

# Původ anatomicky moderních lidí ve světle druhových definic

Původ anatomicky moderních lidí je diskutován v odborné literatuře velmi dlouhou dobu a zaměřuje se především na otázku, jak se moderní lidé vyvinuli a zda k tomu nějakou měrou přispěly populace archaických hominínů v různých regionech světa. Tato debata se odehrává mezi zastánci odlišných modelů původu anatomicky moderních lidí. Na jedné straně stojí zastánci modelu druhového nahrazení navrženého britskými antropology Chrisem B. Stringerem a Peterem Andrewsem (1988) – původ moderních lidí vnímají jako speciální událost (vznik druhu) vztaženou k jedné populaci kdesi ve východní či jižní Africe, která následným růstem převrstvila archaické populace v Africe i mimo ni, a to bez jejich vzájemného mísení. Na opačném pólu stojí zastánci multi-regionálního modelu, jejichž protagonisté americký paleoantropolog Milford Wolpoff a jeho spolupracovníci (1994) tvrdí, že anatomicky moderní člověk je výsledkem plynulé transformace archaických populací v moderní skrze globální genový tok zamezující speciaci. Tento model má za důsledek, že původ našeho vlastního druhu člověka moudrého (*Homo sapiens*) bychom museli hledat mnohem dále v evoluční minulosti lidské linie, než jak se předpokládá u modelu druhového nahrazení (přibližně před 200 tisíci let).

Mezi těmito dvěma extrémními pozicemi stojí přechodné modely, které uznávají původ moderních lidí v Africe, ale připouštějí určitou míru hybridizace s lokálními populacemi archaických hominínů při šíření raných forem *H. sapiens* z afrického kontinentu. Blíže modelu druhového nahrazení stojí Bräuerův hybridizační model německého evolučního biologa a antropologa Güntera Bräuera (1984, 1992 a 2008). Ten vidí původ moderních lidí v Africe, ale při následném šíření do zbytku světa připouští mírné mísení s místními populacemi jiných hominínů. V posledních několika letech v souvislosti s rozvojem mole-

kulárních poznatků bývá také označován jako model druhového nahrazení s kontaminací, čímž se myslí jakési „prosakování“ genů archaických druhů do genomu moderních lidí. Dále na škále směrem k multiregionálnímu modelu stojí asimilační model, prosazovaný koncem 20. stol. především americkými antropology Fredem Smithem a Erikem Trinkausem. I tento model připouští africký původ anatomicky moderního člověka, ale při jeho následném šíření do zbytku světa docházelo k asimilaci nově příchozích s lokálními hominíny, přičemž variabilita dnešních lidských populací je toho odrazem. Nutno však zdů-

raznit, že zmíněné modely tvoří diskrétní body na škále od čistě afrického až k čistě regionálnímu původu anatomicky moderních lidí.

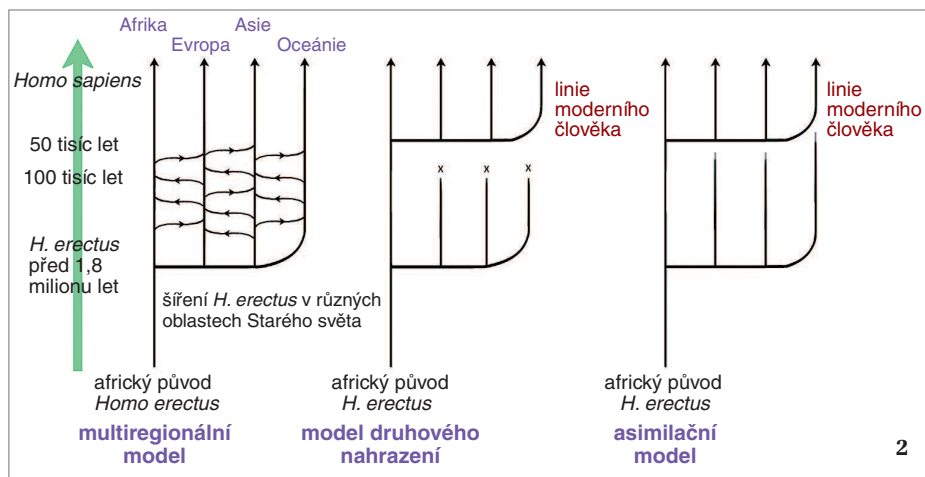
Celou debatu o původu moderního člověka nicméně protkávají rozpory v tom, jaké formy evidence (záznamu) se používají pro argumentaci a z jakých předpokladů se vychází. Zatímco první etapa byla ve znamení evidence morfologické, pozdější období přinesla větší důraz na evidenci ekologickou, případně v posledním desetiletí v souvislosti s rozvojem molekulárních metod a úspěšností izolace archaické DNA také evidenci molekulární. Co se předpokladů týče, debata o původu moderních lidí je vedena z pozic různých druhových definic. A jelikož každá z nich pracuje s jinými atributy, nelze výsledné názory na původ našeho druhu často dobře porovnat. V tomto textu bych tudíž prostřednictvím tří druhových definic poukázal na některé aspekty teoretických východisek a použité evidence, které způsobují rozdílné nahlížení badatelů na problém původu moderních lidí.

