

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Tomáš Hola

Význam vytrvalostního běhu v evoluci člověka
Importance of endurance running in human evolution

Bakalářská práce

Vedoucí závěrečné práce:
Mgr. Martin Hora

Praha, 2015

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

V Praze,

Podpis

Poděkování:

Poděkování patří mému školiteli Mgr. Martinu Horovi za jeho čas a cenné rady, panu doc., Mgr., Vladimíru Sládkovi, PhD., a v neposlední řadě mé rodině za podporu během psaní.

Abstrakt

Evoluce člověka a vývoj našeho vzhledu v čase je předmětem zkoumání dlouhá léta. Tato práce shrnuje dosavadní studie, názory a poznatky o možnosti, že vytrvalostní běh mohl být důležitým faktorem v evoluci člověka. Rozebírá možné výhody, které mohla přinést orientace raných *Homo* na vytrvalostní běh a také adaptace, které poukazují, že k orientaci na vytrvalostní běh mohlo u raných *Homo* dojít.

V první části práce se zaměřuji na možnosti využití vytrvalostního běhu u raných *Homo*. Rozeberu možnosti využití vytrvalostního běhu v kompetici s ostatními predátory o mršiny, které mohli raní *Homo* využívat jako zdroje potravy a možnost využití vytrvalostního běhu k lovu jiných savců, kdy mohli raní *Homo* využít výhod vytrvalostního běhu pro uštvání kořisti a její dobití zblízka.

V druhé části se pak zabývám samotnými adaptacemi, které mohly umožnit raným *Homo* vytrvalostní běh praktikovat. Jedná se o adaptace v termoregulačních mechanismech, které napomáhají odvádění metabolického tepla vzniklého při běhu. Dále se pak zabývám energetickými nároky běhu a adaptacemi, které pomáhají energetické náklady běhu snižovat. V neposlední řadě pak také probírám anatomické adaptace, které přispívají například k udržování stability těla při běhu.

Klíčová slova: Termoregulace, raní *Homo*, evoluce člověka, bipedie, vytrvalostní běh, lov

Abstract

Human evolution and the evolution of our appearance in time is a research subject for a long time. This work summarizes existing studies, opinions and knowledge about possible importance of endurance running in the human evolution. This work analyzes possible benefits of the orientation on the endurance running and adaptations that are pointing on a possibility of the orientation on the endurance running by early *Homo*.

In the first part of my work I will focus on the possible use of endurance running by early *Homo*. I will analyze a possibility of using the endurance running for scavenging and in competition with other predators for carcasses. In the next part I will analyze possibilities of using endurance running for persistence hunting. Early *Homo* could hunt down their prey, drive it to exhaustion and then kill it from close range.

In the second part of my work I will analyze adaptations that could allow early *Homo* to practice endurance running. I will analyze adaptations in thermoregulation, that allow to dissipate heat generated by running. Then I will analyze energetic costs and adaptations that are decreasing energetic cost of running. Finally I will analyze anatomical adaptations that allow running, e.g. by keeping stability of human body.

Key words: Thermoregulation, early *Homo*, human evolution, bipedy, endurance running, persistence huntig

1	Úvod.....	1
1.1	Cíle práce.....	2
2	Využití vytrvalostního běhu.....	2
2.1	Mršiny a prohledávání krajiny.....	3
2.2	Vytrvalostní lov.....	5
3	Adaptace k vytrvalostnímu běhu.....	7
3.1	Termoregulační mechanismy.....	7
3.2	Energetické náklady.....	10
3.2.1	Snížení energetické náročnosti běhu.....	10
3.2.2	Změny ve stavbě nohy.....	12
3.3	Stabilizace těla a odolnost kostry.....	14
3.3.1	Gluteus maximus.....	14
3.3.2	Skeletální adaptace a doklady orientace na běh.....	15
4	Závěr.....	17
5	Seznam literatury.....	19
6	Přílohy.....	22

1 Úvod

Během evoluce u člověka vzniklo velké množství různých znaků a adaptací, které ho do určité míry charakterizují. Hlavním znakem, jenž nás definuje a odlišuje od ostatních savců, je bipedie. Bipedie vznikla u *homininů* nejspíše krátce po oddělení lidské linie od linie šimpanzů. Bipedie má dvě formy, chůzi a běh. Chůze je oproti běhu méně energeticky náročná. Pokud ovšem potřebuje člověk vyvinout větší rychlosti, je potřeba přejít k běhu. Běh byl dlouhou dobu považován pouze za sekundární derivát chůze a nebyl mu přikládán žádný zásadní evoluční význam. Recentní výzkumy ovšem naznačují, že běh mohl mít v evoluci zásadnější roli. Běh mohl ovlivnit vzhled a tělesnou stavbu rodu *Homo* a mohl tak mít větší evoluční význam, než se do té doby myslelo. (Bramble and Carrier, 1983; Carrier et al., 1984; Bramble and Lieberman, 2004).

S názorem, že by běh mohl být důležitým faktorem v evoluci člověka, přišel jako jeden z prvních v roce 1984 David Carrier. Ve své práci (Carrier et al., 1984) rozpracoval teorii, že běh mohl hrát větší roli ve vývoji člověka, než se do té doby uvažovalo. Jako první zkoumal rozdíly v energetických nákladech mezi chůzí a během. Jako druhé pak znaky, které u chůze přílišný význam nemají, ovšem v kontextu s během se ukázaly jako výhodné. U druhé skupiny věnoval největší pozornost schopnosti pocení se, které pomáhá ochlazovat tělo při běhu, a redukci osrstění, která má vliv na efektivitu termoregulace při běhu. (Carrier et al., 1984). Navazoval zde částečně na svou práci z roku 1983 (Bramble and Carrier, 1983), kde spolu s Dennisem Bramblem zkoumali mechanismy dýchání u savců. Po 20 letech na tyto práce, ve spolupráci s Dennisem Bramblem, navázal Daniel Lieberman, který v tomto výzkumu pokračuje i v současnosti.

Hlavní důvod proč nebyl běhu připisován žádný zásadní význam, byl ten, že k porovnávání s ostatními živočichy byl používán sprint. Člověk sice dokáže ve sprintu překonat menší savce, ovšem nemůže se v rychlosti rovnat velkým a středně velkým savcům. I elitní sprinteři dokáží udržet rychlost kolem $10 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ jen méně než 15 sekund, což je v porovnání například s koňmi či antilopami, kteří dokáží udržet rychlost klusu i několik minut, velmi málo (Bramble and Lieberman, 2004). Navíc je pro nás tento druh běhu energeticky skoro dvakrát nákladnější, než pro většinu ostatních savců (Taylor and Heglund, 1982; In: Bramble and Lieberman, 2004). Další schopností, ve které člověk zaostává za většinou ostatních savců, je manévrování během běhu. Většina savců je schopna i během vysokých rychlostí prudce měnit směr. Tato schopnost je ovšem u člověka omezena. Bramble

a Lieberman ve své práci navrhuje, že právě kvůli špatným sprinterským schopnostem se u člověka vyvinula speciální forma běhu, vytrvalostní běh. Ve vytrvalostním běhu jde totiž o překonávání velkých vzdáleností po dlouhou dobu. Právě ve vytrvalostním běhu by tak mohl člověk, převážně díky své lepší termoregulaci, své konkurenty překonat (Bramble and Lieberman, 2004). Poukazuje dále také na fosilní doklady toho, že k orientaci na běh v naší evoluci mohlo dojít. Opírají se o různé skeletální adaptace, podílející se například na snižování energetické náročnosti běhu či stabilizaci těla. Zmiňují zde stopy na kostech, které zanechaly vazy spojované svou funkcí s během. Důležitou roli plní u běhu také termoregulace. Vlivem zvýšené svalové činnosti se zvyšuje tělesná teplota, což může vést k přehřátí organismu. U člověka ovšem nedochází k tak rychlému zvyšování tělesné teploty oproti ostatním savcům. (Carrier et al., 1984). Právě z těchto biomechanických a fyziologických znaků Bramble a Lieberman vyvozují, že běh nejspíše nevznikl jen jako sekundární produkt chůze, ale že mohl mít důležitou roli v evoluci rodu *Homo* (Bramble and Lieberman, 2004).

1.1 Cíle práce

Cílem mé bakalářské práce je shrnutí poznatků o možném významu vytrvalostního běhu u raných *Homo*, který mohl být důležitým faktorem v evoluci rodu *Homo* a mohl značnou měrou formovat to, jak dnes vypadáme. Zaměřím se na to, jaké výhody mohl přinést vytrvalostní běh pro rané *Homo* v kompetici s ostatními živočichy, jaké adaptace pro vytrvalostní běh se u člověka vyvinuly a jakým způsobem tyto adaptace ovlivnily náš současný vzhled.

2 Využití vytrvalostního běhu

Aby mohl mít vytrvalostní běh signifikantní vliv v evoluci *Homo*, musela by orientace na vytrvalostní běh přinést pro rané *Homo* nějaké výhody. V této kapitole se tedy zaměřím na úvahy o možných výhodách, které raným *Homo* mohla přinášet orientace na vytrvalostní běh.

