

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Pavla Alexia Jarešová

Co potkalo naše příbuzné? Současné pohledy na vymizení neandertálců
What happened to our relatives? Current views on Neanderthal disappearance

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Martin Hora, Ph.D.

Praha, 2018

Poděkování

Ráda bych poděkovala Mgr. Martinu Horovi, Ph.D. za vedení bakalářské práce, a také za jeho cenné připomínky. Dále děkuji členům laboratoře antropologie kostní tkáně z katedry antropologie a genetiky člověka na PřF UK za poskytnuté rady. V neposlední řadě děkuji své rodině a přátelům za podporu a trpělivost.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracovala 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.

Praha, 2018

Podpis:

Abstrakt

Cílem této bakalářské práce je představit hypotézy zdůvodňující vymizení neandertálců a vytvoření jejich uceleného přehledu. Část textu bude věnována prostředí, ve kterém neandertálci žili, a jejich rozšíření. Následně se budeme věnovat subsistenční strategii neandertálců a jejich morfologii s důrazem na rozdíly mezi neandertálci a anatomicky moderním člověkem. Značná část práce bude věnována vymření neandertálců. Na vymření mohlo mít vliv nejen klima, kompetice či rozdílnost neandertálců a anatomicky moderního člověka, ale i mnoho dalších faktorů. Všechny hypotézy by mohly vést k vymření neandertálců, anebo alespoň oslabit jejich populaci natolik, že vymření již bylo nevyhnutelné, avšak musíme uvažovat i možnost kombinace mnoha faktorů, případně různé příčiny a jejich kombinace na různých místech. Dále se v práci budeme věnovat křížení neandertálců s anatomicky moderním člověkem a jeho možnou souvislostí s vymizením neandertálců. Zaměříme se na zastoupení neandertálských genů v genofondu současné lidské populace a podíváme se na možný vliv adaptivní introgrese.

Klíčová slova: vymření, křížení, anatomicky moderní člověk

Abstract

The aim of this bachelor thesis is to introduce a summary of multiple hypothesis of the disappearance of Neanderthals. First of all, we focus on the environment inhabited by Neanderthals and their dispersal. Then we present a subsistence strategy and morphology of Neanderthals with an emphasis on the differences between Neanderthals and the anatomically modern humans. The main part of this thesis is focused on the extinction of Neanderthals. Climate, competition and dissimilarity of Neanderthals and modern humans are not the only causes of Neanderthal extinction. Each of summarised hypothesis could lead to the extinction of Neanderthals or at least destabilise their population to the point where extinction was the only outcome. However, there could be a combination of many factors in Neanderthal extinction including different causes of extinction in different places. Additionally, there is a dedication to the interbreeding of Neanderthals with anatomically modern humans and its impact on the disappearance of Neanderthals. We focus on the proportion of Neanderthal genes in the modern human gene pool and the impact of adaptive introgression.

Key words: extinction, interbreeding, anatomically modern human

Obsah

1	Úvod.....	1
2	Cíl práce	2
3	Ekologie neandertálců	3
3.1	Rozšíření a klima.....	3
3.2	Morfologie.....	4
3.3	Subsistenční strategie	6
3.3.1	Sociální uspořádání a symbolické chování.....	6
3.3.2	Výroba nástrojů a oblečení.....	6
3.3.3	Zbraně a technika lovu	7
3.3.4	Složení stravy a samoléčba.....	8
4	Hypotézy vymřeni neandertálců.....	8
4.1	Hypotézy nesouvisející s anatomicky moderním člověkem.....	9
4.2	Hypotézy související s anatomicky moderním člověkem	11
5	Křížení neandertálců s anatomicky moderním člověkem.....	15
6	Závěr.....	17
7	Použitá literatura.....	19

1 Úvod

Neandertálci jsou vymřelým druhem homininů patřícím mezi naše nejbližší fylogenetické příbuzné. k oddělení linií vedoucích k neandertálcům a dnešnímu člověku došlo podle mitochondriální DNA před 660 ± 140 tisíci lety a podle autosomální DNA existoval časově nejbližší společný předek neandertálců a *Homo sapiens* před 700 tisíci lety (Hublin, 2009).

Oblast rozšíření neandertálců zahrnovala Evropu do 55° severní šířky, ale také Blízký východ a jih centrální Sibíře (Churchill, 2014e), ačkoli v některých odlehlých oblastech docházelo v průběhu existence neandertálců k jejich lokálnímu vymizení a opětovné kolonizaci (Roebroeks, Hublin and MacDonald, 2011). Neandertálci nepřetržitě pobývali pouze v takzvané „jádrové oblasti“ (oblast bez přerušení obývaná neandertálci od jejich vzniku až do jejich vymření, což odpovídá oblasti západního mediteránu) (Serangeli and Bolus, 2008), ze které vymizeli až s jejich fyzickým vymřením.

Vymizení neandertálců je jednou z aktuálně diskutovaných otázek současné antropologie (Agustí and Rubio-Campillo, 2017; Harris and Nielsen, 2017; Hublin, 2017). Intenzivně probíraným je nejen důvod jejich vymření, ale i případná spojitost tohoto vymření s anatomicky moderním člověkem (například: Gilpin, Feldman and Aoki, 2016). Přestože neandertálci žili přizpůsobeni náročným klimatickým podmínkám doby ledové několik set tisíc let, nakonec před zhruba 40 tisíci lety došlo k jejich vymření (Higham *et al.*, 2014) a obsazení jejich ekologické niky anatomicky moderním člověkem. Otázky, které si v souvislosti s anatomicky moderním člověkem můžeme klást, jsou nejen jeho vliv na vymření neandertálců, ale i jeho případné křížení s neandertálci, a tím pádem vliv neandertálců na variabilitu současné lidské populace.

Za vymizení neandertálců může být zodpovědná celá řada biotických i abiotických faktorů. Období, během kterého neandertálce potkala extinkce, bylo doprovázeno několika výraznými událostmi jako například supererupcí v oblasti dnešní Itálie (Fitzsimmons *et al.*, 2013), nebo událostí Laschamp (Nowaczyk *et al.*, 2012). Otázkou však zůstává, zda tyto či další události a jejich kombinace mohly způsobit extinkci neandertálců, nebo zdali byla pro vymření neandertálců spojitost s anatomicky moderním člověkem klíčová.

2 Cíl práce

Cílem této bakalářské práce je vytvoření uceleného přehledu hypotéz vysvětlujících vymizení neandertálců na konci mořského izotopového stádia 3 (*marine isotope stage 3*, dále jen MIS 3). Zaměříme se na ekologii a možné příčiny vymření neandertálců, jako je kompetice s anatomicky moderním člověkem (AMČ), ale i na teorie připisující extinkci neandertálců jiným biotickým a abiotickým faktorům. Pozornost bude věnována také křížení neandertálců s AMČ.

3 Ekologie neandertálců

Ekologie neandertálců je jedním z faktorů, který mohl ovlivnit vymření tohoto druhu homininů. Svůj vliv mohlo mít jak měnící se prostředí, tak i příchod anatomicky moderního člověka (dále AMČ) s jeho vyspělejšími technologiemi a novými patogeny (Harris and Nielsen, 2017). V následujících podkapitolách budou rozebrány jednotlivé aspekty ekologie neandertálců.

3.1 Rozšíření a klima

Geografické rozšíření neandertálců ve svých maximech můžeme vidět na obrázku 1. v těchto maximech rozšíření neandertálců sahalo od Pyrenejského poloostrova na západě k Altajskému pohoří na jižní Sibiři na východě (Hublin, 1998; Krause *et al.*, 2007; Serangeli and Bolus, 2008; Churchill, 2014e). k osídlení oblasti Altajského pohoří došlo pravděpodobně nedávno, jelikož mitochondriální DNA místních neandertálců není příliš odlišná od jiných skupin neandertálců v Evropě a na Blízkém východě a altajské pozůstatky jsou datované do období před zhruba 30 000 až 38 000 lety (Krause *et al.*, 2007). Severně se pak hranice výskytu posouvala až do Vestfálska a severního pobřeží Walesu v závislosti na klimatu (Roebroeks, Hublin and MacDonald, 2011; Churchill, 2014e), ačkoli existují názory, že i přes nepřítomnost nalezišť se neandertálci vyskytovali i nad 55° severní šířky v jižní Skandinávii (Nielsen *et al.*, 2017). na jihu jejich rozšíření sahalo až ke Karmelským horám v severním Izraeli (Churchill, 2014e). Za „jádrovou oblast“ neandertálců můžeme považovat Španělsko, Itálii a jižní a jihozápadní Francii (Serangeli and Bolus, 2008).



Obrázek 1. Maximální rozšíření neandertálců. Převzato z Fiorenza *et al.* (2015).

Na konci MIS 3, během které docházelo k vymírání neandertálců, obývali neandertálci výrazně menší areál, a to především oblast Pyrenejského poloostrova a jižní Francie (J.-P. Bocquet-Appel and Demars, 2000; Banks *et al.*, 2008), ačkoli podle některých autorů, kteří vycházeli z datací nalezišť spojovaných se středním paleolitem, se vyskytovali navíc i v jižní Itálii, na Krymu, na Sibiři a pravděpodobně i ve Velké Británii (Pettitt, 1999). Podle paleoklimatického modelování však oblast

vhodná k životu neandertálců zasahovala od severní Afriky až do dnešního Dánska a velké části Velké Británie (Banks *et al.*, 2008).

Klimatické podmínky v MIS 3 patřily spíše mezi mírné v rámci Weischelianského glaciálu, ačkoli došlo i k několika Heindrichovým událostem (oteplení související s táním ledovců a migrací ker přes Atlantský oceán, kde jejich tání způsobilo ochlazení v důsledku změny mořských proudů; Heinrich, 1988) (Churchill, 2014c). Přestože se teploty ve svých minimech nijak výrazně nelišily od teplot v předchozích chladných MIS 4 nebo MIS 6 (Gilligan, 2007), docházelo k náhlým teplotním oscilacím známým jako Dansgaard-Oeschgerovy (D-O) události s frekvencí v řádech stovek až tisíců let (Dansgaard *et al.*, 1993; Churchill, 2014c). v důsledku D-O událostí tak docházelo k náhlému přerušování chladných období teplými obdobími, kde teplá období trvala několik tisíc a chladná pouze několik set let (Bond *et al.*, 1993). Kromě těchto teplotních oscilací charakterizuje MIS 3 také vítr vyšší intenzity než v předchozích MIS (Macdougall, 2006 citováno podle Gilligan, 2007). Tato kombinace faktorů měla za následek výraznější chladový stres, než kterému byli neandertálci vystaveni během své dřívější existence (Gilligan, 2007).

Stále se měnící klima mělo vliv na vzhled krajiny, která nemá analog v žádném současném prostředí. Jednalo se o takzvanou mamutí step s mozaikovou vegetací (mozaika step-tundra), kde množství travin záviselo na množství srážek (Lister and Sher, 1995). Zastoupení vegetace je silně závislé na klimatických podmínkách (množství srážek, teplota, intenzita větru atd.), nadmořské výšce a zeměpisné šířce, a proto je v období MIS 3, kdy docházelo k D-O událostem, flóra těžko charakterizovatelná (Huntley and Allen, 2003 citováno podle Churchill, 2014d). Velkými herbivory mamutích stepí byly kromě mamutů (*Mammuthus primigenius*) také různé druhy nosorožců (*Stephanorhinus kirchbergensis*, *Stephanorhinus hemitoechus*, *Coelodonta antiquitatis*), zástupci rodu *Equus* (*E. ferus*, *E. hydruntinus*, *E. asinus*, *E. latipes*), zástupci čeledi turovití (*Saiga tatarica*, *Ovibos moschatus*, *Capra ibex*, *Rupicapra rupicapra*, *Bos/Bison*) a zástupci čeledi jelenovití (*Alces alces*, *Cervus elaphus*, *Rangifer tarandus*, *Dama dama*, *Capreolus capreolus* a *Megaloceros giganteus*). Mezi karnivory můžeme řadit různé druhy kočkovitých (*Panthera leo*, *Panthera pardus*, *Lynx lynx*, *Lynx pardina* a *Felis sylvestris*), psovitých (*Crocuta crocuta*, *Canis lupus*, *Cuon alpinus*, *Vulpes vulpes* a *Alopex lagopus*), medvědovitých (*Ursus arctos*) a lasicovitých šelem (*Meles meles*, *Mustela ermina*, *Mustela nivalis*, *Mustela minuta*, *Putorius putorius*, *Martes spp.*, *Gulo gulo* a *Lutra lutra*). Všežravci mamutích stepí byli například prase divoké (*Sus scrofa*) nebo medvěd jeskynní (*Ursus spelaeus*) (Stewart, 2007).

