

ZÁPADOČESKÁ UNIVERZITA V PLZNI
FAKULTA FILOZOFICKÁ

Bakalářská práce

**KŘÍŽENÍ MODERNÍCH A ARCHAICKÝCH POPULACÍ
A JEHO DOPAD DO FYLOGENETICKÉ
SYSTEMATIKY**

Tereza Klimplová

Plzeň 2015

Západočeská univerzita v Plzni
Fakulta filozofická
Katedra antropologie
Studijní program Antropologie
Studijní obor Sociální a kulturní antropologie

Bakalářská práce
**Křížení moderních a archaických populací a jeho
dopad do fylogenetické systematiky**

Tereza Klímplová

Vedoucí práce:

Mgr.Lukáš Friedl, Ph.D.

Katedra antropologie

Fakulta filozofická Západočeské univerzity v Plzni

Plzeň 2015

Prohlášení

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

Plzeň, duben 2015

.....

Poděkování

Chtěla bych poděkovat především Mgr. Lukáši Friedlovi, Ph.D. za velkou ochotu při konzultacích a za trpělivost, kterou věnoval mým dotazům. Velký dík patří také mým rodičům, kteří mě podporovali po celou dobu mého studia na vysoké škole.

Obsah

Úvod	1
1. Původ neandertálců	3
2. Geografická distribuce neandertálců	5
3. Evoluční historie neandertálců a jejich rozdělení	6
4. Vymizení neandertálců	8
5. Morfologie neandertálců	10
5.1. Lebeční klenba	10
5.1.1. Kost čelní	10
5.1.2. Kost týlní	12
5.1.3. Kost spánková	12
5.1.4. Mozek neandertálců	13
5.2. Obličej	14
5.2.1. Ontogeneze obličeje neandertálců a moderních lidí	14
5.2.2. Nos	15
5.2.3. Vnitřní nos	15
5.2.4. Prognatismus	15
5.2.5. Dolní čelist	16
5.3. Dentice	16
5.4. Postkraniální morfologie	17
5.4.1. Horní končetiny	18
5.4.2. Pánev a dolní končetiny	19
6. DNA neandertálců	20
6.1. Denisované	21
7. Materiální kultura, život a symbolické chování neandertálců	22
7.1. Materiální kultura neandertálců	23
7.2. Symbolické chování neandertálců	23
8. Vývoj názorů studia neandertálců	25
9. Diskuze	28
Závěr	35
Resumé	37
Seznam Literatury	38

Úvod

Od objevení částečné neandertálské kostry, Feldhofer 1, v jeskyni Feldhofer v Neandrově údolí v Německu roku 1856 (Schaaffhausen, 1858) jsou neandrtálci prvními a nejdéle studovanými doklady existence vyhynulých předků moderního člověka (Jankovič, 2004; Tůma et al., 2012) a patří k prvním stálým obyvatelům Evropy, kdy jejich rozšíření zahrnovalo většinu pevninské Evropy a západní Asie (Tůma et al., 2012; Stringer a Gamble, 1993). Časově lze neandertálce zařadit do období zhruba od 250 tis. let až do období příchodu anatomicky moderního člověka kolem 30 tisíc let BP (Tůma et al., 2012; Stringer a Gamble, 1993).

Krátce po objevení Feldhofer 1 byla Williamem Kingem vytvořena nová taxonomická kategorie – *Homo neanderthalensis* (King, 1864). S tímto závěrem začala debata o taxonomickém zařazení neandertálců, kdy někteří vědci (Huxley, 1863; Shaaffhausen, 1858) je považovali za primitivní poddruh *Homo sapiens* a ne jako samostatný odlišný druh. Vycházeli z moderní velikosti mozku neandertálců, která tak podle nich vyloučila jejich klasifikaci jako něco jiného než *H. sapiens neanderthalensis* (Jankovič, 2004).

Do roku 1900 byly ohlášeny další nálezy neandertálců z řady jeskynních lokalit v Belgii, Chorvatsku a zpětně také byly neandertálcům připsány nálezy z Belgie (1830) a Gibraltaru (1848) (Jankovič, 2004; Tůma et al. 2012), které byly dříve popisovány jako patologičtí jedinci trpící rozsáhlými deformacemi (Tůma et al., 2012; Stringer a Gamble, 1993). Početné nálezy ve 20. st. umožnily detailnější náhled na morfologii a kulturu neandertálců, což vedlo k otázce přesného vztahu neandertálců k člověku a jejich místa v evoluci (Jankovič, 2004; Tůma et al., 2012).

V současné době existují dva základní pohledy na evoluční vztah neandertálců a moderních lidí (Jankovič, 2004; Tůma et al., 2012). První pohled vychází z modelu multiregionální evoluce člověka (Fruyer et al., 1994; Wolpoff et al., 2000) a předpokládá kontinuální evoluci člověka na území

Evropy z lokální varianty druhu *H. antecessor* v období od 700 tisíc let BP (Tůma et al., 2012). Neandertálci by v tomto případě byli poddruhem či subpopulací – *H. sapiens neanderthalensis*, která významně přispěla k evoluci prvních obyvatel Evropy (Harvati et al., 2004; Tůma et al., 2012). Druhý model předpokládá, že starší regionální populace člověka byly nahrazeny anatomicky moderním člověkem, který se vyvinul a migroval z afrického kontinentu (Stringer a Andrews, 1988). Při platnosti této hypotézy by neandertálci byli druhem *H. neanderthalensis*, který byl nahrazen anatomicky moderním člověkem (Tůma et al., 2012).

Klasifikace neandertálců je jedním z nejostřejších problémů spojeným s jejich studiem: byli regionálně a časově odlišný poddruh *H. sapiens*, tedy *H. sapiens neanderthalensis*, nebo byli odděleným sesterským druhem k *H. sapiens*, tedy *H. neanderthalensis* (Churchill, 2014)? Rozhodnutí závisí na výběru konceptu druhu (např.: Kimbel, 1991; Tattersall, 1992; Jolly, 2001), na názorech zahrnujících vhodné metody klasifikací, na fylogenetické rekonstrukci a také na názorech o interpretaci paleogenetických a molekulárních studií (Holliday et al., 2014; Churchill, 2014). Neandertálci byli bez debat morfologicky odlišní od svých současníků mimo Evropu a od anatomicky moderního člověka, proto výzkumníci, kteří srovnávají morfologickou odlišnost s biologickou vzdáleností dedukují genetickou vzdálenost a relativní reprodukční izolaci mezi neandertálci a anatomicky moderními lidmi (Churchill, 2014).

Nicméně, navzdory jejich morfologické odlišnosti, je tu mnoho důkazů, morfologických a genetických, že neandertálci nebyli reprodukčně izolovaní od anatomicky moderního člověka (Holliday et al., 2014; Zilhão, 2006), a proto z přísně biologického hlediska by neandertálci měli být považováni za poddruh *H. sapiens* (Churchill, 2014). Churchill (2014) souhlasí s názorem Jolly (2001), že neandertálci a anatomicky moderní člověk pasují do konceptu „allotaxa“ – populace, které jsou definovány jinou oblastí výskytu i třeba přes to, že jsou plně křížitelné. Z tohoto pohledu jsou neandertálci odlišný druh z hlediska

fylogenetické koncepce druhu, ale poddruh z hlediska biologického (Churchill, 2014).

Z výše uvedených informací vyplývá problematičnost definice neandertálců a jejich jednoznačného zařazení do jedné ze dvou taxonomických kategorií. Cílem této práce je zaměřit se na jednotlivé znaky neandertálců, morfologické, genetické a kulturní, které je odlišují od anatomicky moderního člověka a osvětlit tak problematiku jejich zařazení.

V jednotlivých kapitolách se tato práce zabývá morfologickými znaky a ontogenetickým vývojem neandertálců, genetickými znaky a možným křížením s anatomicky moderním člověkem, na materiální kulturu neandertálců a v závěrečné diskuzi se zaměřuje na koncepty druhu a možné dopady křížení do fylogenetické systematiky.

1.Původ neandertálců

Stanovení data prvního objevení se neandertálců je velmi náročné, protože neexistuje shoda v tom, jaký hominin prokazuje dostatečné množství morfologických charakteristik neandertálců, aby mohl být považován za pravého neandertálce.

Typicky neandertálské znaky se v Evropě začaly akumulovat během středního a svrchního pleistocénu, na čemž se shodli Wolpoff (1980, 1999), Stringer et al. (1979) i Dean et al. (1998) a všichni se také shodují v tom, že evropské fosílie z posledního interglaciálu (před 130 tis. až 75 tis. lety) jsou neandertálci (Janković, 2004). K těmto fosiliím můžeme přiřadit nálezy například z Krapiny (Smith, 1976), které jsou datovány do období před 130 tis. lety (Rink et al., 1995), dvě italské lebky Saccopastore (Stringer et al., 1984; Condemi, 1992; Bruner a Manzi, 2006) a starší nález z jeskyně u La Chaise ve Francii, který je datován do období před 151-15 tis. lety (Condemi, 2001).

Na přelomu středního a svrchního pleistocénu se již vyvíjejí typicky neandertálské znaky a v pozdním pleistocénu se vyvíjela morfologie neandertálců tak, jak ji známe z nalezišť Feldhofer (obr. 1) nebo z La Chapell

aux Saints (obr. 2). Tyto fosílie jsou datovány do období před 70 tis. až 30 tis. lety a jsou považovány za klasické neandertálce (Trinkaus, 1985).



Obr. 1. Neandertal 1 – nález skeletu neandertálce z Feldhoferovy jeskyně v Neanderově údolí (Vančata, 2003).



Obr. 2. Skelet starého muže z La Chapell-aux-Saints ve Francii (Vančata, 2003).

Poslední známé nálezy fosílií přidružené neandertálcům pocházejí z různých lokalit (Cartmill a Smith, 2009). Kostra z lokality Saints-Césaire ve Francii byla stará 36 000 let (Mercier et al., 1991), nálezy z Arcy sur Cure ve Francii se odhadují na stáří 34 000 let (Hedges et al., 1994), pozůstatky z Vindije v Chorvatsku byly radiokarbonovou metodou datovány na 32 000-33 000 let (Higham et al., 2006; Karavanić, 1995), fosílie z oblasti Zafarrayi ve

Španělsku byly datovány na 30 000–33 000 let (Hublin et al., 1995). Mezi nejmladší známé nálezy patří fosílie z Figueira Brava v Portugalsku, které byly datovány na 30 000–29 000 let (Antunes a Cungha, 1992; Antunes et al., 2000) a nález z lokality Mezmaiskaya na Kavkazu, kde nalezené dítě bylo staré 29 000 let (Ovchinnikov et al., 2000; Harvati, 2007; Condemi, 2006).

2. Geografická distribuce neandertálců

Geografická distribuce neandertálců (obr. 3) je založená na přítomnosti fosílií, které byly identifikovány jako neandertálské (Cartmill a Smith, 2009). Neandertálci obývali většinu pevninské Evropy a části Západní Asie zhruba před 250 tis. lety až do období 30 tis. lety, tedy do příchodu anatomicky moderního člověka (Jankovič, 2004; Stringer a Gamble, 1993).