Jedny z prvních úvah o využití vytrvalostního běhu ranými *Homo*, se týkaly prohledávání okolní krajiny při sběru. Vytrvalostní běh by raným *Homo* umožnil prozkoumat větší oblast

za kratší čas, což by zvýšilo množství získané potravy. Využití vytrvalostního běhu by tak mohlo znamenat zvýšení množství potravy za relativně nízkého navýšení energetických nároků pro jejich získání (Pickering and Bunn, 2007).

Později se začalo více uvažovat o výhodnosti orientace na vytrvalostní běh v souvislosti se dvěma typy obživy, které mohli raní *Homo* pravděpodobně využívat více než klasický sběr. Uvažuje se o možné výhodnosti vytrvalostního běhu při kompetici o mršiny a také o možném využití vytrvalostního běhu při aktivním lovu (Bramble and Lieberman, 2004). V obou případech by orientace na vytrvalostní běh mohla přinést raným *Homo* určitou výhodu. U kompetice o mršiny by schopnost zdolávat větší vzdálenosti při udržení stále rychlosti mohla umožnit, dostat se k mršině dříve než ostatní kompetitoři. Při aktivním lovu by pak mohl být vytrvalostní běh využit k dlouhému pronásledování kořisti, což by mohlo způsobit její termoregulační selhání a mohla by být snadno dobita lovcem.

2.1 Mršiny a prohledávání krajiny

Pro rané *Homo* bylo důležité získat přístup ke kvalitnější a výživnější stravě. Zvláště mozek potřeboval ke svému vývoji a fungování zvýšený přísun převážně bílkovin a minerálů, které se v rostlinné stravě vyskytují jen v omezeném množství. Raní *Homo* tedy potřebovali přístup ke zdrojům obsahujícím více těchto živin. Mezi hlavní zdroje patří například maso, morek a vnitřní orgány ostatních živočichů (Bramble and Lieberman, 2004). Tyto zdroje jdou získat dvěma hlavními způsoby a to buď lovem, kterým se budeme zabývat později, nebo nacházením uhynulých zvířat či ukrytých úlovků jiných predátorů.

Mnoho kompetitorů v savaně, jako například hyeny či divocí psi, hledají ve svém prostředí mršiny jako zdroje potravy. Využívají k tomu hlavně svůj čich a pozorování okolí, jako například kroužící supy. Poté běží dlouhé vzdálenosti, aby se k tomuto zdroji dostali. Vytrvalostní běh by tak raným *Homo* umožnil své kompetitory překonat a umožnit jim přístup k těmto zdrojům dříve, než se tam dostanou ostatní velcí mrchožrouti. Tím by se raní *Homo* vyhnuli přímému střetu se svými konkurenty. V přímé konfrontaci by díky menší síle a absenci účinných zbraní byli raní *Homo* v nevýhodě a nejspíše by neuspěli. (Bramble and Lieberman, 2004). Další výhody v tomto způsobu obživy mohly být i vysoký intelekt nebo schopnost efektivního šplhání (Pickering and Bunn, 2007). Šplhání jim mohlo umožnit přístup k ulovené kořisti schované na stromech jinými predátory, vysoký intelekt pak například cílené hledání ukryté kořisti. Předmětem diskuze, zda ke kompetici o mršiny docházelo, se staly například stopy po kamenných nástrojích nacházející se na kostech zvěře.

Ty se nacházely především na humeru, femuru a tibií v místech nesoucích maso (Bunn et al., 1986, 1988; Bunn and Stanford, 2001).

Pickering a Bunn (2007) došli k názoru, že raní *Homo* mohli využívat mršiny jako zdroj potravy, ale že kompetice o mršiny nehrála důležitou roli pro orientaci na vytrvalostní běh. Vycházejí například z paleoekologie a archeologie. Poukazují na vysokou úmrtnost zjištěnou u FLK 22 (Olduvajská rokle, Tanzania) (Bunn et al., 1986), u kterých bylo nalezeno velké množství řeznický opracovaných kostí, převážně patřící mladým kopytníkům. To dle nich poukazuje na nízkou schopnost konkurovat na mršinách predátorům a orientaci spíše na aktivní lov kořisti.

Naopak Bramble a Lieberman zastávají názor, že kompetice o mršiny mohla být důležitým selekčním tlakem (Lieberman et al., 2007). Podle nich Bunn a Pickering nebrali v potaz možnost, aktivního prohledávání krajiny v otevřeném prostředí za účelem najít mršinu dříve než ostatní mrchožrouti. Poukazují na potřebu zvážit možnosti tohoto způsobu obživy v kontextu vytrvalostního běhu. Vytrvalostní běh by tak mohl představovat určitou výhodu při prohledávání krajiny, zvláště během horkých částí dne, kdy jsou ostatní konkurenti omezeni v běhu nedokonalejší termoregulací, která jim neumožňuje efektivní ochlazování těla při běhu. Mršiny, jakožto zdroje potravy, jsou k dispozici jen relativně krátkou dobu. Ať už kvůli mrchožroutům nebo samovolnému rozkladu. Rychlost nalezení mršiny je tak důležitým prvkem ve využívání mršin pro obživu. Poukazují na etnografické doklady, o aktivním využití mršin jako zdroje potravy, ve studii afrického kmene lovců-sběračů Hadza (O'Connell et al., 1988). Dále pak Bramble a Lieberman poukazují, že pro přímou kompetici o tyto zdroje je potřebná kombinace síly, rychlosti a kooperace. Raní *Homo* ovšem postrádali sílu, potřebnou pro aktivní boj o kořist, a nejspíše postrádali i projektilové či jiné účinnější zbraně. V přímé konfrontaci tedy bylo obtížnější konkurenta dostatečně zranit. Ať již fatálně či jen natolik aby se konkurent stáhl. Z tohoto hlediska se jeví vytrvalostní běh jako jedna z hlavních možností jak své konkurenty překonat. Nakonec Bramble a Lieberman navrhují ještě možnost využití vytrvalostního běhu v asociaci jak s prohledáváním krajiny, tak částečně s vytrvalostním lovem. Vychází přitom z práce Sinclair a kolektivu (1986), která pojednává o možnosti, že raní *Homo* mohli sledovat stáda kopytníků v otevřené savaně. Což by mohlo poskytnout nejen příležitosti pro prohledávání okolní krajiny, za účelem sběru plodů a hledání čerstvých mršin, ale také pro lov.

2.2 Vytrvalostní lov

Orientace na vytrvalostní běh mohla také přinášet výhodu pro schopnost lovu. Raní *Homo* neměli projektilové zbraně jako jsou luk a šípy či vrhače oštěpů. Také hroty oštěpů raných *Homo* byly jen hrubě opracované a postrádaly dostatečnou účinnost pro lov z dálky. První luky či vrhače oštěpů se spolu s dokonaleji opracovanými hroty působícími větší zranění objevily v archeologickém záznamu až o hodně později u *Homo sapiens* (Thieme, 1997; Shea, 2006). Raní *Homo* se tedy museli spoléhat na dobití kořisti zblízka. Lov větší zvěře je oproti lovu z dálky mnohem nebezpečnější, protože se kořist může bránit. Na rozdíl od ostatních predátorů, kteří se spoléhají na sílu pro její zabití, pro rané *Homo* by bylo výhodné kořist uštvat do té míry, kdy už nemohla dále utíkat a ani se bránit. Raní *Homo* by díky své schopnosti dlouhodobě udržet určitou rychlost, mohli donutit kořist běžet tempem pro ni energeticky nevýhodným a způsobit jí tak vyčerpání a přehřátí organismu (Carrier et al., 1984). Termoregulační nevýhodou kopytníků je, že nedokáží efektivně odvádět z těla teplo během rychlého cvalu. Je pro ně nutné zastavit či zpomalit na rychlost klusu, aby se mohli pomocí rychlého dýchání ochladit. Člověk ovšem má rychlost svého vytrvalostního běhu na hranici mezi cvalem a klusem kopytníků. Právě běh rychlostí na hranici klusu a cvalu je pro kopytníky vysoce neefektivní (Bramble and Lieberman, 2004, viz.: příloha 1). Lov velkých kopytníků částečně podporují i archeologické nálezy kostí kořisti, se známkami řeznického opracování (např.: Bunn et al., 1986). Velcí kopytníci dokáží ovšem člověka jasně překonat ve sprintu. Lze tedy předpokládat, že i raní *Homo* se nedokázali ve sprintu velkým kopytníkům vyrovnat. Vytrvalostní lov by byl tedy potřebný pro ulovení tohoto druhu kořisti. Problém ovšem je, že pro tento druh lovu jsou nutné stopovací schopnosti. Lovec by musel být schopen kořist najít i v momentě, kdy ji ztratí z dohledu (Pickering and Bunn, 2007). Člověk se ovšem nemůže spoléhat na čich jako jiní predátoři. Stopování je pro člověka snazší například ve sněhu či písčitém terénu. Ovšem v případě savan či prostředí s pevným povrchem je tento úkol ztížen. Stopování kořisti v nepřehledném terénu tedy u člověka vyžaduje dostatečně vysoký intelekt a zkušenosti. Ovšem o úrovni intelektu, potřebného pro stopování kořisti, nemáme u raných lidí dostatečné informace a jen těžko je můžeme odhadovat. Pickering tedy shledává možnost využití vytrvalostního běhu pro lov jako nepravděpodobnou. Odvolává se také na studie současných afrických kmenů, například kmene Hadza (např.: (Silberbauer, 1980; Liebenberg, 2006; více v: Pickering and Bunn, 2007), které poukazují, že vytrvalostní lov je u dnešních lovců sběračů spíše ojedinělý a vzácný druh obživy. A také, že lovci kmene Hadza mnohdy upustí od pronásledovaného

zvířete, pokud zaběhne do terénu ztěžující jeho stopování, a raději se věnují například sběru plodů (Bunn and Kroll, 1988).

