostatní znaky ukazují, že se stal dvounožcem během let. I když se pohyboval v lesnatém prostředí, tak arboreální adaptace přestává být užitečná. U *A. africanus* je plně moderním znakem jen vpřed posunutý velký týlní otvor, ostatní charakteristiky na skeletu jsou smíšené a více primitivnější, ale to neznamená, že by nebyl schopný plně chodit po dvou.

U raných forem *Homo* se archaičtější znaky jako u australopitéků již nevyskytují. Nemáme žádné důkazy o lezení ve stromech, pouze noha OH8 ukazuje jen na občasné šplhání.

Jak název práce napovídá, měli bychom se zamyslet nad tím, jestli lze říci, že bylo více typů bipedního pohybu. Informace uvedené výše nám napovídají, že bychom mohli rozdělit bipedii u různých jedinců podle využívání stromové lokomoce, nebo podle efektivity pohybu. U Ardipitéka se jednalo o nejistou, kolébovou chůzi na zemi a o efektivní využívání pralesního prostředí pomocí stromové adaptace. U Lucy lze říct, že chůze již byla jistější, ale pomalá a stále kymácivá, ne nepodobná dvouletému dítěti (Hunt, 1994). Obrat nastává až u raného *Homo habilis*, jež byl s největší pravděpodobností schopný chodit „jako my“ a adaptace pro lezení na stromech je minimální, využíval pouze občasného šplhání pro

potravu nebo úkryt. Pokud rozdělujeme kvadrupedii u primátů na stromovou a terestriální, na kotníkochodectví a pěštní chůzi, mohli bychom tedy kategorizovat i způsoby bipedie?



## 8 Resumé

This thesis deals with way of locomotion through the family Hominidae and describes morphological changes since first appearance of *Sahelanthropus tchadensis* towards *Homo sapiens*. We put the environmental context and morphological changes to explain patterns which leads to bipedal walking. After theoretical frame of this paper we can clearly distinguish types of bipedal walking by effectiveness a adaptation on paleoenvironment.

## 9 Seznam literatury

- Aillo L, Dean C. 2002. An introduction to human evolutionary anthropology. London: Elsevier Ltd.
- Alemseged Z, Wynn JG, Kimbel WH, Reed D, Geraads D, Bobe R. 2005. A new hominin from the Basal Member of the Hadar Formation, Dikika, Ethiopia, and its geological context. *J Hum Evol* 49:499–514.
- Août KD, Aerts P. 2008. The evolutionary history of the human foot. *Adv Plantar Press Meas Clin Sci Res*:44–68.
- Balter M. 2007. Did Homo erectus Tame Fire First ? Two Steps for Light-Altering Polymers. *Science* 268:15–16.
- Benazzi S, Gruppioni G, Strait DS, Hublin JJ. 2014. Technical Note: Virtual reconstruction of KNM-ER 1813 Homo habilis cranium. *Am J Phys Anthropol* 153:154–160.
- Berge C, Goullaras D. 2010. A new reconstruction of Sts 14 pelvis (Australopithecus africanus) from computed tomography and three-dimensional modeling techniques. *J Hum Evol* 58:262–272.
- Berge C, Penin X, Pellé É. 2006. New interpretation of Laetoli footprints using an experimental approach and Procrustes analysis: Preliminary results. *Comptes Rendus Palevol* 5:561–569.
- Berge C. 1994. How did the australopithecines walk: A biomechanical study of the hip and thigh of Australopithecus afarensis. *J Hum Evol* 26:259-273.
- Berger LR, Tobias P V. 1996. A chimpanzee-like tibia from Sterkfontein, South Africa and its implications for the interpretation of bipedalism in Australopithecus africanus. *J Hum Evol* 30:343–348.
- Bobe R. 2006. The evolution of arid ecosystems in eastern Africa. *J Arid Environ* 66:564–584.
- Bobe R, Alemseged Z, Behrensmeyer AK. 2007. Hominin environments in the East African Pliocene: An Assessment of the Faunal Evidence. Dordrecht: Springer.
- Brunet M, Guy F, Boisserie JR, Djimdoumalbaye A, Lehmann T, Lihoreau F, Louchart A, Schuster M, Tafforeau P, Likius A, Mackaye HT, Blondel C, Bocherens H, De Bonis L, Coppens Y, Denis C, Dourigner P, Eisenmann V, Flisch A, Geraads D, Lopez-Martinez N, Otero O,

