

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Hana Marvanová

Úloha Arábie při expanzi anatomicky moderních lidí z Afriky

The role of Arabia in the expansion of anatomically modern human out of Africa

Bakalářská práce

Školitel: doc. Mgr. Viktor Černý, Dr.

Praha, 2014

Poděkování:

Tímto bych ráda poděkovala doc. Mgr. Viktoru Černému, Dr. za cenné podněty a připomínky při vedení práce a své rodině za podporu a trpělivost.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 20. 08. 2014

Podpis

Abstrakt

Dle všeobecně přijímaného názoru vznikl anatomicky moderní člověk před 150 000 až 200 000 lety v subsaharské Africe, odkud se později rozšířil do celého světa. V této práci shrnuji výsledky významných paleoantropologických nálezů, paleoenvironmentálních rekonstrukcí a poznatků učiněných na základě genetických studií, které přispívají k řešení problematiky jeho šíření mimo Afriku. Práce je zacílena na oblast Arabského poloostrova jakožto klíčové oblasti tohoto jevu.

Klíčová slova

Anatomicky moderní člověk, migrace, Arabský poloostrov, fylogeneze mitochondriální DNA

Abstract

According to generally accepted opinion the anatomically modern humans emerged between 150 000 – 200 000 years ago in Africa. From here they had spread around the whole world. In this thesis I review significant fossil findings, paleoenvironmental reconstruction and also evidences based on genetic studies, which contribute to the question of their spread out of Africa. The thesis focuses at the area of Arabia as a crucial region of this phenomenon.

Key words:

Anatomically modern human, migration, Arabian Peninsula, phylogeny of mtDNA

OBSAH

1. Úvod	1
2. Anatomicky moderní člověk	2
2.1. Fyzické znaky	2
2.2. Nové potravní zdroje	3
2.3. Symbolismus	4
3. Možné způsoby osídlení světa.....	5
3.1. Modely vzniku a šíření anatomicky moderního člověka.....	5
3.1.1. Model kandelábru.....	5
3.1.2. Model multiregionální.....	5
3.1.3. Model náhrady.....	6
3.1.4. Asimilační modely	6
3.2. Otazníky kolem migrace.....	6
3.2.1. Genetická diverzita.....	7
3.2.2. Cesta z Afriky.....	7
3.2.3. Kdy migrace proběhla	8
4. Klimatické podmínky	9
5. Fyzické doklady	11
5.1. Významná naleziště na území Afriky.....	11
5.2. Významná naleziště na území jihozápadní Asie	12
5.3. Významná naleziště v jižní Asii	14
5.4. Závěry na základě fyzických dokladů	14
6. Genetické doklady.....	15
6.1. Africký původ.....	15
6.2. Počátky expanze mimo Afriku a počet migračních vln.....	17
6.3. Asimilace	19
6.4. Zpětné šíření populací jihozápadní Asie do Afriky	20
7. Úloha Arábie	21
8. Seznam použité literatury	22
8.1. Sekundární zdroje	27

1. ÚVOD

Otázka vzniku anatomicky moderního člověka (dále jen AMČ) je velmi stará. V posledních letech tato problematika gradovala do podoby stopování prvních kroků anatomicky moderních lidí při jejich cestě za osídlením planety. Na základě archeologických, paleoantropologických a genetických dokladů je dnes obecně přijímána teorie, která říká, že AMČ vznikl v subsaharské Africe, odkud se později rozšířil do celého světa, kde se částečně smísil s ostatními homininy. Při pohledu na mapu je zřejmé, že v takovém případě mohl být Arabský poloostrov první neafrickou oblastí, kam noha AMČ vkročila.

Cílem této bakalářské práce je shrnout počátky AMČ a jeho první kroky na území jihozápadní Asie, v jejímž rámci je Arabský poloostrov klíčovou oblastí.

První část textu podává základní charakteristiky AMČ, jakými jsou jeho vzhled, způsoby obživy a sebe prezentace. Následně jsou rozvedeny možnosti jeho úspěšného šíření mimo Afriku pomocí rekonstrukce přírodních poměrů v exponované době. Další kapitoly přinášejí přehled hlavních paleoantropologických a archeologických nálezů a poznatků z oblasti genetiky, které přispívají k řešení těchto otázek. Navazující kapitola shrnuje první kroky AMČ, způsob a dobu jeho šíření mimo Afriku a upřesňuje roli Arabského poloostrova.

2. ANATOMICKY MODERNÍ ČLOVĚK

2.1. Fyzické znaky

Původní africké populace AMČ se vyznačovaly vysokou, robustní, přesto štíhlou postavou. Silueta měla oproti jeho předchůdcům kratší trup, úzkou pánev a dlouhé, v některých případech přímější končetiny. Taková postava je optimální adaptací na teplé a suché klima afrických savan, dnes ji můžeme pozorovat například u Afarů, Somálců či Masajů (Svoboda 2014). Kostra prvních zástupců anatomicky moderních lidí byla v porovnání s jinými druhy rodu *Homo* gracilnější, což se projevovalo např. v délce kostí, v tloušťce diafýzy femuru, nebo v hloubce a rozsahu svalových úponů s jistými konsekvencemi stran nákladů na lokomoci (Hora & Sladek 2014).

Rovněž lebka prvních anatomicky moderních populací je v porovnání s ostatními homininy gracilní. Stěny crania i spodní čelisti jsou relativně slabší. Obličej je kratší a je vsazen pod vyšší a více zakulacenou mozkovnu. Nadočnicové oblouky jsou značně redukovány. Čelní kost je postavena spíše vertikálně, spánkové šupiny i týlní kost jsou vyklenuty. Objem mozkovny se nenavýšil, ale změnil se tvar mozku a jeho váha vzrostla oproti neandrtálcům alespoň relativně, tedy vzhledem k celkové váze těla. Dolní čelist vybíhá do bradového výběžku, směrem dozadu se její výška snižuje. Dentice je oproti předchozím druhům taktéž co do velikosti redukována (Stringer & Andrews 1988).

Záhy se na vzhledu anatomicky moderních lidí začala projevovat regionální diferenciace. Příkladem jsou vystouplé nadočnicové oblouky, velké stoličky a výrazný svalový reliéf u australské populace, nebo tendence ke zmenšování postavy u populací jižní a jihovýchodní Asie. U asijských populací také došlo k celkové gracilizaci a výraznému zakulacení mozkovny. Tato variabilita může být podmíněna adaptacemi na nové prostředí, či míšením s autochtonními populacemi (Svoboda 2014).

Například v práci Chrise Stringera jsou charakteristické znaky AMČ děleny do dvou skupin, které se mezi sebou liší dobou i mechanismem vzniku. Do první skupiny se řadí znaky sdílené všemi žijícími lidmi, jako např. vysoká a klenutá mozkovna, nevýrazné nadočnicové oblouky nebo bradový výběžek. Takové znaky lebku jasně připisují AMČ. Do druhé skupiny náleží znaky, které označujeme jako regionální. Příkladem znaku je např. tvar očních víček, typ vlasu, či pigmentace kůže. Tyto znaky mohly vzniknout v době rozšiřování jednotlivých skupin přírodním nebo pohlavním výběrem, anebo efektem zakladatele v kombinaci s genetickým driftem (Stringer 2012).

Otázka počátku AMČ je nevyhnutelně spojena nejen s anatomickými či genetickými změnami, ale i se změnami behaviorálními, sociálními a kulturními. Za znaky moderního lidského chování je považováno využívání mořských zdrojů, produkce komplexních (složených) nástrojů a užívání symbolů (McBrearty & Stringer 2007).

2.2. Nové potravní zdroje

Strava AMČ se vyznačovala vysokou variabilitou potravních zdrojů plynoucí z různorodosti biotopů, kterými se jeho populace šířily. Kromě sběru rostlinné stravy byl moderní člověk i dobrým lovcem. V jeskyních jižní Afriky byly nalezeny pozůstatky antilop, prasat, kapského druhu bizonů i skořápky pštrosích vajec. Pozdější nálezy z Asie svědčí o lovu jelenovitých a nálezy z Indonésie zase poukazují na konzumaci opic (Svoboda 2014).

Další schopností spojovanou s moderním člověkem je využívání mořských zdrojů, které bylo nezbytné pro rychlé rozšiřování podél pobřeží. Využívání plodů moře je pro moderního člověka typické, pokud ne unikátní. Začalo nejpozději před 160 000 lety (Marean et al. 2007).

Právě mořští korýši a měkkýši mohli být klíčovým zdrojem pro přežití lidské populace, když čelila poklesu produktivity terestrických ekosystémů během sušších období.

Na klimatické podmínky Afriky je ovšem nutno nahlížet v souvislosti se zeměpisnou šířkou, protože jsou zde zřejmé regionální odlišnosti. Jižní Afrika vykazuje známky extrémně suchých období pouze u své severní hranice, přesto jsou tu jasné náznaky cykličnosti sušších a vlhčích období (Blome et al. 2012). Během doby sucha se právě díky nové potravní adaptaci přímořské zdroje potravy mohly začít jevit velmi vhodnými pro osídlení i další šíření podél mořských břehů (Marean et al. 2007). Jejich silná vazba k pobřeží při migraci je totiž logickým řešením z hlediska ekologického i demografického, protože potom by přesun z jedné pobřežní lokace do druhé vyžadoval pouze minimální adaptace (Sauer 1962). Naleziště jižní Afriky nevykazují pokles relativní frekvence, který by nebyl vysvětlitelný změnou úrovně hladiny moře, což nesouhlasí s hypotézou periodického poklesu populace této oblasti během posledních 60 000 let (Blome et al. 2012).

Na poloostrově Buri (Eritrea) byla nalezena industrie z období střední doby kamenné. Tento nález obsahoval pěstní klíny společně s nástroji z lávového skla. Datováním fosilních korálů pomocí hmotnostní spektrometrie bylo určeno stáří nálezu na 125 000 let. Nález naznačuje, že moderní člověk již tehdy obýval pobřežní oblasti a využíval mořských potravních zdrojů, zejména ústřic. Tato adaptace svědčí o behaviorálním posunu raných moderních lidí. Zřejmě byli donuceni vyvinout tuto strategii kvůli environmentálním tlakům, působeným střídajícími se s podmínkami pozdního pleistocénu (Walter et al. 2000).