S Pickeringovými závěry se ovšem neztotožňuje Lieberman. Ten poukazuje ve své práci (Lieberman et al., 2007) na dvě slabiny Pickeringových závěrů. První slabinou je popírání možných stopovacích schopností, druhou je pak vyvozování závěrů čistě použitím etnografických znalostí o současných lovcích a sběračích. Poukazuje zvláště na možnost, že vynález projektilových zbraní, jako jsou luk a šípy, nebo oštěpů s železnými hroty, významně změnil způsob, jakým lidé loví. Odkazuje se například na studii Franka Marlowa (Marlowe, 2005). Vyvozovat závěry o loveckém chování raných *Homo* striktně z etnografických studií dnešních lovců, je tedy věcí značně problematickou (Lieberman et al., 2007). Problematická je také hypotéza o tom, že raní *Homo* neměli dostatečné kognitivní schopnosti k tomu, aby mohli svou kořist stopovat v prostředí savany, kde je stopování většinou znesnadněno absencí vhodného terénu (například písčitého či bahnitého), ve kterém by kořist mohla zanechat dobře viditelné stopy (Pickering and Bunn, 2007). Hlavním problémem této hypotézy je, že nejde podpořit žádnými údaji (Lieberman et al., 2007). Je sice pravdou, že stopování vyžaduje zkušenosti, praxi a určité kognitivní schopnosti (Liebenberg, 1990). Ovšem schopnost stopovat můžeme pozorovat i u mnoha jiných savců či plazů, kteří nemají tolik vyvinutý mozek jako člověk. Je tedy těžké si představit, že by člověk postrádal, i při velikosti svého mozku, jakékoliv předpoklady pro stopování i v nepřilíš vhodném terénu. Další z problémů v hypotéze Pickeringa a Bunna je, že nedokáží vysvětlit, jak mohli lovci lovit velké a středně velké savce bez vytrvalostního lovu a projektilových zbraní (Lieberman et al., 2007). Lovit takto velkou kořist na blízko bez jakéhokoliv znehybnění je totiž značně riskantní. Hrozba, že zvíře lovce fatálně zraní rohy nebo dobře mířeným kopnutím, je vysoká. Ovšem data o těchto zraněních ve fosilním záznamu chybí (Lieberman et al., 2007). Jelikož ale z již zmíněných archeologických nálezů víme, raní *Homo* dokázali lovit i takto velkou kořist, museli tedy nutně využívat určitou techniku, jak svou kořist znehybnit natolik, aby bylo možné ji z blízka bezpečně dobít. U malých savců by bylo možné dosáhnout stavu vyčerpání i využitím pouhé chůze, ovšem není tomu tak u velkých a středně velkých kopytníků. Ti si totiž dokáží, při rychlostech lidské chůze, stále udržet efektivní termoregulaci a k přehřátí u nich tedy nelze tímto dosáhnout (Bramble and Lieberman, 2004; Lieberman et al., 2007).

3 Adaptace k vytrvalostnímu běhu

Aby mohl být běh obecně praktikován, musí u jedince dojít ke vzniku mechanismů, které běh umožňují využívat. Jedná se převážně o dva základní mechanismy. Jedním z důležitých mechanismů, je schopnost efektivního zbavování se přebytečného tepla, vzniklého při běhu. Pokud by se raní *Homo* nedokázali efektivně zbavovat tepla, bylo by pro ně nemožné vytrvalostní běh praktikovat. Druhým mechanismem je pak snížení energetických nároků běhu do takové míry, aby pro jedince nepředstavovaly přílišný energetický výdej. Pokud by energetické náklady běhu byly vyšší, než zisk z využití běhu, stal by se běh pro jedince nevýhodný a nebyl by využíván. U člověka můžeme pozorovat adaptace v termoregulačních mechanismech i adaptace snižující energetickou náročnost běhu. Můžeme tedy předpokládat, že běh určitou roli v evoluci *Homo* mohl mít. Nejvyšší efektivitu pak tyto adaptace vykazují u rodu *Homo* v kontextu s vytrvalostním během. Naopak u chůze efektivitu nevykazovaly.

Dále se pak budu zabývat adaptacemi podílejícími se na stabilizaci těla a odolnosti kostry při běhu. Jedná se například o změny ve stavbě lidského musculus gluteus maximus, adaptacemi zesilujícími určité části kostry nebo třeba stopy po šíjovém vazů, který má spojitost se stabilizací hlavy při běhu.

3.1 Termoregulační mechanismy

Termoregulace je jeden z nejdůležitějších mechanismů organismu. Umožňuje udržet stabilní teplotu organismu. Nejvíce je schopnost efektivní termoregulace potřebná při zvýšené tělesné aktivitě, kdy dochází vlivem zvýšené aktivity svalů ke zvyšování tělesné teploty. Pokud by teplota těla stoupla příliš, došlo by k tepelnému šoku a kolapsu organismu. Teplotní rozdíl mezi ideální a letální teplotou není příliš velký. Ideální vnitřní tělesná teplota se u savců pohybuje mezi 36°C a 38°C. Ovšem letální teplota je u savců jen o 6°C vyšší, mezi 42°C a 44°C (Adolph, 1947; Morrison and Ryser, 1952; In: Carrier et al., 1984). Proto si živočichové osvojili mnohé adaptace, pomáhající jim nežádoucí přebytečnou teplotu z těla odvádět. Většina savců odvádí přebytečné teplo převážně přes slizniční stěny pomocí rychlého dýchání s otevřenou tlamou. Při něm dochází ke zvýšené cirkulaci vzduchu přes sliznici dutiny ústní. Jelikož je sliznice teplejší než teplota proudícího vzduchu, dochází k přenosu tepla ze sliznice do okolí a dochází tak k ochlazení organismu. Tento způsob ochlazení má ovšem jednu zásadní nevýhodu. Aby se jedinec mohl efektivně chladit skrz sliznici ústní dutiny, musí být v klidu nebo běžet maximálně rychlostí klusu (Bramble and

Carrier, 1983). Při vyšších rychlostech běhu je dýchací mechanismus omezován mechanismem pohybovým. Dýchací svaly jsou spojeny s pohybovým aparátem. Když jedinec při běhu vyrazí předními končetinami vpřed, dýchací svaly se roztáhnou a dojde k nádechu. Při následném pohybu zadních končetin vpřed naopak dojde ke stažení dýchacích svalů a dojde k výdechu. Právě díky této závislosti dýchacího a pohybového mechanismu, musí velcí savci zpomalit či zastavit, aby se mohli po běhu efektivně zbavit přebytečného tepla, jelikož nemohou vytvořit v ústní dutině efektivní cirkulaci vzduchu (Bramble and Carrier, 1983).

Hlavním způsobem pro udržení stále teploty těla při zvýšené námaze je u člověka pocení. Člověk má na kůži množství potních žláz. Potní žlázy vylučují během fyzické námahy vodu a napomáhají ochlazování těla. Dlouho se ovšem spekulovalo, proč u rodu *Homo* vznikla schopnost pocení se, jakožto hlavního termoregulačního mechanismu. Pokud totiž porovnáme ochlazování se přes sliznici pomocí dýchání a ochlazování se pomocí pocení se, tak se pocení zdá jako méně výhodný mechanismus. Při ochlazování se pocením totiž člověk ztrácí daleko více vody a soli, než savci využívající k slizniční cestu pro odvod přebytečného tepla (Schmidt-Nielsen, 1997). Pokud pak bude teplota povrchu těla díky pocení nižší než teplota okolí, bude docházet k většímu ohřívání těla vlivem toku tepla z prostředí do těla. U savců využívající k ochlazování slizniční povrch k tomuto jevu nedochází v takové míře. Jelikož nedochází k výraznému ochlazení povrchu těla a rozdíl teplot mezi povrchem těla a okolím je minimální, nedochází k tak výraznému toku tepla z okolí do organismu (Carrier et al., 1984). Při pocení je jedinec závislý na toku vzduchu v prostředí, jako například na větru. Tok vzduchu má u pocení se podobnou roli jako u ochlazování se skrz slizniční povrch. Zde ovšem nemůžeme vytvořit potřebnou cirkulaci vzduchu jako je tomu u využití dýchání. Efektivita je tedy u pocení určována také enviromentálně.

Pocení má ovšem i své výhody. Hlavní výhodou je nezávislost pocení na dýchacím cyklu. Nezávislosti těchto dvou mechanismů umožňuje, efektivně se zbavovat metabolického tepla bez ohledu na frekvenci dýchání. Do určité míry je díky nezávislosti dýchacích svalů na pohybových možné využívat slizniční ochlazování. Ač u člověka nehraje ochlazování skrz slizniční povrch tak zásadní roli, jako u kvadrupedů. Člověk si může uzpůsobit dýchací frekvenci tak, aby docházelo částečně k ochlazování a zároveň bylo zabezpečeno dostatečné zásobování organismu kyslíkem, nezávisle na rychlosti běhu (Carrier et al., 1984). Pro savce, kteří se zbavují metabolického tepla přes sliznici, je prakticky nemožné při vyšších rychlostech sladit dýchací a termoregulační cyklus.