V Evropě obývali místa od Pyrenejského poloostrova až po Rusko a od Středozevního moře až po severní Německo, kdy pravděpodobně v teplejších obdobích obývali i severnější části Evropy (Cartmill a Smith, 2009; Roebroeks et al., 1992).

K mimoevropským nálezům pak řadíme ty z Blízkého Východu a východní Asie, přičemž nejvýchodnější nálezy jsou až z oblasti Tešik Taš v Uzbekistánu (Cartmill a Smith, 2009).

K nejvýznamnějším blízkovýchodním lokalitám patří Tabūn, Kebara a Amud v Izraeli, Dederiyeh v Sýrii a Šanidar v Iráku (Harvati, 2007; Condemi, 2006).



Obr. 3. Geografické rozšíření neandertálců (Cartmill a Smith, 2009).

3. Evoluční historie neandertálců a jejich rozdělení

Období před 500–250 000 lety nám zanechalo velké množství lidských fosilií v Evropě. Tyto fosílie z oblastí Anglie, Německa, Francie, Španělska, Itálie, Řecka a Maďarska sdílejí fenetickou podobnost s fosíliemi ze středního pleistocénu v Africe (Churchill, 2014) a dle některých reprezentují rozšířený druh *H. heidelbergensis* (Rightmare, 1998; Stringer, 2012). Pravděpodobně sem můžeme zařadit i současné fosílie z Asie (Churchill, 2014).

Všechny tyto fosílie sdílí primitivní znaky lebeční klenby a týlní val s *H. erectus*, ale stále se více podobají modernímu člověku, co se týče endokraniálního objemu, morfologie lebky a v některých aspektech i v morfologii obličeje (Rightmare, 1998). Pokud tyto Evropské a Africké fosílie považujeme za reprezentanty jednoho druhu, pravděpodobně to byl společný předek neandertálců a moderních lidí (Arsuaga et al., 1999; Stringer, 2012).

Dle modelu „*accretion hypothesis*“ (Hublin, 1988, 1998; Stringer, 1995; Dean et al., 1998) se neandertálské znaky vyvinuly časem a to počínaje morfologií obličeje, následovanou odvozenými znaky týlní kosti a kulminující s odvozenými znaky kosti spánkové. Variabilní kombinace primitivních a

odvozených znaků naznačuje, že nárůst charakteristik neandertálců zahrnoval měnící se frekvence odvozených znaků spíše než náhlý vývoj nových morfologií (Stringer a Hublin, 1999). Tento nárůst bývá označován jako konečný výsledek genetické driftu a lokální selekce malé populace středního pleistocénu odříznuté od genového toku glaciálními podmínkami na subkontinentu (Hublin, 1996; Weaver et al., 2007; Howel, 1952, 1957). „Neandertalizacie“ evropských homininů lze rozdělit do 4 fází:

1. Období středního pleistocénu, kdy můžeme u nálezů z Petralony (Dean et al., 1998) a z Araga (Hublin, 1996; Arsuaga et al., 1997) pozorovat počínající prognatismus obličeje a rozšíření těla kosti týlní.
2. Nálezy ze Sima de los Huesos ve Španělsku datované do období před 600-530 000 lety (Bischoff et al., 2007) vykazují pokročilý prognatismus obličeje, počínající *fossa suprainiaca*, počínající „en bombe“ tvar lebky a jiné odvozené znaky neandertálců (Dean et al., 1998). Na druhou stranu tyto fosílie stále vykazují některé primitivní znaky v morfologii obličeje (Hublin, 1988; Arsuaga et al., 1993; Rosas, 2001; Bischoff et al., 2003).
3. Koncem středního pleistocénu se objevují fosílie se znaky, které prokazují značné množství neandertálských autapomorfíí, a tak mohou být považovány za kandidáty raných neandertálců. Mezi takovéto fosílie řadíme nálezy z Biache-St-Vaast ve Francii, Ehringsdorf v Německu a La Chaise Suard ve Francii (Hublin, 1980; Smith, 1984; Dean et al., 1998; Condemi, 2001; Guipert et al., 2011). Tyto společně s nálezy z Itálie (Saccopastore) (obr. 4), Chorvatska (Krapina) a Iráku (Šanidar) reprezentují třetí fázi raných neandertálců (Dean et al., 1998; Bruner a Manzi, 2006).



Obr. 4. *Saccopastore 1 – mužská lebka neandertálce z lomu Saccopastore v Říme (Vančata, 2003).*

4. Konečná fáze „klasických neandertálců“ se vyznačuje plnou výbavou odvozených neandertálských znaků a zahrnuje nálezy z Feldhoferu v Německu, La Chapelle-aux-Saints, La Quina, Le Moustier a La Ferrassie ve Francii, Spy v Belgii a Monte Circo v Itálii (Dean et al., 1998).

4.Vymizení neandertálců

Nejmladší nalezené fosílie neandertálců se datují do období před 30 000 lety, které je spojováno s jejich vymřením. Scénářů, co se s neandertálci stalo a proč po takové době vymřeli je v dnešní době nespočet, avšak žádný z nich neposkytuje zaručenou odpověď, alespoň pro zatím.

Příchod anatomicky moderního člověka do Evropy se datuje přibližně do období před 40 000 lety (Trinkaus et al., 2003; Rougier et al., 2007), což naznačuje poměrně dlouhou dobu soužití neandertálců s anatomicky moderním člověkem. Existují dvě protichůdné teorie, kdy jedna z nich zastává názor, že došlo k přeměně neandertálců na anatomicky moderní lidi (Svoboda, 2005) a druhá tvrdí, že neandertálci prostě vymřeli a genetická výměna se nekonala (Harvati, 2007).

Díky těmto datům vyvstaly teorie spojené s předpokládaným bojem o omezené zdroje mezi těmito dvěma populacemi, přičemž neandertálci měli představovat méně početnou a vyčerpanou populaci, která nátlaku moderního člověka podlehla (Flores, 1998; Banks et al., 2008). Pokud vymření neandertálců bylo skutečně zapříčiněno soutěžením s anatomicky moderním člověkem, tak by to znamenalo, že anatomicky moderní člověk měl výhody oproti neandertálcům, což je spojeno s otázkou, jak bylo možné, že anatomicky moderní člověk, který přišel jako nováček do Evropy z Afriky dokázal porazit neandertálce adaptovaného na tehdejší evropské podmínky (Churchill, 2014). Zde se může důležitým faktorem zdát sofistikovanější technologie anatomicky moderního člověka (Churchill, 2014).

Další možností, která mohla zapříčinit vymizení neandertálců byly nepříznivé klimatické podmínky, které byly v období před 50 000–30 000 lety stále více nestabilní a kterým se neandertálci nedokázali přizpůsobit (Gilligan, 2007; Finlayson, 2005; Finlayson et al., 2004; Finlayson a Carrión 2007). S velkou pravděpodobností se jednalo o kombinaci obou těchto faktorů (Harvati, 2007).

Další možná hypotéza předpokládá odlišný vývoj neandertálců v Evropě a na Blízkém Východě, přičemž blízkovýchodní neandertálci měli již některé progresivní znaky a svou morfologií se podobali anatomicky modernímu člověku. Jedna z možností navrhuje, že tito neandertálci by mohli představovat spojovací článek vedoucí k anatomicky moderním lidem (Howell, 1951; Trinkaus, 1978b; 1983).

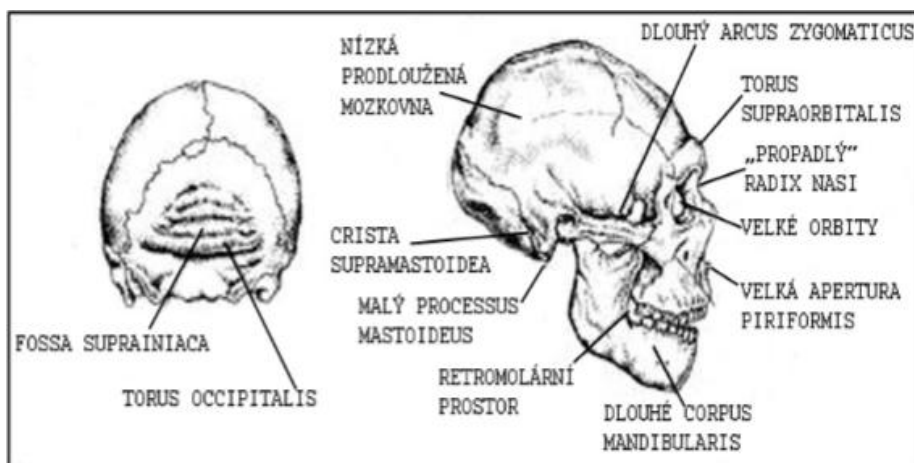
I přes to, že se počet teorií o vymření neandertálců neustále zvyšuje, vše je součástí diskuzí, které zatím nenalezly možné vyřešení a uzavření této otázky.

5. Morfologie neandertálců

K pochopení problematiky taxonomického zařazení neandertálců hraje velmi důležitou roli jejich morfologie. Tato kapitola se tedy zaměří na popis výrazných morfologických odlišností, jak kraniálních, tak postkraniálních.

5.1. Lebeční klenba

Na mozkovnách neandertálců je patrné pokračující zvětšování mozku, přičemž velikost mozku neandertálců byla velmi podobná těm žijícím lidí. I přes tuto skutečnost disponují neandertálci lebeční klenbou (obr. 5), která se v mnoha směrech odlišuje. Na první pohled je viditelné, že lebeční klenba neandertálců je delší, širší a nižší než ta moderních lidí. Menší výška klenby je vyvážena širší mozkovnou, což je patrné jak u maximální kraniální šířky, tak u minimální čelní šířky. Patrný rozdíl mezi mozkovnou neandertálců a moderních lidí tkví v tom, že mozkovna moderních lidí vyčnívá přes ocnice, zatímco u neandertálců je více vyklenutá nad oblastí vnějšího zvukovodu (Cartmill a Smith, 2009). Další výrazný znak neandertálské klenby je její „en bombe“ tvar, který je často chápán jako autapomorfie neandertálců (Hublin, 1980).



Obr. 5. Morfologie lebeční klenby a obličeje neandertálce (Vančata, 2003).

5.1.1. Kost čelní

Čelní oblast neandertálců nese primitivní znaky v podobě velkého nadočnicového valu a poměrně plochého ustupujícího čela. U neandertálců jsou čelní dutiny omezeny pouze do nadočnicové oblasti a rozšiřují se laterálně k centru každého očního důlku (Vlček, 1967; Heim, 1978; Smith a Ranyard, 1980). Dutiny nezasahují do čela a jsou objemnější než ty moderních lidí. Neandertálci mají poměrně hlubokou depresi nad glabelou, která nadočnicový val rozděluje do dvou samostatných oblouků nad očními důlky. Nadočnicový val neandertálců je vertikálně silný a horizontálně vyčnívající (Smith a Ranyard, 1980), zároveň je vyčnívající směrem ke středové linii, ale ustupující směrem ke stranám, což reflektuje ústup lícních kostí – typický znak neandertálských lebek. Nadočnicový val a s tím související čelní dutiny získali svou konečnou formu v pozdní ontogenezi, zároveň ale před plnou dospělostí neandertálců (Smith a Ranyard, 1980; Wolpoff et al., 1981; Ahern a Smith, 2004). Neandertálské děti nemají tak výrazný nadočnicový val, avšak počínající náznaky jsou jednoznačné i u nejmladších známých nálezů, což je odlišuje od dětí moderních lidí (Vlček, 1970; Smith a Ranyard, 1980).