Nálezy dokládající potravní návyky moderních populací poukazují na přelom v podobě rybaření v době přibližně před 50 000 lety. Starší naleziště střední doby kamenné u řeky Klasies, nebo z jeskyně Blombos se vyznačují mnohem nižším zastoupením ostatků ryb a i nalezení savci byli menší velikosti, což poukazuje na rozvoj techniky lovu AMČ pozdní doby kamenné. Pokrok v této oblasti dokazuje i naleziště YFT1 (Ysterfontein) poblíž Kapského města (Klein et al. 2004; O'Connor 2011).

Jasným důkazem rybaření jako komplexní činnosti jsou ostatky několika druhů ryb, které byly nalezeny v jeskyni Jerimalai na východě ostrova Timor v jihovýchodní Asii. Je zde i první průkazná výroba háčků na ryby. Stáří těchto nálezů bylo určeno na 42 000 let. Chytání pelagických ryb, jako např. tuňáka, nepochybně vyžaduje notnou dávku zručnosti, navigačních schopností a technologie. Druhové zastoupení nalezených ryb navíc dokazuje schopnost člověka lovit i v hlubokých vodách (O'Connor et al. 2011).

V souvislosti s těmito nálezy lze uvažovat o tom, že schopnosti v podobě využívání mořských zdrojů či možnosti překonat vodní plochu byly právě tím, co modernímu člověku umožnilo expandovat podél pobřeží do celého světa.

2.3. Symbolismus

Existují dva pohledy na vztah anatomické a behaviorální evoluce u *Homo sapiens*. První z nich popisuje náhlý vznik symbolismu poté, co se objevily moderní anatomické znaky, tedy přibližně před 45 000 lety v rámci přechodu mezi střední a mladší dobou kamennou.

Zastánci druhého pohledu se naopak domnívají, že korálky, malby a jiné znaky symbolického (moderního) myšlení se vyvíjely postupně spolu s morfologickým vývojem člověka. Při tomto pohledu by raný AMČ byl neurologicky a kognitivně shodný s dnešním *Homo sapiens* a jeho behaviorální inovace byly způsobeny tlakem populačního růstu či environmentálních změn (McBrearty & Stringer 2007).

Naleziště Pinnacle Point na pobřeží jižní Afriky odhalilo artefakty, které nesou známky zdobení, jiné možná sloužily jako pomůcka k broušení či rytí a jiné mohly mít dokonce dekorativní účel. Tyto artefakty tudíž naznačují, že ranému člověku v Africe nebyl cizí svět obohacený o symboly už v době před 160 000 lety (McBrearty & Stringer 2007). Mnoho cenných jeskynních důkazů bylo zřejmě odplaveno ze svých přirozených lokací zvýšenou vodní hladinou během posledního interglaciálu (před 120 000 lety), popřípadě jsou takové jeskyně nově zatopeny, což komplikuje řešení této problematiky.

Nálezy fosilních cranií Herto v údolí řeky Awash, které jsou datovány do doby před 145 000 až 160 000 lety, nesou známky kulturní modifikace naznačující zvláštní pohřební praktiky. Mnoho kostních fragmentů nese stopy úzkých zářezů. Některé z nich jsou pravděpodobně známkami odstraňování měkké tkáně a jejich umístění napovídá odejmutí spodní čelisti. Rozličné stopy zářezů napovídají užití kamenné industrie pozdního pleistocénu, v archeologickém kontextu acheuleanské kultury střední doby kamenné (Clark et al. 2003).

3. MOŽNÉ ZPŮSOBY OSÍDLENÍ SVĚTA

Otázka místa a doby vzniku AMČ je dnes velmi intenzivně řešena z různých úhlů pohledu. V posledních desetiletích tato problematika vyústila v debatu ohledně způsobu rozšíření prvních moderních populací do celého světa.

AMČ se mohl vyvinout v několika oblastech světa nezávisle na sobě, a to buď přibližně ve stejnou dobu, nebo i s určitými časovými prodlevami. Fakt, že by se v takovém případě naši předci vyvinuli do přibližně stejné podoby v různých částech světa, vede k myšlence, že je AMČ nejvhodněji přizpůsoben k převládnutí na planetě, nebo je minimálně předstupněm k jeho ideální formě.

Stejně tak přišla do úvahy i možnost, že první populace AMČ vznikly na jednom místě z jednoho společného předka. Mohly se vyznačovat dovednostmi či adaptací, která jim umožnila překonat či možná přímo vyhubit všechny příbuzné rodu *Homo* a dobít tak celý svět. Nebo naopak mohli být první lidé ze svého rodiště vyhnáni nepříznivou změnou klimatu, která je přiměla posouvat se za lepšími životními podmínkami.

3.1. Modely vzniku a šíření anatomicky moderního člověka

V 80. letech minulého století byly ustanoveny čtyři základní modely, které řešily otázku vzniku a rozšíření AMČ. Shodují se v jediném bodu a to, že jistě proběhla počáteční migrace *Homo erectus* z Afriky na konci raného nebo na začátku středního pleistocénu, jejímž výsledkem byl jeho výskyt v Eurasii (Leslie 1993).

3.1.1. Model kandelábru

Podle tohoto modelu se předek AMČ objevil v Africe, Evropě, Asii a Australasii v pozdním miocénu přibližně před 2 000 000 lety. Z tohoto společného předka se potom vyvinul AMČ (*Homo sapiens*) ve všech čtyřech regionech nezávisle. Dle Coona, který byl nejvýraznějším zastáncem tohoto modelu, se přeměna v AMČ nejdříve odehrála v Evropě, a proto měli Evropané nejvíce času vyvinout se do současné podoby, zatímco Afričané se s touto přeměnou potýkají kratší dobu. Tento model nemá přílišnou podporu, protože genetické změny moderního člověka jsou příliš komplexní, aby se odehrály shodně ve čtyřech separovaných lokacích. (Stoneking 2008).

3.1.2. Model multiregionální

Tento model podobně jako model kandelábru říká, že AMČ se vyvíjel na několika místech, ovšem tento děj obsahoval i migrace mezi regiony, které umožnily rychlé rozšíření genetických změn. Jedním z argumentů této teorie je fosilní záznam, který podle jeho proponentů vykazuje v rámci jednotlivých

regionů spojitost v čase. Podle tohoto modelu tedy předek AMČ obsáhl celý starý svět, kde docházelo k evoluci, ovšem nikoliv separované (Stoneking 2008; Wolpoff et al. 2000).

3.1.3. Model náhrady

Počítá s přerodem v AMČ u jedné africké populace před 200 000 až 300 000 lety. Tato populace se následně rozšířila mimo Afriku v době před 50 000 až 100 000 lety a nahradila tak kompletně, bez jakéhokoli mísení, všechny archaické populace pocházející z dřívějších migrací z Afriky. Důkazem tohoto modelu je fakt, že právě nejstarší stopy AMČ se nachází na území Afriky a jeho nejstarší fosilní nálezy mimo Afriku se podobají spíš těm africkým, než fosiliím archaického člověka z jejich regionu. Model predikuje, že genom všech současných populací pochází z genomu našich afrických předků (Stringer & Andrews 1988).

3.1.4. Asimilační modely

Jde o skupinu modelů založenou na předpokladu, že AMČ vznikl v Africe, odkud se šířil do celého světa, ovšem archaické populace nenahrazoval zcela. Jednotlivé teorie se liší mírou předpokládaného prokřížování, dále pak tím, kde a kolikrát k prokřížování docházelo (Bräuer 1992).

Je třeba předeslat, že všechny definované modely byly vyvozeny z fosilních nálezů, nikoli z molekulárně genetických studií. Mezi dvěma extrémními modely kandelábru a náhrady se nachází multiregionální model, který uznává, že archaické populace Evropy a Asie přispěly do genomu AMČ. Stejně tak se mezi těmito extrémy, ovšem blíže k modelu náhrady, nachází asimilační modely, které predikují, že archaické neafrické populace přispěly k našemu současnému genofondu, ovšem v menší míře (Stoneking 2008).

K rozhodnutí o tom, že nejvíce podpory má asimilační model, pomohly molekulární studie prováděné na mitochondriální DNA (mtDNA), nerekombinantní části Y chromosomu (NRY) a dalších oblastech autozomů. Nový pohled do problematiky přinesl i výzkum archaické DNA (aDNA) izolované z pravěkých kostí.

3.2. Otazníky kolem migrace

Přestože dnes panuje všeobecná shoda ohledně afrických kořenů AMČ, detaily jeho rozšíření do zbytku světa jsou dodnes objektem intenzivní debaty. Tato problematika se dá rozčlenit na několik základních otázek. Kolik úspěšných migrací z Afriky proběhlo? Jakou cestou opouštěl AMČ území Afriky? Kdy k této migraci došlo? Odpovědi na tyto otázky může poskytnout kromě archeologie a antropologie i genetika.

3.2.1. Genetická diverzita

Otázkou vzniku biologické diverzity lidských subpopulací se zabýval již model Marty Lahrové a Roberta Foleyho z roku 1994. Jeho cílem bylo vysvětlit zdroj lidské diverzity a její počátek pomocí několikanásobného šíření AMČ z Afriky. Základním faktem tohoto modelu je, že morfologická (tedy i genetická) diverzita je přítomna od počátku AMČ a je zřejmá i na nejstarších nalezených fosiliích po celém světě. Bere do úvahy i to, že míra diferenciací u lidského rodu roste v čase. Tento model je postaven na morfologických odlišnostech fosilií moderního člověka a porovnávání míry diverzity mezi prvními osídlenci každého regionu a následně i regionů mezi sebou. Předpokládá, že biologická diverzita moderního člověka mimo Afriku vzešla z malých populací roztroušených po subsaharské Africe (Lahr & Foley 1994).