## Mayrův biologický koncept a reprodukční izolace

Biologický koncept druhu, postupně formulovaný a upravovaný v průběhu 20. stol., patří k nejjednodušším. Ernst W. Mayr (německo-americký ornitolog, taxonom a evoluční biolog) totiž definoval druhy jako „soubor přírodních populací, které jsou reprodukčně izolovány od ostatních takových skupin“. Definičním kritériem je reprodukční izolace, tj. že mezi dvěma populacemi (druhy) fungují reprodukčně izolační mechanismy. Ty mohou být pre- či postzygotické, neboli takové, které zabráňují hybridizaci před vytvořením zygoty, nebo až po jejím vzniku. Jelikož v paleoantropologii pracujeme především s fosilními ostatky, Mayrův koncept by neměl být vůbec použitelný, protože vyčíst existenci reprodukční izolace z kosterních nálezu je nemožné. Přítomnost reprodukční bariéry v minulosti lze ale studovat i nepřímou. Odborník na biologickou antropologii Trenton W. Holliday se spolupracovníky (2014) nedávno ukázal, že porovnáním evoluční divergence blíže příbuzných druhů se dá odvodit, kolik času je v průměru u středně velkých savců zapotřebí k nastolení reprodukční izolace. Pokud tyto odhady následně aplikujeme na rod *Homo*, můžeme uvažovat o tom, že všechny popsané druhy vyskytující se během posledních dvou milionů let mohly být schopné se úspěšně mísit. Specificky v případě původu moderních lidí jde o ještě mnohem kratší časový úsek (divergence linie vedoucí k *H. sapiens* se odhaduje mezi 250 a 750 tisíci let, nebo zhruba 15 až 45 tisíc generací), a tak je biologická reprodukční izolace spíše nepravděpodobná.

Druhý způsob, jak použít Mayrovu definici na vyhynulé druhy, spočívá ve studiu archaické DNA. Tato oblast se v posledních dvou desetiletích velmi dynamicky rozvíjela a přinejmenším dvakrát změnila pohled na původ moderního člověka. Podle raných studií mitochondriální DNA neandertálců (*H. neanderthalensis*) z konce 90. let se zdálo, že mezi současným člověkem a neandertálci existuje dostatek





1 Člověk moudrý (*Homo sapiens*) – rozdělování ohně pomocí křesacích kamenů. Orig. P. Modlitba, z knihy J. Maliny Mluvicí prahrnc a jiné prapříběhy (Akademické nakladatelství CERM, Brno 2012)

2 Tři modely původu anatomicky moderních lidí. Zleva: multiregionální model předpokládající globální genový tok, model druhového nahrazení předpokládající původ *H. sapiens* v Africe a následné šíření bez mísení s lokálními archaickými homininy na jiných kontinentech, a vpravo asimilační model předpokládající africký původ *H. sapiens*, ale také hybridizaci s archaickými homininy mimo Afriku. Orig. M. Chumchalová, upraveno podle různých zdrojů

rozdílů, abychom uvažovali o reprodukční izolaci a nemožnosti hybridizace. Avšak úspěšná sekvenace jaderné DNA z fosilních nálezů neandertálce naopak prokázala, že většina dnes žijících lidí je nositeli malého podílu neandertálského alelu (do 6 %). Jinými slovy, k hybridizaci docházelo, a to v takové míře, že ani za 30 až 35 tisíc let od vyhynutí neandertálců nebyly evoluční síly schopny tyto alely z našeho genomu odstranit.