Další z faktorů podílejících se na ochlazování těla je pak ztráta srsti. Srst izoluje organismus od teplot vnějšího prostředí a zabraňuje tak toku tepla z prostředí do organismu. Na druhou stranu srst omezuje i tok tepla z organismu do prostředí a neumožňuje tak ochlazení organismu přes vnější povrch těla. Neosrstění savci mají tedy nevýhodu v prostředí s vyšší teplotou, než je teplota povrchu jejich těla. Dochází u nich pak k většímu toku tepla z okolí do organismu, než je tomu u osrstěných savců. Může se tedy zdát, že termoregulace u rodu *Homo* není příliš výhodná oproti ostatním savcům. Proč tedy ztráta srsti a ochlazování se pocením vzniklo a přetrvalo u rodu *Homo*?

Důvodem, proč tyto na první pohled nepříliš výhodné znaky vznikly během evoluce u rodu *Homo*, by mohl být právě vytrvalostní běh. Právě při vytrvalostním běhu mnohé z nevýhod, které může mechanismus pocení a ztráty osrstění přinášet, nemají tak zásadní efekt. Díky ztrátě srsti vzniká daleko větší plocha pro ochlazování se. Jak bylo řečeno výše, při pocení hraje důležitou roli tok vzduchu přes zpocení povrch těla. Ztrátou osrstění došlo ke zvětšení povrchu, který je po zpocení vystaven cirkulaci vzduchu v okolí. Větší povrch pak umožňuje rychlejší odvod tepla z organismu. Díky velkému množství inervovaných potních žláz je možno regulovat pocení podle potřeby organismu, v závislosti na množství přebytečného tepla. Efektivita termoregulace u rodu *Homo* má pak největší výhodu při vytrvalostním běhu v horkých a slunných částech dne, kdy teplota vzduchu dosahuje i 47°C (Ruxton and Wilkinson, 2011). Právě za těchto podmínek se předpokládá, že by měla termoregulace raných *Homo* větší efektivitu, než je tomu u ostatních savců (Bramble and Lieberman, 2004). Člověk by tak mohl praktikovat vytrvalostní běh v době, kdy ostatní savci jsou nuceni ke klidu a nemohou si dovolit přílišnou tělesnou aktivitu. Model Ruxtona a Wilkinsona ovšem poukazuje, že aby mohl být vytrvalostní běh využit v praxi, musí být splněny určité podmínky. Aby raní *Homo* mohli praktikovat vytrvalostní běh, jejich úroveň pocení by musela být srovnatelná s úrovní pocení moderních lidí. I při 80% úrovni pocení vzhledem k moderním lidem, by byl vytrvalostní běh pro rané *Homo* nemožný. Ruxton a Wilkinson tedy uznávají existenci adaptací, které se u raných *Homo* mohly vytvořit vlivem orientace na určitý druh běhu. Nepředpokládají ovšem zásadní roli vytrvalostního lovu, jakožto hlavního selekčního tlaku na schopnosti běhu v evoluci rodu *Homo*. Jejich model jde tedy spíše proti teorii Brambla a Liebermana. Pro rané *Homo* by bylo také nutné, při vytrvalostním běhu doplňovat vodu, ztracenou díky pocení. Archeologické doklady o využívání přenosných nádob ovšem pro rané *Homo* chybí. V závěru tedy je možné, že termoregulační mechanismy jsou výsledkem adaptace raných lidí na určitou formu běhu, ovšem zda měl zásadní vliv právě vytrvalostní běh je stále nejasné.

3.2 Energetické náklady

Metabolické nároky na energii u chůze mají u člověka stejně jako u ostatních savců křivku tvaru „U“. U člověka se pak ideální rychlost chůze pohybuje kolem $1,3 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (Alexander, 1980; In: Bramble and Lieberman, 2004). Člověk pak dobrovolně mění druh pohybu z chůze na běh při rychlostech průměrně kolem $2,3\text{-}2,5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$, což odpovídá průsečíku pro křivky metabolických nároků chůze a běhu. (Margaria et al., 1963; Alexander, 1991; In: Bramble and Lieberman, 2004, viz.: příloha 2a). Graf energetických nákladů běhu u modelu použitým Bramblem a Liebermanem měl mít tvar přímky, na rozdíl od grafu energetických nákladů chůze. Taková závislost by podporovala hypotézu o vytrvalostním běhu, jelikož by ukazovala na nízké navýšení energetického nákladu pro běh. Model energetických nákladů běhu použitý Bramblem a Liebermanem je ovšem chybný. Křivka metabolických nákladů běhu má také tvar „U“ (Studel-Numbers and Wall-Scheffler, 2009, viz.: příloha 2b). U starých modelů nedošlo k zahrnutí některých parametrů a to následně výsledky zkreslilo. Optimální rychlost běhu se u opraveného modelu pohybuje kolem $2,5\text{-}3,5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$. Běh je ovšem stále signifikantně energeticky náročnější než chůze. Je tedy otázkou, zda byl běh používán pro vytrvalostní lov. V případě úspěšného lovu by ovšem získaná energie přesáhla vynaloženou. Využití běhu pro vytrvalostní lov by se tedy vyplatilo a bylo by možné vytrvalostní lov praktikovat (Studel-Numbers and Wall-Scheffler, 2009). Další podmínkou je ovšem míra metabolických nákladů na termoregulaci. Pokud by u raných *Homo* dosáhly metabolické náklady na běh hodnot kolem 150-200% metabolických nákladů moderních lidí, byl by opět vytrvalostní běh pro rané *Homo* nemožný. (Ruxton and Wilkinson, 2011).

V následujících podkapitolách se zaměřím nejdříve obecně na adaptace a mechanismy snižující energetické náklady běhu, které u rodu *Homo* vznikly v průběhu evoluce. Poté jsem se rozhodl podrobněji zaměřit na změny ve stavbě nohy, které jsou spojovány s orientací raných *Homo* na vytrvalostní běh.

3.2.1 Snížení energetické náročnosti běhu

U člověka můžeme pozorovat velké množství muskulo-skeletálních adaptací, které ovlivňují energetické náklady pro chůzi a běh. Mechanismy chůze a běhu jsou odlišné. Chůze využívá mechanismus invertovaného kyvadla, při kterém je těžiště nad osou otáčení. Při chůzi je osou otáčení noha provádějící krok. Přes tuto nohu je pak přenášeno těžiště hmoty těla. Při tomto pohybu dochází ke změnám kinetické a potenciální energie vlivem změny polohy

těžiště ve vertikálním směru. U běhu dochází ke změnám kinetické a potenciální energie jiným mechanismem, než je tomu u chůze. Těžiště tělesné hmoty mění svou vertikální polohu méně než u chůze. Při běhu jsou navíc využívány dlouhé šlachy a vazy bohaté na kolagen. Ty jsou schopny uložit energii, vzniklou při dopadu nohy na zem a následně tuto energii uvolnit při odrazu nohy během poslední fáze kroku. U chůze mají vazy a šlachy jen malý efekt na snížení energetických nákladů, které je v porovnání se snížením nákladů u běhu pouze 50%. Efektivnost snížení energetických nákladů u běhu zvyšuje také flexe nohy v kolenu a kotníku, která je u běhu větší, než je tomu při chůzi (Bramble and Lieberman, 2004).

Nejvýznamnější šlacha, podílející se na snižování energetických nákladů běhu, je Achillova šlacha (Bramble and Lieberman, 2004). Ta spojuje patní kost a plantární flexory s trojhlavým svalem lýtkovým. Příčná rýha a povrch patní kosti, na které se tato šlacha upíná, jsou u rodu *Australopithecus* podobné s šimpanzí a kontrastují se širší a delší oblastí pro tento úpon u rodu *Homo* (Susman et al., 1984; Latimer and Lovejoy, 1989; In: Bramble and Lieberman, 2004). Problémem ovšem je absence patních kostí raných *Homo* v archeologickém záznamu. Nelze tedy s určitostí potvrdit, zda raní *Homo* měli již Achillovu šlachu vyvinutou, či nikoliv. Předpokládá se ovšem, že tato šlacha chyběla u rodu *Australopithecus* a formovala se právě během vzniku prvních *Homo*. Další důležitá sada šlach a vazů se nachází v klenbě nohy. Klenba nohy během chůze pomáhá absorbovat určité množství energie z dopadu nohy. Vazy a šlachy v klenbě nohy pomáhají udržovat tuhost nohy během přenosu těžiště přes prsty v poslední fázi kroku. Při běhu pak šlachy a vazy v klenbě nohy fungují jako pružina, a uvolňují část energie vzniklé při dopadu nohy. Množství uvolněné energie se pohybuje kolem 17% (Ker et al., 1987).