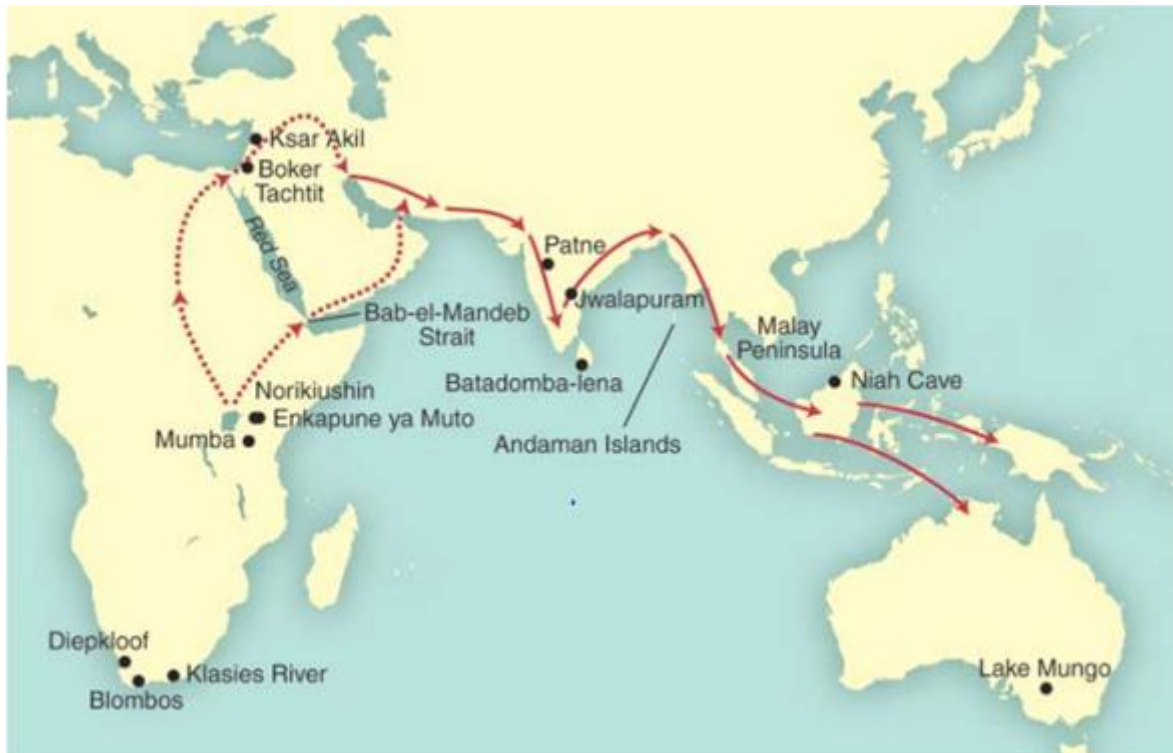
Vzhledem k tomu, že je Afrika třetinou obyvatelného starého světa, jsou migrace uvnitř tohoto kontinentu stejně tak důležité, jako ty mimo ni. Rozšiřování a rozrůžňování v rámci Afriky vedlo, dle autorů, k diferenciaci jednotlivých populací. Anatomicky moderní populace se během pozdního pleistocénu mohly diferencovat různými rychlostmi, v závislosti na genetickém driftu, genovém toku a růstové dynamice, a právě geografické rozšiřování a migrace mohly být hlavními faktory procesu diferenciací. Tyto populace následně opouštěly Afriku v různých časech a různými cestami. Pokud k takovému rozšiřování docházelo během pozdního pleistocénu často, potom by, dle tohoto modelu, mohla být lidská diverzita chápána jako produkt několika migračních událostí, které se lišily svým geografickým rozsahem (Lahr & Foley 1994).

3.2.2. Cesta z Afriky

Pokud k osídlení neafrických částí Starého světa došlo pomocí jedné úspěšné migrační události, je nasnadě otázka, jakou cestou se objevitelská skupina vydala. V práci Stephena Oppenheimera z roku 2009 byly shrnuty čtyři možné cesty vedoucí ze subsaharské Afriky do Evropy, z nichž tři vyžadují překročení vodní plochy.

První variantou je dosažení území dnešního Maroka v severní Africe a následné překročení Gibraltaru na Pyrenejský poloostrov. Druhá varianta spočívá v cestě přes území dnešního Tuniska, následné překročení Středozemního moře přes Maltu a Sicílii až na Apeninský poloostrov. Ani jedna z těchto cest nebyla doposud podpořena archeologickými či genetickými doklady. V posledních letech se proto diskuse soustředila na zbylé dvě navržené cesty. Třetí možná cesta AMČ z Afriky je tzv. severní cesta, která vede severovýchodním směrem přes území dnešního Egypta a Sinajský poloostrov do oblasti Levanty. Ta by obnášela přímé překročení Sahary. Čtvrtou je tzv. jižní cesta. Pro moderního člověka ve východní a centrální Africe by znamenala překročení ústí Rudého moře z území dnešního Džibutska v severovýchodní Africe přes úžinu Bab al Mandab na Arabský poloostrov, odkud by měl

možnost dále se šířit podél pobřeží Indického oceánu až do jižní Asie. Tato cesta by také znamenala vyhnutí se oblasti Sahary (Oppenheimer 2009).



Obr. 1: Mapa dvou možných migračních tras, severní cesta přes Sinajský poloostrov a jižní cesta přes ústí Rudého moře (Mellars 2006)

3.2.3. Kdy migrace proběhla

Protože si nejsme jisti impulzem, který vedl AMČ k tomu, aby se šířil mimo území rodné Afriky, nemůžeme jeho cestu datovat jinak, než podle paleoantropologických nálezů, anebo analýzou vybraných úseků DNA se známou mutační rychlostí (u současných populací). Nejstarší nálezy raného AMČ v Africe jsou staré přes 190 000 let (Leslie 1993). Vedle toho jsme si jisti přítomností AMČ v Austrálii nejpozději před 40 000 lety (Bowler et al. 2003). Tak je definován časový úsek, během kterého se AMČ postupně rozšířil na sever Afriky a následně i mimo ni.

Důvody, které vedly AMČ k migraci do Eurasie, jsou neznámé. Předpokládá se ovšem souvislost se změnou klimatických podmínek směrem od vyschlého prostředí k příznivějším vlhčím podmínkám, znatelnou na vzestupu hladin afrických jezer. Tato změna nastala v době před přibližně 70 000 lety (Scholz et al. 2007), což se překrývá s výslednými daty studií mtDNA a NRY.

4. KLIMATICKÉ PODMÍNKY

Řešení doby a důvodu opuštění Afriky AMČ přivádí k problematice tehdejšího afrického klimatu. K zjišťování klimatických podmínek dávných dob je často využívána datovací metoda kyslíkových (či také mořských) izotopových stádií (*oxygen isotope stage / marine isotope stage*; OIS/MIS), která byla vynalezena v 50. letech minulého století. Jedná se o přirozený záznam teplých a studených období na určitém místě planety. Poměr mezi izotopy kyslíku ^{16}O a ^{18}O v kalcitu, který je hlavní chemickou složkou ulit mořských organismů, se může lišit v závislosti na teplotě vody, v níž byl kalcit formován (Urey 1946). Proto se z vrtných jader mořského dna můžeme dozvědět o čtvrtohorních změnách teploty vody, které úzce souvisí s celkovými změnami klimatu. V současné době je identifikováno přes 100 MIS až do doby před 6 000 000 lety. Stádia se sudým číslem mají vyšší obsah ^{18}O a reprezentují studené glaciální periody. Stádia s lichým číselným označením mají ^{18}O méně a reprezentují teplejší interglaciální periody (Emiliani 1955). První nálezy AMČ odpovídají stáří MIS 6, tedy časovému rozmezí posledních 130 000 až 190 000 let.

Další informace ohledně environmentálního pozadí evoluce a šíření *Homo sapiens* nám poskytují jezera Malawi, Tanganyika a Bosumtwi, na kterých byl proveden výzkum sedimentačních vrstev. Data z těchto výzkumů ukazují na sérii významného poklesu hladin a zároveň na výrazně nižší množství pylových zrn usazených v sedimentu, což dokazuje jejich sníženou produkci. V korelaci s uvedenými znaky se také zvyšovala salinita těchto jezer. Tyto informace jsou zřejmými důkazy opakujících se suchých období (Cohen et al. 2007). Dle výzkumu Christophera Scholze prováděném na jezeře Malawi mohlo jít o cyklus opakující se každých 11 000 let (Scholz et al. 2007).

Z výsledků získaných těmito metodami bylo zjištěno, že tropická centrální Afrika zažila sérii extrémně suchých období během MIS 5, tedy přibližně před 75 000 až 135 000 lety (Scholz et al. 2007). Poté pravděpodobně následovalo období vyšší vlhkosti. Zdá se, že klimatické podmínky ve východní Africe, kterou mnohem dříve (přibližně před 80 000 lety) přestalo sužovat výrazné sucho, byly méně kruté než v tropické oblasti, a proto zde byla hojnost oblastí výskytu. Na druhou stranu, v MIS 6 a 5 (tedy před 75 000 až 190 000 lety) mohla oblast centrální Afriky sloužit jak refugium, neboť tato extrémně suchá období paradoxně zvýšila její obyvatelnost pro AMČ snížením hustoty vegetace deštného lesa na (pro člověka vhodnější) otevřené lesnaté prostředí (Blome et al. 2012).

O přečkání extrémně suchých období pojednává také teorie Perského zálivu. Poukazuje na možnost přežití AMČ v refugiu vzniklém právě díky změně klimatických podmínek směrem k sušším extrémům. Když se během ledových dob zvětšoval objem ledovců, klesala hladina moře až o 120 m pod jeho současnou úroveň, čímž byla odhalena velká plocha kontinentálního šelfu především v oblasti Perského zálivu. Tato oblast byla zavodněna řekami Tigridem, Eufratem a Karunem

a nacházely se zde i místy vyvěrající podzemní zdroje vody. Dle modelu pobřežní oázy navíc pokles mořské hladiny během suchých období přitahuje sladkovodní prameny do oblasti kontinentálního šelfu a to tak, že mění hydrodynamické tlakové síly pobřežních vod a v souvislosti s nimi i artézských studní (Faure et al. 2002). Takto vzniklé území mohlo být perfektním útočištěm pro populace jihozápadní Asie. Jeho dynamické proměny mohly mít během pozdního pleistocénu významný vliv na demografickou výměnu i roli ve formování kulturní evoluce (Rose 2010).