Vedle studia neandertálské DNA máme dnes již doklady i o hybridizaci raných moderních lidí s jinými archaickými homininy, jako jsou např. denisovci (taxonomicky dosud formálně nepopsaný druh či poddruh; viz také Živa 2014, 2: 53–56 a článek na str. 213 tohoto čísla). Vzhledem k předpokládané schopnosti míst se nejsou tyto závěry ale nijak překvapivé a v podstatě ukazují, že striktní model druhového nahrazení by měl být zamítnut.

V kontextu Mayrových reprodukčních bariér je ale třeba také uvažovat o samotné možnosti a pravděpodobnosti setkávání moderních lidí s archaickými formami člověka. Model multiregionální evoluce má jako jeden z hlavních předpokladů globální genový tok, který přinejmenším v posledních 250 tisících letech zabraňoval speciaci moderních lidí. Jenže globální genový tok je málo pravděpodobný, protože, jak ukázala americká antropoložka Joanna Gautneyová a Trenton W. Holliday, lidské populace nebyly nikdy během pleistocénu natolik velké a rovnoměrně rozptýlené po zemi, aby byl globální genový tok reálný. Když tento pohled převrátíme

do termínů Mayrovy definice, tak po celý pleistocén zřejmě existovaly mezi lidskými populacemi reprodukční bariéry, jen nebyly biologické, ale geografické.

Pokud tedy vycházíme z biologického konceptu druhu a uvažujeme v jeho rámci o původu moderních lidí, můžeme vyloučit striktní model druhového nahrazení, protože teoreticky mezi populacemi pozdního pleistocénu neexistovala biologická reprodukční bariéra a prakticky máme molekulární důkazy, že k hybridizaci docházelo. Na druhou stranu se dá vyloučit i multiregionální model, protože mezi lidskými populacemi pleistocénu patrně nikdy nemohl probíhat globální genový tok. Přicházejí tak v úvahu jen modely přechodné, tedy hybridizační nebo asimilační model. Otázka, který z nich je pravděpodobnější, znamená v současnosti spíše otázku osobních preferencí badatele.

### Fylogenetický koncept a diagnostické znaky

V r. 1989 definoval ornitolog a evoluční biolog Joel L. Cracraft druh jako „... neredukovatelnou základní jednotku organismů diagnosticky odlišných od ostatních takových jednotek, uvnitř které je descendentní vzor předek – potomek.“ J. Cracraft nepřijal reprodukční izolaci jako hlavní kritérium pro rozpoznání druhu, převážně proto, že si byl vědom velkého množství přirozeně se hybridizujících druhů, které by E. W. Mayr pravděpodobně nazval přirozeně se reprodukcujícími populacemi jednoho druhu. Místo toho J. Cracraft upřel pozornost na znaky – ať už morfologické, genetické, ekologické, nebo behaviorální.

Fylogenetický koncept hledá apomorfní znaky, tj. odvozené, které, pokud jsou sdílené mezi příbuznými populacemi, odkazují ke společnému předkovi a tudíž k druhové jednotce. Jenže schopnost rozmnožování, potažmo hybridizace (tak, jak je důležitá pro biologický koncept) je znakem pleziomorfním, zastaralým, a tudíž ji sdílí širší skupina blíže příbuzných druhů. Přesně v duchu toho, jak uvažuje T. W. Holliday se spolupracovníky. A proto by toto kritérium podle zastánců fylogenetického konceptu nemělo sloužit jako definující.

Na druhou stranu znaky jsou pro definici vhodné, protože jejich šíře umožňuje rozlišit druhy z více typů evidence. Paleontologické druhy byly téměř vždy rozpoznávány na základě primárně morfologických znaků. Proto dnes, i přes prokázanou

hybridizaci homininů pozdního pleistocénu, stále rozlišujeme neandertálce a moderního člověka jako dva samostatné druhy. Ostatně to platí i pro další, jako jsou člověk vzpřímený (*H. erectus*) nebo č. floreský (*H. floresiensis*), kteří svým výskytem spadají do přibližného časového rámce vývoje a šíření anatomicky moderních lidí. Vedle morfologických znaků stojí i řada jiných (ekologické, behaviorální), jež také poměrně přesvědčivě ukazují, že např. neandertálci si svou druhovou distinkci od moderního člověka zaslouží. Příkladem může být důraz na rozdílná ekologická prostředí, jiné způsoby získávání potravy, odlišné technologické přístupy k tvorbě nástrojů atd.