Další adaptací pro snížení energetických nákladů pro běh by mohl být poměr délky a hmotnosti dolní končetiny. Člověk při zvyšování rychlosti běhu na rozdíl od ostatních kvadrupedů většinou zvyšuje délku kroků, nikoli jejich frekvenci. Délka kroku je u vytrvalostního běhu kolem 2 metrů. U elitních běžců může délka kroku dosáhnout až 3,5 metru (Cavanagh and Kram, 1989; In: Bramble and Lieberman, 2004). Dlouhé končetiny v poměru k hmotě jsou typické u savců orientovaných na běh. Poprvé jsou dlouhé dolní končetiny u rodu *Homo* pozorovány u *Homo erectus*. Délka dolních končetin u *Homo erectus* je přibližně o 50% větší, než je tomu u *Australopithecus afarensis* (Bramble and Lieberman, 2004). Oscilace dlouhých končetin ovšem zvyšuje energetické náklady v závislosti na hmotě končetiny. Vyšší hmotnost končetiny zvyšuje moment hybnosti a tedy i energetické náklady na pohyb. Pro snížení energetických nákladů je tedy nutné snížit hmotu končetiny. Redukce

hmotnosti ovšem jen minimálně ovlivňuje energetické nároky u chůze. Při vytrvalostním běhu je ovšem úspora energie značná. U rychlostí kolem $2,6 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ se úspora energie pohybuje kolem 15% (Myers and Steudel, 1985). Vznik relativně dlouhých končetin v poměru k hmotě by tak mohl poukazovat na orientaci raných *Homo* na vytrvalostní běh. Chybí ovšem fosilní doklady o relativní hmotnosti dolní končetiny u předchůdců rodu *Homo* a u *Homo habilis*. Je tedy předmětem dohadů, kdy ke změně stavby dolní končetiny pro efektivnější běh došlo (Bramble and Lieberman, 2004).

3.2.2 Změny ve stavbě nohy

Orientace na běh mohla mít vliv na formování vzhledu naší nohy. První z adaptací, která formovala vzhled naší nohy do podoby, jak ji známe dnes, je změna velikosti prstů. U člověka můžeme pozorovat vysoce modifikovanou stavbu nohy nejen v tarsální a metatarsální oblasti, ale také velikost článků prstů je specifická (např.: Schultz, 1963; Harcourt-Smith and Aiello, 2004; In: Rolian et al., 2009). U člověka můžeme pozorovat velmi krátké prsty nohy v poměru s hmotností těla. V porovnání *Homo sapiens* s *Australopithecus afarensis* je rozdíl ve velikosti třetího prstu kolem 38% (viz.: Příloha 3). Zkrácení délky prstů nohy bylo dlouhou dobu považováno za adaptaci spojenou s přechodem homininů z arboreálního na terestriální bipedální druh pohybu. Studie Roliana a kolektivu (2009) ovšem poukazuje, že zkrácení délky prstů nohy ovlivňuje energetickou efektivitu běhu.

Oporová fáze kroku se skládá z fáze dopadu nohy, kdy dochází ke kontaktu nohy a země, střední fáze, kdy dochází přenosu těžiště těla přes stabilní končetinu a nakonec odrazové fáze, kdy dochází ke zvednutí paty a následné odpružení nohy od země přes metatarsus a prsty nohy (Rolian et al., 2009). Všechny tři fáze jsou společné jak pro chůzi, tak pro běh. Rozdíly chůze a běhu jsou ovšem v délce trvání jednotlivých fází. Během chůze jsou doby trvání jednotlivých fází rozvrženy v poměru 25% : 40% : 35%. U běhu je ovšem rozložení délek trvání fází v poměru 20% : 25% : 55% (De Cock et al., 2005; In: Rolian et al., 2009). Při chůzi je tedy nejdelší fáze hlavního kontaktu nohy se zemí a přenosu těžiště těla. U běhu je pak nejdelší fáze třetí, kdy dochází k odrazu nohy od země. Navíc při běhu je veškerá hmotnost těla přenášena přes jednu končetinu, zatímco u chůze jsou po krátkou dobu v kontaktu se zemí obě končetiny. Dochází tak k odlišnému rozložení váhy během kroku. Prsty nohy nejsou během prvních dvou fází nijak významně zatěžovány. Ovšem během poslední fáze kroku přenáší prsty spolu s metatarsem část váhy těla a jsou jediným bodem

kontaktem končetiny se zemí. U chůze je zátěž na prstech a metatarsu rovna přibližně 30-40% tělesné hmotnosti. Během běhu se ovšem zátěž pohybuje mezi 50-70% hmotnosti těla (např.: Wearing et al., 2001; více v Rolian et al., 2009). Při běhu je také odrazová síla při poslední fázi kroku silnější, než je tomu u chůze. Celková zátěž metatarsu a prstů nohy při odrazu pak společně s délkou prstů vytváří mechanickou práci a síly ohybu vznikající při poslední fázi kroku. Společně pak tyto hodnoty tvoří mechanickou zátěž nohy. U chůze je změna mechanické zátěže při porovnání nohy s kratšími a s delšími prsty nesignifikantní. U běhu ovšem bylo zjištěno u nohy s kratšími prsty signifikantní snížení mechanické zátěže (Rolian et al., 2009). Jedinec s relativně dlouhými prsty má 2-4 krát větší hodnoty v mechanické práci a ohybových silách působících na nohu při běhu, oproti jedinci s prsty relativně krátkými. Můžeme tedy odvozovat, že zkrácení délky prstů je spojeno se snížením energetických nákladů u běhu. Zkrácení délky prstů se díky snížení mechanické zátěže nohy podílí také na snížení pravděpodobnosti zranění nohy při běhu (Rolian et al., 2009).

Druhou adaptací stavby nohy ovlivňující energetické náklady běhu je délka patní kosti. Patní kost je úzce spojena s Achillovou šlachou, o které již byla krátce řeč. Část kosti patní a Achillova šlacha spolu tvoří momentové rameno. Čím kratší pak momentové rameno je, tím je efektivnější ukládání a opětovné uvolňování energie vzniklé při dopadu nohy na zem. Délka momentového ramena nemá vliv na ekonomii chůze, avšak byla objevena její signifikantní korelace s ekonomikou běhu (Raichlen et al., 2011). Raichlen ve studii srovnává rozdíly délky patní kosti mezi moderním člověkem, ranými *Homo sapiens* a neandertálci. Studie Raichlena se tak liší od předchozích studií, které se zaměřovali převážně na rané *Homo*. Neandertálci jsou zde použiti kvůli možnosti vlivu klimatu na schopnosti vytrvalostního běhu, jelikož neandertálci žili v prostředí chladnějším než ostatní linie rodu *Homo*. Lov pomocí vytrvalostního běhu způsobující u kořisti hypertermii je nemožné praktikovat v chladném podnebí. Pokud by tedy byl vytrvalostní běh jedním z hlavních faktorů pro velikost *tuber calcanei* a velikost samotné kosti patní, lišily by se tyto velikosti podle míry vlivu vytrvalostního běhu.

Při srovnání délek patních kostí byla zjištěna variabilita napříč zkoumanými druhy rodu *Homo*. U neandertálců byla objevena větší velikost kosti patní a drsnatiny kosti patní, než je tomu u moderních lidí i raných *Homo sapiens*. Větší délka patní kosti znamenala pro neandertálce větší energetické náklady a tedy snižovala efektivitu a možnosti vytrvalostního běhu. Fakt, že délka patní kosti a její drsnatiny ovlivňuje energetické nároky běhu, může poukazovat na selekční tlak zmenšit její velikost u jedinců praktikujících vytrvalostní běh. Částečně tedy Raichlenova práce podporuje dřívější předpoklady prací Carrier, Brambla

a Liebermana (např.: Bramble and Carrier, 1983; Bramble and Lieberman, 2004; Lieberman et al., 2009) o možné důležitosti vytrvalostního běhu v evoluci rodu *Homo*. Jediným problémem pro potvrzení závěrů Raichlenovi práce i pro rané *Homo* je nedostatek fosilních dokladů o velikostech patních kostí u jedinců rodu *Homo* starších než neandertálci. Zda je tedy možno tuto práci aplikovat také na rané *Homo* je tedy předmětem diskuze.

3.3 Stabilizace těla a odolnost kostry

U člověka můžeme pozorovat množství morfologických a skeletálních adaptací, které mohou být dokladem orientace raných *Homo* na běh. Stopy po těchto adaptacích můžeme nalézt napříč rodem *Homo*. U ostatních *homininů*, jako je například rod *Australopithecus*, se ovšem skeletální stopy po zkoumaných znacích nevyskytují. Dá se tedy předpokládat, že jejich vznik je spojen s orientací na jiný způsob lokomoce. Jedny z morfologických adaptací jsou adaptace zajišťující stabilitu těla. Nejvyšší účinnost těchto adaptací pak byla zjištěna právě u běhu. Další jsou adaptace zajišťující odolnost kostry vůči silám vznikajícím při dopadech končetin na zem.

Jako první se zaměřím na lidský *musculus gluteus maximus* a změny v jeho stavbě během evoluce rodu *Homo*. Lidský *musculus gluteus maximus* se podílí například na stabilizaci těla a změny v jeho stavbě jsou dávány do kontextu s orientací rodu *Homo* na vytrvalostní běh. Dále se pak zaměřím na vybrané skeletální doklady o důležitosti běhu v evoluci rodu *Homo*. Jedná se například o stopy po šíjovém vazuu, který je spojován se stabilizací hlavy při běhu, nebo například zesílení částí kostí, které zvyšují odolnost kostry při běhu.