5.1.2. Kost týlní

Neandertálci mají delší týlní rovinu reflektující zvětšení týlní kůry mozku. Prodloužený *foramen magnum* je také odlišující znak neandertálců, jeho tvar byl pravděpodobně výsledkem prodloužené neandertálské lebky (Condemi, 2006; Harvati, 2007; Spoor et al., 2003). Nejvýznamnější z odlišujících znaků v týlní oblasti je inferiorně vystupující occipitomastoidní vyvýšenina, *fossa suprainiaca* (jamka nad inionem) a týlní výduť (posteriovní výčnělek v zadní části klenby, který svým tvarem připomíná drdol), který je přítomný pouze u evropských neandertálců. Trinkaus a LeMay (1982) tvrdí, že lebeční klenba

obecně reaguje na změny v růstu mozku, tím pádem existence týlní výdutě není výjimkou. Také navrhuje, že by týlní výduť mohla být vedlejším efektem posteriorního růstu týlní oblasti mozku (Trinkaus a LeMay, 1982). *Fossa suprainiaca* byla prvně zpozorovaná Gorjanović-Krambergerem (1902) a stručně popsána Weidenreichem (1940). Jedná se o mělkou depresi ohraničující tělo kosti týlní. Caspari (1991) předpokládá, že *fossa suprainiaca* je oblast resorpce kosti, která se vyvíjí jako reakce na ohybové síly působící podél šíjového těla. Occipitomastoidní vyvýšenina je umístěna laterálně k *foramen magnum* a odlišujícím znakem neandertálců je obecné zmenšení této části basikrania. Toto zmenšení snižuje míru, do jaké bradavkový výběžek vystupuje pod lební bází kolem této vyvýšeniny. Bradavkový výběžek neandertálců je obvykle popisován jako menší a méně vystupující než u moderních lidí (Vallois, 1969; Stringer et al., 1984; Hublin, 1988; Condemi, 1992).

5.1.3. Kost spánková

Kost spánková projevuje několik odlišujících externích a interních znaků (Gorjanović-Kramberger, 1906; Smith, 1976; Hublin, 1978; Spoor et al., 2003):

- gracilní, slabě vystupující bradavkový výběžek,
- přítomnost bradavkových jamek,
- morfologie mandibulární jámy,
- forma kostěného labyrintu středního ucha.

Jamka čelistního kloubu je velká s dobře vyvinutými mediálními a posteriorními stěnami (Gorjanović-Kramberger, 1906; Smith, 1976). Posteriorní stěna je formována postglenoidním výběžkem, který je silnější a více vystupující než u většiny moderních lidí. Kostěný labyrint neandertálců (Spoor a Zonneveld, 1998; Spoor et al., 1994), se skládá ze systému malých dutinek, které jsou obklopené semicirkulárními kanálky a kochleou uvnitř skalní části kosti spánkové a vyvíjí se prenatalně (Spoor a Zonneveld, 1998; Spoor et al., 2007). Odlišuje se velikost, proporce a umístění semicirkulárních kanálků. Není jasné, co tyto odlišnosti znamenají, někteří spekulují, že odráží

rozdíly ve vývoji mozku, v pohybu hlavy nebo v lokomoci (Hublin et al., 1996; Spoor et al., 2003).

5.1.4. Mozek neandertálců

Neandertálci měli srovnatelnou velikost mozku jako moderní lidé, ale jejich tvar mozkovny se výrazně lišil od tvaru mozkovny moderních lidí, a proto se předpokládá, že se jejich mozky vyvíjely po odlišných evolučních cestách (Bruner et al., 2003). Zjištění, kdy se tyto rozdíly objevily by mohlo pomoci při pátrání po možných kognitivních odlišnostech. Mnohé z lebečních rozdílů byly značné již v době porodu (Ponce de León a Zollikofer, 2001; Ponce de León et al., 2008; Zollikofer a Ponce de León, 2008). Neandertálci a moderní lidé se rodili s prodlouženou mozkovnou, ale pouze u moderních lidí následně docházelo k jejímu zakulacení (Gunz et al., 2010). Pokud bychom rozměry obličeje a neurokrania analyzovali společně, trajektorie neandertálců a moderních lidí by byly odlišné (Ponce de León a Zollikofer, 2001; Ponce de León et al., 2008), protože při porodu byl obličej neandertálců větší než ten moderních lidí. Virtuální rekonstrukce potvrdila, že mnoho znaků obličejového skeletu, které odlišují neandertálce od moderních lidí, se vyvinulo prenatálně (Ponce de León a Zollikofer, 2001; Ponce de León et al., 2008; Zollikofer a Ponce de León, 2008), ale rozdíly ve tvaru endokrania vznikaly až postnatálně (Gunz et al., 2010). Přímo po porodu byl nejvýraznější rozdíl ve vývojovém schéma, kdy lebeční klenba reagovala na tempo a způsob růstu mozku (Bruner et al., 2003; Neubaurer et al., 2010). Ve fázi, kdy lebeční kosti nejsou ještě plně osifikované, jsou změny ve tvaru kosti čelní a temenní silně ovlivněny nárůstem objemu mozku. Zatímco růst obličeje postihuje tvar báze lební (Bastir et al., 2007; Neubaurer et al., 2010), nevysvětluje změny ve tvaru kosti temenní a týlní, proto Gunz a jeho kolegové (2010) usuzují, že rozdíly v růstu mozku jsou podkladem globularizační fáze u moderních lidí. Jeden ze zaznamenaných rozdílů je v týlní a spánkové oblasti mozkové kůry, kde se dle Trinkause a LeMay (1982) měl objevit podnět pro nervový růst, který mohl

signalizovat expanzi primární vizuální kůry u neandertálců, což by znamenalo zvýšenou vizuální schopnost a orientaci v prostoru (Cartmill a Smith, 2009; Churchill, 2014).

5.2. Obličej

Všechny hlavní rozdíly ve skeletu obličeje se ustanovují v rané postnatální fázi a přenáší se do dospělosti skrze identické trajektorie nezávisle na rozšíření mechanických a prostorových faktorů (Klingerberg, 1998). Obličejový skelet neandertálců byl ve srovnání s mozkovnou ještě větší a masivnější, což se týká výšky, šířky i délky týče. Jejich oční důlky byly vysoké, široké, s větší mezioční vzdáleností a také měly silné okraje. Přední zuby neandertálců byly také velké, a proto byla alveolární část horní čelisti široká a vysoká, aby se dobře přizpůsobila dlouhým kořenům a širokým korunkám špičáků a řezáků (Smith a Paquette, 1989). I přes to, že obličeje neandertálců byli velké, nejsou uniformně robustní a v oblasti tváří byli spíše gracilní. Podočnicová oblast bývá popisována jako „opuchlá“ (Heim, 1978). Stěny nadočnicového valu ohraničovaly čelní dutiny a přední stěna dutin horních čelistí byla velmi tenká. Tato stěna známá jako podočnicová plocha byla plochá až mírně konvexní. U moderních lidí byla konkávní a tvořila depresi pod očnicí. Dle Maureille a Houët (1997) se jednalo o autapomorfní znak neandertálců.

5.2.1. Ontogeneze obličeje u neandertálců a moderních lidí

Zatímco všechny výše zmíněné rozdíly jsou přijímány jako součást specifického souboru znaků daného druhu v dospělosti, není moc jasné, kdy se během ontogeneze formují (Bastir et al., 2007). Nedávný výzkum kranio-faciální ontogeneze vedl Ponce de Leóna a Zollikofera (2001) k tvrzení, že všechny základní rozdíly v celkových proporcích byly vyvinuty již v rané postnatální ontogenezi a to pravděpodobně díky prenatálním ontogenetickým odlišnostem. Jejich studie ukázala, že post-natální ontogenetické změny

neandertálců se neliší od těch moderních lidí (Ponce de León a Zollikofer, 2001). Z toho, co je známé o regulaci obličejové ontogeneze lze očekávat odlišné trajektorie těchto dvou druhů. Obličejový růst končí spíše v pozdní ontogenezi (Bastir et al, 2007), a proto je nepravděpodobné, že by retromolární prostor byl patrný v raných fázích, jak navrhovali Ponce de León a Zollikofer (2001). Vzhledem k tomu, že mnoho komponentů obličejového skeletu souvisí s velikostí těla, lze očekávat odlišné trajektorie obličejové ontogeneze (Bastir et al, 2007). Odlišnosti v architektuře basikrania u neandertálců a moderních lidí (Lieberman, 1998; Spoor et al., 1999; Bastir et al., 2007) měli pravděpodobně řetězový efekt na ontogenezi obličeje (Enlow a Azuma, 1975; Enlow, 1990; Bastir a Rosas, 2006). Bastir a jeho kolegové ve studii z roku 2007 prokázali, že ontogeneze obličeje neandertálců a moderních lidí byla odlišná ve všech fázích.

5.2.2. Nos

Nosní otvory neandertálců byly vyšší a širší než u moderních lidí. Coon (1962) tvrdí, že velikost nosu a prognatismus horní části obličeje byli výsledkem respiračních funkcí, zároveň je tu možnost, že nosní otvory byly široké pouze z důvodu velikosti předních zubů.

5.2.3. Vnitřní nos

Schwarz a Tattersall (1996) identifikovali tři znaky, které dělaly neandertálce unikátní mezi primáty. První z těchto znaků byl vnitřní okraj nosní apertury, dále se jednalo o větší laterální nosní stěny vyčnívající do posteriorní nosní dutiny a o absenci osifikovaného stropu nad žlábkem slzní kosti. Dle autorů tyto znaky přispívají k tvrzení, že neandertálci jsou samostatný druh. Laitman a jeho kolegové (1996) tvrdí, že neandertálci měli vysoce specializovaný horní respirační trakt reflektující behaviorální rozdíly od moderních lidí.

5.2.4. Prognatismus

Alveolární prognatismus byl u neandertálců stejný jako u *H. heidelbergensis* (Trinkaus, 2003), prognatismus horní části obličeje byl zvětšený a prognatismus laterální části obličeje byl redukován. Vysvětlení pro posteriorně zešikmenou orientaci tváří pod očnicemi neandertálců je to, že laterální části obličeje byly ustupující vzhledem k sagitální části obličeje (Smith, 1983; Trinkaus, 1987; 2003). Alternativní vysvětlení vidí atributy této zvláštnosti ve zvětšeném prognatismu středu obličeje (Rak, 1986; Antón, 1994). Zatímco u první interpretace by se jednalo o prostřední cestu mezi erekty a moderními lidmi, u druhé by se jednalo o autapomorfii neandertálců, kdy by byli postranní větví lidského rodu bez živých potomků (Rak, 1986).