- Campomanes PP, Pilbeam D, de León MP, Vignaud P, Viriot L, Zollikofer C. 2004. «Toumaï», Miocène supérieur du Tchad, le nouveau doyen du rameau humain. *Comptes Rendus - Palevol* 3:275–283.
- Brunet M, Guy F, Pilbeam D, Mackaye HT, Likius A, Ahounta D, Beauvilain A, Blondel C, Bocherens H, Boisserie J-R, De Bonis L, Coppens Y, Dejax J, Denys C, Douring 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.
- Brunet M. 2010. Short note: The track of a new cradle of mankind in Sahelo-Saharan Africa (Chad, Libya, Egypt, Cameroon). *J African Earth Sci* 58:680–683.
- Cartmill M, Smith F. 2009. *The human lineage*. New Jersey: John Wiley & Sons, Inc.
- Clarke RJ, Tobias PV. 1995. Sterkfontein member 2 foot bones of the oldest South African hominid. *Science* 269: 521-524.
- Conroy GC. 1997. *Reconstructing Human Origins: A Modern Synthesis*. 1st ed. New York: W.W. Norton & Company, Inc.
- Coffing KE, Feibel CS, Leakey MG, Walker A. 1994. Four-million-year-old Hominids from East Lake Turkana *Am J Phys Antropol* 93:55-65.
- Čihák R. 2011. *Anatomie 1. Třetí upravené a doplněné vydání*. Praha: Grada Publishing.
- Dainton M, Macho G a. 1999. Did knuckle walking evolve twice? *J Hum Evol* 36:171–94.
- Dart R. 1925. *Australopithecus africanus - The Man-Ape of South Africa*. *Nature* 115:195–199.
- DeMenocal P. 1995. Plio-pleistocene African Climate. *Science* 270:53-59.
- Dylevský I, Druga R, Mrázková O. 2000. *Funkční anatomie člověka*. Praha: Grada Publishing.
- Evans EMN, Van Couvering JH, Andrews P. 1981. Palaeoecology of Miocene sites in Western Kenya. *J Hum Evol* 10:99–116.

- Gaisler J. 2000. *Primatologie pro antropology*. Brno: Masarykova univerzita.
- Gebo DL. 1996. Climbing, brachiation, and terrestrial quadrupedalism: historical precursors of hominid bipedalism. *Am J Phys Anthropol* 101:55–92.
- Gibbons A. 2009. A New Kind of Ancestor: *Ardipithecus* Unveiled. *Science* 326:36–40.
- Green D, Alemseged Z. 2012. *Australopithecus afarensis* Scapular Ontogeny, Function and the role of Climbinh in Human Evolution. *Science* 338:514–517.
- Groves CP, Mazák V. 1975. An approach to the taxonomy of the Hominidae: Gracile Villafrachian hominids of Africa. *Časopis pro Mineralogii a geologii* 20:225-247.
- Haile-Selassie Y. 2008. New observations on the Late Miocene-Early Pliocene *Lutrinae* (Mustelidae: Carnivora, Mammalia) from the Middle Awash, Afar Rift, Ethiopia. *Comptes Rendus - Palevol* 7:557–569.
- Harcourt-Smith WEH, Aiello LC. 2004. Fossils, feet and the evolution of human bipedal locomotion. *J Anat* 204:403–16.
- Heiken G. 1994. Ecological and temporal placement of early Pliocene hominids at Aramis, Ethiopia. *Nature* 371:330-332.
- Hirasaki E, Ogihara N, Hamada Y, Kumakura H, Nakatsukasa M. 2004. Do highly trained monkeys walk like humans? A kinematic study of bipedal locomotion in bipedally trained Japanese macaques. *J Hum Evol* 46:739–50.
- Hunt K. 1994. The evolution of human bipedality ecology and functional morphology. *J Hum Evol* 26:183-202.
- Johanson DC, Taieb M. 1976. Plio-Pleistocene hominid discoveries in Hadar, Ethiopia. *Nature* 260:293–297.
- Keith A. 1923. Man's Posture : Its Evolution and disorders. *Br Med J* 1:451–672.
- Kimbel WH, Delezene LK. 2009. "Lucy" redux: A review of research on *Australopithecus afarensis*. *Am J Phys Anthropol* 140:2–48.