3.2 Morfologie

Neandertálci se svou kosterní morfologií značně lišili od moderní lidské populace, ačkoli jejich znaky již nebyly ryze archaické (Churchill, 2014e). Znaky charakterizující neandertálskou kostru můžeme rozdělit na znaky z postkraniální a kraniofaciální oblasti. Obecně můžeme neandertálce považovat za poměrně masivní, jelikož u neandertálských mužů s průměrnou výškou stanovenou

na $166,1 \pm 4,9$ cm je průměrná hmotnost odhadována na $77,9 \pm 4,7$ kg, a u neandertálských žen s průměrnou výškou $156,6 \pm 5,6$ cm je odhadována průměrná hmotnost $65,6 \pm 4,6$ kg (Churchill, 2014d).

Mezi typické morfologické znaky neandertálců v postkranialní oblasti patří především relativně kratší končetiny, zejména distální části končetin, ve srovnání s AMČ (určeno poměry: radius:humerus a tibia:femur nebo poměrem distálního segmentu k délce trupu) (Trinkaus, 1981; Holliday, 1997). Podstatné jsou široké lopatky s úzkou glenoidální jámou (Churchill and Trinkaus, 1990), anteroposteriorně a mediolaterálně rozšířený hrudní koš a silné kosti končetin s velkými kloubními povrchy (Churchill, 1998). Neandertálci měli širokou pánev s prodlouženým horním ramenem kosti stydké a porodní kanál neandertálských žen byl tvořen stejně dlouhými kostmi stydkými jako u neandertálských mužů, ale orientovanými více frontálně (Churchill, 1998; Weaver and Hublin, 2009).

V kraniofaciální oblasti je nejvýraznějším znakem protáhlá lebka, která neprošla globularizací (jedná se o takzvanou dolichocephalickou lebku) (Gunz *et al.*, 2010). Faciální oblast je typická předsunutím střední části obličeje zvaným prognatismus, který mohl být způsoben používáním předních zubů k manipulaci s předměty (Trinkaus, 1986; Hublin, 1998) a navíc mohl mít vliv na existenci typicky širokého nosu (Rae, Koppe and Stringer, 2011). Mezi další znaky kranialní oblasti jsou řazeny charakteristický hrbol na kosti týlní, drážka nad *protuberantia occipitalis externa*, zvětšené juxtamastoidální vyvýšeniny, velké dvojité klenuté nadočnicové oblouky, absence bradového výběžku a retromolární mezery (Churchill, 1998).

Řada odlišností v morfologii neandertálců je připisována adaptaci na chladné klima v období glaciálu. Kratší končetiny neandertálců oproti AMČ splňují definici Allenova pravidla (Trinkaus, 1981; Churchill, 1998) a větší robusticita, a též šířka hrudníku odpovídá přizpůsobení podle Bergmanova pravidla (Trinkaus, 1981; Holliday, 1997; Churchill, 1998). Dokonce i faciální znaky jako rozšířené vedlejší nosní dutiny jsou navrhovány jako možné znaky adaptace na chladné klima glaciálu (Churchill, 1998). Mnoho autorů je však přesvědčeno, že mnohé z těchto znaků nejsou dány adaptací na chladné klima glaciálu (Weaver, Roseman and Stringer, 2007; Rae, Koppe and Stringer, 2011; Noback *et al.*, 2016). Znaky, které nejsou projevy přizpůsobení se na chlad, jsou následně vysvětlovány spřažením genů, které je kódují, s těmi kódujícími znaky adaptace. Jsou předpokládány i fyziologické adaptace na chlad, jako je například přítomnost hnědé tukové tkáně, lokalizovaná chladem indukovaná vasodilatace či přítomnost *heat shock* proteinů (Stegmann, Cerny and Holliday, 2002). Funkce některých znaků však není nijak spojená s adaptací na chlad, ale má mnohé důsledky ovlivňující ekologii neandertálců. Mezi tyto znaky patří například široké lopatky s úzkou glenoidální jámou nasvědčující menšímu rozsahu dorzoventrálního pohybu horní končetiny, což mohlo mít vliv na schopnost házení u neandertálců (Churchill and Trinkaus, 1990).

3.3 Subsistenční strategie

Svůj vliv na vymření neandertálců mohla mít také technologická úroveň jejich nástrojů a zbraní, komplexita oděvů, obstarávání a složení potravy nebo využívání přírodních zdrojů například k samoléčbě. Využívání všech těchto dovedností vytváří subsistenční strategii neandertálců, která bude v jednotlivých podkapitolách rozebrána níže.

3.3.1 Sociální uspořádání a symbolické chování

Neandertálci tvořili několik typů sídlišť: krátkodobá stanoviště, lovecká stanoviště a dlouhodobá sídliště (Daujeard and Moncel, 2010). Tyto typy se lišily svou velikostí, způsobem a délkou využívání, kde dlouhodobá sídliště byla obývána celoročně a byla největší, lovecká stanoviště byla sezónní a střední velikosti a krátkodobá stanoviště byla nejmenší a obývaná nejkratší dobu (Daujeard and Moncel, 2010). Mezi těmito typy stanovišť docházelo k přesunům v závislosti například na ročním období (Daujeard and Moncel, 2010). Jelikož neandertálci lovíli především velká zvířata, je předpokládána nízká hustota populace (Kuhn and Stiner, 2006), která mohla negativně ovlivnit jejich technologickou úroveň.

Mezi neandertálci pravděpodobně neměla dělba práce takovou podobu, jakou má u současných lovecko-sběračských populací. Nedospělí jedinci a ženy sice nejspíš měli stejnou roli, ale předpokládá se, že nespočívala ve sběru rostlinné stravy, ale spíše v podpůrné úloze během skupinového lovu (Kuhn and Stiner, 2006), ačkoli tento závěr je založen na přesvědčení, že strava neandertálců byla z většiny založena na mase, a může tak být velice zavádějící. Můžeme nicméně předpokládat, že dělba práce založená na pohlaví u neandertálců byla méně výrazná než v současných lovecko-sběračských populací (Kuhn and Stiner, 2006).

Symbolické chování neandertálců zahrnuje především zdobenění těla pomocí různých minerálních pigmentů, peří či kousků mušlí datovaných až k době před nejméně 115 tisíci lety (Zilhão *et al.*, 2010; Peresani *et al.*, 2011). Objevují se i prstencovité konstrukce z krápníků poukazující na moderní chování neandertálců, a to dokonce z doby před zhruba 177 tisíci lety (Jaubert *et al.*, 2016). v nedávné době se i nástěnné malby ze třech Španělských jeskyní, dříve spojované výhradně s AMČ, datovaly pomocí uran-thoriové řady na období o 20 tisíc let předcházející příchodu AMČ do Evropy (Hoffmann *et al.*, 2018), tyto jeskyně jsou navíc velmi podobné dalším v rámci Evropy, a tak je možné, že budoucí výzkum spojí i další místa se symbolickou činností neandertálců.

3.3.2 Výroba nástrojů a oblečení

Nástroje neandertálců řadíme převážně do středního paleolitu, kde většina nalezených předmětů spadá do industrie moustérienu, který je typický především kamennými škrabadly (Kuhn and Stiner, 2006; Churchill, 2014a). Později se objevují rozvinutější industrie jako châtelperronien či ulluzien využívající čepele a kostěné nástroje (d'Errico *et al.*, 1998; d'Errico, Borgia and Ronchitelli, 2012), jejichž technologie ale již mohla být ovlivněna technokulturní interakcí s AMČ a být tak nepůvodní (Hublin *et al.*, 1996) či je s neandertálci falešně spojována a náleží nejranějším osídlením AMČ

v Evropě (Benazzi *et al.*, 2011). Původní neandertálské kostěné nástroje můžeme nalézt ve Francii v Abri Peyrony a Pech-de-l'Azé I, kde nejspíše vznikly před příchodem AMČ, a mohou tak být důkazem nezávislé invence neandertálců (Soressi *et al.*, 2013).

Oblékání můžeme obecně rozdělit na jednoduché a komplexní, kde hlavními rozdíly jsou počet vrstev oděvu a to, zda oblečení obepíná tělo (Gilligan, 2007). Tyto faktory poté určují úroveň ochrany, na kterou má dále vliv i materiál, ze kterého je oblečení vyrobeno (Gilligan, 2007, 2010). Jednoduché oblečení mělo jednu vrstvu a nebylo formované na tělo a poskytovalo tedy nízký stupeň ochrany, zatímco komplexní oblečení sešívané z kusů tak, aby padlo na tělo a dalo se následně vrstvit, poskytovalo ochranu nejméně dvojnásobnou (Gilligan, 2007). Jelikož během MIS 3 působil na neandertálce chladový stres, lze předpokládat, že komplexita oblečení mohla sehrát klíčovou roli ve vymření neandertálců a to i díky tomu, že vítr přítomný během MIS 3 mohl výrazně snižovat efektivitu oblečení (Gilligan, 2010).

Z období pleistocénu se žádné oblečení nedochovalo, a tak míru jeho komplexity lze určit pouze díky rozdílným nástrojům nutným k vytvoření jednotlivých typů oblečení. Zatímco pro jednoduché oblečení stačí čištění a škrábání kůže, pro komplexní oblečení jsou nutné řezací nástroje, kvalitnější nástroje na škrábání kůže a jehly, které se v archeologickém záznamu z neandertálských nalezišť obecně nevyskytují (Kuhn and Stiner, 2006; Gilligan, 2007, 2010). Neandertálci tedy měli pravděpodobně jednoduché oblečení sestávající nejspíše z přehození přes tělo, jednoduché pokrývky hlavy a jednoduchých nízkých bot (Stegmann, Cerny and Holliday, 2002; Trinkaus, 2005; Gilligan, 2007, 2010), avšak míra zakrytí těla se mohla lišit podle místa, na kterém neandertálci žili. v některých oblastech se předpokládá potřeba během zimy zakrýt až 80 % těla, zatímco v mírnějších oblastech mohlo stačit pouze 25 % (Wales, 2012).

3.3.3 Zbraně a technika lovu

Zbraně neandertálců zahrnovaly především kopí s kamennými hroty a další kamenné nástroje (Mithen, 1999; Villa and Soriano, 2010; Churchill, 2014b). Využití vrhacích a projektilových zbraní se zdá být nepravděpodobné, jelikož rozdíl v morfologii lopatky nasvědčuje, že házení bylo využíváno až AMČ (Churchill and Trinkaus, 1990), a ačkoli se vyskytuje jistá asymetrie horních končetin (v průřezu humeru), která by mohla nasvědčovat házení, nedostatek archeologických důkazů a možnost vysvětlení asymetrie využíváním kopí, prozatím nenaznačují přítomnost této technologie u neandertálců (Shea, 2009; Churchill, 2014b).