5.2.5. Dolní čelisti

Dolní čelisti neandertálců jsou jednou z nejčastěji zachovaných částí lebky neandertálců a hrají důležitou roli v debatě o taxonomickém a fylogenetickém statusu neandertálců. Většina anatomických znaků dolní čelisti neandertálců byla důsledkem velkých předních zubů, značného středoobličejového prognatismu a zygomatického ústupu. Alveolární výběžek na horním okraji mandibulární symfýzy ležel vpředu a silná dolní část symfýzy nevyčnívala, což mělo za následek chybějící bradu (Cartmill a Smith, 2009) tak jako u všech našich předků. Ramena dolní čelisti neandertálců byla užší a posteriorní posun předního okraje ramena vytvářel charakteristický retromolární prostor (Stringer et al., 1984), který je považovaný za odlišující znak neandertálců, který ale neměli všichni jedinci a navíc se objevoval i u některých dolních čelistí moderních lidí z Evropy a západní Asie (Smith, 1976; 1984; Franciscus a Trinkaus, 1995). *Foramen mentale* byl u neandertálců umístěn více posteriorně (Smith, 1976; Quam a Smith, 1998).

5.3. Dentice

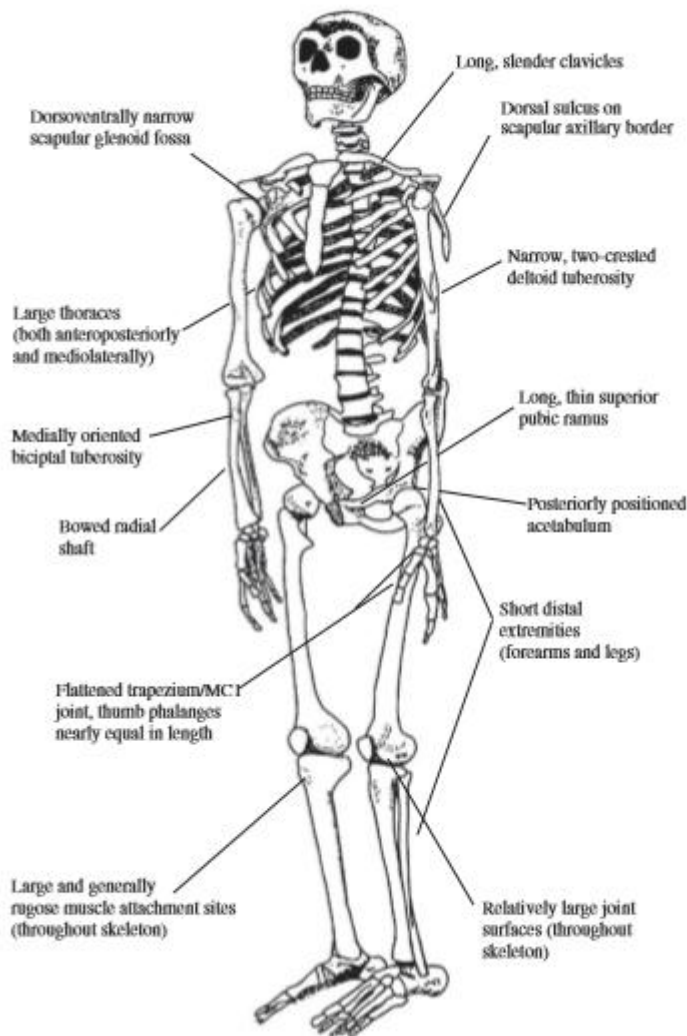
Přední zuby byly nejodlišnější částí dentice neandertálců. Špičáky a řezáky byly velké a řezáky lopatovitého tvaru (Gorjanović-Kramberger, 1906;

Hrdlička, 1920), které vydržely více trhání tuhé stravy právě díky postrannímu zesílení (Smith, 1983). Opotřebování předních zubů naznačuje, že byly využívány i k jiným účelům, než jen ke kousání a žvýkání (Smith, 1983; Trinkaus, 1983; Smith, et al., 2006), pravděpodobně byly využívány při manipulaci s předměty a zpracování zvířecích kůží. Zadní zuby neandertálců nejsou také odlišné, u dolních stoliček je patrný taurodontismus (tj. velká dřevná dutina) (Gorjanović-Kramberger, 1907; Skinner a Sperber, 1982).

5.4. Postkraniální morfologie

Co se velikosti těla neandertálců týče, hodnoty tělesné váhy byly vyšší než u ostatních zástupců rodu *Homo* (Rak et al., 1996). Postkraniální skelet (obr. 6) byl charakterizován kónickým tvarem hrudníku, žlábkem na zadní straně laterálního okraje lopatky, končetinami kratšími oproti trupu, prohnutou stehenní kostí a mohutným reliéfem svalových úponů (Kos et al., 1999). Kosti lýtkové a holení byly neobvykle krátké vzhledem ke kosti stehenní, kosti vřetení a loketní byly zase krátké vzhledem ke kosti pažní (Frapoint a Lohest, 1887; Ruff et al., 2002; Pearson, 2000). Coon (1962) přišel s tvrzením, že takto vyvinuté končetiny byly adaptované na chlad a to bylo všeobecně kladně přijato i jinými (Trinkaus, 1981; Pearson, 2000). Klíční kosti neandertálců byly dlouho popisovány jako dlouhé, ale Trinkaus a kolektiv (2014) přišli s tvrzením, že vzhledem k velikosti těla jejich klíční kosti dlouhé nebyly. Neandertálci také měli široké hrudníky a více robustní žebra. Tyto charakteristiky vytvářely podsaditou a poměrně robustní postavu. Franciscus a Churchill (2002) tvrdili, že neandertálci měli silný hrudník schopný rychlých pohybů nádechu a výdechu. Velký hrudník by mohl naznačovat, že srdce a plíce byly také pravděpodobně velké, aby odpovídaly náročným požadavkům aktivit v chladném podnebí (Churchill, 2006). Pánve neandertálců byly velmi široké, což potvrdilo, že spodní část těla neandertálců byla také široká (Ruff, 1994; Ruff et al., 1993). Tato forma těla je srovnatelná s typem těla moderních lidí adaptovaných na chlad (Leonard et al., 2002). Na druhou stranu rozdíl

v proporcích končetin mohou souviset s funkcí končetin jako takových (Cartmill a Smith, 2009). Raně moderní Evropané byli více mobilní než neandertálcí, a tak kvůli potřebě vyšší efektivity lokomoce mohli mít díky selektivním faktorům delší dolní končetiny (Wolpoff, 1989; 1992). Holliday a Falsetti (1995) však nenašli vztah mezi mobilitou a délkou končetin.



Obr. 6. Skelet neandertálce (Stringer a Andrews, 1989).

5.4.1. Horní končetiny

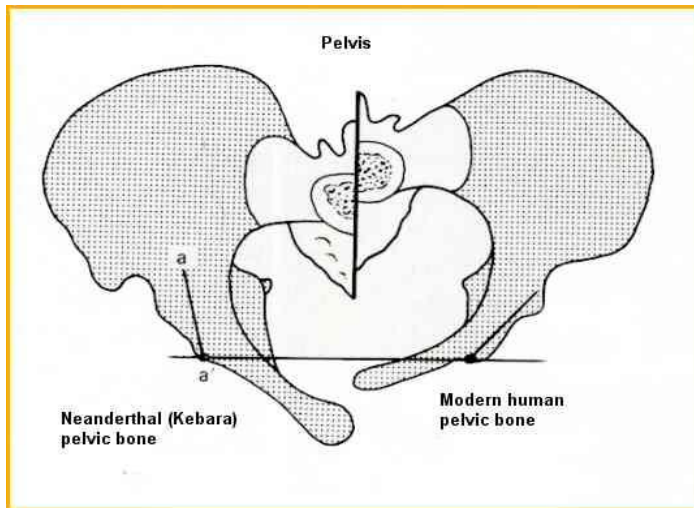
Lopatky neandertálců byly velké, poskytující základnu pro silné horní končetiny. Jedním z nejtypičtějších znaků lopatky neandertálců byl dorzální žlábek (Trinkaus, 1977), který souvisel s úponem malého oblého svalu

(Conдеми, 2006). Neandertálci měli poměrně úzkou a mělkou jamku ramenního kloubu, která u nich byla laterálněji orientovaná než u moderních lidí (Aiello-Dean, 1990). Tyto znaky odpovídají svalové a kloubní hypertrofii ramenního kloubu (Churchill a Trinkaus, 1990; Conдеми, 2006). Dlouhé končetiny neandertálců měly silnější kompaktní kosti, svalové úpony a kloubní vazy. Kosti loketní měly trochleární zářez, který byl více anteriorně postaven než u moderních lidí (Trinkaus, 1983; Churchill et al., 1996). Síla horních končetin se odrážela i v anatomii ruky (Musgrave, 1970; Niewoehner, 2006). Karpální tunel neandertálců byl větší, což mohlo znamenat, že šlachy neandertálských flexorů zápěstí a prstů byly tlustší a silnější. Oblasti svalových úponů karpálních a metakarpálních kůstek ukazují, že palec mohl být otáčen nezvyklou silou, vylepšující uchopovací schopnost (Cartmill a Smith, 2009).

5.4.2. Pánevní a dolní končetiny

Kyčelní kost obecně byla robustní (obr. 7). Vztah mezi pánevními kostmi a kostí křížovou ovlivňoval polohu kyčelního kloubu, který vedl k vytočení kosti kyčelní a její vnější rotace následně vyžadovala prodloužení stydké kosti, aby překlenula vzdálenost mezi laterálněji položeným kyčelním kloubem a mediální osou těla. Horní rameno stydké kosti bylo prodloužené vzhledem k ramenu moderních lidí. Tento znak se utvářel již v rané fázi neandertálské ontogeneze (Tompkins a Trinkaus, 1987). Kost stehenní byla mírně prohnutá a kloubní hlavice této kosti nebyla tak velká, jak by se předpokládalo u moderních lidí podobné stavby těla (Ruff et al., 1993). Kost holenní a kost lýtková byly relativně krátké. Prsty na nohou neandertálců byly robustní. Trinkaus (1983) tvrdil, že nohy neandertálců byli funkčně podobné těm moderních lidí a nevykazovaly rozdíly ve schopnostech pohybu. Klein (1999) zvažoval možnost, že tyto znaky postrádaly funkční význam a pouze reflektovaly genetický drift v izolované evropské linii, ale to se zdá velmi nepravděpodobné (Pearson et al., 2006). Je těžké si představit, proč by genetický drift produkoval tolik změn na různých částech skeletu. Nicméně tyto změny měly genetický základ, protože některé znaky se objevovaly již u velmi

mladých jedinců (Vičec, 1970; 1973; Smith, 1976; Heim, 1982; Trinkaus, 1983), a tak pravděpodobně byly součástí genetického programu neandertálců.



Obr. 7. Srovnání pánve neandertálce a moderního člověka (Aiello a Dean, 1990).