Dalším příkladem vlivu klimatu na šíření prvních populací z Afriky je erupce sopky Toba v Indonésii, která nastala před 73 000 (\pm 4 000) lety. Jednalo se o jednu z největších známých vulkanických erupcí, jež pokryla téměř celou jižní Asii asi 15 cm vrstvou popela. Následkem této erupce byla ale především 5-7 let trvající zima následovaná ještě celým tisíciletím chladnějších teplot (Rampino & Self 1992).

Vulkanická zima mohla vzájemně izolovat jednotlivé populace moderních lidí a snížit jejich počet, čímž nastal efekt hrdla láhve (*bottleneck*). Uvažuje se o tom, že populace moderního člověka prošly právě během svrchního pleistocénu nejméně jedním efektem hrdla láhve (Ambrose 1998). Vulkanická zima mohla být právě tím důvodem, proč k němu došlo, stejně jako zlepšení klimatických podmínek po konci chladného období mohlo vést k populační explozi (Rampino et al. 1993). Je zároveň možné, že právě efekt hrdla láhve v kombinaci s efektem zakladatele způsobený izolací populací během vulkanické zimy vedl k diferenciaci populací, které před touto událostí vzešly ze stejné africké domoviny (Ambrose 1998).

Pokud populace přežívaly pouze v tropických refugiích, největší populace po tomto klimaticky nepříznivém období musela být ta, která obývala největší refugium, tedy rovníkovou Afriku. Právě to je pravděpodobně důvodem, proč v oblasti Afriky nalézáme největší genetickou diverzitu současných populací bez dokladů efektu hrdla lahve (Sjödín et al. 2012).

Výše zmíněné souvislosti naznačují, že proměny klimatu mohly mít na migrace tehdejších populací značný vliv. Zůstává otázkou, zda byly změny klimatu jediným důvodem, proč AMČ opustil Afriku.

5. FYZICKÉ DOKLADY

Pro orientaci v problematice šíření AMČ je předkládán popis hlavních paleoantropologických a archeologických nalezišť a nálezů, který umožňuje stopovat šíření prvních anatomicky moderních lidí.

5.1. Významná naleziště na území Afriky

Výzkumný tým Richarda Leakeyho odkryl roku 1967 naleziště v národním parku Omo, blízko skalní formace Kibish. Byly zde nalezeny početné zlomky kostry a tři lebky (Leakey 1969). Nález Omo II sestával z téměř kompletního neurocrania (Fleagle et al. 2008) a byl radiometricky datován do období před 198 000 let (\pm 14 000 let) (McDougall et al. 2005). V kontrastu s lebečními fragmenty Omo I, který vykazuje znaky *Homo sapiens*, neurocranium Omo II bylo shledáno jako primitivnější, s mnoha podobnostmi s *Homo erectus* (Fleagle et al. 2008). Studie rozsáhlého půdního záznamu ze stratigrafických vrstev 1 a 3 naznačují technologii střední doby kamenné srovnatelnou se soubory stejně starými z jiných částí Etiopie (Fleagle et al. 2008).

V údolí řeky Awash, u skalního útvaru Bouri byla nalezena fosilizovaná crania dvou dospělých jedinců a jednoho dítěte. Byly datovány radiometrickou $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ metodou s výsledným stářím 154 000 až 160 000 let, což odpovídá MIS 6 (Clark et al. 2003). Tito jedinci jsou morfologicky zařaditelní mezi archaickými africkými fosiliemi a pozdějšími anatomicky moderními lidmi pozdního pleistocénu (White et al. 2003). Nesou morfologické podobnosti s předchůdci „klasických“ neandrtálců, ale neandrtálcům se nepodobají. Stejně tak nenesou výrazné podobnosti s Africkými nálezy *Homo erectus* (White et al. 2003). Morfologie jejich crania tedy spadá mezi primitivnější morfologii ranějších afrických fosilií (jako Bodo nebo Kabwe) a více odvozenou morfologii pozdějších anatomicky moderních *Homo sapiens* (jako Klasies a Qafzeh). Z těchto důvodů byli označeni jako *Homo sapiens idaltu*, tedy předek anatomicky moderního *Homo sapiens* (White et al. 2003).

V Súdánu, poblíž města Singa, byla objevena fosilní calva hominida (Woodward 1938), datovaná ESR metodou do doby MIS 5-6 (Grün & Stringer 1991), dle U-Th analýzy z materiálu uvnitř calvy 133 000 let (McDermott et al. 1996). Morfologické studie odhalily směsici archaických a moderních znaků, ale poskytly pouze komplikované závěry vzhledem k možnosti patologické deformace této lebky. Počítačová tomografie pravé spánkové kosti odhalila absenci kostěného labyrintu (Spoor et al. 1998). Klenutá čelní kost a redukované nadočnicové oblouky řadí tento exemplář mezi nejranější a nejprimitivnější členy kladu *Homo sapiens* (McDermott et al. 1996).

Na nalezišti Jebel Irhoud v Maroku byla nalezena dvě crania dospělých jedinců, juvenilní mandibula a juvenilní humerus. Jejich stáří bylo určeno metodou ESR 160 000 let (\pm 16 000 let) (Smith et al. 2007). Nálezy nesou znaky moderního člověka, ovšem projevené pouze slabě (Smith et al. 2007). Dříve byla diskutována jejich podobnost s neandrtálcem (Santa Luca 1978).

Fragmenty lebek, obratlů a dlouhých kostí v jeskyni ležící u ústí řeky Klasies byly datovány na 110 000 let, což odpovídá MIS 5d. Svým tvarem a rozměry odpovídají spíše předmoderním populacím (Rightmire et al. 2006). Další tamní nálezy dosahují stáří přibližně 64 000 až 104 000 let. Přidružené artefakty daných vrstev odpovídají střední době kamenné (Wurz 2002).

Občas se podaří zachytit i autentické známky lidského pohybu. Takový objev učinil Lee Berger v roce 1997 u pobřeží laguny Langebaan v jižní Africe, kde odkryl otisky lidských nohou ve ztvrdlém bahně. Radiometrickým datováním bylo určeno, že stopy vytvořil člověk, který zde prošel před 117 000 lety (Roberts & Berger 1997). Podobný záznam byl zachycen v sopečném popelu pod sopkou v Engaro Sero v Tanzanii. Zde se našly stopy skupiny čítající přibližně 20 dospělých a dospívajících jedinců. Jejich stáří bylo určeno na 120 000 let (Hatala et al. 2011).

5.2. Významná naleziště na území jihozápadní Asie

Naleziště Es-SkhuI je lokalizováno na západním svahu Mt. Carmel severně od jeskyně Tabun (Jelinek 1982), kde byly objeveny fosilní pozůstatky 9 homininů (Mercier et al. 1993). V sedimentu u jedince SkhuI VII byla později objevena ještě dětská spodní čelist (Grün et al. 2005). Datovací metody určují stáří těchto fosilií do doby před 80 300 lety (McDermott et al. 1993) nebo i 101 000 (\pm 12 000) lety (Stringer et al. 1989). Výsledná čísla jsou dokladem toho, že hominini z oblasti Qafzeh nebyli jedinými moderními lidmi na území Levanty v době před 100 000 lety (Mercier et al. 1993). Zároveň zde byly nalezeny soubory natufianské, aurignaciánské a mousteriánské kultury. Ve stejné vrstvě s lidskými fosiliemi byla nalezena mousteriánská industrie produkovaná technikou shodnou s nálezy z oblastí Tabun a Qafzeh (Mercier et al. 1993).

V jeskyni Qafzeh byly již v roce 1934 odhaleny artefakty z období středního a svrchního paleolitu (Schwarcz 1988). V nánosech z období středního paleolitu bylo odkryto 27 lidských fosilií. Později byly hlouběji v jeskyni odkryty i lidské pozůstatky svrchního paleolitu. Celkem byly odkryty fosilní pozůstatky sedmi dospělých a několika nedospělých jedinců (Bar-Yosef Mayer et al. 2009). Kosterní morfologie lidských pozůstatků z tohoto naleziště je poměrně variabilní. Všechny vykazují znaky AMČ, některé ale s primitivnějšími znaky na lebce. Na sklovině jednoho ze savců nalezeného v úrovni lidských fosilií byla použita datovací metoda ESR s výsledkem 115 000 let (\pm 15 000 let) (Schwarcz 1988).

Naleziště Es-Skhul a Qafzeh jsou v rámci Eurasie unikátní v uchování pozůstatků raného AMČ dohromady s artefakty mousterianské kultury. Jinde jsou takové nálezy asociovány výhradně s neandrtálci nebo jinými formami archaických lidí (Shea & Bar-Yosef 2005).

Ačkoli lidé ze Skhul a Qafzeh osídlili Levantu nejpozději před 80 000 lety, v následných depositech středního paleolitu v období před 47 000 až 70 000 lety jsou k nalezení pouze neandrtálci (Shea 2003). Fosilie z nalezišť Skhul a Qafzeh tak možná reflektují raný neúspěšný pokus o rozšíření z tropické Afriky do (podnebně) mírné Eurasie (v období před 80 000 až 130 000 lety). Moderní Euroasiaté jsou v takovém případě potomky „druhé vlny“, která konkurenčně nahradila neandrtálce (Shea & Bar-Yosef 2005).