Pokud se vrátíme k problému modelů původu *H. sapiens* a budeme ho nahlížet optikou fylogenetického konceptu, tak opět můžeme usuzovat, že model multiregionální je málo pravděpodobný, když si jednotlivé populace udržovaly distinkci na úrovni mnoha typů znaků, kterou jsme schopni rozpoznat i dnes. Oproti pohledu z perspektivy biologického konceptu ale musíme u fylogenetického připustit, že striktní model druhového nahrazení je asi stejně pravděpodobný jako modely přechodné (hybridizační a asimilační), právě kvůli pozorovatelným rozdílům ve frekvencích znaků. Literatura věnující se původu moderních lidí je za posledních 30 let plná textů, které podporují ten nebo onen specifický model. Do této debaty zde nicméně vstupovat nebudeme. Místo toho bych rád poukázal na další druhovou definici, jejíž optikou můžeme na kořeny našeho druhu nahlížet.

### Evoluční definice, nezávislý osud, historické tendence a správný odhad biodiverzity

Evoluční koncept druhu patří k nejsložitějším druhovým definicím, protože aspiruje na to, aby byl široce použitelný, a tudíž musí být relativně obecný. Má své základy v dílech celé řady badatelů (mezi nejvýznamnější patřil německý biolog a zakladatel fylogenetické systematiky, kladistiky Willi Hennig), ale jeho největší část byla rozvinuta americkým paleontologem Georgem Gaylordem Simpsonem (1961). Moderní verze jsou pak primárně výsledkem práce amerických biologů Edwarda O. Wileyho a Richarda L. Maydena (2000). Tato definice říká, že druh je „entita složená z organismů, udržující vlastní identitu od ostatních entit v čase a prostoru, která má svůj vlastní nezávislý evoluční osud a historické tendence.“ Znaky jsou v tomto konceptu asi stejně důležité jako reprodukční bariéry nebo genetická koheze, a to do té míry, že přispívají k naší schopnosti rozpoznat nezávislost entit (druhů), ale nepředstavují striktně definující kritérium.

Jestliže je druh entita udržující vlastní identitu od ostatních v čase a prostoru, s vlastním evolučním osudem a historickými tendencemi, pak se otevírá otázka, jak hodnotit samotné populace moderních lidí za celou dobu jejich existence na Zemi. Všechny zmíněné modely původu moderního člověka se zaměřují na diskuzi o míře hybridizace s archaickými homininy, ale všechny zároveň vycházejí z předpokladu rozdílnosti těchto skupin



vůči jedné vnitřně unifikované skupině *H. sapiens*. Ano, řada genetických výzkumů prokázala, že současní lidé jsou geneticky velmi homogenní, ale znamená genetická podobnost, že mají všechny populace moderních lidí na Zemi za posledních 200 tisíc let stejný evoluční osud a historické tendence? Genetická podobnost vychází z prvotní redukce velikosti populace a následně nedostatečného času pro diverzifikaci, takže striktně biologicky svou evoluční identitu asi odlišit od jiných, dnes již vyhynulých linií homininů můžeme. Zároveň bychom ale neměli přehlížet, že při stejném genomu je člověk velmi plastický organismus a že se během posledních 100 tisíc let výrazně diverzifikoval ekologicky, behaviorálně a koneckonců i fenotypově. Lidské populace osídlily různá ekologická prostředí, mají rozdílné kultury a mezi řadou světových regionů až donedávna neprobíhal vůbec, nebo jen omezeně genový tok. Navíc v různých částech světa docházelo k větší či menší míře hybridizace s lokálními populacemi jiných druhů, což mohlo diverzifikaci umocnit. Příkladem může být přenos alely pro vyšší saturaci krve kyslíkem od denisovců k populacím, které později osídlily Himálaje a tento znak využily k úspěšné adaptaci na vysokohorské prostředí. Vyjádřeno slovy z definice, historické tendence se u mnoha lidských populací lišily. Není z tohoto pohledu původ moderních lidí přece jen multiregionálnější, než si je většina z nás ochotna připustit?