6. DNA neandertálců

První mtDNA vzorek neandertálců byl izolován z pravé kosti pažní (Krings et al., 1997) z Feldhofer 1. Krings a kolektiv (1997) v tomto článku odhadovali divergenci neandertálců od moderních lidí na období před 550 000-690 000 lety. V následujících letech byly získány další a další sekvence (např.: Krings et al, 1999; 2000; Serre et al., 2004; Orlando et al., 2006), které měly pomoci osvětlit informace o neandertálcích. Serre a jeho kolegové (2004) zjistili, že pozorovaná diverzita mtDNA neandertálců byla více podobná té u recentních lidí než u velkých lidoopů. Tento fakt potvrzoval myšlenku, že neandertálci by měli být považováni za odlišný druh od *H. sapiens* (Serre et al., 2004). Na druhou stranu diverzita mtDNA neandertálců a moderních lidí je menší než ta mezi šimpanzi, a tak Wolpoff a kolektiv (1997) a Smith a kolektiv (2005) tento fakt považovali za ukazatel, dle kterého by neandertálci měli být poddruhem *H. sapiens*. V roce 2006 byly publikovány dvě studie prezentující sekvence jaderné DNA (Green et al, 2006; Noonan et al., 2006), které byly signifikantně odlišné od těch moderních lidí. Green a jeho kolegové (2006) ve své práci

datovali divergenci neandertálců a moderních lidí na období před 516 000 lety, nicméně navrhovali, že genetický tok mezi neandertálci a moderními lidmi mohl pokračovat i po této divergenci. Ve druhé studii (Noonan et al., 2006) byla divergence těchto dvou populací datována na období přibližně před 370 000 lety. Stejná studie uvedla, že neandertálci a moderní lidé byli z 99,5 % geneticky identičtí (Noonan et al., 2006). Zcela zásadní význam měla analýza jaderné DNA neandertálců z roku 2007 (Krause et al., 2007), která prokázala, že neandertálci a moderní lidé měli společný gen pro řeč FOXP2 a to v moderní „lidské“ formě. Postupné zdokonalování metodologických postupů pomohlo vylepšit problémy spojené se studiem tak starého genetického materiálu a v roce 2010 byl proveden pokus o sekvenaci celého jaderného genomu neandertálců (Green et al., 2010).

Diverzita všech získaných sekvencí neandertálců byla nízká vzhledem k té moderních lidí (Briggs et al., 2009) a to by mohlo indikovat, že neandertálci prošli efektem hrdla láhve (Kriings et al., 2000). Absence specificky neandertálských mtDNA sekvencí u evropských raných moderních lidí nebo žijících lidí (Serre et al., 2004) podporují fakt, že neandertálci nepřispěli do mtDNA genofondu žijících lidí. I přes chybějící mtDNA evidenci o křížení neandertálců a moderních lidí (Kriings et al., 1997; Serre et al., 2004; Orlando et al., 2006; Briggs et al., 2009), první možný důkaz o křížení těchto dvou populací přišel s pokusem o sekvenaci nukleárního DNA genomu (Green et al., 2010).

6.1. Denisované

V srpnu roku 2010 časopis Nature zveřejnil článek o možném objevení nového druhu homininů (Krause et al., 2010). V Denisově jeskyni, v Altajských horách na Sibiři byl nalezen článek prstu a následně byla provedena analýza DNA, jejíž výsledek ukázal, že nalezená DNA byla odlišná od neandertálské, a dokonce i od moderních lidí (Krause et al., 2010). Byla získána i sekvence nukleárního genomu (Reich et al., 2010; Meyer et al., 2012). Nalezeny byly

také dvě stoličky, které byly morfologicky přiřazené k nalezenému malíčku (Reich et al., 2010; Pennisi, 2013). V lednu roku 2011 byla zveřejněna zpráva potvrzující nález nového archaického člověka tzv. denisovanů, kteří se od neandertálců divergovali přibližně před 640 000 lety (Reich et al., 2010). Kvůli malému počtu nalezených ostatků denisovanů a metodám analýzy DNA nebylo možné o této populaci zjistit mnoho informací. Vylepšení metodiky analýzy DNA (Meyer, 2012; Gibbons, 2012) umožnilo porovnat nukleární DNA dívky z Denisovy jeskyně, která žila před více než 50 000 lety, přímo s genomy žijících lidí a to tak, že vědci vytvořili téměř kompletní soupis malého počtu genetických změn, které nás odlišují od denisovanů, blízkých příbuzných neandertálců (Reich et al., 2010; Gibbons, 2012). I přes to, že denisované jsou prozatím reprezentováni pouze jednou prstní kůstkou a dvěma zuby, geneticky je známe lépe než kterýkoliv jiný archaický druh včetně neandertálců. Bylo potvrzeno, že denisované se křížili s předky některých žijících lidí. Ukázalo se, že 3 % genomu žijících Papuánců pochází od denisovanů a Melanéšané mají 8 % DNA od denisovanů a neandertálců (Gibbons, 2011b). Možné křížení se pravděpodobně odehrávalo v marginálních částech, kde se archaické skupiny potkaly s nově příchozími moderními lidmi (Gibbons, 2011b). V Denisově jeskyni byly mimo jiné nalezeny ve stejné vrstvě i fosílie neandertálců a artefakty přiřazené moderním lidem, což by mohlo znamenat, že tyto tři populace spolu žily v této jeskyni (Gibbons, 2011a). Ukázalo se, že 17 % genomu denisovanů bylo získáno z místních neandertálských populací. Tento fakt by podporoval podstatné mísení mezi těmito dvěma skupinami (Churchill, 2014).

7. Materiální kultura a symbolické chování neandertálců

S nálezy neandertálců je spojováno poměrně velké množství dobře studovatelných záznamů, jako je například materiální kultura, způsob obživy nebo schémata obydlí. Materiální kultura jako taková může ukázat úroveň sofistikovanosti nástrojů a kulturní komplexnosti (Hayden, 1993), schémata mobility, strategie usazování a způsob zpracování surového materiálu (Slimak

a Grand, 2007; Fernandes et al, 2008; Spinapolice, 2012) nebo aspekty jejich subsistenčního chování (Kuhn, 1993; 2011). Z výroby nástrojů a jejich použití je také do určité míry možné usuzovat kognitivní procesy neandertálců (Simek, 1992; Burke, 2012).

7.1. Materiální kultura neandertálců

Pozůstatky neandertálců jsou všeobecně spojovány se středně paleolitickými artefakty, které reprezentují kulturu Mustérien (Wymer, 1982; Mellars, 1996). Nástroje z této kultury byly běžně zpracovávány technikou Levallois (Debénath a Dibble, 1994; Mellars, 1996). I přes to, že kultura Mustérien byla geograficky velmi rozšířená, nebyla jedinou kulturou ve středním pleistocénu, kterou neandertálci produkovali. Jejich pozůstatky jsou také často spojovány s kulturou micoquian (Bosinski, 1967).

Možný vztah mezi schématem mobility, technologickými a typologickými aspekty nástrojů středního paleolitu navrhuje, že některé pozorované proměny těchto nástrojů mohou být adaptivního charakteru (Churchill, 2014).

7.2. Symbolické chování neandertálců

Mezi dva hlavní znaky symbolického chování řadíme umění a náboženství. Existují archeologické záznamy, které mohou být pokládány za důkaz uměleckého vyjádření neandertálců (Hayden, 1993). U nálezů z La Quina ve Francii, Scalyn v Belgii a Prolom II na Ukrajině pozorujeme vyvrтанé zuby a kosti, které pravděpodobně sloužily jako ozdoba, která se věsila na krk (Chase a Dibble, 1987; Stepanchuk, 1993; d'Errico a Villa, 1997). Marquet a Lorblanchet (2003) za zrod paleolitického umění v kultuře Mustérien považují použití červeného okru a dalších pigmentů. Středem jejich tvrzení je nález z doby před 32 000 lety z Francie v podobě malého kousku opracovaného pazourku s úlomkem kosti v kameni, který byl interpretován jako pokus o vytvoření lidského obličeje (Marquet a Lorblanchet, 2003). Dalším kontroverzním nálezem je zlomený medvědí femur s pravidelně rozmístěnými

dírami, kterou Turk a jeho kolegové (1995) interpretovali jako flétnu. Většina takovýchto nálezů však nebývá označována jako artefakty, protože jejich vytvoření se přisuzuje náhodné zvířecí činnosti nebo přírodním silám (Chase a Dibble, 1987; 1990; d'Errico a Villa, 1997; Klein, 1999).

Nejpřesvědčivější objekty umění spojované s neandertálci jsou osobní ozdoby z Grotte du Renne v Arcy-sur-Cure (Hublin et al., 1996). Hublin a jeho kolegové navrhuje, že tyto položky odrážejí jakousi formu ovlivnění neandertálců těmi, co vytvářeli kulturu aurignacien, ve které byly takovéto nálezy běžné (White, 2003). Toto tvrzení by indikovalo dočasné překrytí tvůrců kultury Aurignacien a chatelperronien. Nicméně Zilhão a jeho kolegové (2006) tvrdí, že kultura chatelperronien vždy předcházela kultuře aurignacien v Evropě, a tak navrhuje, že přítomnost podobných položek v aurignacien kultuře reprezentuje kulturní kontinuitu mezi neandertálci a anatomicky moderními lidmi.

Doklady o rituálním nebo náboženském chování mezi neandertálci jsou stejně řídké jako umění. Jedno obecné tvrzení zahrnuje existenci jeskynního kultu medvědů odvozeného na základě početných nálezů kosterních pozůstatků medvědů v jeskyních ve Švýcarsku, v Německu a ve Francii (Bergounioux, 1958), ale pozdější analýzy prokázaly, že se do jeskyně medvědi dostali svou vlastní činností (Kurtén, 1976).

Poslední příklad možného symbolického chování neandertálců je úmyslné pohřbívání mrtvých, což často bývá prvně spojováno právě s neandertálci (Cartmill a Smith, 2009). Kostí neandertálců z několika míst (Krapina a Vindija v Chorvatsku, Kůlna v České republice) nesou známky posmrtných zásahů. Existují důkazy o zpracování neandertálských kostí v Moula-Guercy (Francie) a v El Sidrón (Španělsko), kdy bohužel není jisté, zda to je možno považovat za symbolické chování nebo spíše za subsistenční činnost (Defleur et al., 1999; Rosas et al, 2006). White (1992; 2001) vidí tyto pozůstatky jako zbytky z kanibalských hostin v dobách hladu, a dokonce bylo i spekulováno, že neandertálci vyhylnuli právě kvůli nemocem z požívání svých mrtvých

(Chiarelli, 2004). Na druhou stranu Russel (1987a,b) tvrdí, že důkazy z jeskyně Krapina potvrzují druhotné pohřbívání (exkavace kostí pohřbeného, jejich umytí a následné sekundární pohřbení), které mohlo způsobit stopy na kostech. Nejznámější případ rituálního kanibalismu u neandertálců byl reinterpretován jako výsledek zásahu hyeny (Stiner, 1991; White a Toth, 1991; Mussi, 2001). Otázku kanibalismu u neandertálců prvně otevřel Gorjanovič-Kramberger (1909). Zatím není jasné, zda se kanibalismus objevoval pouze v dobách hladu nebo jako součást sousedských bojů v podobě exokanibalismu (Churchill, 2014). Existují tři důkazy potvrzující úmyslné pohřbívání mrtvých. První z nich jsou existence jam pro ukládání těl (Vlček, 1973; Vandermeersch, 1976; Defleur, 1993), druhý důkaz jsou pozice těl neandertálců, ve kterých byli uloženi k odpočinku a třetí je stádium zachování a kompletnost koster neandertálců. Gargett (1989;1999) tvrdí, že k zachování koster mohlo dojít následkem neúmyslného pohřbení spadlými kusy skály. Někteří autoři (Bergounioux,1958; Defleur, 1993) považují pohřbívání neandertálců za důkaz náboženského a symbolického chování, jiní je považují za účelné zakrytí zapáchajících těl (Klein, 1999). Existence ceremoniálního pohřbívání by byla přesvědčivější, pokud by se s mrtvými našly také pohřbené artefakty (Harrold, 1980). Není tedy snadné určit původní úmysl v pohřbívání, zda se skutečně jednalo o symbolické chování nebo pouze o emoce spojené s mrtvým tělem (respekt/odpor).