3.3.1 *Gluteus maximus*

Jedním ze znaků spojovaných s orientací rodu *Homo* na běh je *musculus gluteus maximus*. Lidský *musculus gluteus maximus* se svou stavbou, velikostí a funkcí značně liší v porovnání s *musculus gluteus maximus* u opic a ostatních *homininů* (Lieberman et al., 2006). U opic se *musculus gluteus maximus* skládá ze dvou podlouhlých svalů. Kraniálního *musculus gluteus maximus proprius* (GMP) a posteriorního *musculus gluteus maximus ischiofemolaris* (GMIF), který je u opic největší. U člověka je *musculus gluteus maximus* tvořen pouze zvětšeným GMP. Naopak člověk postrádá GMIF. Lidský *musculus gluteus maximus* je i přes absenci GMIF 1,6 krát větší, než u našich příbuzných, díky výraznému zvětšení GMP. Lidský *musculus gluteus maximus* plní roli natahovače pro kyčelní kloub

a část vláken pracuje také jako rotátory trupu. (např.: Voronov, 2003; In: Lieberman et al., 2006).

Změny ve stavbě *musculus gluteus maximus* byly považovány za důsledek přestavby v pánevní oblasti kvůli orientaci raných *Homo* na bipedii. Jedním z důvodů reorganizace stavby *musculus gluteus maximus* u raných *Homo* mohlo být vylepšení šplhacích schopností, které byly díky bipedii u *Homo* oproti primátům nižší. Jelikož ovšem není šplhání důležitým druhem lokomoce u moderních lidí, nebyl případný vliv šplhání na reorganizaci *musculus gluteus maximus* u raných *Homo* zkoumán více podrobně (Susman et al., 1984; Lieberman et al., 2006). Druhý důvod reorganizace ve stavbě lidského *musculus gluteus maximus* by mohl souviset s podílením se lidského *musculus gluteus maximus* na stabilizaci trupu. Nejvíce se uvažuje o stabilizaci trupu spojenou s chůzí a během. Při porovnání činnosti *musculus gluteus maximus* u chůze a u běhu, byla zjištěna signifikantní aktivita při běhu, naopak při chůzi byla zjištěna pouze minimální aktivita (2006). *Musculus gluteus maximus* u člověka pomáhá kontrolovat flexi trupu při chůzi a při běhu. Během chůze je aktivita *musculus gluteus maximus* nízká, právážně díky malé flexi v kyčli. Aktivita lidského *musculus gluteus maximus* při chůzi je spojena hlavně se zvyšováním rychlosti. Při běhu však dochází k větší flexi v kyčli a flexi trupu, než je tomu u chůze a je tedy nutné trup více stabilizovat. Lidský *musculus gluteus maximus* se při běhu podílí ve zvýšené míře na kontrole flexí trupu a kyčle a aktivně se podílí na stabilizaci trupu v sagitálním sklonu (Lieberman et al., 2006). Zjištění prezentovaná ve studii Liebermana a kolektivu (2006) mohou vypovídat o vlivu běhu na formování stavby lidského *musculus gluteus maximus*. Rekonstrukce stavby *musculus gluteus maximus* u homininů a raných *Homo* je ovšem velmi obtížná. Předpokládá se, že už u rodu *Australopithecus* mohl *musculus gluteus maximus* prodělat první přestavbu a mohl být mezistupněm mezi opicemi a rodem *Homo*. Jako možný důvod přestavby, kterou *musculus gluteus maximus* v evoluci prodělal, se po Liebermanově výzkumu zdá být orientace raných *Homo* na vytrvalostní běh (Bramble and Lieberman, 2004). Zda ovšem měl vytrvalostní běh skutečně hlavní vliv nebo zda lidský *musculus gluteus maximus* vznikl jako ideální kompromis pro chůzi i běh, není jasné.

3.3.2 Skeletální adaptace a doklady orientace na běh

Na lidské kostře můžeme najít znaky, poukazující na možnou důležitost běhu v evoluci rodu *Homo*. Jedny ze znaků, dokládajících možnou orientaci rodu *Homo* na běh, jsou

adaptace kostry, zesilující odolnost kostry. Při běhu je lidská kostra vystavena větším silám, vznikajících při dopadu nohy na zem, než je tomu u chůze. Je proto nutné, aby kosti a klouby tyto síly vydržely. Při porovnání kostí dolních končetin u rodů *Pan*, *Australopithecus* a *Homo*, můžeme pozorovat u rodu *Homo* zvětšený povrch v poměru k tělesné hmotnosti u kloubních spojení. Jedná se převážně o *caput femoris* u kyčelního kloubu, kolenní kloub a sacroiliální spojení v pánvi (např.: Jungers, 1988; In: Bramble and Lieberman, 2004). Zvětšení kloubní plochy se podílí na snížení mechanického napětí, který je vyvíjen na kostru těla působením sil vznikajících dopadu končetiny na zem. Jelikož došlo k výraznému zvětšování relativní kloubní plochy až u rodu *Homo*, může to poukazovat na spjitost s orientací raných *Homo* na běh. Běh by totiž byl díky zvýšenému náporu vyvíjenému na kostru větším selekčním tlakem, než by byla chůze.

Důležitá je při běhu také stabilizace hlavy. U člověka jsou hlava a krk kvůli bipedii vertikálně orientovány. Vertikální orientace hlavy a krku je ovšem poloha relativně nestabilní. Při běhu se hlava a krk musejí vypořádávat se silami, vychylujícími je z vertikální osy a způsobujícími tak tendence k pohybu hlavy vpřed. Díky vertikální ose krku je pak pro hlavu těžší se s těmito tendencemi vypořádat, než je tomu například u kopytníků, kteří mají osu krku více horizontálně orientovanou. Hlava kopytníků je tak více stabilizovaná, jelikož nejsou u ní tendence k pohybům v tolika směrech jako u vertikální pozice. (Bramble and Lieberman, 2004). O vyrovnání těchto tendencí a stabilizování hlavy a krku se stará několik modifikací. Prvními modifikacemi jsou zmenšení obličejové části lebky a týlní výrůstky za *foramen magnum*. Kombinace těchto dvou modifikací snižuje setrvačné zrychlení hlavy směrem vpřed. U rodu *Homo* je pak redukce setrvačného zrychlení větší, než je tomu u rodů *Pan* a *Australopithecus* (Aiello and Dean, 1990). Další důležitou modifikací podílející se na stabilizaci hlavy je šíjový vaz. Šíjový vaz se upíná na krční obratle a na *protuberantia occipitalis externa* na lebce. Podílí se na omezení flexe krku a hlavy a podílí se na udržení ideální flexe krku při běhu. Šíjový vaz je přítomný převážně u savců orientovaných na běh, jako jsou kvadrupedi či predátoři. První doklad o existenci šíjového vazy u rodu *Homo* byl nalezen u *Homo habilis* (konkrétně u KNM-ER 1813) (Bramble and Lieberman, 2004). Existence šíjového vazy u rodu *Australopithecus* není doložena, u šimpanzů se šíjový vaz nevyskytuje vůbec. Je tedy možné, že šíjový vaz vznikl u rodu *Homo* nezávisle a může tak být dokladem o orientaci raných *Homo* na vytrvalostní běh. Další adaptace spojené s během jsou pak například zúžený *thorax*, podílející se na stabilitě či polokružité chodby vnitřního ucha, které pomáhají udržování stability hlavy zlepšeným vnímáním pozice hlavy při běhu (Speer et al., 2003). (další příklady v Příloha 4).

4 Závěr

V této práci jsem si dal za cíl shrnout dosavadní výzkumy ohledně možnosti vlivu vytrvalostního běhu na evoluci rodu *Homo*. Většina studií ohledně vytrvalostního běhu u raných *Homo* proto vychází z modelů, založených na zkoumání běhu převážně u moderních lidí a raných *Homo sapiens*. Z výsledných modelů jsou pak vyvozovány závěry pro rané *Homo*.

Základními předpoklady bylo využití vytrvalostního běhu v kompetici o mršiny a aktivní lov zvěře. Být rychleji u zdroje potravy by dokázalo částečně eliminovat hrozbu konfrontace ostatních predátorů u mršiny. Je ovšem nepravděpodobné, že by kompetice o mršiny byla hlavní obživou raných *Homo* a měla zásadní význam. Pravděpodobnější je využití vytrvalostního běhu pro aktivní lov. Za ideálních podmínek by byl lov pomocí vytrvalostního běhu možný, ovšem pouze za předpokladu, že raní *Homo* si osvojili efektivní stopovací schopnosti. Jelikož ale i mnoho jiných savců dokáže svou kořist stopovat, nemyslím si, že by raní *Homo*, při velikosti jejich mozku, postrádali schopnost vystopovat svou kořist. V současnosti je vytrvalostní lov praktikován příležitostně lovci z kmene Hazda (Liebenberg, 2006, 2008). Nízká míra využívání vytrvalostního běhu pro lov, může být dána změnou loveckých technik během evoluce po vynálezu účinných zbraní pro lov z dálky.

Mnoho adaptací a znaků, které můžeme u člověka nalézt, podporuje teorie, které se zabývají orientací raných *Homo* na vytrvalostní běh. Je nepravděpodobné, že by relativně rozsáhlé změny spojené s termoregulací, snižováním energetických nákladů běhu a stabilizací těla vznikly u rodu *Homo* pouze jako vedlejší produkt spojený s chůzí. Zvláště změny ve stavbě nohy či výskyt šíjového vazy nemají žádný signifikantní vliv na efektivitu chůze, ale pro efektivitu běhu vykazují signifikantní výhody.