Evoluční definice zahrnuje ještě jeden důležitý aspekt – správný odhad biodiverzity. Samotní E. O. Wiley a R. L. Mayden poznamenávají, že její odhad je pouze natolik spolehlivý, jak spolehlivé jsou definice druhu. Správný odhad biodiverzity v současnosti i v minulosti hraje důležitou roli, protože nám umožňuje vidět a popsat variabilitu, která je zajímavá a může

pomoci interpretovat jak biologické, tak ekologické nebo behaviorální zákonitosti. Příkladem lze uvést několik. Mnoho druhů lemuru z Madagaskaru se odlišuje ekologicky, vnějším fenotypem i chováním, jako např. jednotlivé druhy rodu *Eulemur* (lemur bělohlavý – *E. fulvus*, l. běločelý – *E. albifrons*, l. červenavý – *E. rufus*, l. Sanfordův – *E. sanfordi*) či *Lepilemur* (více druhů), ale pokud bychom pracovali pouze s jejich kosterními ostatky, tato variabilita se značně zredukuje. V případě velkých lidoopů je zase správný odhad biodiverzity důležitý v kontextu jejich ochrany. Kdybychom např. neviděli ekologické a behaviorální rozdíly goril nížinných (*Gorilla gorilla*) a g. horských (*G. beringei*), gorila horská východní (*G. b. graueri*) by zřejmě už nežila.

Jakkoli je např. Mayrův biologický koncept jednoduchý a snadno aplikovatelný, jeho zásadní nevýhoda spočívá v tom, že vede k výraznému podhodnocování počtu druhů, a to i v naší vlastní minulosti. Může dobře sloužit zastáncům multiregionálního modelu, protože kde nejsou bariéry, není větší počet druhů. Kvůli podhodnocování nebývá ale biologický koncept univerzálně aplikován a jeho využití se omezuje pouze na případy, kdy může někdo referovat přímo o existenci či neexistenci reprodukčních bariér. Evoluční definice oproti němu cílí na korektní odhad biodiverzity, a proto ji častěji používají zastánci ostatních modelů. Jaký konkrétní model je pak upřednostňován, záleží hlavně na posouzení vlivu hybridizace na samostatnost entit a jejich evolučních rolí a tendencí.

### Závěr

Historie debaty o původu anatomicky moderních lidí ukazuje, jak teoretická východiska a dostupné formy evidence mohou změnit způsob, jakým nahlížíme na vlast-

**3** Lov mamuta skupinou *H. sapiens*. Orig. P. Modlitba, z knihy J. Maliny Mluvící prahrnec a jiné prapříběhy (Akademické nakladatelství CERM, Brno 2012)

ní evoluční kořeny. Po dlouhou dobu byla badatelům dostupná primárně morfologická evidence ze zachovaných fosilních forem *H. sapiens* a dalších archaických homininů (převážně neandertálců), proto se také debata vedla hlavně v kontextu morfologických znaků, představujících ústřední nástroj fylogeneticky založených druhových definic. Později do hry vstoupily i jiné formy evidence, které umožnily začít uvažovat o evolučních procesech v souvislosti s rozmnožováním a křížením. Archaická DNA je v tomto ohledu velmi užitečným nástrojem, ale stinnou stránkou jejího využití se jeví neoprávněná víra, že z ní můžeme interpretovat celou naši evoluční minulost. Zároveň tento způsob zřetelů napomáhá použití jednoduchých a velice dobře aplikovatelných druhových definic (např. Mayrovy biologické definice), jež jsou nicméně v mnoha ohledech redukcionistické a přehlížejí mnohé aspekty důležité pro rozpoznání druhu. Naopak ty definice, které nemají přesně specifikované atributy rozpoznání a jsou relativně obecné (např. evoluční koncept), umožňují nahlížet minulost komplexně, dají se však hůře testovat. Debata o původu moderních lidí tak nebyla nikdy jednotná v tom, jak striktně její aktéři vymezovali své operativní definice druhu, podle nichž pak interpretovali minulost. Zde nezbývá nic jiného, než apelovat, abychom v takových debatách pevně stanovili, jak chápeme druh a jakou evidenci chceme použít pro jeho definování.

Seznam citované a doporučené literatury najdete na webových stránkách Živy.