8. Vývoj názorů studia neandertálců

Od nálezů Feldhofer 1 v roce 1856 bylo třeba, aby vědci tohoto jedince charakterizovali a na základě jeho typických znaků mu přisoudili fylogenetický status. Důsledkem této snahy ve druhé polovině 19. st. vznikly tři interpretace o původu neandertálců (Cartmill a Smith, 2009).

První považovala neandertálce za reprezentanty barbarské rasy původní populace, která obývala Evropu před Kelty a Germány. Tato teorie vznikla díky kombinaci primitivních znaků neandertálců a moderní velikosti mozku, kvůli kterým Huxley a Schaaffhausen (1858, 1888) nepovažovali

tohoto jedince ani za chybějící článek mezi lidmi a opy, ale ani za odlišný druh *H. sapiens*. Toto vysvětlení perfektně zapadá do běžného myšlení pozdního 19. století o prehistorii. Poté, co Quatrefages de Breau a Hamy vymysleli koncept Cannstatt race v roce 1882, neandertálci sem byli zařazeni jako pouhá extrémní varianta etnické skupiny divokého moderního člověka (Schwalbe, 1904; 1906; Smith 1997).

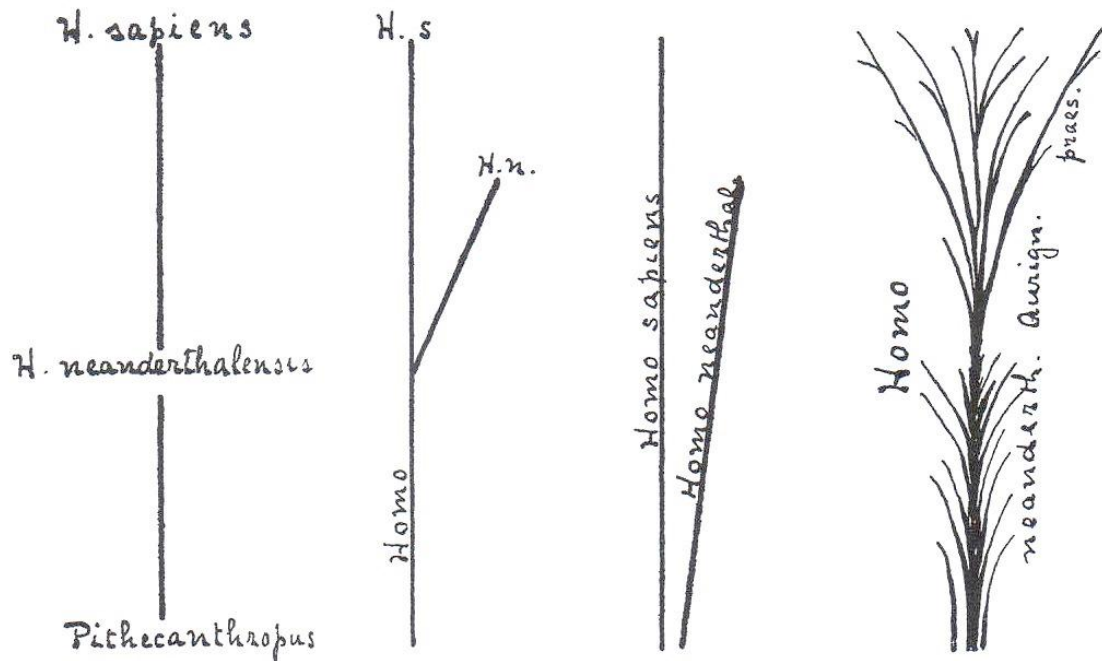
Druhá teorie vznikla pod vlivem anti-evolucionistického myšlení a nalezené fosílie považovala za patologické. Představitel této teorie byl antropolog R. Virchow, který tvrdil, že podivnost nalezených fosílií vyplývá z unikátní kombinace trauma a nemoci (fraktury, rachitida a artritida) (Virchow, 1872). Virchow nesouhlasil s tvrzením, že nalezený jedinec představuje „primitivní“ rasu a snažil se o tom veřejnost přesvědčit tím, že udával příklady severních Němců, kteří dle něj měli stejné „primitivní“ znaky lebky jako nalezený jedinec, a tak nebyl žádný důvod považovat nalezené fosílie za něco jiného než abnormálního jedince „civilizované“ rasy (Cartmill a Smith, 2009). Tuto teorii výrazně znehodnotily další nálezy částí koster (např. Šipka 1880, Spy 1886, Gibraltar 1906 a 1907...), které byly přiřazeny k neandertálcům.

Třetí teorie považoval Feldhofer 1 za vymřelou ne tak vyspělou formu *H. sapiens*. Ve 2. polovině 19. st. King tohoto jedince pojmenoval *H. neanderthalensis* a měl reprezentovat chybějící článek v lidské evoluci, což byl pohled, který převládal až do druhé světové války (Condemi a Weniger, 2011). V 1. polovině 20. st. německý anatom Schwalbe (1901, 1904 a 1906) shrnul, že neandertálci byli odlišní natolik, aby mohli být zařazeni do svého vlastního druhu, který společně s Haeckelem (1868) identifikoval jako imaginární „*Homo primigenius*“. S podobným názorem ve stejnou dobu přišel i Gorjanovič-Kramberger (1906). Podle Schwalbeho (1906) a Gorjanovič-Krambergera (1906) byli neandertálci logickým předchůdcem moderního člověka, avšak nikdy nezvážili, že by mohli být přímým předkem moderního člověka (Smith, 1976; Radovčić, 1988). Další nálezy pozůstatků neandertálců z let 1908 a 1909 z Francie (La Chapelle, Le Moustier, La Quina a La Ferrassie) společně

s vlivem závěrů výše zmíněných autorů způsobily, že většina vědců přijala myšlenku neandertálců jako předků moderního člověka (Cartmill a Smith, 2009).

Tuto éru náhle ukončily Boulovy analýzy fosílií z La Chapelle v publikacích z let 1911-1913, kde Boule přijal pohled na neandertálce jako samostatný druh, ale odmítl myšlenku neandertálců jako předků moderního člověka. Stejný názor sdíleli přední světoví vědci jako Sir Arthur Keith, Earnest Hooton nebo Clark F. Howells, přičemž všichni předpokládali, že neandertálci žili současně s anatomicky moderním člověkem, ale neměli mít žádné příbuzenské pouto (Harvati, 2007; Hrdlička, 1927). Boule ve svých studiích (Boule, 1911; 1912; 1913), ačkoliv byly obecně vysoké kvality (Trinkaus, 1985; Trinkaus a Shipman, 1993), nesprávně považoval patologické znaky za primitivní znaky neandertálců a tvrdil, že jsou postranní větví v linii moderních lidí.

Aleš Hrdlička v roce 1927 napsal knihu „*Neanderthal Phase of Man*“, kde došel k závěru, že se moderní člověk vyvinul z neandertálce, a tak máme všichni společného předka (obr. 8). Už Hrdličkovi bylo v té době jasné, že zařazení neandertálců nebude tak jednoduché, protože chyběly důležité souvislosti (doba výskytu, tělesné rozměry a variace) (Hrdlička, 1927). Hrdlička své dílo uzavírá tím, že odlišná morfologie mezi neandertálci a anatomicky moderním člověkem je dána především redukcí muskulatury u *H. sapiens*, kterou následují změny na zubech, čelisti, obličeji a lebce (Hrdlička, 1927).



Obr. 8. Varianty fylogeneze neandertálců a AMČ (Hrdlička, 1927).

Počátkem 20. st. s Hrdličkovou hypotézou, že se moderní lidé vyvinuli z neandertálců souhlasila řada vědců jako Mayr, Simpson a Dobzhansky (Dobzhansky, 1944; Mayr, 1999). Přišli s názorem, že neandertálci by měli patřit do rodu *H. sapiens* a podpořili nový název *H. sapiens neanderthalensis* (Harvati, 2007). Stejný názor zastávalo několik dalších vědců (Fraipont, Gorjanović-Kramberger, Pearson a Weidenreich).

Přelom 20. a 21. století byl ve znamení zvyšujícího se množství anatomických studií a studií zaměřujících se na objasnění života neandertálců, na prostředí, ve kterém žili, na rozdíly a podobnosti s *H. sapiens* (např. Stringer, 1982; Wolpoff et al., 1981; Zilhão, 1999).

V průběhu 21. století pokračují studia neandertálců ve velkém rozsahu zabývající se všemi aspekty neandertálského života, morfologie nebo DNA studií, ale ani s přesnějšími metodami nejsme schopni odpovědět na otázku fylogenetického vývoje neandertálců.

9. Diskuze

Druhá divergence je indikována přerušením genetického toku mezi druhy (Mayr, 1963; Hennig, 1966), a proto jednotlivé větve na fylogenetickém stromě reprezentují rodové pouto na základě výměny genů mezi členy té dané větve. To znamená, že oddělené větve zahrnují absenci genové výměny a vztahy mezi druhy jsou hierarchické povahy (Holliday, 2003). Pokud ale zvážíme možnost genetické výměny mezi jednotlivými druhy, je třeba přijmout fakt, že fylogenetické vztahy mohou být i retikulární, což by mohlo znamenat, že retikulace hrála roli v evoluci homininů. Homininové jsou geneticky příbuzný taxon, u kterého byl pravděpodobnější výskyt hybridizace mezi jejími členy (Holliday, 2003).