- Kimbel WH, Rak Y. 2010. The cranial base of *Australopithecus afarensis*: new insights from the female skull. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 365:3365–3376.
- Kingston JD, Fine Jacobs B, Hill A, Deino A. 2002. Stratigraphy, age and environments of the late Miocene Mpesida Beds, Tugen Hills, Kenya. *J Hum Evol* 42:95–116.
- Leakey LSB, Tobias P V., Napier JR. 1964. A New Species of The Genus *Homo* From Olduvai Gorge. *Nature* 202:7–9.
- Leakey M, Hay R. 1979. Pliocene footprints in the Laetoli Beds at Laetoli, northern Tanzania. *Nature* 278:317–323.
- Leakey RE. 1973. Evidence for an advanced plio-pleistocene hominid from East Rudolf, Kenya. *Nature* 242:447–450.
- Lockwood C a, Tobias P V. 1999. A large male hominin cranium from Sterkfontein, South Africa, and the status of *Australopithecus africanus*. *J Hum Evol* 36:637–685.
- Lovejoy CO, Latimer B, Suwa G, Asfaw B, White TD. 2009a. Combining prehension and propulsion: the foot of *Ardipithecus ramidus*. *Science* 326:72e1–e8.
- Lovejoy CO, Simpson SW, White TD, Asfaw B, Suwa G. 2009b. Careful climbing in the Miocene: the forelimbs of *Ardipithecus ramidus* and humans are primitive. *Science* 326:70e1–e8.
- Lovejoy CO, Suwa G, Simpson SW, Matternes JH, White TD. 2009c. The great divides: *Ardipithecus ramidus* reveals the postcrania of our last common ancestors with African apes. *Science* 326:100–106.
- Lovejoy CO, Suwa G, Spurlock L, Asfaw B, White TD. 2009d. The pelvis and femur of *Ardipithecus ramidus*: the emergence of upright walking. *Science* 326:71e1–e6.
- Lovejoy CO. 1988. Evolution of Human walking. *Sci Am* 259:118–125.
- McKee JK. 1991. Paleo-ecology of the Sterkfontein hominids: A review and synthesis. *Palaeont afr* 28:41–51.
- McKee JK. 1993. Faunal dating of the Taung hominid fossil deposit. *J Hum Evol* 25:363–376.

- Pickford M, Senut B, Gommery D, Treil J. 2002. Bipedalism in *Orrorin tugenensis* revealed by its femora. *Comptes Rendus Palevol* 1:191–203.
- Pickford M, Senut B. 2001a. The geological and faunal context of Late Miocene hominid remains from Lukeino, Kenya. *Comptes Rendus l'Académie des Sci - Ser IIA - Earth Planet Sci* 332:145–152.
- Pickford M, Senut B. 2001b. “Millennium Ancestor”, a 6-million-year-old bipedal hominid from Kenya. *S Afr J Sci* 97:22.
- Pilbeam D. 1979. Recent Finds and Interpretations of Miocene Hominoids. *Annu Rev Anthropol* 8:333–352.
- Potts R. 1998. Environmental hypotheses of hominin evolution. *Yearbook of Phys Anthropol* 41:93-136.
- Prost JH. 1965. A Definitional System for the Classification of Primate Locomotion. *Am Antropol* 67:1198–1214.
- Prost JH. 1980. Origin of bipedalism. *Am J Phys Anthropol* 52:175-190.
- Rayner R, Moon B, Masters J. 1993. The makapansgat australophitecine environment-. *J Hum Evol* 24:219–231.
- Reed KE. 1997. Early hominid evolution and ecological change through the African Plio-Pleistocene. *J Hum Evol* 32:289-322.
- Reed KE. 2008. Paleoecological patterns at the Hadar hominin site, Afar Regional State, Ethiopia. *J Hum Evol* 54:743–768.
- Richmond BG, Begun DR, Strait DS. 2001. Origin of human bipedalism: The knuckle-walking hypothesis revisited. *Am J Phys Anthropol Suppl* 33:70–105.
- Richmond BG, Jungers WL. 2013. *Orrorin tugenensis* Femoral Morphology and the Evolution of Hominin Bipedalism. *Science* 319:1661–1664.
- Richmond BG, Strait DS. 2000. Evidence that humans evolved from a knuckle-walking ancestor. *Nature* 404:382-384
- Richmond BG, Aiello LC, Wood BA. 2002. Early hominin limb proportions. *J Hum Evol* 43: 529-548.
- Russo G a., Kirk EC. 2013. Foramen magnum position in bipedal mammals. *J Hum Evol* 65:656–670.