Z použité technologie vyplývá i technika lovu na krátkou vzdálenost, která byla využívána neandertálci i přes velké riziko zranění (Berger and Trinkaus, 1995; Churchill, 2014b). Použití rekonstrukce krajiny paleolitu a znalosti etologie živočichů však poukazuje na možnost, že neandertálci si nevybírali k útoku konkrétního oslabeného jedince ze stáda (White, Pettitt and Schreve, 2016). Neandertálskou strategií mohlo podle White, Pettitt and Schreve (2016) být, že spíše ze zálohy zaútočili na celé stádo, ve kterém vybili skupinu zvířat, a následně si z těchto pobitých zvířat vybrali

ta, která zkonsumovali. Neandertálci navíc nejspíš byli schopní plánování taktiky lovu podle znalosti dostupných zdrojů v daném období (White, Pettitt and Schreve, 2016). Nevyužití vrhacích zbraní nebo domestikovaných psů neandertálci (Shipman, 2015) pravděpodobně vedlo k nutnosti lovu ve velkých skupinách a využívání přírodních i vyrobených pastí (Churchill, 2014b).

3.3.4 Složení stravy a samoléčba

Strava neandertálců musela pokrývat jejich energetickou spotřebu, jež se odhaduje na 3000 až 5500 kcal/den (Sorensen and Leonard, 2001) nebo 3360 až 4480 kcal/den (Stegmann, Cerny and Holliday, 2002). Otázkou ovšem zůstává, kolik procent této spotřeby pokrývala rostlinná a kolik živočišná strava. Izotopová analýza kosterního a zubního kolagenu naznačuje, že strava neandertálců byla přísně živočišného původu především z velkých savců, jako byli srstnatí nosorožci, mamuti, bovidi a koně (Richards *et al.*, 2008; Bocherens, 2009). Analýza mikro a makroskopických struktur na povrchu zubů ale poukazuje na závislost stravy neandertálců na prostředí, kde jižnější oblasti výskytu byly bohatší na rostlinnou stravu (El Zaatari *et al.*, 2011; Fiorenza *et al.*, 2011). s rostlinnou složkou stravy neandertálců souhlasí i studie rostlinných mikro pozůstatků na nástrojích a analýza DNA ze zubního kamene, která dokládá i požívání hub a využívání samoléčby (Hardy *et al.*, 2012; Henry, Brooks and Piperno, 2014; Weyrich *et al.*, 2017; Power *et al.*, 2018). Pomocí analýzy fekálních biomarkerů byla také zjištěna přítomnost rostlin ve stravě neandertálců (Sistiaga *et al.*, 2014). Existují rovněž doklady, že neandertálci používali oheň ke zpracování potravy (Henry, Brooks and Piperno, 2011; Hardy *et al.*, 2012). Alternativou k vaření potravy z hlediska spotřeby energie potřebné k trávení by bylo požívání hnijícího masa, jelikož během obou procesů dochází k rozštěpení dlouhých proteinových řetězců (Speth, 2017). Požívání hnijícího masa by vysvětlovalo i zvýšené hodnoty isotopu dusíku ^{15}N získané izotopovou analýzou (Speth, 2017). Existují i doklady o konzumaci mořských zdrojů, jako jsou mušle, tuleni a delfini (Stringer, 2003b).

Samoléčba neandertálců byla nejvíce studována na jedinci z El Sidrónu ve Španělsku, který trpěl dentálním abscesem a pravděpodobně akutním průjmem způsobeným patogenem *Enterocytozoon bieneusi*. Tento jedinec požíval topol, který obsahuje kyselinu salicylovou tišící bolest, a plesnivějící rostlinný materiál obsahující *Penicillium* (Weyrich *et al.*, 2017). Požívání některých hořkých druhů rostlin s malou nutriční hodnotou, jako je například řebříček či heřmánek, je také dáváno do souvislosti se samoléčbou (Hardy *et al.*, 2012), ačkoli jsou hypotézy o léčbě jedinců ostatními v rámci skupiny (Spikins *et al.*, 2018), a nemuselo se tedy jednat přímo o samoléčbu.

4 Hypotézy vymření neandertálců

Tato kapitola se zaměří na shrnutí hypotéz popisujících vymření neandertálců zapříčiněné abiotickými a biotickými faktory, především pak AMČ. Obecně lze tyto hypotézy rozdělit do dvou skupin, právě podle souvislosti s AMČ.

Mezi hypotézy nesouvisející s AMČ řadíme ty spojené s klimatickými podmínkami, vulkanickou činností či nedostatky v subsistenční strategii neandertálců. Hypotézy, které souvisí s AMČ, jsou nejčastěji spojené s příchodem AMČ do Evropy a kompeticí těchto dvou druhů. Častými hypotézami jsou i ty, které hovoří o kombinaci několika faktorů.

4.1 Hypotézy nesouvisející s anatomicky moderním člověkem

V této podkapitole se zaměříme na představení hypotéz, které vymření neandertálců nespojují s anatomicky moderním člověkem. Tyto hypotézy jsou shrnuty v tabulce 1.

V době vymření neandertálců docházelo v rámci evropského i globálního klimatu k významným událostem. Významnou globální událostí byla změna geomagnetického pólu známá jako událost Laschamp. k tomuto přepólování došlo před 41 000 lety a je charakteristické hlavně svou rychlostí, která byla půl stupně zeměpisné šířky za rok, a také výrazným zeslabením magnetického pole okolo Země až o 75 % (v době samotného přesunu magnetického pólu bylo pole pravděpodobně ještě slabší) (Nowaczyk *et al.*, 2012). Takovéto zeslabení magnetického pole mělo za následek pronikání vysokoenergetických částic z vesmíru do hlubších vrstev atmosféry a v důsledku toho došlo k zeslabení ozonové vrstvy ve střední Evropě až o 40 % (Winkler *et al.*, 2008; Valet and Valladas, 2010). Toto zeslabení ozonové vrstvy vedlo k vyššímu pronikání UV-B nejméně o 20 % (Winkler *et al.*, 2008), což mohlo neandertálcům způsobit těžké zdravotní problémy jako jsou rakovina kůže, poškození tkáně oka šedým zákalem, které mohlo vést až ke slepotě, nebo oslabení imunitního systému (de Gruijl *et al.*, 2003). Tyto defekty mohly mít na nepříliš velkou loveckou populaci neandertálců devastující účinek a mohly tak vést k jejich vymření (Valet and Valladas, 2010).

Další významnou událostí této doby je supererupce a kolaps kaldery v oblasti Flegrejských polí v dnešní Itálii zhruba před 40 000 lety. Tato erupce je spojena s velikostí tefry nejméně 1500 km² (Rosi *et al.*, 1999), která měla ve vzdálenosti 1200 km na východ tloušťku až 100 cm (Fitzsimmons *et al.*, 2013). Takto rozsáhlá oblast spadu sopečného popela nasvědčuje možnému výraznému vlivu na neandertálskou populaci kvůli zdravotním komplikacím spojeným s inhalací sopečného popela, které mohly způsobit zmenšení genofondu neandertálců a genetický drift (Horwell and Baxter, 2006; Fedele, Giaccio and Hajdas, 2008). Je ale uvažován i pozitivní vliv na rychlost vývoje technologií a kultury neandertálců (Fedele, Giaccio and Hajdas, 2008).

Podstatnou roli ve vymření neandertálců mohl mít efekt hrdla láhve způsobený velice chladným klimatem během MIS 4 (Stewart, 2007) a následně také oscilace klimatu během MIS 3. Jak již bylo zmíněno, tyto oscilace měly vliv na existenci mamutí stepi, která se vyznačovala vyšší primární produkcí, a její redukcí tak došlo ke snížení nosné kapacity prostředí, což mohlo mít vliv nejen na vymírání megafauny, ale také na vymření neandertálců (Stewart, 2007). Snížení nosné kapacity prostředí lze doložit hlavně vymíráním karnivorů ve zvýšené míře, proto můžeme usuzovat, že především v severnějších oblastech v rámci neandertálského rozšíření, kde strava neandertálců byla více založená na mase, měl tento faktor výrazný vliv (Stewart, 2007). Jižní oblasti neandertálského

rozšíření, jako například Pyrenejský poloostrov, byly také ovlivněny klimatem, jehož oscilace přispívaly k roztržitosti a zmenšení neandertálské populace a neschopnosti jejího zpětného nárůstu (Finlayson, 2004; Jiménez-Espejo *et al.*, 2007). Vymření neandertálců tak mohlo být následkem Aleeho efektu (při poklesu hustoty populace pod kritickou hodnotu dochází k nevyhnutelnému vymření této populace) (Finlayson, 2004). Kolísání teplot a srážek mohlo mít za následek zkrácení vegetační doby nebo změnu požitelnosti některých rostlin, která by byla dána zvýšenou ochranou rostlin proti herbivorii, například vyšší produkcí obranných chemických látek (Jiménez-Espejo *et al.*, 2007). Tyto dopady by poté snížily počet herbivorů, což by mohlo vést k podvýživě nebo hladomoru a tím i vymření neandertálských roztržitých populací (Finlayson, 2004; Jiménez-Espejo *et al.*, 2007).

V době MIS 3 došlo také zhruba před 40 000 lety k Heinrichově události 4 (HE4). Ta mohla zesílit projev a délku trvání vulkanické zimy po výbuchu Flegrejských polí hlavně v severní a střední Eurasii. Interference HE4 a erupce mohla také způsobit zmenšení genofondu nebo genetický drift. Všechny tyto faktory mohly sehrát úlohu v extinkci neandertálců (Fedele, Giaccio and Hajdas, 2008).

Možnou příčinou extinkce neandertálců je také hypotermie (Gilligan, 2007), ačkoli důkazy této hypotézy jsou pouze nepřímé. Jak již bylo zmíněno výše, teploty během MIS 3 nebyly nižší než například v předchozí MIS 4, ale velký význam zde měl intenzivnější vítr způsobující chladový stres. Teorie zahrnující hypotermii jako příčinu vymření předpokládají adaptaci neandertálců na chlad, díky které nemuseli vyvíjet komplexní oblečení, a proto, když došlo k nárůstu chladového stresu, nedokázali včas reagovat na změnu podmínek, což mělo fatální následky (Gilligan, 2007). Samozřejmě náznaky vyvíjení komplexního oděvu se v châtelperronienu objevují, avšak v té době populace neandertálců byla nejspíš příliš zasažena, než aby mohla narůst do původní velikosti (Gilligan, 2007). Podle některých modelů ovšem přežití neandertálců nezáviselo na přítomnosti komplexního oblečení a dostačovalo by oblečení jednoduché, což tuto teorii značně kompromituje (Wales, 2012). Někteří autoři jdou ještě dál a zpochybňují i přizpůsobení se neandertálců na chlad a vysvětlují rozdílnou morfologii například adaptací na sprint (Stewart, 2007) nebo paramastikačním stresem (Rae, Koppe and Stringer, 2011) (ačkoli metody a postupy vedoucí k těmto závěrům byly zpochybněny Noback *et al.*, 2016).

Některé hypotézy přisuzují extinkci neandertálců jejich kontaktu s látkami znečišťující vzduch, jako jsou například dioxiny (Størmer and Mysterud, 2007). Neandertálci mohli být vlivu dioxinů vystaveni během dýchání kouře z ohnišť v uzavřených jeskyních či přístřeších, ale k jejich uvolňování do atmosféry dochází například i díky vulkanické aktivitě. Zdravotní projevy inhalace dioxinů jsou různé od podráždění očí a kůže přes problémy s dýcháním až k rakovině (Størmer and Mysterud, 2007). Dioxiny se navíc ukládají v tukové tkáni a mohou tak ovlivňovat i vývoj mozku, orgánů a imunitního systému jak u dětí tak u plodu a mohly tak mít nezanedbatelný vliv na vymizení neandertálců (Størmer and Mysterud, 2007).