Koncepty druhu jsou kritickým problémem pro hybridizaci, protože jak jeden definuje druh ovlivňuje i jeho pohled na problém retikulární evoluce. V dnešní době existuje přibližně 22 konceptů druhu (Mayden, 1997). Biologický koncept druhu (Mayr, 1942; 1963; 2000) je jeden z mnoha zmiňovaných v kontextu problematiky neandertálců, ačkoliv není aplikovatelný na fosilní data. V tomto konceptu Mayr druhy definuje jako skupiny křížících se přírodních populací, které jsou reprodukčně izolované od jiných takových skupin (Mayr, 2000). Podle tohoto konceptu by tedy neandertálci byli poddruhem *H. sapiens*. Také ale existují koncepty druhu, které nevyžadují reprodukční izolaci, tyto koncepty mají navíc výhodu, že jsou aplikovatelné na fosilní data. Prvním z nich je evoluční koncept druhu (Simpson, 1961), který je částečně aplikovatelný na paleoantropologické otázky a kde Simpson definoval evoluční druhy jako linii vyvíjející se samostatně od ostatních se svou vlastní evoluční rolí a tendencemi, zároveň, ale dodal, že dva druhy se mohou do určitého rozsahu křížit, aniž by ztratili svou odlišnost v evolučních rolích (Simpson, 1961). Další je fylogenetický koncept druhu (Cracraft, 1983), kde jsou fylogenetické druhy definované jako organismy diagnosticky odlišné od ostatních, mezi kterými existuje rodičovské schéma předchůdce a potomka (Cracraft, 1989). Tento koncept bývá obměňován, ale pouze verze Mishlera a Theriota (2002) zmiňuje možnost genetické výměny mezi dvěma druhy. Poslední koncept druhu relevantní pro problematiku genetické výměny

neandertálců a moderních druhů je koncept druhové koheze (Templeton, 1989), kde je druh definován jako nejinkluzivnější populace jedinců majících potenciál pro fenotypickou soudržnost skrze přirozené soudržné mechanismy. V rámci tohoto konceptu se objevil termín syngameon (Lotsy, 1925). Termín syngameon odkazuje k blízce příbuzné skupině druhů rostlin, u kterých probíhá hybridizace a které vytvářejí extenzivní hybridní zóny. Tyto zóny zůstávají prostorově a časově stabilní, ale zachovávají si své specifické identity. Původně byl tento termín používán pouze pro rostliny, ale Templeton tvrdí, že syngameoni se objevují i u savců (Templeton, 1989). Jako příklad uvádí rod *Canis*, *C. lupus* (vlci), *C. latrans* (kojoti) a *C. familiaris* (psi), kteří jsou interfertilní, ale mají různé ekologické preference a odlišnou morfologii, chování a genetické profily (Templeton, 1989). Jinými slovy, i přes to, že tyto tři druhy se kříží a produkují životaschopné a fertlní potomstvo (Hilton, 1978), jejich morfologická odlišnost je snadno rozpoznatelná, stejně tak odlišnost genetická (Templeton, 1989). Co se týče behaviorálních rozdílů, vlci jsou zvířata, která se zdržují ve smečkách s komplexní sociální spoluprací, zatímco kojoti jsou více solitární (Holliday, 2006). Molekulární data tvrdí, že kojoti a vlci se oddělili v období před 1 500 000–2 500 000 lety (Wayne et al., 1991), a tak kojoti a vlci reprezentují kohezivní evoluční druhy, které dosáhly svých vlastních identit (Holliday, 2006), nicméně biologický koncept druhu by kojoty a vlky (potažmo psy) zařadil do jednoho druhu (Wolpoff, 1999). Tento příklad ukazuje, že interfertilita mezi savci by mohla být vyšší, než se předpokládalo. Rod *Homo* poskytuje mnoho potenciálních příkladů hybridizace a jedním z nejznámějších případů je křížení mezi moderními lidmi a neandertálci. Tyto dva druhy sdílí mnoho synapomorfii, lebečních i tělesných (Tattersall, 1992), které naznačují, že se jedná o sesterské taxy (Holliday, 2003). Neandertálci jsou mnoha považováni za dostatečně odlišné, aby mohli být považováni za samostatný druh (Tattersall, 1992; Stringer, 1994). Paviáni byli navrženi jako analogie hybridizace v lidské evoluci (Jolly, 2001). Jedním z hlavních důvodů je, že se pravděpodobně podobají homininům v populační struktuře a diverzitě (Jolly, 2001). Změny paviánů jsou geneticky odlišné a mají komplexní historii

diverzifikace a následné genetické výměny. Tato komplexita zahrnuje informaci o hybridních zónách, kde paviáni přišli do kontaktu (Ackermann et al., 2006). Další možnou analogií mezi paviány a lidmi je ta, že vymřelí paviáni se od svého společného předka začali divergovat přibližně před 1 800 000 lety, asi tak v době, kdy se rod *Homo* začal vyvíjet. V tomto světle fylogenetická pozice paviánů jako allotaxy, která reprezentuje jak biologický poddruh, tak fylogenetický druh může být analogií vztahu homininů v pleistocénu, jako například vztahy mezi neandertálci a jejich současníky (Jolly, 2001).

Neandertálci se od moderních lidí oddělili v období před 250 000 – 850 000 lety (Green et al., 2010; Noonan et al., 2006), ale tyto dvě skupiny nebyly odděleny reprodukčně. Sankararaman a kolektiv (2014) tvrdí, že hybridní křížení mezi neandertálci a moderními lidmi by mohlo být charakterizováno Haldanovým pravidlem, které tvrdí, že snížená fertilita nebo životaschopnost hybridů se projevuje u heterogametického pohlaví (Haldane, 1922). Jinými slovy jedno z pohlaví by bylo fertilmí, zatímco to druhé plně sterilní (Holliday et al., 2014). Skelet čtyřletého dítěte nalezený v Portugalsku a datovaný do období před 24 500 let (Duarte et al., 1999) je poslední domnělý doklad hybridizace neandertálců a moderních lidí. Toto dítě (Lagar Velho 1) prokazovalo jak moderní morfologii, tak určitý stupeň znaků neandertálců – *fossa suprainiac*a, lopatovitý tvar řezáků a posteriorní ústup mandibulární symfýzy (Duarte et al., 1999; Trinkaus a Zilhão, 2002). Ani tento nález nebyl bez problému. Tattersal a Schwartz (1999) tvrdí, že introgrese by způsobila vzhled Lagar Velho 1 podobný buď neandertálcům nebo moderním lidem, ale ne mix obojího. Když se neandertálci a moderní lidé křížili, jak je možné, že o této skutečnosti máme tak málo fosilní evidence? Holliday (2006) nabízí tři možné odpovědi na tuto otázku. První možností je, že i když se archaické a moderní populace křížili, my nejsme zatím schopni to detekovat (Holliday, 2006). Hybridizace je ve většině případech objevena, když je zvíře fenotypově identifikováno jako jeden druh, ale prokazuje mtDNA druhu jiného, ale u tak starého fosilního materiálu je možné, že hybridní jedinci mohly mít znaky,

keré jsou paleontologicky neviditelné (Holliday, 2006). Druhé možné vysvětlení, proč máme tak málo důkazů o hybridizaci mezi těmito dvěma populacemi jsou prezygotické behaviorální izolační mechanismy, které mohly způsobit, že neandertálci a moderní lidé se nemuseli rozpoznat jako potenciální partneři (Holliday, 2006). V kapitole o materiální kultuře neandertálců jsem zmiňovala několik možných příkladů symbolického myšlení neandertálců, které ale často bývají zpochybňovány a někteří vědci tvrdí, že *H. sapiens* byl jediný druh schopný symbolického myšlení (Henshilwood a Marean, 2003; Mellars, 2005). Z tohoto tvrzení by tedy vyplývalo, že moderní lidé byli více inteligentní než neandertálci a to by mohl být prezygotický izolační mechanismus. Nicméně neexistují jasné rozdíly v morfologii mozku mezi těmito dvěma druhy (Holloway, 1985). Absolutně měli neandertálci větší mozek než moderní lidé, ale relativně k velikosti těla byli neandertálci méně encefalizováni (Kappelman, 1996; Ruff et al., 1997), ale ani tak není rozumné usuzovat signifikantní rozdíly v mentální kapacitě založené na relativní velikosti mozku neandertálců. Nedostatek morfologických důkazů o kognitivních rozdílech mezi těmito dvěma druhy podporuje archeologická data, která vidí neandertálce jako symbolické bytosti schopné symbolického myšlení, i když v menším rozsahu než moderní lidé (Mellars, 2005; Holliday, 2006;). Ovšem podle Henshilwooda a Mareana (2003) tento fakt mohl být ovlivněn i velikostí populace, přičemž menší velikost populace by mohla znamenat i nižší produkci symbolického myšlení. Velikost populace je dle Hollidaye (2006) třetím možným vysvětlením nedostatku důkazů o křížení mezi neandertálci a moderními lidmi.

Velikostí populace ve starém světě se v nedávné studii zabýval Holliday a kolektiv (2014) v rámci pravděpodobnosti modelů původu moderních lidí. S původem moderních lidí jsou spojené dva odlišné modely. Prvním z nich je „Out of Africa“ (Cann et al, 1987), podle kterého moderní člověk nahradil všechny ostatní populace, a ve kterém existoval značný genetický tok (Holliday et al., 2014). Druhý je model regionální kontinuity, dle kterého byli moderní lidé reprodukčně izolováni od neandertálců (Holliday et al., 2014).

Tento model je možné zamítnout od roku 2010, kdy Green a kolektiv sekvencovali jadernou DNA neandertálců, která prokázala genetický tok mezi neandertálci a moderními lidmi (Green et al., 2010). Holliday a kolektiv (2014) vypočítali velikost populace před 100 000 lety na rozmezí od 100 000 do 2 500 000, což by znamenalo, že malé skupiny rodu *Homo* spolu zřídka přicházeli do kontaktu a to by vysvětlovalo morfologické rozdíly mezi nimi. Toto tvrzení je dle nich také důležité teoreticky, protože jednou z hlavních tezí „Out of Africa“ je, že existoval značný genetický tok mezi geograficky rozšířenými populacemi nemoderních lidí (Holliday et al, 2014). Mimo tyto dva modely je známy ještě asimilační model (Smith, 1984; 1992; 1994; 2010; Smith a Trinkaus, 1991) podle kterého existoval genetický tok mezi archaickými a moderními populacemi, kdy obě populace „splynuli“. Toto „splynutí“ bylo patrné i v morfologii raných moderních lidí (Holliday et al., 2014).

Rod *Homo* byl založen Linném (1758). První krok v procesu rozšíření rodu *Homo* přišel s rozeznáním neandertálců jako nového druhu v roce 1864 (King, 1864). Zahnutí neandertálců do rodu *Homo* bylo provedeno především na základě morfologických znaků lebečního a postkraniálního skeletu. Bylo zjištěno, že lebka neandertálců se odlišovala od moderních lidí v mnoha znacích (Trinkaus, 1983; Stringer a Gamble, 1993). Neandertálci měli diskrétní a zakulacený nadočnicový val, prognatismus střední části obličeje, laterálně vystupující kost temenní, posteriorně vystupující kost týlní s typickou týlní výdutí, velké řezáky a špičáky s velkými kořenovými kanálky. Relativní velikost mozku neandertálců byla vzhledem k velikosti těla menší než relativní velikost mozku moderních lidí. Postkraniální se neandertálci vyznačovali menší robustnější postavou s poměrně kratšími končetinami ve srovnání s moderními lidmi. Po přidání neandertálců do rodu *Homo* následovali *H. heidelbergensis*, *H. erectus*, *H. habilis*, *H. ergaster*, *H. rudolfensis* a *H. antecessor* (Wood a Collard, 1999).