Závěrem tedy můžeme říci, že běh měl důležitou roli v evoluci rodu *Homo*. Osobně se ovšem neshoduji s názory Liebermana, že vytrvalostní běh byl využíván v kompetici o mršiny. Také k lovu velkých kopytníků se stavím spíše kriticky. Archeologický záznam sice obsahuje kostry velkých kopytníků vykazující známky ulovení ranými *Homo*, nemyslím si ale, že lov velkých kopytníků byl hlavní způsob obživy. Přikláním se spíše k názoru, že raní *Homo* využívali běh k lovu spíše menších savců, které snáze překonali v rychlosti a výdrži a také by tento lov byl méně riskantní. K lovu větších savců docházelo podle mě spíše

příležitostně. Zatím ovšem nemůžeme říci nic jistě kvůli nedostatku přesnějších dokladů o životě raných *Homo*.

5 Seznam literatury

- Adolph, E.F., 1947. Tolerance to heat and dehydration in several species of mammals. *The American Journal of Physiology*. 151, 564–575.
- Aiello, L., Dean, C., 1990. *An Introduction to Human Evolutionary Anatomy*. Academic Press.
- Alexander, R.M., 1980. Optimum walking techniques for quadrupeds and bipeds. *Journal of Zoology*. 192, 97–117.
- Alexander, R.M., 1991. Energy-saving mechanisms in walking and running. *Journal of Experimental Biology*. 160, 55–69.
- Bramble, D.M., Carrier, D.R., 1983. Running and breathing in mammals. *Science (New York, N.Y.)*. 219, 251–256.
- Bramble, D.M., Lieberman, D.E., 2004. Endurance running and the evolution of Homo. *Nature*. 432, 345–352.
- Bunn, H.T., Bartram, L.E., Kroll, E.M., 1988. Variability in bone assemblage formation from Hadza hunting, scavenging, and carcass processing. *Journal of Anthropological Archaeology*. 7, 412–457.
- Bunn, H.T., Kroll, E.M., 1988. Fact and fiction about the FLK Zinjanthropus floor: data, arguments, and interpretations. *Current Anthropology*. 29, 135–149.
- Bunn, H.T., Kroll, E.M., Ambrose, S.H., Behrensmeyer, A.K., Binford, L.R., Blumenshine, R.J., Klein, R.G., McHenry, H.M., O'Brien, C.J., Wymer, J.J., 1986. Systematic Butchery by Plio/Pleistocene Hominids at Olduvai Gorge, Tanzania [and Comments and Reply]. *Current Anthropology*. 27, 431–452.
- Bunn, H.T., Stanford, C.B., 2001. Hunting, power scavenging and butchering by Hadza foragers and by plio-pleistocene Homo In: *Meat-Eating and Human Evolution*. Oxford University Press.
- Carrier, D.R., Kapoor, A.K., Kimura, T., Nickels, M.K., Satwanti, Scott, E.C., So, J.K., Trinkaus, E., 1984. The Energetic Paradox of Human Running and Hominid Evolution. *Current Anthropology*. 25, 483–495.
- Cavanagh, P., Kram, R., 1989. Stride length in distance running: velocity, body dimensions, and added mass effects. *Medicine and science in sports and exercise*. 21, 467–479.
- De Cock, A., De Clercq, D., Willems, T., Witvrouw, E., 2005. Temporal characteristics of foot roll-over during barefoot jogging: reference data for young adults. *Gait & Posture*. 21, 432–439.
- Harcourt-Smith, W.E.H., Aiello, L.C., 2004. Fossils, feet and the evolution of human bipedal locomotion. *Journal of Anatomy*. 204, 403–416.
- Jungers, W.L., 1988. Relative joint size and hominoid locomotor adaptations with implications for the evolution of hominid bipedalism. *Journal of Human Evolution*. 17, 247–265.
- Ker, R.F., Bennett, M.B., Bibby, S.R., Kester, R.C., Alexander, R.M., 1987. The spring in the arch of the human foot. *Nature*. 325, 147–149.
- Latimer, B., Lovejoy, C.O., 1989. The calcaneus of *Australopithecus afarensis* and its implications for the evolution of bipedality. *American Journal of Physical Anthropology*. 78, 369–386.
- Liebenberg, L., 1990. *The Art of Tracking: The Origin of Science*. David Philip Publishers, Claremont, South Africa.
- Liebenberg, L., 2006. Persistence Hunting by Modern Hunter-Gatherers. *Current Anthropology*. 47, 1017–1026.
- Liebenberg, L., 2008. The relevance of persistence hunting to human evolution. *Journal of Human Evolution*. 55, 1156–1159.

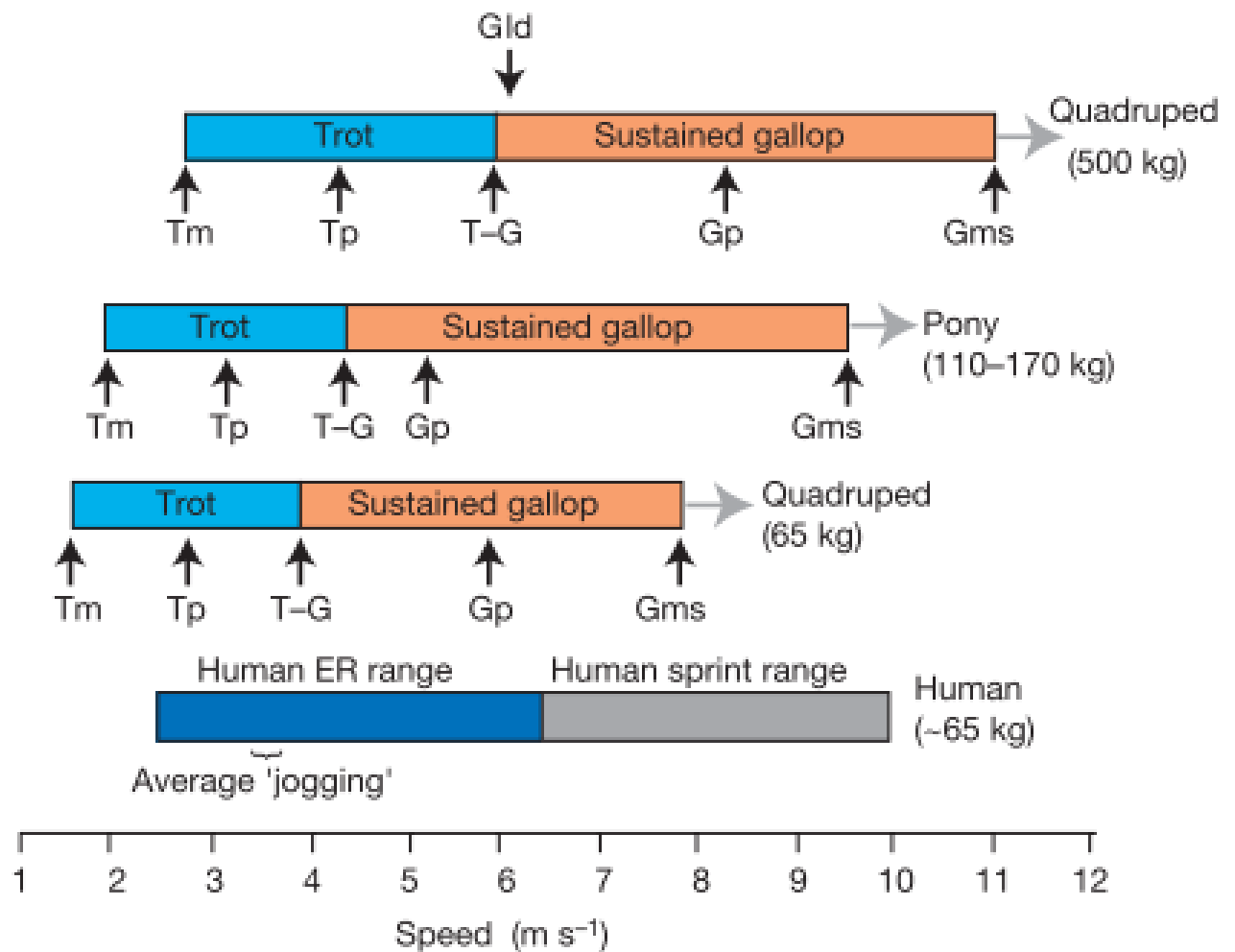
- Lieberman, D.E., Bramble, D.M., Raichlen, D.A., Shea, J.J., 2007. The evolution of endurance running and the tyranny of ethnography: A reply to Pickering and Bunn (2007). *Journal of Human Evolution*. 53, 439–442.
- Lieberman, D.E., Bramble, D.M., Raichlen, D.A., Shea, J.J., 2009. Brains, Brawn, and the Evolution of Human Endurance Running Capabilities. In: Grine, F.E., Fleagle, J.G., Leakey, R.E. (Eds.), *The First Humans – Origin and Early Evolution of the Genus Homo, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*. Springer Netherlands, pp. 77–92.
- Lieberman, D.E., Raichlen, D.A., Pontzer, H., Bramble, D.M., Cutright-Smith, E., 2006. The human gluteus maximus and its role in running. *Journal of Experimental Biology*. 209, 2143–2155.
- Margaria, R., Cerretelli, P., Aghemo, P., Sassi, G., 1963. Energy cost of running. *Journal of Applied Physiology*. 18, 367–370.
- Marlowe, F.W., 2005. Hunter-gatherers and human evolution. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*. 14, 54–67.
- Morrison, P.R., Ryser, F.A., 1952. Weight and Body Temperature in Mammals. *Science*. 116, 231–232.
- Myers, M.J., Steudel, K., 1985. Effect of limb mass and its distribution on the energetic cost of running. *Journal of Experimental Biology*. 116, 363–373.
- O’Connell, J.F., Hawkes, K., Jones, N.B., 1988. Hadza Scavenging: Implications for Plio/Pleistocene Hominid Subsistence. *Current Anthropology*. 29, 356–363.
- Pickering, T.R., Bunn, H., 2007. The endurance running hypothesis and hunting and scavenging in savanna-woodlands. *Journal of human evolution*. 53, 434–8.
- Raichlen, D.A., Armstrong, H., Lieberman, D.E., 2011. Calcaneus length determines running economy: Implications for endurance running performance in modern humans and Neandertals. *Journal of Human Evolution*. 60, 299–308.
- Rolian, C., Lieberman, D.E., Hamill, J., Scott, J.W., Werbel, W., 2009. Walking, running and the evolution of short toes in humans. *Journal of Experimental Biology*. 212, 713–721.
- Ruxton, G.D., Wilkinson, D.M., 2011. Thermoregulation and endurance running in extinct hominins: Wheeler’s models revisited. *Journal of Human Evolution*. 61, 169–175.
- Schmidt-Nielsen, K., 1997. *Animal Physiology: Adaptation and Environment*. Cambridge University Press.
- Schultz, A.H., 1963. Relations Between the Lengths of the Main Parts of the Foot Skeleton in Primates. *Folia Primatologica*. 1, 150–171.
- Shea, J.J., 2006. The origins of lithic projectile point technology: evidence from Africa, the Levant, and Europe. *Journal of Archaeological Science*. 33, 823–846.
- Silberbauer, G.B., 1980. *Hunter and habitat in the central Kalahari Desert*. Cambridge University Press, Cambridge [England]; New York.
- Sinclair, A.R.E., Leakey, M.D., Norton-Griffiths, M., 1986. Migration and hominid bipedalism. *Nature*. 324, 307–308.
- Spoor, F., Hublin, J.-J., Braun, M., Zonneveld, F., 2003. The bony labyrinth of Neanderthals. *Journal of Human Evolution*. 44, 141–165.
- Steudel-Numbers, K.L., Wall-Scheffler, C.M., 2009. Optimal running speed and the evolution of hominin hunting strategies. *Journal of Human Evolution*. 56, 355–360.
- Susman, R.L., Stern, Jr., J.T., Jungers, W.L., 1984. Arboreality and Bipedality in the Hadar Hominids. *Folia Primatologica*. 43, 113–156.
- Taylor, C.R., Heglund, N.C., 1982. Energetics and Mechanics of Terrestrial Locomotion. *Annual Review of Physiology*. 44, 97–107.
- Thieme, H., 1997. Lower Palaeolithic hunting spears from Germany. *Nature*. 385, 807–810.