K otázce vztahu anatomicky moderních lidí a neandrtálců významně přispívá naleziště v jeskyni Tabun. Postupně zde byly odkryty série šesti paleolitických kultur od základní tayaciánské (vrstva G) přes pozdní acheuléenskou (F), acheuleo-yabrudianskou (E), spodní levalloiso-mousterianskou (D,C) a horní levalloiso-mousterianskou (B), až k vrstvě (A) z doby bronzové. Neandrtálský hrob (Tabun I) a další dolní čelist (Tabun II) byly nalezeny ve vrstvě C. Nález Tabun I se v mnoha znacích podobá Neandrtálcům ze západní Evropy (Jelinek 1982). Stáří těchto jedinců je odhadováno na 34 000 let ($\pm 5 000$ let) (Schwarcz et al. 1998). Je zde patrný kulturní vývoj v době mezi 50 000 až 130 000 lety (Jelinek et al. 1973).

Naleziště v jihozápadním Jemenu poskytla mnoho artefaktů z doby středního a pozdního pleistocénu. Najdeme zde pozůstatky acheuléenské kultury (region Tihama), naopak oldowanská kultura se zde nevyskytuje (Pease & Whalen 1991). Jemenská acheuleanská kultura je charakterizována téměř absolutní absencí pěstních klínů, což naznačuje odlišné adaptivní strategie oproti acheuleanské kultuře ze Saudské Arábie, při nichž byly preferovány menší nástroje (Pease & Whalen 1991).

Další významná nalezištěm nacházejí v oblasti Dhofar na území Ománu, kde byla nedávno objevena industrie pozdního núbijského komplexu, známého do té doby pouze ze severovýchodní Afriky. Stáří těchto nálezů bylo odhadnuto na 106 000 let, což dokazuje přítomnost africké technologie středního paleolitu v jižní Arábii v první polovině MIS 5 (Rose et al. 2011). Další nálezy núbijského komplexu byly objeveny v centrální Saudské Arábii na nalezišti Al-Khajr 22 (Crassard & Hilbert 2013). Tyto nálezy spadají do středního paleolitu, konkrétně se jedná o první nález levalloiské techniky, a jejich široká distribuce je důkazem intenzivního pohybu tehdejších populací po Arabském poloostrově (Crassard & Hilbert 2013).

Další paleolitické artefakty byly nalezeny u Jebel Faya ve Spojených Arabských emirátech. Nejstarší exempláře byly datovány do doby před 127 000 ($\pm 16 000$) lety, což odpovídá levantským vzorkům středního paleolitu, ovšem technologické i typologické podobnosti chybí. Podobně jako nálezy

núbijského komplexu z ománského Dhofaru vykazují příbuznost spíše s nálezy ze severovýchodní Afriky, což naznačuje, že mohly být vyprodukovány jednou migrující populací během MIS 5 (Armitage et al. 2011).

5.3. Významná naleziště v jižní Asii

V oblasti Jwalapuram se pod i nad vrstvou popela ze sopky Toba zachovaly kamenné nástroje, které považovány za doklad přítomnosti AMČ v jižní Indii v době erupce sopky Toba (Petraglia et al. 2007). Před a po-erupční nálezy vykazují bližší příbuznost s africkou industrií střední doby kamenné než se soudobou eurasijskou industrií středního paleolitu, která je typicky založena na levalloiské technice (Petraglia et al. 2007).

Dalším významným nalezištěm této oblasti je Mehtakheri na břehu řeky Naramada, které poskytuje kontinuální záznam tzv. mikroblade technologie od jejího prvního objevení až do doby železné. Mikroblade technologie se na indický subkontinent dostala pravděpodobně s příchodem prvních moderních lidí. Vypovídá o tom nepřítomnost technologie raného paleolitu i fakt, že kamenná arabská industrie datovaná do MIS 5 nesdílí podobnost s industrií indického subkontinentu (Mishra et al. 2013).

5.4. Závěry na základě fyzických dokladů

Výše zmíněné nálezy vypovídají o prvních krocích AMČ. Dostupné nejstarší nálezy anatomicky odpovídající modernímu člověku se nachází v Africe, nálezy anatomicky moderních lidí mimo africký kontinent takového stáří nedosahují. To podporuje teorii vzniku AMČ v Africe.

Nálezy pozůstatků AMČ na území jihozápadní Asie jsou datovány buď do období před 110 000 lety, nebo až mladší 60 000 let. V mezidobí v případě Levanty zde nalézáme pouze neandrtálce, kteří se ale na území jižní Arábie nevyskytují. Z toho je možné usuzovat na první neúspěšný pokus o migraci AMČ jednak do oblasti Levanty, ale i jižní Arábie. Ze stáří dalších mimoafrických nálezů vyplývá, že nejpozději před 40 000 lety již AMČ došel z Afriky až na australský kontinent.

6. GENETICKÉ DOKLADY

V problematice šíření AMČ se často využívá i různých částí DNA současných populací. Oblíbeným nástrojem je mtDNA, vhodná pro svou čistě maternální dědičnost a absenci rekombinace k fytogeografickým rekonstrukcím (Avice 2000). Díky tomu bylo možné určovat fylogenetické vztahy mezi jednotlivými haploskupinami, které se vyskytují v těch či oněch regionech, a které tam byly zaneseny v různých obdobích (Forster 2004). Méně často je využívána nerekombinační část Y chromozomu (NRY) a mnohé informace byly získány v poslední době (po zavedení NGS technik) i díky výzkumu tzv. ancient DNA (aDNA) (Stoneking & Krause 2011).

6.1. Africký původ

První genetické výzkumy s výsledky v podobě fylogenetických větvení byly prováděny již v 80. letech 20. století. Rebeca Cannová se spolupracovníky v roce 1987 prezentovala výsledky celosvětového výzkumu a postulovala, že veškeré soudobé mtDNA vedou maternální linií zpět k mtDNA, která byla přítomna v africké populaci přibližně před 200 000 lety (Cann et al. 1987).

V rámci další studie byly porovnávány vzorky 189 lidí z různých geografických oblastí včetně 121 Afričanů. Výsledným závěrem bylo, že identické mtDNA haploskupiny jsou sdíleny v rámci určité populace, ale nikoliv mezi jednotlivými populacemi. Na základě těchto vzorků a vzorků šimpanzích mtDNA byl vytvořen fylogenetický strom vedoucí svými kořeny k africkým mtDNA haploskupinám (Vigilant et al. 1991).

Při testu lidských a šimpanzích mtDNA byl utvořen závěr, že lidský předek společný všem lidským mtDNA žil v době před 169 000 až 249 000 lety (Vigilant et al. 1991). Důležitým zjištěním bylo, že právě v Africe je diverzita mtDNA nejvyšší. Toto zjištění opět podporuje teorii vzniku AMČ v Africe (Vigilant et al. 1991).

Výzkumy přesnějšího původu AMČ v rámci Afriky ale neposkytly jednoznačný výsledek. Fylogenetický strom mtDNA vede až ke dvěma liniím, haploskupinám L1'6 a L0. Zatímco L1'6 ukazuje na místo svého původu v centrální či východní Africe, L0 pochází pravděpodobně z jižní Afriky (Salas et al. 2002).

V rámci dalšího výzkumu byl utvořen fylogenetický strom sestávající z 624 kompletních mtDNA genomů pocházejících ze subsaharské haploskupiny L. Pozornost byla v tomto případě věnována především populaci Khoesanů, která je reliktem lovecko-sběračského způsobu života a genom jejich zástupců obsahuje maternální i paternální linie patřící k nejstarším kladům genofondu AMČ. Pomocí výsledného fylogenetického stromu byla určena doba oddělení khoisanského maternálního předka od

zbylého mtDNA genomu lidské populace před 90 000 až 150 000 lety. V té době patrně existovalo minimálně pět dalších maternálních linií, které se dochovaly do současnosti. Ty se rozpadly do přibližně 40 sublinií, které prosperovaly v subsaharské Africe v době expanze AMČ mimo Afriku přibližně před 60 000 až 70 000 lety. Tento výsledek podporuje teorii malých populací v geografické a genetické izolaci, jež byla prolomena až migrací během pozdní doby kamenné. Tato práce poukazuje i na pozoruhodnou skutečnost, že z více než 40 mtDNA linií vyskytujících se v Africe v době migrace AMČ, jen dvě haploskupiny M a N (obě dceřiné haploskupiny L3) daly vzniknout veškeré dnešní mtDNA diverzitě mimo Afriku (Behar et al. 2008).

Na haploskupinu L0 se zaměřila novější studie (Rito et al. 2013). Došla k závěru, že poslední společný předek lidské mtDNA patrně obýval centrální Afriku přibližně před 180 000 lety v době populačního úbytku. Dále byla navržena koexistence dvou afrických skupin anatomicky moderních lidí v době přibližně před 130 000 lety: předek dnešních Khoisanů na jihu představovaný haploskupinou L0 a skupina žijící v centrální a východní Africe, nesoucí haploskupinu L1'6. Uvažuje se o tom, že její rozšíření mohlo být způsobeno měnicími se klimatickými podmínkami, což dalo impuls populacím nesoucím její dceřinou haploskupinu L3 šířit se do světa před 60 000 lety. U haploskupiny L0 byly vystopovány dvě migrace z jihu na východ Afriky (Rito et al. 2013).

Na rozdíl od mtDNA byly počátky fylogeneze NRY (*non-recombinant region of Y*) haplotypů objeveny až v nedávné době (Cruciani et al. 2011). Studie prováděná na tomto segmentu (pro muže specifické oblasti Y chromozomu, MSY, *male specific region of human Y chromosome*), který je v rámci lidského genomu charakterizován nízkou diverzitou v porovnání s autozomy), přinesla několik významných závěrů. Sekvenováním přibližně 200 kilobází této části chromozomu u vzorků patřících ke kladům A1, A2, A3 a BT, se podařilo získat 146 bíalelických variant, ze kterých byl následně sestaven patrilinéární fylogenetický strom. Odhad stáří kořene tohoto stromu ukázal na období před $141\,500 \pm 15\,600$ lety. Závěry tohoto výzkumu vypovídají o zdvojnásobení koalescenčního stáří (oproti předchozím odhadům) s kořeny MSY fylogeneze v centrální a severozápadní Africe (Cruciani et al. 2011).