Kanibalismus se vyskytoval u několika skupin neandertálců (Agustí and Rubio-Campillo, 2017) a mohl mít výrazný efekt na jejich vymření. U současných kanibalistických populací se vyskytuje transmisivní spongiformní encefalopatie, což je forma prionové infekce způsobená požitím tkání nakažených jedinců, především tkáně mozkové, vedoucí až ke smrti nakažených osob (Brown, 1990). Takovéto onemocnění může být příčinou oslabení nebo vymření neandertálců, především díky odlehlosti a malé velikosti jednotlivých skupin. i mezi neandertálce, kteří nepraktikovali kanibalismus, se tato infekce mohla přenést používáním nástrojů použitých ke zpracování lidského masa (Underdown, 2008).

Tabulka 1. Přehled hypotéz vymření neandertálců nesouvisející s AMČ

Faktory zapříčiňující vymření	Spojitosť s technologickou úrovní neandertálců	Příčina vymření	Klíčové zdroje
abiotické	ne	zdravotní problémy způsobené pronikáním UV-B na zemský povrch	Valet and Valladas, 2010
abiotické	ne	zdravotní problémy způsobené vdechováním sopečného popela	Horwell and Baxter, 2006; Fitzsimmons <i>et al.</i> , 2013
abiotické	ne	vulkanická zima	Fedele, Giaccio and Hajdas, 2008
abiotické	ne	oscilace klimatu během MIS 3	Finlayson, 2004; Jiménez-Espejo <i>et al.</i> , 2007; Stewart, 2007
abiotické	ne	zdravotní problémy způsobené vdechováním dioxinů	Størmer and Mysterud, 2007
biotické	ne	transmisivní spongiformní encefalopatie	Underdown, 2008
kombinace biotických a abiotických faktorů	ano	hypotermie	Gilligan, 2007

4.2 Hypotézy související s anatomicky moderním člověkem

V této podkapitole budou rozebrány hypotézy vymření neandertálců související s anatomicky moderním člověkem. Anatomicky moderní lidé se při své migraci z Afriky (Stringer, 2003a) objevili na Blízkém východě před zhruba 100 tisíci lety (Akazawa, Aoki and Bar-Yosef, 2002 citováno podle Green *et al.*, 2010). Odtud AMČ začal pronikat do Evropy asi před 40 tisíci lety a nejpozději před 27,5

tisíce lety dokončil kolonizaci Pyrenejského poloostrova (J. P. Bocquet-Appel and Demars, 2000). Souhrn hypotéz souvisejících s anatomicky moderním člověkem je v tabulce 2.

Jedním z faktorů, který mohl sehrát roli ve vymření neandertálců po příchodu AMČ do Evropy, je kanibalismus. Kanibalismus se obecně pro populaci neandertálců projevoval jako stabilní strategie (Agustí and Rubio-Campillo, 2017), a to i přes rizika s ním spojená, která by potenciálně měla fatální následky. Podle nedávných simulací se po příchodu AMČ mohla situace výrazně změnit (Agustí and Rubio-Campillo, 2017) a kanibalismus by již dále díky kompetici s „nekanibalistickým“ AMČ nebyl optimální strategií, ačkoli na úrovni jedince mohl poskytovat výhody. z dlouhodobé perspektivy tak kanibalismus jakožto strategie vedl k postupnému zmenšování neandertálské populace a jejímu výskytu hlavně v okrajových oblastech původního rozšíření a následně mohl vést i k jejímu vymření. (Agustí and Rubio-Campillo, 2017)

Studie zabývající se demografií naznačují, že příčinou extinkce neandertálců mohla být nižší natalita, anebo vyšší mortalita novorozenců v porovnání s reprodukčně úspěšnějším AMČ. Příčinou vyšší mortality novorozenců u neandertálců může být například méně komplikovaný porod moderních lidí, který jim poskytoval selekční výhodu (Eswaran, 2002), ačkoli rekonstrukce porodního kanálu neandertálské ženy z dnešního Izraele ukazuje spíše na stejně komplikovaný porod jako u AMČ, i když s primitivnějšími porodními mechanismy (Weaver and Hublin, 2009). Dalším faktorem ovlivňujícím natalitu a mortalitu je nepřítomnost některých látek v neandertálské stravě. Především nedostatek esenciálních živin, jako například vitamínů A, C a E, mohl mít výrazný vliv na procento potratů, předčasných porodů a úmrtí novorozenců (Hockett and Haws, 2005). Klíčovým předpokladem této hypotézy je, že strava neandertálců byla pouze živočišného původu, a tedy na živiny značně jednostranně zaměřená. Nedávné poznatky o stravě neandertálců tuto představu ovšem zpochybňují, a tak lze očekávat nějaký efekt stravy na míru úmrtnosti novorozenců spíše jen u severněji žijících populací, kde živočišná složka potravy pravděpodobně dosahovala vyššího zastoupení. Obecně je ovšem tato hypotéza postavena na chybných předpokladech ohledně složení stravy, což značně oslabuje její pravděpodobnost.

Existují i demografické studie, které nepovažují komplikace při porodu a nedostatky ve stravě za klíčové faktory v extinkci neandertálců, ale předpokládají introdukci neznámého patogenu do imunologicky naivní neandertálské populace nově příchozími moderními lidmi (Sørensen, 2011). Analýza genomu neandertálců odhalila nižší diverzitu v klíčových lokusech imunitního systému oproti současné lidské populaci, což je v souladu s možností vymření neandertálců kvůli rozdílné rezistenci vůči patogenům (Sullivan *et al.*, 2017). v nesouladu s touto teorií je úroveň genetické variability v lokusech pro MHC proteiny, která je podobná nebo vyšší než u současné lidské populace, ačkoli rozdíly v jiných složkách imunitního systému mohly i přesto způsobit nižší rezistenci proti patogenům u neandertálců (Sullivan *et al.*, 2017). Díky pronikání AMČ na další území, jejich interakci s neandertálci a kontaktu jednotlivých neandertálských skupin by následně docházelo k šíření tohoto patogenu a nárůstu mortality způsobené onemocněním (Wolff and Greenwood, 2010; Sørensen, 2011).

v tomto případě by i malé procentuální zvýšení mortality mohlo vést k extinkci neandertálců, kvůli zmenšení jejich populace pod minimální kritickou hodnotu (Sørensen, 2011). Navrhovaným patogenem je například virus z čeledi *Herpesviridae* díky jeho schopnosti vyvinout persistentní infekci a propojené evoluční historii s člověkem a dalšími primáty (Wolff and Greenwood, 2010).

Podstatnou otázkou ve vymření neandertálců ovšem zůstává typ interakce s AMČ. Pokud by byly nalezeny doklady o agresí od AMČ, mohli bychom na extinkci neandertálců nahlížet jako na součást kvartérního vymírání megafauny. v tomto případě by vymření neandertálců bylo součástí predece moderních lidí projevující se vyhlazením dalších K-stratégů (Hortolà and Martínez-Navarro, 2013). Jelikož je ale v současné době velmi málo zranění neandertálců asociováno s násilím od AMČ (Sørensen, 2011) jednalo se pravděpodobně spíše o kompetici s dobou koexistence neandertálců a AMČ 2 600 až 5 400 let (Higham *et al.*, 2014) (ačkoli podle Wolff and Greenwood (2010) se jednalo nejméně o 15 000 let). Kompetiční vyloučení neandertálců je podmíněno obsazením stejné ekologické niky, a tím pádem využíváním stejných zdrojů v dané oblasti, kde posléze dochází k vymření méně úspěšného druhu (Flores, 1998). Matematický homogenní model kompetice ukazuje, že vymření neandertálců bylo nevyhnutelné za předpokladu mírně lepšího přizpůsobení se AMČ klimatickým podmínkám, a to i pokud by natalita u moderních lidí a neandertálců byla shodná (Flores, 1998). Pro kompetiční vyloučení neandertálců můžeme uvažovat i eko-kulturní niky. (Banks *et al.*, 2008; Gilpin, Feldman and Aoki, 2016). Eko-kulturní nika zohledňující i míru technokomplexity dané populace byla rekonstruována pomocí *Genetic Algorithm for Rule-Set Prediction* (GARP) a pro AMČ a neandertálce byla velmi podobná (Banks *et al.*, 2008). v době vymření neandertálců však oblast odpovídající jejich eko-kulturní nicy byla výrazně větší než reálná oblast jejich rozšíření (Banks *et al.*, 2008). Tento model tak vylučuje environmentální a epidemiologické faktory jako původce extinkce neandertálců a poukazuje na korelaci vymírání neandertálců a šíření AMČ v Evropě (Banks *et al.*, 2008; Gilpin, Feldman and Aoki, 2016). Klasický Lotka-Voltera model mezidruhové kompetice (Neuhauser and Pacala, 1999) se zahrnutím kulturní úrovně nebo schopnosti učení jako proměnné prokázal, že mohlo dojít k vyloučení původně početnějších neandertálců nově příchozími moderními lidmi (Gilpin, Feldman and Aoki, 2016). a tak navzdory koexistenci obou druhů následovalo kompetiční vyloučení neandertálců kvůli jejich neschopnosti přizpůsobit se vzniklé konkurenci (Banks *et al.*, 2008; Gilpin, Feldman and Aoki, 2016).

Výhodou moderních lidí v kompetici proti neandertálcům mohla být jejich schopnost využívat vyspělejší zbraně. Především během lovu umožňovala přítomnost vrhacích zbraní AMČ rozšíření jeho ekologické niky oproti neandertálcům, kteří používali nanejvýš dřevěná kopí s kamennými hroty (Shea, 2009; Villa and Soriano, 2010). Tato ekologická flexibilita mohla být tím, co z moderních lidí vytvořilo silnější kompetitory a způsobilo tak vymření neandertálců (Shea, 2009). Efekt, který měly vrhací zbraně na extinkci neandertálců, navíc mohl být zesílen přítomností raně domestikovaných psovitých šelem u AMČ (Shipman, 2015), které mohly být klíčové pro osídlení chladných oblastí moderními lidmi (Arnold, 1979). Kromě spolupráce těchto psovitých šelem při lovu lze předpokládat

i jejich další využití (například při varování před ostatními psovíty šelmami nebo při transportu nákladu), které také mohlo poskytovat výhodu nově přichozím moderním lidem (Arnold, 1979; Fiedel, 2005; Shipman, 2015). Pomineme-li vliv rozdílných zbraní a domestikace psovítych šelem na vymření neandertálců, i celková nižší komplexita neandertálské industrie mohla mít vliv na jejich extinkci kompetičním vyloučením díky znevýhodnění oproti AMČ (Gilpin, Feldman and Aoki, 2016). Předpokládá se rovněž, že neandertálci měli vyšší hrubé energetické náklady na lokomoci než AMČ (Steudel-Numbers and Tilkens, 2004), což by poskytlo AMČ výhodu v kompetici proti neandertálcům (Churchill, 2007). Jelikož ale odhadované rozdíly v energetických nákladech na chůzi u neandertálců a AMČ představují zhruba 1 % celkového energetického výdeje (Hora and Sladek, 2014), zdá se, že energetické nároky spojené s lokomocí neměly vliv na vymření neandertálců.