- Salzmann U, Williams M, Haywood AM, Johnson ALA. 2011. The climate and environment of a Pliocene warm world. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 309:1–8.
- Sarmiento EE. 1987. The phylogenetic position of *Oreopithecus* and its significance in the origin of Hominoidea. *Am Mus Nov* 2881:1-44.
- Sarmiento EE. 1994. Terrestrial traits in hands and feet of gorillas. *Am Mus Nov* 3091:1-56.
- Sarmiento EE. 1998. Generalized quadrupeds, committed bipeds and the shift to open habitats: an evolutionary model of hominid divergence. *Am Mus Nov* 3250:1-78.
- Sawada Y, Pickford M, Senut B, Itaya T, Hyodo M, Miura T, Kashine C, Chujo T, Fujii H. 2002. The age of *Orrorin tugenensis*, an early hominid from the Tugen Hills, Kenya. *Comptes Rendus Palevol* 1:293–303.
- Senut B, Pickford M, Gommery D, Mein P, Cheboi K, Coppens Y. 2001. First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya). *Comptes Rendus l'Académie des Sci - Ser IIA - Earth Planet Sci* 332:137–144.
- Schmidt M. 2011. Locomotion and postural behaviour. *Adv Sci Res* 5:23–39.
- Schoeninger MJ, Reeser H, Hallin K. 2003. Paleoenvironment of *Australopithecus anamensis* at Allia Bay, East Turkana, Kenya: Evidence from mammalian herbivore enamel stable isotopes. *J Anthropol Archaeol* 22:200–207.
- Simpson SW, Quade J, Levin NE, Butler R, Dupont-Nivet G, Everett M, Semaw S. 2008. A female *Homo erectus* pelvis from Gona, Ethiopia. *Science* 322:1089–1092.
- Sponheimer M, Lee-Thorp J a., Reed KE, Unger P. 2013. Early hominin paleoecology. *Choice Rev Online* 51:472.
- Spoor F, Guntz P, Neubauer S, Stelzer S, Scott N, Kwekason A, Dean MC. 2015. Reconstructed *Homo habilis* type OH7 suggests deep-rooted species diversity in Early Homo. *Nature* 519:83-86.
- Susman RL, Stern JT. 1982. Functional Morphology of *Homo habilis*. *Science* 217:931–934.