Díky vzorkům pocházejícím z komerčního genetického testování byl dále učiněn objev zvláštního Y chromozomu, který nese kombinaci jednonukleotidových polymorfismů definovaných pro haploskupinu A (Mendez et al. 2013). V rámci uvedené studie bylo sekvenováno 240 kilobází tohoto chromozomu pro identifikaci odvozených mutací této základní linie, která byla pojmenována A00. Následně byla odhadnuta doba posledního společného předka na 338 000 let, což je odhad výrazně převyšující výsledky založené na mtDNA i nejstarší paleoantropologické nálezy AMČ. Je třeba ovšem poznamenat, že mutační rychlost Y chromozomu je na rozdíl od mtDNA ještě málo prozkoumána, takže výsledky datování je třeba považovat za předběžné. Vzácnost výskytu této linie ale ukazuje na

možnost velice složité struktury populací našich předků zejména stran subsaharské Afriky (Mendez et al. 2013).

6.2. Počátky expanze mimo Afriku a počet migračních vln

První expanze AMČ mimo Afriku nutně souvisí se stářím haploskupiny L3. Za první solidní odhad lze považovat studii Maxe Ingmana, jež popisuje globální mtDNA diverzitu člověka na základě kompletních mtDNA sekvencí 53 osob různého původu. Fylogenetický strom sestavený na základě těchto vzorků vedl svými nejstaršími větvemi do subsaharské Afriky. Fylogeneze neafrických sekvencí ukazuje, že čelily efektu hrdla láhve (*bottleneck effect*). Doba opuštění Afriky byla následně odhadnuta díky zvětšení populace, ke kterému došlo po prodělání efektu hrdla láhve. V rámci této studie bylo spočítáno, že k výraznému populačnímu růstu došlo před 1 925 generacemi, což odpovídá době před 35 000 až 40 000 lety (Ingman et al. 2000). Stáří nejmladšího společného předka mtDNA bylo touto studií určeno na $171\,500 \pm 50\,000$ let, stáří skupiny s neafrickými sekvencemi $52\,000 \pm 27\,500$ let, což je také nejmladší hranice exodu z Afriky za předpokladu, že genetická rozbíhavost předchází projevu odchylek populací (Ingman et al. 2000).

Studie Pedra Soarese (Soares et al. 2012) vychází z předpokladu, že časové rozmezí pro opuštění Afriky AMČ je vymezeno vznikem haploskupiny L3 a objevením jejích neafrických dceřiných haploskupin M a N, které pravděpodobně vznikly právě během migrace mimo Afriku (Richards et al. 2006). Analýzou 369 afrických vzorků kompletních sekvencí haploskupiny L3 byla horní časová hranice migrace určena do doby přibližně před 70 000 lety, což vylučuje úspěšnou expanzi před 74 000 lety, tedy před erupcí sopky Toba na Sumatře (Soares et al. 2012).

Jak již bylo řečeno, haploskupina L3 dala vzniknout dvěma dceřiným haploskupinám M a N, které se vyskytují již mimo území Afriky. Výjimkou jsou linie M1 a U6, které byly do severní a východní Afriky zavlečeny pravděpodobně zpětnou migrací před 40 000 až 45 000 lety (Olivieri et al. 2014).

Pokud by moderní neafrické populace byly potomky populací, které se šířily současně severní i jižní cestou, potom by mtDNA linie patřící reliktním populacím (jako Orang Asli, Papuánci, nebo domorodí Australci) měly být odvozeny od zakladatelských linií odlišných od těch zakladatelských linií, které by vedly ke kontinentálním eurasijským skupinám. Byla-li zde ale pouze jedna cesta šíření, potom by všechny neafrické populace měly být odvozeny od té samé skupiny zakladatelů. Tato skupina by při platnosti severní cesty byla stará 45 000 až 50 000 let, při užití jižní cesty 60 000 až 75 000 let (Macaulay et al. 2005).

Při porovnání mtDNA Orang Asli a Papuánců i Malajců se světovou databází byly učiněny podobné závěry a to že tyto populace jsou odvozeny ze tří zakladatelských haploskupin. Jedná se o eurasijské haploskupiny M, N a R, které také najdeme jednu vedle druhé na západě Indického subkontinentu

a stejně tak v kontinentální Asii (Macaulay et al. 2005). Stáří haploskupin M a N bylo určeno přibližně na 63 000 let (Forster et al. 2001) a záhy po jejich vzniku se od haploskupiny N oddělila její dceřiná podskupina R (stará přibližně 60 000 let) (Palanichamy et al. 2004).

Jejich podobné stáří naznačuje, že byly součástí jednoho kolonizačního procesu. Tím bylo patrně šíření objevitelské skupiny o několika stech jedincích z východní Afriky po vzniku haploskupiny L3 před přibližně 85 000 lety. Následoval sled mutací a genetického driftu, jejichž výsledkem byly dceřiné haploskupiny M, N a R. Zároveň došlo k zániku původní haploskupiny L3. Přítomnost všech dceřiných haploskupin ve všech regionech šíření, ovšem s hojným rozrůzněním do podskupin, svědčí o rychlém pobřežním šíření podél Indického oceánu a do Oceánie přibližně před 65 000 lety (Macaulay et al. 2005).

Jak bylo uvedeno výše, při hledání cesty, kterou se vydal AMČ, se uplatnila také haploskupina M, která spolu s haploskupinou N tvoří základní dceřiné větve haploskupiny L3. Původně byla tato haploskupina geografickým určením vnímána jako asijská. Její přítomnost v Africe byla vysvětlována genetickou výměnou s asijskými populacemi. Další variantou bylo, že tato haploskupina byla přítomna již u prvních obyvatel východní Afriky a do Asie se rozšířila později (Passarino et al. 1998).

Pro pochopení vztahu mezi africkou a asijskou odnoží haploskupiny M byly v roce 1999 porovnávány vzorky mtDNA z oblastí Etiopie a Indie. Porovnáním stáří určeného z RFLP dat ($48\,000 \pm 15\,000$ let pro africkou haploskupinu M a $56\,000 \pm 7\,000$ let pro asijskou haploskupinu M), jejich vzájemných odlišností a geografického rozložení (v kontextu teorie *Out of Africa*) byl učiněn následující závěr. Haploskupina M vznikla ve východní Africe přibližně před 60 000 lety a následně byla donesena až do Asie. Asijská odnož této haploskupiny se od africké verze oddělila již v době před 50 000 lety. Poté následovala výrazná demografická i geografická expanze (Quintana-murci et al. 1999).

Nejvýraznější přínos k objasnění počátků mtDNA diverzity mimo Afriku přinesla až studie Veróniky Fernandesové, jež byla zaměřena na tři základní klady haploskupiny N (tedy N1, N2 a X), jejichž diverzita je nejvyšší právě v blízkém okolí Arabského poloostrova. Jejich rozdělení časově odpovídá prvnímu úspěšnému opuštění Afriky před 60 000 lety. Vzorky nesoucí tyto haploskupiny byly porovnány s databází evropských vzorků. Rozložení haploskupin ukazuje na společného předka v oblasti Arabského poloostrova, jehož potomci se pravděpodobně šířili z refugia Perského zálivu (viz kapitola 4) na Blízký východ a do Evropy v období pluválu před 24 000 až 55 000 lety. Tato studie tedy potvrzuje Arábii jako první neafrické stanoviště a Perský záliv jako přestupní stanici, které AMČ užil při cestě za osídlením světa (Fernandes et al. 2012).

6.3. Asimilace

Je třeba ovšem poznamenat, že v době vzniku a šíření AMČ byl svět okupován i jinými zástupci rodu *Homo*. Migrace AMČ, ať už jakkoliv zapříčiněná, jej přivedla do oblastí obývaných mimoafrickými populacemi. AMČ se pravděpodobně setkal s neandrtálcem žijícím v západní Eurasii a patrně i se zástupci přežívajících skupin původu *Homo erectus* ve východní Asii (Stringer 2012). Paleogenetické studie ukazují, že se tyto archaické populace mohly zapsat do genomu AMČ a podílet se tak i na jeho regionální diferenciaci (Macholán 2014).

Již práce Richarda Greena z roku 2010 přináší informace o genomu neandrtálce složeného z 3 jedinců, které porovnává s 5 jedinci současné populace z celého světa. Poukazuje na množství DNA úseků v genomu AMČ, které mohly být ovlivněny prokřížováním s neandrtálci. Později se ukázalo, že neandertálské geny ovlivňují i například kožní pigmentaci, ale i jiné deriváty Eurasiatů (Vernot & Akey 2014). Studie dále poukazuje na větší příbuznost genomu neandrtálce s dnešní euroasijskou populací než s dnešní populací subsaharské Afriky (Green et al. 2010). Geny neandrtálce tak mohly mít vliv na současného zástupce euroasijské populace v podobě většího nosu nebo funkce imunitního systému (Abi-Rached et al. 2011).

Dle dalších výzkumů se v segmentech genomu některých populací východní Asie odráží geny tzv. denisovanů, sesterské skupiny neandrtálců. Společný předek neandrtálce a denisovana se odštěpil od hlavní lidské linie přibližně před 600 000 lety, následovalo oddělení těchto dvou skupin o 200 000 let později (Meyer et al. 2012).

Důkaz mísení různých homininů přinesla studie zaměřená na tibetskou populaci žijící v hypoxickém prostředí Tibetské náhorní plošiny. Výzkumem vzorků pocházejících od 40 Tibeťanů a 40 Chanů bylo zjištěno, že gen EPAS1, který je spojován se snazším přežitím v hypoxických podmínkách, má velice neobvyklou holotypovou strukturu, která může být vysvětlena pouze introgresí DNA denisovanů. Studium velkého souboru celosvětové populace bylo navíc zjištěno, že se daný holotyp se nachází pouze u denisovanů a Tibeťanů a ve velmi nízké frekvenci i u Chanů. Tento objev dokládá, že mísení s jinými homininy přineslo do lidského genomu změny, které přispěly k adaptaci člověka na nová prostředí (Huerta-Sánchez et al. 2014).