Existují ovšem i předpoklady, že anatomicky moderní lidé a neandertálci neobsazovali stejnou niku a k interspecifické kompetici tak nemohlo dojít (Stewart, 2004). Obsazení různých nik by v tomto případě bylo dáno rozrůzněním zdrojů potravy neandertálců a AMČ (Stewart, 2004). Na to, zda se niky překrývaly či nikoli, má v tomto případě vliv i komplexita industrií neandertálců (Stewart, 2004). Z tohoto důvodu je klíčovou otázkou, zda industrie jako châtelperronien jsou původní invencí neandertálců, nebo byly ovlivněny akulturací s AMČ, a tedy jestli kognitivní funkce neandertálců byli na úrovni, která by nezávislou invencí umožňovala (Finlayson and Carrión, 2007).

Rozdílné kognitivní funkce mohly být dány rozdíly v lebce mezi neandertálci a AMČ. Lebka u neandertálců neprocházela globularizační fází, jež mohla mít vliv na změnu uspořádání mozku (Gunz *et al.*, 2010), nebo rozdílnými nároky na mozek způsobenými rozdíly v prostorovém uspořádání jednotlivých skupin neandertálců a AMČ (Burke, 2012). Pokud by kognitivní funkce neandertálců nedosahovaly úrovně AMČ, může být pro vysvětlení extinkce neandertálců použit behaviorální model, ve kterém by nepřítomnost směny či odlišná dělba práce u neandertálců mohla způsobit vymření neandertálců (Horan, Bulte and Shogren, 2005). Na behaviorálním vysvětlení extinkce závisí i možnost vymření neandertálců kvůli výše zmíněnému uspořádání skupin neandertálců a moderních lidí v prostoru. Neandertálci tvořili spíše malé uzavřené skupiny, zatímco AMČ byl schopen přesouvat členy z jednotlivých skupin na velkou vzdálenost v rámci regionálního společenství pomocí sociálních sítí (Burke, 2012). Takovýto rozdíl nejen že vytvářel odlišné nároky na mozek, ale v důsledku mohl sehrát negativní roli ve vymření neandertálců (Burke, 2012).

Další hypotéza o příčině vymření neandertálců zobrazuje efekt opakované migrace AMČ z Afriky do Eurasie pomocí selektivně neutrálního modelu populační dynamiky v konečně velké populaci se zahrnutím migrace (Kolodny and Feldman, 2017a, 2017b). Vymření neandertálců je zde způsobeno pouze opakovanou migrací AMČ, který neměl žádnou selekční výhodu (a i s mírnou selekční výhodou pro neandertálce je jejich vymření nevyhnutelné) a to v časovém horizontu podpořeném archeologickými nálezy (Kolodny and Feldman, 2017a).

Tabulka 2. Přehled hypotéz vymření neandertálců související s AMČ

Faktory zapříčiňující vymření	Spojitost s technologickou úrovní neandertálců	Příčina vymření	Klíčové zdroje
biotické	ano	kompetiční vyloučení	Flores, 1998; Banks <i>et al.</i> , 2008; Shea, 2009; Villa and Soriano, 2010; Shipman, 2015; Gilpin, Feldman and Aoki, 2016
biotické	ne	změna kanibalismu na nestabilní strategii po příchodu AMČ	Agustí and Rubio-Campillo, 2017
biotické	ne	vyšší mortalita novorozenců a nižší natalita u neandertálců	Eswaran, 2002; Hockett and Haws, 2005
biotické	ne	introdukce neznámého patogenu	Wolff and Greenwood, 2010; Sørensen, 2011; Sullivan <i>et al.</i> , 2017
biotické	ne	predace od AMČ	Hortolà and Martínez-Navarro, 2013
biotické	ne	nižší úroveň kognitivních funkcí	Horan, Bulte and Shogren, 2005; Burke, 2012
biotické	ne	opakovaná migrace AMČ	Kolodny and Feldman, 2017a, 2017b
nevymřeli	ne	absopce neandertálců do populace AMČ	Ko, 2016

5 Křížení neandertálců s anatomicky moderním člověkem

Jedním z nejvíce diskutovaných témat týkajících se neandertálců je jejich možné křížení s AMČ. Po srovnání genomů neandertálců a moderních lidí se ukázalo, že až 4 % genofondu lidí mimo Afriku jsou neandertálského původu (Green *et al.*, 2010). Jelikož se neandertálský genom nevyskytuje pouze u lidí, kteří obývali stejné území jako neandertálci, došlo k tomuto genovému toku pravděpodobně před rozdělením obyvatel Evropy, Východní Asie a Nové Guineje v oblasti Blízkého východu (Green *et al.*, 2010). Jelikož X chromozomy neandertálců jsou geneticky vzdálenější než jejich autozomy, předpokládá se, že genový tok zprostředkovali spíše anatomicky moderní muži než ženy (Green *et al.*, 2006), ačkoli tento efekt může být způsoben i mužskou sterilitou hybridů v F1 generaci (Sankararaman *et al.*, 2014). Tato sterilita spolu s negativní selekcí částí neandertálského genomu (Sankararaman *et al.*, 2014) a faktem, že i přes to nejméně pětina neandertálského genomu může být

obsažena v rámci eurasijské populace, může naznačovat, že za vymizení neandertálců je zodpovědná jejich absorpce do současné lidské populace (Ko, 2016).

Důkazem hypotézy, že za vymizení neandertálců může jejich spojení s AMČ, může být rovněž fakt, že v rámci imunitního systému současné eurasijské populace více než polovina alel kódující *human leukocyte antigen* (dále jen HLA) první třídy byla přenesena adaptivní introgresí z neandertálské populace (Abi-Rached *et al.*, 2011). Tyto alely poté byly vystaveny silně rovnovážné selekci na rozdíl od většiny alel v jiných částech genomu (Abi-Rached *et al.*, 2011). Adaptivní introgrese v rámci imunitního systému měla podstatnou výhodu pro nově příchozí moderní lidi díky adaptaci alel pro HLA na místní patogeny (Abi-Rached *et al.*, 2011). Za adaptivní introgresí mezi neandertálci a AMČ mohou stát RNA viry (především lentiviry a viry z čeledi *Orthomyxoviridae*), jelikož geny pro virus interagující proteiny (*virus-interacting proteins*, dále jen VIP) jsou neandertálského původu u asijské populace ze 32 % a u evropské z 25 % (Enard and Petrov, 2017), což je ve srovnání s geny neandertálského původu v celém genomu výrazně vyšší procento.

Vyšší procento genů pro VIP neandertálského původu ve východní Asii odpovídá obecně vyššímu zastoupení těchto archaických genů v této oblasti (Meyer *et al.*, 2012) navzdory tomu, že zde nebyla žádná neandertálská populace, která by obohacovala místní genofond. Vysvětlení tohoto fenoménu je několik. První možností je, že nedošlo pouze k jedné události genového toku do populace AMČ, ale po oddělení evropské populace od asijské došlo k dalšímu křížení právě s budoucí východoasijskou populací, což zvýšilo zastoupení neandertálských genů v jejím genofondu, čemuž odpovídají i výsledky z demografického modelování a Bayesovské inference (Wall *et al.*, 2013; Vernot and Akey, 2015). Dalším vysvětlením může být, že po oddělení evropské a východoasijské populace byla ve východoasijské populaci méně účinná selekce proti škodlivým neandertálským alelám, kvůli menší velikosti této populace (Sankararaman *et al.*, 2014), což by opět vedlo k vyššímu procentuálnímu zastoupení archaických genů ve východoasijském genofondu. Také následné zředění neandertálských genů v rámci genofondu evropské populace pozdějším křížením s novou migrační vlnou z Afriky (Meyer *et al.*, 2012) nebo neznámou ancestrální populací (Vernot and Akey, 2015) mohlo způsobit rozdíl v zastoupení neandertálských genů mezi evropským a východoasijským genofondem. Po problému s vysokým zastoupením neandertálských genů ve východoasijském genofondu a zjištění přítomnosti neandertálských genů i v populaci Masajů (Wall *et al.*, 2013) je zřejmé, že křížení neandertálců s AMČ bylo komplikovanější a komplexnější událostí než se původně myslelo (Vernot and Akey, 2015).

Neopomenutelnými jsou rovněž důsledky tohoto křížení, které pravděpodobně zpomalilo proces vymření neandertálců, a poskytlo oběma druhům výhodné alely, které mohly zmírnit selekční rozdíly, a to i v případě, že by hybridy měli selekční nevýhodu (Kolodny and Feldman, 2017a). Kromě zvýšení polymorfismu v imunitním systému (Abi-Rached *et al.*, 2011; Enard and Petrov, 2017) se alely neandertálců objevují i v genech pro formaci filament keratinu, a tak neandertálské geny mohly výrazně přispět k adaptaci AMČ na neafrické prostředí (Sankararaman *et al.*, 2014). Neandertálské

alely byly rovněž spojeny s několika patologiemi, jako je například lupus nebo Crohnova choroba (Sankararaman *et al.*, 2014). Interbreeding AMČ s neandertálci je dáván také do souvislosti se stavbou lebky, velikostí a stavbou mozku (Ko, 2016; Gregory *et al.*, 2017), které mají vliv i na jeho funkce jako vývoj zrakově-prostorového systému (Gregory *et al.*, 2017). Ko (2016) vlastnosti jako hyperaktivitu a agresivitu spojuje s nízkým zastoupením neandertálských genů v genomu současné lidské populace.

Zastoupení neandertálských genů v genofondu současné lidské populace je natolik nízké, že nemůžeme mluvit o pravých hybridech neandertálců a moderních lidí (Varki, 2016). Podle některých nebylo křížení neandertálců a AMČ možné kvůli neschopnosti neandertálců mluvit způsobem jako moderní lidé, což vedlo ke vzniku genetického izolačního mechanismu, který v důsledku způsobil i jejich vymření (Lieberman, 1992). Podle jiných autorů však ke vzniku předpokladů pro řeč vzniklo už u společného předka neandertálců a AMČ (Dediu and Levinson, 2013, 2018), a tak by tento mechanismus genetické izolace nemohl existovat. Uvažuje se také o možné sterilitě mužských hybridů (Sankararaman *et al.*, 2014), kognitivních nedostacích hybridů v F1 generaci, které zhoršovaly jejich možnosti dále se úspěšně množit s populací AMČ (Varki, 2016) a také, že páření moderního muže a neandertálské ženy vedlo ke vzniku potomstva, které nebylo přijato do skupiny moderních lidí (Varki, 2016). Pokud tedy bylo možné jen páření neandertálských mužů s moderními ženami, kde jejich potomci trpěli nedostatky v kognitivních funkcích (vyrovnané pravděpodobnou výhodou danou adaptací na prostředí Sankararaman *et al.*, 2014; Varki, 2016) a v případě mužských potomků byli dokonce neplodní, je pochopitelné, že procento neandertálských genů není vysoké, a to i kdyby nedošlo k jejich negativní selekci v určitých částech genomu.

6 Závěr

Vymizení neandertálců je podstatným jevem z období pleistocénu. Hlavním cílem bakalářské práce bylo vytvoření uceleného přehledu hypotéz, které objasňují vymření neandertálců. Kromě příchodu anatomicky moderních lidí samotného jsou z hlediska vymizení neandertálců podstatné především rozdíly, které neandertálce od anatomicky moderního člověka odlišují, a typ vzájemné interakce mezi těmito homininy.

Množství hypotéz je spojeno s klimatickými podmínkami a událostmi v době vymření neandertálců. U těchto hypotéz se setkáváme s nejméně jedním problémem, a to proč během těchto událostí došlo k vymření neandertálců, zatímco anatomicky moderní člověk se úspěšně šířil po celém světě? Tento rozpor mohl být dán rozdílností neandertálců a anatomicky moderního člověka nejen v morfologické stavbě ale i v ekologii. a tak, ačkoli jsou hypotézy vymření neandertálců spojené s abiotickými faktory kompromitovány tímto rozporem v populační dynamice neandertálců a anatomicky moderních lidí, mohly mít klimatické podmínky a události alespoň dílčí vliv na vymření neandertálců.