- Voronov, A.V., 2003. Anatomical Cross-Sectional Areas and Volumes of the Muscles of the Lower Extremities. *Human Physiology*. 29, 201–211.
- Wearing, S.C., Urry, S.R., Smeathers, J.E., 2001. Ground Reaction Forces at Discrete Sites of the Foot Derived from Pressure Plate Measurements. *Foot & Ankle International*. 22, 653–661.

6 Přílohy

Příloha 1

Graf porovnání rychlostí běhu u savců. Porovnání rozsahu cvalu a klusu. (Bramble and Lieberman, 2004)



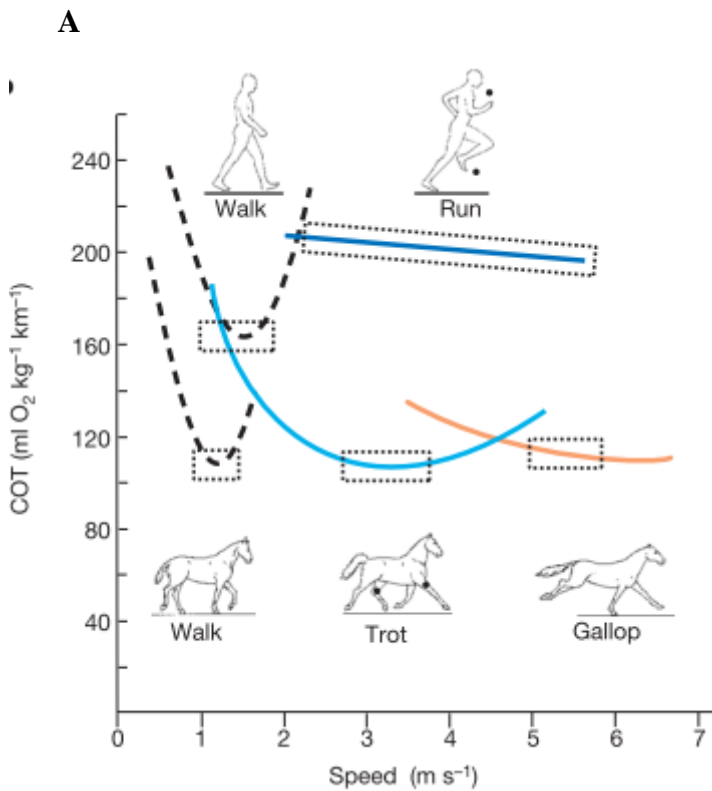
Příloha 2

A: graf energetických nákladů chůze a běhu (Bramble and Lieberman, 2004)

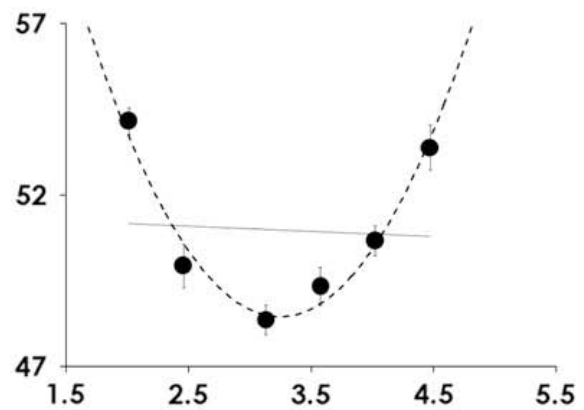
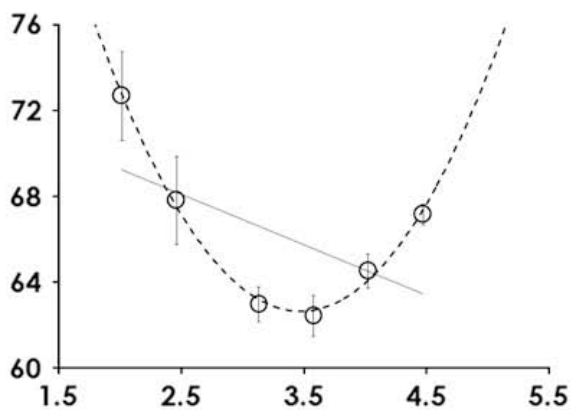
osa x: rychlost, osa y: energetické náklady. Porovnání člověka a kvadrupedů

B: graf energetických nákladů běhu. Model podle (Stuedel-Numbers and Wall-Scheffler, 2009)

osa x: rychlost ($\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$), osa y: energetické náklady (Cal/km). Levý graf muži, pravý graf ženy.



B



Příloha 3

Porovnání délek prstů nohy u *hominidů* (Rolian et al., 2009)

Table 1. Absolute and relative lengths of lateral toes in male *Homo*, *Pan* and *Australopithecus*

	Third toe length (mm)	Fifth toe length (mm)	Body mass (kg)	Relative third toe length (mm/kg ^{1/3})	% Difference in relative third toe length vs <i>Homo</i>
<i>H. sapiens</i> (N=103) ¹	40.5	30.7	65 ⁴	10.1	0
<i>P. troglodytes</i> (N=37) ¹	65.4	48.8	50 ⁴	17.8	+76%
<i>A. afarensis</i> (N=1) ²	49.4 ³	41.8	45 ⁴	13.9	+38%

Příloha 4

Tabulka dalších adaptací spojených s během a jejich funkce (upraveno: Bramble and Lieberman, 2004).

Adaptace	Funkce
Šíjový vaz	stabilizace hlavy
zvětšené přední a zadní polokružité chodby vnitřního ucha	stabilizace hlavy
zmenšená obličejová část hlavy	stabilizace hlavy
široká ramena	protirotace trupu vůči kyčli
úzká pánev	protirotace trupu vůči kyčli
úzký <i>thorax</i>	protirotace trupu vůči kyčli
stabilizované <i>sacroilium</i>	stabilizace trupu
zvětšená plocha pro m. gluteus maximus	stabilizace trupu
kratší <i>collum femoris</i>	redukce namáhání femuru