Výše uvedené práce přinášejí genetické doklady mísení AMČ s archaickými populacemi potom, co opustil Afriku, tedy přibližně před 60 000 lety. Shodně ukazují zároveň na skutečnost, že populace neandrtálců i denisovanů byly v podstatě vymírající s velmi nízkou diverzitou. Výsledkem mísení je různé množství cizorodé DNA v genomu některých soudobých populací. Celkově vzato jaderný genom dnešních mimoafrických populací obsahuje přibližně 2,5% příměsi neandrtálců (Prüfer et al. 2014) a genom populací Melanésie 5% pozůstatek genomu denisovanů (Reich et al. 2011).

6.4. Zpětné šíření populací jihozápadní Asie do Afriky

Arábie včetně Předního východu sehrála ještě minimálně jednou významnou roli při osidlování světa moderním člověkem. Dle studie Anny Olivieriové z roku 2006 byly tyto regiony klíčovým koridorem při zpětném šíření AMČ z Asie do Evropy. Haploskupina N, která vzešla z haploskupiny L3 a společně s haploskupinou M opustila Afriku, má dceřinou haploskupinu R, jež se od ní odštěpila záhy po opuštění Afriky. Tato haploskupina R obnáší dceřinou haploskupinu U, která se dále dělí na U1-U9 a je charakteristická rozsáhlým geografickým rozšířením od Evropy až po centrální Asii. Právě studium haploskupin U6 a U5 sehrálo stěžejní roli při rekonstrukci pozdějších migrací do Afriky a Evropy (Achilli et al. 2005; Secher et al. 2014).

Haploskupiny M1 a U6 jsou ve vysoké frekvenci přítomny v severní a východní Africe. Sekvenováním jejich vzorků z oblastí bylo určeno jejich stáří na přibližně 37 000 let pro M1 a 45 000 let pro U6. Právě příchod haploskupin M1 a U6 do Afriky v době před 40 000 až 45 000 lety se časově překrývá s osídlením Evropy moderními lidmi a je pravděpodobné, že byl zapříčiněn stejnými podněty v podobě klimatických změn. Je tedy možné, že populace nesoucí haploskupiny M1, U6 a U5 (nebo jejich molekulárně blízké předky) se vyskytovaly v oblasti jihozápadní Asie, možná v oddělených enklávách, kde byly ovlivněny jednou či sérií klimatických změn, které je přiměly vydat se směrem na západ (Olivieri et al. 2014).

Tyto populace se šířily nejprve do oblasti Středomoří, odkud se haploskupina U5 rozšířila do Evropy, zatímco haploskupiny U6 a M1 se rozšířily až do severní a východní Afriky. Při tomto zpětném šíření nebyla využita jižní cesta, ale oblast Středozemního moře (Olivieri et al. 2014). Je možné, že k tomuto šíření došlo v období před 44 000 až 48 000 lety (Shackleton et al. 2004). Tato studie tak podpořila scénář, ve kterém první kultury svrchního paleolitu v severní Africe (dabban) a v Evropě (aurignacien) měly shodný zdroj svého šíření v Levantě (Bar-Yosef 2002). Význam Arábie coby oblasti, odkud pravěké populace expandovaly, byl prokázán i studiem haploskupiny R0a, jež byla kromě Arábie detekována především ve východní Africe a také na Sokotře (Černý et al. 2011).

7. ÚLOHA ARÁBIE

Arábie sehrála významnou roli při šíření AMČ hned několikrát. Poprvé tomu bylo při jeho raném pokusu o opuštění Afriky, kdy se moderní člověk rozšířil přes oblast Sahary až do Levanty a jižní Arábie. K tomuto prvnímu kroku na cestě za osídlením světa došlo dle archeologického záznamu již během MIS 5 tedy zhruba před 125 000 lety. Šíření člověka se řídilo stejnými omezeními, jako šíření všech velkých savců, tedy přístupem k pitné vodě a následováním klimaticky nejvhodnějšího koridoru. Dále se ovšem při tomto prvním pokusu nedostal a Evropu tak nadále okupovali neandrtálci, kteří se navíc rozšířili i na Přední východ. Když savana severní Afriky vyschla, zmizel AMČ opět i z archeologického záznamu Levanty. Později, v době před 55 000 až 70 000 lety se AMČ úspěšně rozšířil mimo Afriku tzv. jižní cestou. Při tomto pokusu byl již moudřejší o schopnost cíleného překročení vodní plochy, která mu umožnila překročit nejen ústí Rudého moře, jako v předchozím případě, ale následně i Wallaceovu linii, aby dosáhl Austrálie nejpozději před 48 000 lety. Arábie byla klíčovou oblastí ještě jednou během šíření AMČ a to v době, kdy moderní člověk migroval z oblasti Perského zálivu na severozápad, aby následně osídlil Evropu před zhruba 45 000 lety. Některé jeho populace se následně vlivem měnících se klimatických podmínek rozšířily do oblasti Středozemního moře a odtud dále do severní Afriky. Poslední období arabské expanze a zpětného šíření do Afriky lze spojit s obdobím holocénu.

8. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Abi-Rached, L. et al., 2011. The Shaping of modern human immune systems by multiregional Admixture with Archaic Humans. *Science*, 334(6052), pp.89–94.
- Achilli, A. et al., 2005. Saami and Berbers--an unexpected mitochondrial DNA link. *American journal of human genetics*, 76(5), pp.883–6.
- Ambrose, S.H., 1998. Late Pleistocene human population bottlenecks, volcanic winter, and differentiation of modern humans. *Journal of human evolution*, 34(6), pp.623–51.
- Armitage, S. et al., 2011. The Southern Route “ Out of Africa ” : Evidence for an Early Expansion of Modern Humans into Arabia. *Science*, 331, pp.453–456.
- Bar-Yosef, O., 2002. The Upper Paleolithic revolution. *Annu. Rev. Anthropol.*, 31, pp.363–393.
- Behar, D.M. et al., 2008. The Dawn of Human Matrilineal Diversity. *The American Journal of Human Genetics*, 82(5), pp.1130–1140.
- Blome, M.W. et al., 2012. The environmental context for the origins of modern human diversity: a synthesis of regional variability in African climate 150,000-30,000 years ago *Journal of human evolution*, 62(5), pp.563–92.
- Bowler, J.M. et al., 2003. New ages for human occupation and climatic change at Lake Mungo, Australia. *Nature*, 421(6925), pp.837–40.
- Bräuer, G., 1992. Africa’s place in the evolution of Homo sapiens. In *Continuity or replacement: controversies in Homo sapiens evolution*. pp. 83–98.
- Cann, R. et al., 1987. Mitochondrial DNA and Human Evolution. *Nature*, 325, pp.31–36.
- Clark, J.D. et al., 2003. Stratigraphic , chronological and behavioural contexts of Pleistocene Homo sapiens from Middle Awash, Ethiopia. *Nature*, 423, pp.747–752.
- Cohen, A.S. et al., 2007. Ecological consequences of early Late Pleistocene megadroughts in tropical Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(42), pp.16422–7.
- Crassard, R. & Hilbert, Y.H., 2013. A Nubian complex site from central Arabia: implications for Levallois taxonomy and human dispersals during the upper Pleistocene. *PloS one*, 8(7), p.e69221.
- Cruciani, F. et al., 2011. A revised root for the human Y chromosomal phylogenetic tree: the origin of patrilineal diversity in Africa. *American journal of human genetics*, 88(6), pp.814–8.
- Černý, V. et al., 2011. Internal diversification of mitochondrial haplogroup R0a reveals post-last glacial maximum demographic expansions in South Arabia. *Molecular biology and evolution*, 28(1), pp.71–8
- Emiliani, C., 1955. Pleistocene temperatures. *1955*, pp.538–579

- Faure, H. et al., 2002. The coastal oasis: ice age springs on emerged continental shelves. *Elsevier*, 33, pp.47–56
- Fernandes, V. et al., 2012. The Arabian Cradle: Mitochondrial Relicts of the First Steps along the Southern Route out of Africa. *The American Journal of Human Genetics*, 90(2), pp.347–355
- Fleagle, J.G. et al., 2008. Paleoanthropology of the Kibish Formation, southern Ethiopia: Introduction. *Journal of human evolution*, 55(3), pp.360–365
- Forster, P., 2004. Ice Ages and the mitochondrial DNA chronology of human dispersals : a review Ice Ages and the mitochondrial DNA chronology of human dispersals: a review. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359(2), pp.255–264
- Forster, P. et al., 2001. Phylogenetic star contraction applied to Asian and Papuan mtDNA evolution. *Molecular biology and evolution*, 18(10), pp.1864–81
- Green, R.E. et al., 2010. A Draft Sequence of the neandertal genome. *Science*, 328, pp.710–722
- Grün, R. et al., 2005. U-series and ESR analyses of bones and teeth relating to the human burials from Skhul. *Journal of human evolution*, 49(3), pp.316–34
- Grün, R. & Stringer, C.B., 1991. Electron spin resonance dating and the evolution of modern humans. *Archaeometry*, 2, pp.153–199
- Hatala, K. et al., 2011. Early modern human footprints from Engere Sero, Tanzania. *American journal of p*, 144(8748-10), p.52
- Hora, M. & Sladek, V., 2014. Influence of lower limb configuration on walking cost in Late Pleistocene humans. *Journal of human evolution*, 67, pp.19–32
- Huerta-Sánchez, E. et al., 2014. Altitude adaptation in Tibetans caused by introgression of Denisovan-like DNA. *Nature*, 000(1)
- Ingman, M. et al., 2000. Mitochondrial genome variation and the origin of modern humans. *Nature*, 408(6813), pp.708–13
- Jelinek, J. et al., 1973. New Excavation in Tabun cave, Mount Carmel, Israel, 1967-72: Preliminary report. *Paléorient*, 1, pp.151–183
- Klein, R.G. et al., 2004. The Ysterfontein 1 Middle Stone Age site, South Africa, and early human exploitation of coastal resources. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(16), pp.5708–15
- Lahr, M.M. & Foley, R., 1994. Multiple Dispersals and Modern Human Origins. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, pp.48–60
- Leakey, R., 1969. Early Homo sapiens Remains from the Omo River Region of South-west Ethiopia: Faunal Remains from the Omo Valley. *Nature*, 222(5199), pp.1132–1133
- Leslie, C.A., 1993. The fossil evidence for modern human origins in Africa: A revised view. *American Anthropologist*, 95(1), pp.73–96