Ekologie neandertálců má mnohá specifika, která ji odlišují od ekologie anatomicky moderního člověka. Ačkoli obecně jsou industrie anatomicky moderního člověka na území Evropy považovány za komplexnější než industrie neandertálců, měly na konci neandertálské existence jejich industrie jako například châtelperronien či ulluzien stejnou úroveň jako industrie mladého paleolitu anatomicky moderního člověka. Právě možná nezávislá invence těchto přechodových industrií (přechod středního a mladého paleolitu) značně zpochybňuje hypotézu, že by za vymření neandertálců byla zodpovědná rozdílná úroveň jejich kognitivních funkcí. v souladu s vyvrácením této hypotézy je například i nedávné zjištění tvorby nástěnných maleb u neandertálců, což je chování, které bylo dříve spojováno pouze s anatomicky moderním člověkem. z hlediska hypotézy zdůvodňující vymření neandertálců hypotermií, však mohlo dojít k invenci přechodových industrií a s nimi ke vzniku komplexního oblečení příliš pozdě, než aby došlo k odvrácení vymření neandertálců po nárůstu chladového stresu. Zpoždění v invenci komplexního oblečení by v tomto případě bylo zapříčiněno ironicky adaptací neandertálců na chlad, díky které nebyli nuceni vytvářet komplexní oblečení. Jelikož je ovšem v současnosti spojení neandertálských znaků s adaptací na chlad zpochybňováno, je nejistá i tato hypotéza jejich vymření. Naproti tomu nelze vyloučit vliv rozdílné komplexnosti industrií na kompetiční vyloučení neandertálců. Podle některých modelování stačila i malá výhoda na straně anatomicky moderního člověka, aby ke kompetičnímu vyloučení neandertálců došlo, a touto výhodou kromě obecně vyšší technokomplexity mohlo být například i používání vrhacích zbraní, kterého neandertálci nemuseli být schopni kvůli rozdílné stavbě pletence horní končetiny. Anatomicky moderní člověk navíc v lovu kromě vrhacích zbraní nejspíše využíval i raně domestikovaných psovitých šelem, což mu také poskytovalo značnou výhodu oproti neandertálcům. Nicméně i pouhý vliv opakované migrace anatomicky moderního člověka do oblasti obývané neandertálci mohl zapříčinit vymření neandertálců. Typem interakce mezi anatomicky moderním člověkem a neandertálci navíc nejspíše byla právě kompetice. Díky téměř neexistujícím důkazům o agresi anatomicky moderních lidí vůči neandertálcům v archeologickém záznamu zároveň můžeme vyloučit predaci anatomicky moderními lidmi jako možnou příčinu extinkce.

Několik hypotéz souvisí i s nižší natalitou a vyšší úmrtností novorozenců u neandertálců. Nižší natalitu a vyšší mortalitu novorozenců než u anatomicky moderního člověka mohla způsobit vyšší obtížnost porodu neandertálců či nepřítomnost některých esenciálních živin v jejich stravě kvůli jídelníčku založeném pouze na mase. Rozdíl v natalitě anebo úmrtnosti novorozenců by po příchodu reprodukčně úspěšnějšího anatomicky moderního člověka znamenal vymření neandertálců. Bohužel se opět nemůžeme vyhnout kritice této hypotézy. Podle rekonstrukce pánve neandertálské ženy byl porod u neandertálců stejně komplikovaný jako u anatomicky moderních lidí. Hypotéza zdůvodňující vymření neandertálců nedostatky v jejich stravě stojí na nejspíše chybném předpokladu o složení stravy neandertálců, která obsahovala nejen živočišnou ale i rostlinnou složku. v severnějších oblastech rozšíření neandertálců však byla živočišná složka potravy vysoce zastoupena a nelze tak zcela vyloučit její vliv.

S potravou neandertálců souvisí hypotéza, že za vymizením neandertálců je transmisivní spongiformní encefalopatie způsobená kanibalismem, či kanibalismus jako strategie sám. Ačkoli kanibalismus jako strategie nebyl po příchodu anatomicky moderního člověka nadále stabilní strategií a mohl tak přispět k vymření neandertálců, hypotéza transmisivní spongiformní encefalopatie může být zpochybněna. Nelze totiž opomenout časovou korelaci mezi příchodem anatomicky moderních lidí a vymizením neandertálců, která je jasně patrná a je tedy náročné ji považovat za náhodnou. Hypotetickou možností vymření neandertálců na epidemii, která mohla propuknout kdykoli během jejich existence, právě v době příchodu anatomicky moderních lidí lze tedy považovat za krajně podezřelou. Epidemie však mohla být způsobena i patogenem, který přinesl anatomicky moderní člověk do neandertálské imunologicky naivní populace. Ani tento případ však není jednoduchý, jelikož je zpochybněn adaptivní introgresí. Díky křížení neandertálců a anatomicky moderních lidí docházelo i k přenosu alel imunitního systému, což mohlo neandertálce zachránit před vymřením kvůli novému patogenu. Křížení neandertálců a anatomicky moderních lidí navíc komplikuje celé vymizení neandertálců. Musíme se totiž ptát, zda neandertálci nesplynuli s anatomicky moderními lidmi v jednu populaci a postupnou selekcí v rámci našeho genomu proti neandertálským genům nedochází k úplnému vymření neandertálců právě teď v současné lidské populaci.

7 Použitá literatura

- Abi-Rached, L. *et al.* (2011) 'The shaping of modern human immune systems by multiregional admixture with archaic humans.', *Science (New York, N.Y.)*. NIH Public Access, 334(6052), pp. 89–94. doi: 10.1126/science.1209202.
- Agustí, J. and Rubio-Campillo, X. (2017) 'Were Neanderthals responsible for their own extinction?', *Quaternary International*. Pergamon, 431, pp. 232–237. doi: 10.1016/j.quaint.2016.02.017.
- Arnold, C. D. (1979) 'Possible evidence of domestic dog in a paleoeskimo context.', *Arctic*. Arctic Institute of North America, 32(3), pp. 263–265. doi: 10.2307/40508971.
- Banks, W. E. *et al.* (2008) 'Neanderthal extinction by competitive exclusion', *PLoS ONE*. Public Library of Science, 3(12), p. e3972. doi: 10.1371/journal.pone.0003972.
- Benazzi, S. *et al.* (2011) 'Early dispersal of modern humans in Europe and implications for Neanderthal behaviour', *Nature*. Nature Publishing Group, 479(7374), pp. 525–528. doi: 10.1038/nature10617.
- Berger, T. D. and Trinkaus, E. (1995) 'Patterns of Trauma among the Neandertals', *Journal of Archaeological Science*. Academic Press, 22(6), pp. 841–852. doi: 10.1016/0305-4403(95)90013-6.
- Bocquet-Appel, J. P. and Demars, P. Y. (2000) 'Neanderthal contraction and modern human colonization of Europe', *Antiquity*. Cambridge University Press, 74(285), pp. 544–552. doi: 10.1017/S0003598X00059901.

- Bocherens, H. (2009) 'Neanderthal Dietary Habits: Review of the Isotopic Evidence', in: Springer, Dordrecht, pp. 241–250. doi: 10.1007/978-1-4020-9699-0_19.
- Bond, G. *et al.* (1993) 'Correlations between climate records from North Atlantic sediments and Greenland ice', *Nature*. Nature Publishing Group, 365(6442), pp. 143–147. doi: 10.1038/365143a0.
- Brown, P. (1990) 'Transmissible spongiform encephalopathies in humans: kuru, Creutzfeldt-Jakob disease and Gerstmann-Sträussler-Scheinker disease.', *Canadian journal of veterinary research = Revue canadienne de recherche veterinaire*. Canadian Veterinary Medical Association, 54(1), pp. 38–41. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/2407329> (Accessed: 7 May 2018).
- Burke, A. (2012) 'Spatial abilities, cognition and the pattern of Neanderthal and modern human dispersals', *Quaternary International*. Pergamon, 247(1), pp. 230–235. doi: 10.1016/j.quaint.2010.10.029.
- d'Errico, F. *et al.* (1998) 'Neanderthal Acculturation in Western Europe? a Critical Review of the Evidence and Its Interpretation', *Current Anthropology*. The University of Chicago Press, 39(S1), pp. S1–S44. doi: 10.1086/204689.
- d'Errico, F., Borgia, V. and Ronchitelli, A. (2012) 'Uluzzian bone technology and its implications for the origin of behavioural modernity', *Quaternary International*. Pergamon, 259, pp. 59–71. doi: 10.1016/J.QUAINT.2011.03.039.
- Dansgaard, W. *et al.* (1993) 'Evidence for general instability of past climate from a 250-kyr ice-core record', *Nature*, 364(6434), pp. 218–220. doi: 10.1038/364218a0.
- Daujeard, C. and Moncel, M. H. (2010) 'On Neanderthal subsistence strategies and land use: a regional focus on the Rhone Valley area in southeastern France', *Journal of Anthropological Archaeology*. Academic Press, 29(3), pp. 368–391. doi: 10.1016/j.jaa.2010.05.002.
- Dediu, D. and Levinson, S. C. (2013) 'On the antiquity of language: the reinterpretation of Neandertal linguistic capacities and its consequences.', *Frontiers in psychology*. Frontiers Media SA, 4, p. 397. doi: 10.3389/fpsyg.2013.00397.
- Dediu, D. and Levinson, S. C. (2018) 'Neanderthal language revisited: not only us', *Current Opinion in Behavioral Sciences*. Elsevier, 21, pp. 49–55. doi: 10.1016/J.COBEHA.2018.01.001.
- Enard, D. and Petrov, D. A. (2017) 'RNA viruses drove adaptive introgressions between Neanderthals and modern humans', *bioRxiv*. Cold Spring Harbor Laboratory, p. 120477+. doi: 10.1101/120477.
- Eswaran, V. (2002) 'A Diffusion Wave out of Africa', *Current Anthropology*. The University of Chicago Press, 43(5), pp. 749–774. doi: 10.1086/342639.
- Fedele, F. G., Giaccio, B. and Hajdas, I. (2008) 'Timescales and cultural process at 40,000 BP in the light of the Campanian Ignimbrite eruption, Western Eurasia', *Journal of Human Evolution*. Academic Press, 55(5), pp. 834–857. doi: 10.1016/j.jhevol.2008.08.012.