- Suwa G, Asfaw B, Kono RT, Kubo D, Lovejoy CO, White TD. 2009. The *Ardipithecus ramidus* skull and its implications for hominid origins. *Science* 326:68e1–e7.
- Vančata V. 2002. *Primatologie: Díl 1. Evoluce, adaptace, ekologie a chování primátů - Prosimii a Platyrrhina*. Praha.
- Vančata V. 2003. *Paleoantropologie - přehled fylogeneze člověka a jeho předků*. (Malina J, editor.). Brno: Masarykova univerzita nakladatelství a vydavatelství NAUMA.
- Videan EN, McGrew WC. 2002. Bipedality in chimpanzee (*Pan troglodytes*) and bonobo (*Pan paniscus*): testing hypotheses on the evolution of bipedalism. *Am J Phys Anthropol* 118:184–90.
- Vignaud P, Durringer P, Mackaye HT, Likius A, Blondel C, Boisserie J-R, De Bonis L, Eisenmann V, Etienne M-E, Geraads D, Guy F, Lehmann T, Lihoreau F, Lopez-Martinez N, Mourer-Chauviré C, Otero O, Rage J-C, Schuster M, Viriot L, Zazzo A, Brunet M. 2002. Geology and palaeontology of the Upper Miocene Toros-Menalla hominid locality, Chad. *Nature* 418:152–155.
- Villmoare B, Kimbel WH, Seyoum C, Campisano CJ, DiMaggio EN, Rowan J, Braun DR, Arrowsmith JR, Redd KE. 2015. Early *Homo* at 2.8 Ma from Ledi-Geraru, Afar, Ethiopia. *Science* 347:1352-1355.
- Ward C, Leakey M, Walker A. 1999. The New Hominid Species *Australopithecus anamensis*. *Evol Anthropol* 7:197–205.
- Ward C V. 2002. Interpreting the posture and locomotion of *Australopithecus afarensis*: Where do we stand? *Am J Phys Anthropol* 119:185–215.
- White TD, Ambrose SH, Suwa G, Su DF, DeGusta D, Bernor RL, Boisserie J-R, Brunet M, Delson E, Frost S, Garcia N, Giaourtsakis IX, Haile-Selassie Y, Howell FC, Lehmann T, Likius A, Pehlevan C, Saegusa H, Semprebon G, Teaford M, Vrba E. 2009a. Macrovertebrate paleontology and the Pliocene habitat of *Ardipithecus ramidus*. *Science* 326:87–93.
- White TD, Asfaw B, Beyene Y, Haile-Selassie Y, Lovejoy CO, Suwa G, WoldeGabriel G. 2009b. *Ardipithecus ramidus* and the paleobiology of early hominids. *Science* 326:75–86.
- White TD, Suwa G, Asfaw B. 1994. *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature* 371:306-312



- White TD. 1980. Evolutionary implications of Pliocene hominid footprints. *Science* 208:175-176.
- White TD, Johanson DC, Kimbel WH. 1983. *Australopithecus africanus*. New York: Plenum Press.
- WoldeGabriel G, Ambrose SH, Barboni D, Bonnefille R, Bremond L, Currie B, DeGusta D, Hart WK, Murray AM, Renne PR, Jolly-Saad MC, Stewart KM, White TD. 2009. The geological, isotopic, botanical, invertebrate, and lower vertebrate surroundings of *Ardipithecus ramidus*. *Science* (80- ) 326:65e1–e5.
- Wolpoff MH, Hawks J, Senut B, Pickford M, Ahern J. 2006. An Ape or the Ape: Is the Toumaï Cranium TM 266 a Hominid? *PaleoAnthropology* 2006:36–50.
- Wood B, Richmond BG. 2000. Human evolution: taxonomy and paleobiology. *J Anat* 197:19–60.

## 10 Seznam příloh

**Tab.1:** Míry otisků zanechaných v Laetoli v cm (upraveno – White, 1980)

**Obr.1:** Kotníkochodectví (Schmidt, 2011 - upraveno)

**Obr.2:** Použití dorzální části středních článků prstů při kotníkochůzi (Richmond and Strait, 2000 - upraveno)

**Obr.3:** Evoluční teorie bipedie (Conroy, 1997 - upraveno)

**Obr.4:** Trénovaný makak na monitorovaném pásu (Hirasaki et al., 2004)

**Obr.5:** Rekonstrukce crania TM 266 (Brunet et al., 2004)

**Obr.6:** Srovnání morfologie proximálních částí femurů – upraveno (Richmond a Jungers, 2013)

**Obr.7:** Rekonstrukce skeletu ARA-VP-6/500 – upraveno (Lovejoy et al., 2009c)

**Obr.8:** Srovnání pánevní kosti člověka, *A. afarensis*, *A. ramidus* a šimpanze – upraveno (Lovejoy et al., 2009d)

**Obr.9:** Pohled na zadní stranu distální části tibie. Srovnání *Homo sapiens*, *A. anamensis* a šimpanze – upraveno (Ward et al., 1999)

**Obr.10:** Zobrazení *A. afarensis* při chůzi a při šplhání – upraveno (Conroy, 1997)

**Obr.11:** Kosti nohy *Australopithecus afarensis* (Août a Aerts, 2008)

**Obr.12:** Proximální část tibie Stw 514a (Berger a Tobias, 1996)

**Obr.13:** Srovnání pánve Lucy a AMH (Lovejoy, 1988)

**Obr.14:** Srovnání úponů svalů u šimpanze a AHM (Lovejoy 1988)