- Macaulay, V. et al., 2005. Single , Rapid Coastal Settlement of Asia Revealed by Analysis of Complete Mitochondrial Genomes. *Science*, 308(May), pp.1034–1036
- Macholán, M., 2014. Paleogenetika člověka – způsobí analýza archaické DNA revoluci v pohledu na lidskou evoluci? *Živa*, 2, pp.53–56
- Marean, C.W. et al., 2007. Early human use of marine resources and pigment in South Africa during the Middle Pleistocene. *Nature*, 449, pp.905–908
- McBrearty, S. & Stringer, C., 2007. The coast in colour. *Nature*, 449(October), pp.793–794
- McDermott, F. et al., 1993. Mass-spectrometric U-series dates for Israeli Neanderthal / early modern hominid sites . *Nature*, 363, pp.252–255
- McDermott, F. et al., 1996. New Late-Pleistocene uranium – thorium and ESR dates for the Singa hominid (Sudan). *Journal of Human Evolution*, 31(1938), pp.507–516
- McDougall, I. et al., 2005. Stratigraphic placement and age of modern humans from Kibish, Ethiopia. *Nature*, 433, pp.733–737
- Mendez, F.L. et al., 2013. An African American paternal lineage adds an extremely ancient root to the human Y chromosome phylogenetic tree. *American journal of human genetics*, 92(3), pp.454–9
- Meyer, M. et al., 2012. A high-coverage genome sequence from an archaic Denisovan individual. *Science*, 338(6104), pp.222–6
- Mishra, S. et al., 2013. Continuity of microblade technology in the Indian Subcontinent since 45 ka: implications for the dispersal of modern humans. *PloS one*, 8(7), p.e69280
- O’Connor, S. et al., 2011. Pelagic fishing at 42,000 years before the present and the maritime skills of modern humans. *Science (New York, N.Y.)*, 334(6059), pp.1117–21
- Olivieri, A. et al., 2014. The mtDNA Legacy of the Levantine Early Upper Palaeolithic in Africa. *Science*, 314(5806), pp.1767–1770
- Oppenheimer, S., 2009. The great arc of dispersal of modern humans: Africa to Australia. *Quaternary International*, 202(1-2), pp.2–13
- Palanichamy, M.G. et al., 2004. Phylogeny of mitochondrial DNA macrohaplogroup N in India, based on complete sequencing: implications for the peopling of South Asia. *American journal of human genetics*, 75(6), pp.966–78.
- Passarino, G. et al., 1998. Different genetic components in the Ethiopian population, identified by mtDNA and Y-chromosome polymorphisms. *American journal of human genetics*, 62(2), pp.420–34
- Pease, D.W. & Whalen, N.M., 1991. Archaeological Survey in Southwest Yemen, 1990. *Paléorient*, 17(2), pp.127–131
- Petraglia, M. et al., 2007. Middle Paleolithic Assemblages from the Indian Subcontinent efore and After the Toba Super-Eruption. *Science*, 317, pp.114–116

- Prüfer, K. et al., 2014. The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains. *Nature*, 505, pp.43–49
- Quintana-murci, L. et al., 1999. Genetic evidence of an early exit of *Homo sapiens sapiens* from Africa through eastern Africa. *Nature*, 23, pp.437–441
- Rampino, M.R. et al., 1993. Bottleneck in Human Evolution and the Toba Eruption. *Science*, 262(5142), pp.20–21
- Rampino, R. & Self, S., 1992. Volcanic Winter and Accelerated Glaciation Following the Toba super-eruption. *Nature*, 359(6390), pp.50–52
- Reich, D. et al., 2011. Denisova admixture and the first modern human dispersals into Southeast Asia and Oceania. *American journal of human genetics*, 89(4), pp.516–28
- Rightmire, G.P. et al., 2006. Human foot bones from Klasies River main site, South Africa. *Journal of human evolution*, 50(1), pp.96–103
- Richards, M. et al., 2006. A model for the dispersal of modern humans out of Africa. In *Mitochondrial DNA and the evolution of Homo sapiens*. Berlin, pp. 225–265
- Rito, T. et al., 2013. The first modern human dispersals across Africa. *PloS one*, 8(11), p.e80031
- Roberts, D. & Berger, L.R., 1997. Last interglacial (c. 117 kyr) human footprints from South Africa. *South African Journal of Science*, 93(8), pp.349–351
- Rose, J.I., 2010. New Light on Human Prehistory in the Arabo-Persian Gulf Oasis. *Current Anthropology*, 51(6), pp.849–883
- Rose, J.I. et al., 2011. The Nubian Complex of Dhofar, Oman: an African middle stone age industry in Southern Arabia. *PloS one*, 6(11), p.e28239
- Salas, A. et al., 2002. The Making of the African mtDNA Landscape. *American journal of human genetics*, 71, pp.1082–1111
- Santa Luca, A.P., 1978. A re-examination of presumed Neandertal-like fossils. *Journal of Human evolution*, 7(7), pp.619–636
- Sauer, C., 1962. Seashore - primitive home of man? *Proceedings of the american philosophical society*, 106, pp.41–47
- Secher, B. et al., 2014. The history of the North African mitochondrial DNA haplogroup U6 gene flow into the African, Eurasian and American continents. *BMC evolutionary biology*, 14, p.109
- Shackleton, N. et al., 2004. Absolute calibration of the Greenland time scale: implications for Antarctic time scales and for $\Delta 14C$. *Quaternary Science Reviews*, 23(14-15), pp.1513–1522
- Shea, J.J., 2003. Neandertals, competition, and the origin of modern human behavior in the Levant. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 12(4), pp.173–187
- Shea, J.J. & Bar-Yosef, O., 2005. Who Were The Skhul / Qafzeh People ? An Archaeological Perspective on Eurasia's Oldest Modern Humans. *Journal of the Israel Prehistoric Society*, 35, pp.451–468

- Scholz, C. a et al., 2007. East African megadroughts between 135 and 75 thousand years ago and bearing on early-modern human origins. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(42), pp.16416–21
- Schwarcz, H.P. et al., 1998. Neanderthal skeleton from Tabun: U-series data by gamma-ray spectrometry. *Journal of human evolution*, 35(6), pp.635–45
- Sjödín, P. et al., 2012. Resequencing data provide no evidence for a human bottleneck in Africa during the penultimate glacial period. *Molecular biology and evolution*, 29(7), pp.1851–60
- Smith, T.M. et al., 2007. Earliest evidence of modern human life history in North African early Homo sapiens. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(15), pp.6128–33
- Soares, P. et al., 2012. The Expansion of mtDNA Haplogroup L3 within and out of Africa. *Molecular biology and evolution*, 29(3), pp.915–27
- Spoor, F. et al., 1998. Rare temporal bone pathology of the Singa calvaria from Sudan. *American journal of physical anthropology*, 107(1), pp.41–50
- Stoneking, M., 2008. Human origins The molecular perspective. *EMBO reposts*, 9(2008), pp.46–50
- Stoneking, M. & Krause, J., 2011. Learning about human population history from ancient and modern genomes. *Nature reviews. Genetics*, 12(9), pp.603–14
- Stringer, C. et al., 1989. ESR dates for the hominid burial site of Es Skhul in Israel. *Nature*, 338, pp.756–758
- Stringer, C., 2012. What makes a modern human. *Nature*, 485, pp.33–35
- Stringer, C.B. & Andrews, P., 1988. Genetic and Fossil Evidence for the Origin of Modern Humans. *Science*, 239(4845), pp.1263–1268
- Urey, H., 1946. The thermodynamic proprieties of isotopic substances. *Journal of the chemical society*, pp.562 –581
- Vernot, B. & Akey, J.M., 2014. Resurrecting surviving Neandertal lineages from modern human genomes. *Science (New York, N.Y.)*, 343(6174), pp.1017–21
- Vigilant, L. et al., 1991. African Populations and the Evolution of human mitochondrial DNA. *Science*, 253(9), pp.1503–1507
- Walter, R.C. et al., 2000. Early human occupation of the Red Sea coast of Eritrea during the last interglacial. *Nature*, 405(6782), pp.65–9
- White, T.D. et al., 2003. Pleistocene Homo sapiens from Middle Awash , Ethiopia. *Nature*, 423, pp.5–10
- Wolpoff, M.H. et al., 2000. Multiregional, not multiple origins. *American journal of physical anthropology*, 112(1), pp.129–136
- Woodward, A.S., 1938. Fossil Skull of an Ancestral Bushman from the Anglo-Egyptian Sudan. *Antiquity*, 12(4), pp.190–203

Wurz, S., 2002. Variability in the Middle Stone Age Lithic Sequence, 115,000–60,000 Years Ago at Klasies River, South Africa. *Journal of Archaeological Science*, 29(9), pp.1001–1015

8.1. Sekundární zdroje

Avise, J., 2000. *Phylogeography: The history and formation of species*, Harvard university Press

Bar-Yosef Mayer, D.E. et al., 2009. Shells and ochre in Middle Paleolithic Qafzeh Cave, Israel: indications for modern behavior. *Journal of human evolution*, 56(3), pp.307–14

Jelinek, J., 1982. The Tabun Cave and Paleolithic Man in the Levant. *Science*, 216(4553), pp.1369–1375

Mercier, N. et al., 1993. Thermoluminescence Date for the Mousterian Burial Site of Es-Skhul, Mt. Carmel. *Journal of Archaeological Science*, 20, pp.169–174

Svoboda, J., 2014. *Předkové*, Praha: Acamedia

Schwarcz, 1988. ESR dates for the hominid burial site of Qafzeh in Israel. *Journal of Human Evolution*, 17(6218), pp.733–737