- Fiedel, S. J. (2005) 'Man's best friend - Mammoth's worst enemy? a speculative essay on the role of dogs in Paleoindian colonization and megafaunal extinction', *World Archaeology*. Taylor & Francis Ltd, 37(1), pp. 11–25. doi: 10.1080/0043824042000329540.
- Finlayson, C. (2004) *Neanderthals and modern humans : an ecological and evolutionary perspective*. Cambridge University Press.
- Finlayson, C. and Carrión, J. S. (2007) 'Rapid ecological turnover and its impact on Neanderthal and other human populations', *Trends in Ecology & Evolution*, 22(4), pp. 213–222. doi: 10.1016/j.tree.2007.02.001.
- Fiorenza, L. *et al.* (2011) 'Molar Macrowear Reveals Neanderthal Eco-Geographic Dietary Variation', *PLoS ONE*. Edited by K. Rosenberg. Public Library of Science, 6(3), p. e14769. doi: 10.1371/journal.pone.0014769.
- Fiorenza, L. *et al.* (2015) 'To meat or not to meat? New perspectives on neanderthal ecology', *American Journal of Physical Anthropology*, pp. 43–71. doi: 10.1002/ajpa.22659.
- Fitzsimmons, K. *et al.* (2013) 'The Campanian Ignimbrite eruption: new data on volcanic ash dispersal and its potential impact on human evolution.', *PloS one*. Public Library of Science, 8(6), p. e65839. doi: 10.1371/journal.pone.0065839.
- Flores, J. C. (1998) 'A mathematical model for Neanderthal extinction', *Journal of Theoretical Biology*, 191(3), pp. 295–298. doi: 10.1006/jtbi.1997.0581.
- Gilligan, I. (2007) 'Neanderthal extinction and modern human behaviour: The role of climate change and clothing', *World Archaeology*. Routledge, 39(4), pp. 499–514. doi: 10.1080/00438240701680492.
- Gilligan, I. (2010) 'The Prehistoric Development of Clothing: Archaeological Implications of a Thermal Model', *Journal of Archaeological Method and Theory*. Springer US, 17(1), pp. 15–80. doi: 10.1007/s10816-009-9076-x.
- Gilpin, W., Feldman, M. W. and Aoki, K. (2016) 'An ecocultural model predicts Neanderthal extinction through competition with modern humans', *Proceedings of the National Academy of Sciences*. National Academy of Sciences, 113(8), pp. 2134–2139. doi: 10.1073/pnas.1524861113.
- Green, R. E. *et al.* (2006) 'Analysis of one million base pairs of Neanderthal DNA', *Nature*. Nature Publishing Group, 444(7117), pp. 330–336. doi: 10.1038/nature05336.
- Green, R. E. *et al.* (2010) 'A draft sequence of the neandertal genome', *Science*. American Association for the Advancement of Science, 328(5979), pp. 710–722. doi: 10.1126/science.1188021.
- Gregory, M. D. *et al.* (2017) 'Neanderthal-Derived Genetic Variation Shapes Modern Human Cranium and Brain', *Scientific Reports*. Nature Publishing Group, 7(1), p. 6308. doi: 10.1038/s41598-017-06587-0.

- de Gruijl, F. R. *et al.* (2003) 'Health effects from stratospheric ozone depletion and interactions with climate change.', *Photochemical & photobiological sciences : Official journal of the European Photochemistry Association and the European Society for Photobiology*, 2(1), pp. 16–28. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12659536> (Accessed: 12 March 2018).
- Gunz, P. *et al.* (2010) 'Brain development after birth differs between Neanderthals and modern humans', *Current Biology*. Cell Press, 20(21), pp. R921–R922. doi: 10.1016/j.cub.2010.10.018.
- Hardy, K. *et al.* (2012) 'Neanderthal medics? Evidence for food, cooking, and medicinal plants entrapped in dental calculus', *Naturwissenschaften*, 99(8), pp. 617–626. doi: 10.1007/s00114-012-0942-0.
- Harris, K. and Nielsen, R. (2017) 'Q&A: Where did the Neanderthals go?', *BMC Biology*, 15. doi: 10.1186/s12915-017-0414-2.
- Heinrich, H. (1988) 'Origin and Consequences of Cyclic Ice Rafting in the Northeast Atlantic Ocean During the Past 130,000 Years', *Quaternary Research*. Cambridge University Press, 29(2), pp. 142–152. doi: 10.1016/0033-5894(88)90057-9.
- Henry, A. G., Brooks, A. S. and Piperno, D. R. (2011) 'Microfossils in calculus demonstrate consumption of plants and cooked foods in Neanderthal diets (Shanidar III, Iraq; Spy i and II, Belgium).', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. National Academy of Sciences, 108(2), pp. 486–91. doi: 10.1073/pnas.1016868108.
- Henry, A. G., Brooks, A. S. and Piperno, D. R. (2014) 'Plant foods and the dietary ecology of Neanderthals and early modern humans', *Journal of Human Evolution*. Academic Press, 69(1), pp. 44–54. doi: 10.1016/j.jhevol.2013.12.014.
- Higham, T. *et al.* (2014) 'The timing and spatiotemporal patterning of Neanderthal disappearance', *Nature*. Nature Publishing Group, 512(7514), pp. 306–309. doi: 10.1038/nature13621.
- Hockett, B. and Haws, J. A. (2005) 'Nutritional ecology and the human demography of Neandertal extinction', *Quaternary International*. Pergamon, 137(1), pp. 21–34. doi: 10.1016/J.QUAINT.2004.11.017.
- Hoffmann, D. L. *et al.* (2018) 'U-Th dating of carbonate crusts reveals Neandertal origin of Iberian cave art', *Science*, 359(6378), pp. 912–915. doi: 10.1126/science.aap7778.
- Holliday, T. W. (1997) 'Postcranial evidence of cold adaptation in European Neandertals', in *American Journal of Physical Anthropology*, pp. 245–258. doi: 10.1002/(SICI)1096-8644(199710)104:2<245::AID-AJPA10>3.0.CO;2-#.
- Hora, M. and Sladek, V. (2014) 'Influence of lower limb configuration on walking cost in Late Pleistocene humans', *Journal of Human Evolution*, 67, pp. 19–32. doi: 10.1016/j.jhevol.2013.09.011.

- Horan, R. D., Bulte, E. and Shogren, J. F. (2005) 'How trade saved humanity from biological exclusion: An economic theory of Neanderthal extinction', *Journal of Economic Behavior and Organization*. North-Holland, 58(1), pp. 1–29. doi: 10.1016/j.jebo.2004.03.009.
- Hortolà, P. and Martínez-Navarro, B. (2013) 'The Quaternary megafaunal extinction and the fate of Neanderthals: An integrative working hypothesis', *Quaternary International*. Pergamon, 295, pp. 69–72. doi: 10.1016/j.quaint.2012.02.037.
- Horwell, C. J. and Baxter, P. J. (2006) 'The respiratory health hazards of volcanic ash: a review for volcanic risk mitigation', *Bulletin of Volcanology*. Springer-Verlag, pp. 1–24. doi: 10.1007/s00445-006-0052-y.
- Hublin, J. (1998) 'Climatic changes, paleogeography, and the evolution of the Neandertals', in *Neandertals and modern humans in Western Asia*, pp. 295–310. doi: 10.1007/0-306-47153-1_18.
- Hublin, J.-J. *et al.* (1996) 'A late Neanderthal associated with Upper Palaeolithic artefacts', *Nature*. Nature Publishing Group, 381(6579), pp. 224–226. doi: 10.1038/381224a0.
- Hublin, J.-J. (2017) 'The last Neanderthal', *Proceedings of the National Academy of Sciences*. National Academy of Sciences, 114(40), pp. 10520–10522. doi: 10.1073/pnas.1714533114.
- Hublin, J. J. (2009) 'The origin of Neandertals', *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(38), pp. 16022–16027. doi: 10.1073/pnas.0904119106.
- Churchill, S. E. (1998) 'Cold adaptation, heterochrony, and neandertals', *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*. John Wiley & Sons, Inc., 7(2), pp. 46–60. doi: 10.1002/(SICI)1520-6505(1998)7:2<46::AID-EVAN2>3.0.CO;2-N.
- Churchill, S. E. (2007) 'Bioenergetic perspectives on Neanderthal thermoregulatory and activity budgets', in *Harvati, K., Harrison, T Neandertals Revisited: New Approaches and Perspectives*. Springer, Dordrecht, pp. 113–133. doi: 10.1007/978-1-4020-5121-0_7.
- Churchill, S. E. (2014a) 'Ch 3: Neanderthal Material Culture', *Thin on the Ground: Neanderthal Biology, Archeology and Ecology*. Hoboken, NJ, USA: John Wiley & Sons, Inc., pp. 41–70. doi: 10.1002/9781118590836.ch3.
- Churchill, S. E. (2014b) 'Ch 8: Red in Tooth and Claw: Neandertals as Predators', *Thin on the Ground: Neanderthal Biology, Archeology and Ecology*. Hoboken, NJ, USA: John Wiley & Sons, Inc., pp. 219–250. doi: 10.1002/9781118590836.ch8.
- Churchill, S. E. (2014c) 'Surviving the Cold', in *Thin on the Ground*. John Wiley & Sons, Inc., pp. 107–150.
- Churchill, S. E. (2014d) 'The Body Neanderthal', in *Thin on the Ground: Neanderthal Biology, Archeology and Ecology*. Hoboken, NJ, USA: John Wiley & Sons, Inc., pp. 71–105. doi: 10.1002/9781118590836.ch4.

- Churchill, S. E. (2014e) ‘The Neandertals in Time and Space’, in *Thin on the Ground: Neanderthal Biology, Archeology and Ecology*. Hoboken, NJ, USA: John Wiley & Sons, Inc., pp. 9–40. doi: 10.1002/9781118590836.ch2.
- Churchill, S. E. and Trinkaus, E. (1990) ‘Neandertal scapular glenoid morphology’, *American Journal of Physical Anthropology*, 83(2), pp. 147–160. doi: 10.1002/ajpa.1330830203.
- Jaubert, J. *et al.* (2016) ‘Early Neanderthal constructions deep in Bruniquel Cave in southwestern France’, *Nature*, 534(7605), pp. 111–114. doi: 10.1038/nature18291.
- Jiménez-Espejo, F. J. *et al.* (2007) ‘Climate forcing and Neanderthal extinction in Southern Iberia: insights from a multiproxy marine record’, *Quaternary Science Reviews*. Pergamon, 26(7–8), pp. 836–852. doi: 10.1016/j.quascirev.2006.12.013.
- Ko, K. H. (2016) ‘Hominin interbreeding and the evolution of human variation’, *Journal of Biological Research-Thessaloniki*. BioMed Central, 23(1), p. 17. doi: 10.1186/s40709-016-0054-7.
- Kolodny, O. and Feldman, M. W. (2017a) ‘A parsimonious neutral model suggests Neanderthal replacement was determined by migration and random species drift’, *Nature Communications*. Nature Publishing Group, 8(1), p. 1040. doi: 10.1038/s41467-017-01043-z.
- Kolodny, O. and Feldman, M. W. (2017b) ‘Random Drift With a Determined Outcome: a Parsimonious Null Model Of Neanderthal Replacement By Modern Humans Via Neutral Species Drift’, *bioRxiv*. Cold Spring Harbor Laboratory, p. 116632. doi: 10.1101/116632.
- Krause, J. *et al.* (2007) ‘Neanderthals in central Asia and Siberia’, *Nature*. Nature Publishing Group, 449(7164), pp. 902–904. doi: 10.1038/nature06193.
- Kuhn, S. L. and Stiner, M. C. (2006) ‘What’s a Mother to Do? The Division of Labor among Neandertals and Modern Humans in Eurasia’, *Current Anthropology*, 47(6). Available at: http://anthro.vancouver.wsu.edu/media/Course_files/anth-490-edward-h-hagen/kuhn-and-stiner-2006-whats-a-mother-to-do-the-division-of-labor-among-neandertals-and-modern-humans-in-eurasia.pdf (Accessed: 30 March 2018).
- Lieberman, P. (1992) ‘On Neanderthal Speech and Neanderthal Extinction’, *Current Anthropology*, 33(4), pp. 409–410. doi: 10.1086/204092.
- Lister, A. M. and Sher, A. V. (1995) ‘Ice cores and mammoth extinction’, *Nature*, 378(6552), pp. 23–24. doi: 10.1038/378023a0.
- Meyer, M. *et al.* (2012) ‘A High-Coverage Genome Sequence from an Archaic Denisovan Individual’, *Science*, 338(6104), pp. 222–226. doi: 10.1126/science.1224344.
- Mithen, S. (1999) ‘The hunter-gatherer prehistory of human-animal interactions’, *Anthrozoos*. Routledge, 12(4), pp. 195–204. doi: 10.2752/089279399787000147.

- Neuhauser, C. and Pacala, S. W. (1999) 'An Explicitly Spatial Version of the Lotka-Volterra Model with Interspecific Competition', *The Annals of Applied Probability*. Institute of Mathematical Statistics, pp. 1226–1259. doi: 10.2307/2667148.
- Nielsen, T. K. *et al.* (2017) 'Investigating Neanderthal dispersal above 55°N in Europe during the Last Interglacial Complex', *Quaternary International*. Pergamon, 431, pp. 88–103. doi: 10.1016/j.quaint.2015.10.039.
- Noback, M. L. *et al.* (2016) 'Paranasal sinuses: a problematic proxy for climate adaptation in Neanderthals', *Journal of Human Evolution*. Academic Press, 97, pp. 176–179. doi: 10.1016/J.JHEVOL.2016.06.003.
- Nowaczyk, N. R. *et al.* (2012) 'Dynamics of the Laschamp geomagnetic excursion from Black Sea sediments', *Earth and Planetary Science Letters*. Elsevier, 351–352, pp. 54–69. doi: 10.1016/J.EPSL.2012.06.050.
- Peresani, M. *et al.* (2011) 'Late Neandertals and the intentional removal of feathers as evidenced from bird bone taphonomy at Fumane Cave 44 ky B.P., Italy.', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. National Academy of Sciences, 108(10), pp. 3888–93. doi: 10.1073/pnas.1016212108.
- Pettitt, P. B. (1999) 'Disappearing from the World: An Archaeological Perspective on Neanderthal Extinction', *Oxford Journal of Archaeology*. Blackwell Publishers Ltd, 18(3), pp. 217–240. doi: 10.1111/1468-0092.00080.
- Power, R. C. *et al.* (2018) 'Dental calculus indicates widespread plant use within the stable Neanderthal dietary niche', *Journal of Human Evolution*. Academic Press, 119, pp. 27–41. doi: 10.1016/J.JHEVOL.2018.02.009.
- Rae, T. C., Koppe, T. and Stringer, C. B. (2011) 'The Neanderthal face is not cold adapted', *Journal of Human Evolution*. Academic Press, 60(2), pp. 234–239. doi: 10.1016/J.JHEVOL.2010.10.003.
- Richards, M. P. *et al.* (2008) 'Isotopic dietary analysis of a Neanderthal and associated fauna from the site of Jonzac (Charente-Maritime), France', *Journal of Human Evolution*. Academic Press, 55(1), pp. 179–185. doi: 10.1016/j.jhevol.2008.02.007.
- Roebroeks, W., Hublin, J.-J. and MacDonald, K. (2011) 'Continuities and Discontinuities in Neandertal Presence: a Closer Look at Northwestern Europe', *Developments in Quaternary Sciences*. Elsevier, 14, pp. 113–123. doi: 10.1016/B978-0-444-53597-9.00008-X.
- Rosi, M. *et al.* (1999) 'Plinian pumice fall deposit of the Campanian Ignimbrite eruption (Phlegraean Fields, Italy)', *Journal of Volcanology and Geothermal Research*. Elsevier, 91(2–4), pp. 179–198. doi: 10.1016/S0377-0273(99)00035-9.

- Sankararaman, S. *et al.* (2014) 'The genomic landscape of Neanderthal ancestry in present-day humans', *Nature*. Nature Publishing Group, 507(7492), pp. 354–357. doi: 10.1038/nature12961.
- Serangeli, J. and Bolus, M. (2008) 'Out of Europe - The dispersal of a successful European hominin form', *Quartär*, 55, pp. 83–98.
- Shea, J. J. (2009) 'The Impact of Projectile Weaponry on Late Pleistocene Hominin Evolution', in, pp. 189–199. doi: 10.1007/978-1-4020-9699-0_14.
- Shipman, P. (2015) 'How do you kill 86 mammoths? Taphonomic investigations of mammoth megasites', *Quaternary International*. Pergamon, 359–360, pp. 38–46. doi: 10.1016/j.quaint.2014.04.048.
- Sistiaga, A. *et al.* (2014) 'The Neanderthal Meal: a New Perspective Using Faecal Biomarkers', *PLoS ONE*. Edited by K. Hardy. Public Library of Science, 9(6), p. e101045. doi: 10.1371/journal.pone.0101045.
- Sørensen, B. (2011) 'Demography and the extinction of European Neanderthals', *Journal of Anthropological Archaeology*. Academic Press, 30(1), pp. 17–29. doi: 10.1016/j.jaa.2010.12.003.
- Sorensen, M. V. and Leonard, W. R. (2001) 'Neandertal energetics and foraging efficiency', *Journal of Human Evolution*, 40(6), pp. 483–495. doi: 10.1006/jhev.2001.0472.
- Soressi, M. *et al.* (2013) 'Neandertals made the first specialized bone tools in Europe.', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. National Academy of Sciences, 110(35), pp. 14186–90. doi: 10.1073/pnas.1302730110.
- Speth, J. (2017) 'Putrid Meat and Fish in the Eurasian Middle and Upper Paleolithic: Are We Missing a Key Part of Neanderthal and Modern Human Diet?', *PaleoAnthropology*, pp. 44–72. doi: 10.4207/PA.2017.ART105.
- Spikins, P. *et al.* (2018) 'Calculated or caring? Neanderthal healthcare in social context', *World Archaeology*. Routledge, pp. 1–20. doi: 10.1080/00438243.2018.1433060.
- Stegmann, A. T., Cerny, F. J. and Holliday, T. W. (2002) 'Neandertal cold adaptation: Physiological and energetic factors', *American Journal of Human Biology*. Wiley Subscription Services, Inc., a Wiley Company, 14(5), pp. 566–583. doi: 10.1002/ajhb.10070.
- Studel-Numbers, K. L. and Tilkens, M. J. (2004) 'The effect of lower limb length on the energetic cost of locomotion: implications for fossil hominins', *Journal of Human Evolution*. Academic Press, 47(1–2), pp. 95–109. doi: 10.1016/J.JHEVOL.2004.06.002.
- Stewart, J. R. (2004) 'Neanderthal-modern human competition? a comparison between the mammals associated with Middle and Upper Palaeolithic industries in Europe during OIS 3', *International Journal of Osteoarchaeology*. John Wiley & Sons, Ltd., 14(3–4), pp. 178–189. doi: 10.1002/oa.754.

- Stewart, J. R. (2007) 'Neanderthal extinction as part of the faunal change in Europe during Oxygen Isotope Stage 3', *Acta zoologica cracoviensia*, 50A(1–2), pp. 93–124. doi: 10.3409/000000007783995372.
- Størmer, F. C. and Myserud, I. (2007) 'Cave smoke: Air pollution poisoning involved in Neanderthal extinction?', *Medical Hypotheses*, 68(3), pp. 723–724. doi: 10.1016/j.mehy.2006.08.008.
- Stringer, C. (2003a) 'Human evolution: Out of Ethiopia', *Nature*. Nature Publishing Group, pp. 692–695. doi: 10.1038/423692a.
- Stringer, C. (2003b) 'New perspectives on the Neanderthals', *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*. Wiley Subscription Services, Inc., a Wiley Company, 11(S1), pp. 58–59. doi: 10.1002/evan.10057.
- Sullivan, A. P. *et al.* (2017) 'An evolutionary medicine perspective on Neanderthal extinction', *Journal of Human Evolution*. Academic Press, 108, pp. 62–71. doi: 10.1016/j.jhevol.2017.03.004.
- Trinkaus, E. (1981) 'Neanderthal limb proportions and cold adaptation', in *Aspects of human evolution*. Taylor and Francis, pp. 187–224. Available at: <https://ci.nii.ac.jp/naid/10018145328/> (Accessed: 14 February 2018).
- Trinkaus, E. (1986) 'The Neandertals and Modern Human Origins', *Annual Review of Anthropology*. Annual Reviews 4139 El Camino Way, P.O. Box 10139, Palo Alto, CA 94303-0139, USA , 15(1), pp. 193–218. doi: 10.1146/annurev.an.15.100186.001205.
- Trinkaus, E. (2005) 'Anatomical evidence for the antiquity of human footwear use', *Journal of Archaeological Science*. Academic Press, 32(10), pp. 1515–1526. doi: 10.1016/J.JAS.2005.04.006.
- Underdown, S. (2008) 'A potential role for Transmissible Spongiform Encephalopathies in Neanderthal extinction', *Medical Hypotheses*, 71(1), pp. 4–7. doi: 10.1016/j.mehy.2007.12.014.
- Valet, J. P. and Valladas, H. (2010) 'The Laschamp-Mono lake geomagnetic events and the extinction of Neanderthal: a causal link or a coincidence?', *Quaternary Science Reviews*. Pergamon, 29(27–28), pp. 3887–3893. doi: 10.1016/j.quascirev.2010.09.010.
- Varki, A. (2016) 'Why are there no persisting hybrids of humans with Denisovans, Neanderthals, or anyone else?', *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(17), pp. E2354–E2354. doi: 10.1073/pnas.1602270113.
- Vernot, B. and Akey, J. M. (2015) 'Complex history of admixture between modern humans and neandertals', *American Journal of Human Genetics*. Elsevier, pp. 448–453. doi: 10.1016/j.ajhg.2015.01.006.
- Villa, P. and Soriano, S. (2010) 'Hunting weapons of neanderthals and early modern humans in South Africa: Similarities and differences', *Journal of Anthropological Research*. University of New Mexico, 66(1), pp. 5–38. doi: 10.3998/jar.0521004.0066.102.

- Wales, N. (2012) 'Modeling Neanderthal clothing using ethnographic analogues', *Journal of Human Evolution*. Academic Press, 63(6), pp. 781–795. doi: 10.1016/J.JHEVOL.2012.08.006.
- Wall, J. D. *et al.* (2013) 'Higher levels of neanderthal ancestry in East Asians than in Europeans.', *Genetics*. Genetics Society of America, 194(1), pp. 199–209. doi: 10.1534/genetics.112.148213.
- Weaver, T. D. and Hublin, J.-J. (2009) 'Neanderthal birth canal shape and the evolution of human childbirth.', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(20), pp. 8151–6. doi: 10.1073/pnas.0812554106.
- Weaver, T. D., Roseman, C. C. and Stringer, C. B. (2007) 'Were neanderthal and modern human cranial differences produced by natural selection or genetic drift?', *Journal of human evolution*, 53(2), pp. 135–45. doi: 10.1016/j.jhevol.2007.03.001.
- Weyrich, L. S. *et al.* (2017) 'Neanderthal behaviour, diet, and disease inferred from ancient DNA in dental calculus', *Nature*. Nature Publishing Group, 544(7650), pp. 357–361. doi: 10.1038/nature21674.
- White, M., Pettitt, P. and Schreve, D. (2016) 'Shoot first, ask questions later: Interpretative narratives of Neanderthal hunting', *Quaternary Science Reviews*. Pergamon, 140, pp. 1–20. doi: 10.1016/J.QUASCIREV.2016.03.004.
- Winkler, H. *et al.* (2008) 'Modeling impacts of geomagnetic field variations on middle atmospheric ozone responses to solar proton events on long timescales', *Journal of Geophysical Research*. Wiley-Blackwell, 113(D2), p. D02302. doi: 10.1029/2007JD008574.
- Wolff, H. and Greenwood, A. D. (2010) 'Did viral disease of humans wipe out the Neandertals?', *Medical Hypotheses*, 75(1), pp. 99–105. doi: 10.1016/j.mehy.2010.01.048.
- El Zaatari, S. *et al.* (2011) 'Ecogeographic variation in Neanderthal dietary habits: Evidence from occlusal molar microwear texture analysis', *Journal of Human Evolution*, 61(4), pp. 411–424. doi: 10.1016/j.jhevol.2011.05.004.
- Zilhão, J. *et al.* (2010) 'Symbolic use of marine shells and mineral pigments by Iberian Neandertals.', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. National Academy of Sciences, 107(3), pp. 1023–8. doi: 10.1073/pnas.0914088107.