Dle Harrisona (1993) byl v 90. letech 20. století mezi paleontology rozšířený trend použití kladistických metod k problému rozpoznání druhů. Kladistické koncepty se dle něj používaly jak základy pro diagnostikování druhů a k identifikaci jedinců, kteří by k tomuto druhu měli být zařazení (Harrison, 1993). Důraz byl kladen na identifikování přítomnosti autapomorfí pro rozeznání hominidů jako odlišného druhu, kdy jako příklad uvádí status *H. erectus* (Harrison, 1993). Skupiny druhů by měli být formulovány jako náležitosti kladistických analýz, ve kterých se zvažují všechny formy mezidruhových variací (Hennig, 1966). Hennig (1966) tvrdí, že fosilní záznamy mohou být identifikovány pouze na základě morfologických kritérií a zařazení nalezeného jedince závisí na srovnání morfologických znaků s dobře prozkoumanými jinými jedinci. Dnes víme, že pokud bychom spoléhali pouze na morfologické znaky bez zvážení vhodného konceptu druhu, geografických variací, genetických vlastností nebo behaviorálních schopností nalezených archaických populací, existovalo by jich obrovské množství. Jako příklad může posloužit studie madagaskarských lemurů (Tattersall, 2007), kde Tattersall uvádí rozšíření druhů madagaskarských lemurů od roku 1982. Tattersall zaznamenal nárůst o více než 36 druhů, a proto tvrdí, že není možné spoléhat se pouze na morfologická nebo genetická data, ale je třeba zahrnout i informace o zeměpisném rozdělení, ekologických posunech, potenciálních reprodukčních bariérách a povaze hybridních zón (Tattersall, 2007). Tattersall (1986) tvrdí, že oddělený druh by měl být identifikován, pokud lze snadno pozorovat odlišné proměny tohoto druhu.

Bohužel v paleoantropologii je mnoho oblastí, kde nám preciznost uniká. Není jisté, kolik druhů fosílií v minulosti existovalo, velikost vzorků fosílií je málo, význam a struktura variací znaků u fosílií nejsou plně známi (Willermet, 2012). Paleontologický výzkum závisí na metrických i nemetrických datech při rozpoznání druhů fosilních záznamů a při rekonstrukci fylogenetických vztahů. V mnoha fylogenetických analýzách existuje předpoklad, že pouze jedna fylogeneze je historicky správná a že druhy jsou reálné biologické entity v ontologickém, objektivním a systematickém smyslu (Willermet, 2012). Často

je velmi těžké určit, zda by fenotypově odlišná skupina měla být identifikována jako poddruh nebo samostatný druh. Neandertálci a moderní lidé si byli velmi blízcí a hranice mezi nimi je nejasná. Blízce příbuzné, mísící se druhy by mohly být zařazeny do taxy syngameonů, kam bychom pak mohli zařadit i neandertálce a moderní lidi (Holliday, 2006). Dopad křížení neandertalců a moderních lidí do fylogenetické systematiky je závislý na výběru konceptu druhu a na zařazení neandertalců. Pokud bychom neandertálce chápali jako samostatný druh *H. neanderthalensis* (dnes převládající názor viz Harvati et al., 2004), měli by svou vlastní větev na fylogenetickém stromě. V případě, že bychom o neandertalcích uvažovali jako o poddruhu *H. sapiens neanderthalensis*, byli by neandertálci součástí větve *H. sapiens*.

Závěr

Studium neandertálců probíhá více než 150 let, stále ale nejsou zodpovězeny všechny otázky spojené s jejich životem, genetikou, morfologickou variabilitou, morfologií jako takovou, ale hlavně nejsou všichni stejného názoru, co se jejich fylogenetického zařazení týče.

Od objevu Feldhofer 1 (Schaaffhausen, 1858) bylo vydáno nespočetné množství studií zabývajících se neobvyklou morfologickou stavbou neandertálců (např.: Gorjanović-Kramberger, 1906; Vlček, 1967; Hublin, 1980; Wolpoff et al., 1981; Trinkaus, 2003; Gunz et al., 2010). Zatímco v některých studiích autoři odlišné morfologické znaky neandertálců považují za dostatečný důkaz o tom, že jsou samostatným druhem tedy *H. neanderthalensis* (Trinkaus, 1984; Tattersall, 1986; Rozzi a Bermudez de Castro, 2004), jiní se přiklánějí tvrzení, že jejich odlišnosti lze vysvětlit například adaptačními nebo genetickými faktory a jsou poddruhem *H. sapiens neanderthalensis* (Brose a Wolpoff, 1971; Wolpoff et al., 2004; Baillie, 2013). Nehledě na to, ke kterému názoru se přikloníme faktem zůstává, že neandertálci byli morfologicky velmi odlišní od moderních lidí, ať už robusticitou svého těla s poměrně krátkými končetinami nebo značnými odlišnostmi v kraniální oblasti jako týlní výduť, výrazný nadočnicový val, velké orbity, prognatická střední část obličeje nebo retromolární prostor.

K vyřešení otázky fylogenetického zařazení neandertálců bohužel nepříspěly ani objevy z genetického světa. Zatímco mtDNA sekvence nepotvrdily, že se neandertálci a moderní lidé křížili (Krings et al., 1997; Krings et al., 2000; Serre et al., 2004), sekvence nukleárního genomu (Green et al., 2010) přišla s tvrzením, že mezi těmito dvěma populacemi došlo k nepatrné introgresi. Situaci navíc zkomplikoval nález denisovanů, blízkých příbuzných neandertálců (Krause et al., 2010).

Zařazen neandertálců je z velké části také závislé na výběru konceptu druhu, který ovlivňuje pohled na danou problematiku. Tato práce uvedla 4 koncepty druhu často zmiňované v souvislosti s problematikou zařazení

neandertálců – biologický koncept druhu (Mayr, 1942), voluční koncept druhu (Simpson, 1961), fylogenetický koncept druhu (Cracraft, 1989) a koncept druhové koheze (Templeton, 1989).

V poslední kapitole se tato práce zabývá rozvedením tématu fylogenetické systematiky a tím, jaký je možný dopad křížení mezi archaickými a moderními populacemi právě do fylogenetické systematiky. Objevují se tam také příklady ze světa savců, které se podobají problematice zařazení neandertálců a napomáhají při jejím pochopení.

Ačkoliv dnes máme již značné množství znalostí o populacích neandertálců a moderních lidí, otázka problematiky zařazení neandertálců se stále nezdá být blíže svému vyřešení, které by bylo akceptováno většinou vědeckého světa.

Resumé

The aim of this thesis is to show morphological and genetical features of Neanderthals, their life, symbolical thinking and geographical distribution. It also contains opinions about phylogenetic status of Neanderthals and their changes in time. The paper describes species concepts usually mentioned with issue of Neanderthals. It focuses on pros and cons of their phylogenetic status and reasons why they should belong either to *Homo sapiens neanderthalensis* or to be a distinct species *Homo neanderthalensis*. The thesis also contains the issue of hybridization and its consequences into phylogenetic systematics.

Seznam literatury

Ackermann, R. R.; Rogers, J. a Cheverud, M. J. 2006. Identifying the morphological signatures of hybridization in primate and human evolution. *Journal of Human Evolution*. 20:1-14.

Ahern, J.; a Smith, F. 2004. Adolescent archaics or adult moderns? Le Moustier I as a model for estimating age at death of fragmentary supraorbital fossils in the modern human origins debate. *Homo*. 55:1-19.

Aiello Leslie-Dean, C. 1990. *Human Evolutionary Anatomy*. London: Academic Press. Harcourt Brace Jovanovich.

Antón, S. 1994. Mechanical and other perspectives on Neandertal craniofacial morphology. In: Corruccini a Ciochon 1994: 677-695.

Antunes, M. a Cunha, A. 1992. Neanderthalian remains from Figueira Brava cave, Portugal. *Gébios*. 25:681-692.

Antunes Miguel Telles et al. 2000. *The Latest Neanderthals*. In: Antuanes, M. T. (ed.): últimos Neandertais em Portugal: Odontologic and Other Evidence. Lisboa: Academia das Ciências de Lisboa, str 269-303.

Arsuaga, J-L.; Carretero, J. M.; Lorenzo, C.; Gracia, A.; Martínez, I.; Bermúdez de Castro, J-L. a Carbonell, E. 1997. Size variation in Middle Pleistocene humans. *Science*. 277:1086-1088.

Arsuaga, J-L.; Lorenzo, C; Carretero, J-M.; Gracia, A. Martínez, I.; García, N.; Bermúdez de Castro, J-M. a Carbonell, E. 1999. A complete human pelvis from the Middle Pleistocene of Spain. *Nature*. 399:255-258.

Arsuaga, J-L.; Martínez, I.; Gracia, A.; Carretero, J-M. a Carbonell, E. 1993. Three new human skulls from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene site in the Sierra de Atapuerca, Spain. *Nature*. 362:534-537.

- Baillie, P. T. C. 2013. Neanderthals: Unique from Humans, or Uniquely Human? *Kroeber Anthropological Society*. 103:93-107.
- Banks, W. E.; d'Errico, F.; Peterson, A. T.; Kageyama, M.; Sima, A. a Sánchez-Goni, M-F. 2008. Neanderthal extinction by competitive exclusion. *PLoSOne*. 3:e3972.
- Bastir, M. a Rosas, A. 2006. Correlated variation between the lateral basicranium and the face: a geometric morpholometric study in different human groups. *Archaeological Oral Biology*. 51:814-824.
- Bastir, M.; Rosas, A. a O'Higgins, P. 2007. Craniofacial levels and the morphological maturation of the human skull. *Journal of Anatomy*. 209:637-654.
- Bergounioux, F. 1958. „Spiritualité“ de l'homme de Néandertal. In: von Koenigswald 1958: 151-166.
- Bischoff, J. L.; Sham, D. D.; Aramburu, A.; Arsuaga, J.-L.; Carbonell, F. a de Castro, J. M.B. 2003. The Sima de los Huesos hominids date to beyon U/TH equilibrium (>350 kyr) and perhaps to 400-500 kyr: new radiometric dates. *Journal of Archaeological Science*. 30:275-280.
- Bischoff, J. L.; Williams, R. W.; Rosenbauer, R. J.; Aramburu, A.; Arsuaga, J.-L.; García, N. a Cuenca-Bescós, G. 2007. High-resolution U-series dates from the Sima de los Huesos hominids yields 600 \pm 66 kyrs: implications for the evolution of the early Neanderthal lineage. *Journal of Archaeological Science*. 34:763-770.
- Bosinski, G. 1967. Die mittelpaläolithischen Funde im westlichen Mitteleuropa. *Fundamenta A/4*, Köln.
- Boule, M. 1911/1913. L'homme fossile de La Chapelle-aux-Saints. *Annales de Paléontologie*. 6:111-172, 7:21-192, 8:1-70; 209-278.
- Briggs, A. W.; Good, J. M.; Green, R. E.; Krause, J.; Maricic, T.; Stenzel, U.; Lalueza-Fox, C.; Rudan, P.; Brajkovic', D.; Kućan, Ž.; Gušić, I.; Schmitz, R.;

- Doronichev, V. B.; Golovanova, L. V.; de la Rasilla, M.; Fortea, J.; Rosas, A. a Pääbo, S. 2009. Targeted retrieval and analysis of five Neanderthal mtDNA genomes. *Science* 325:318–321.
- Brose, D. S. a Wolpoff, M. 1971. Early Upper Paleolithic Man and Late Middle Paleolithic Tools. *American Anthropologist*. 73:1156-1194
- Bruner, E.; Manzi, G. a Arsuaga, J- L. 2003. Encephalization and allometric trajectories in the genus *Homo*: evidence from the Neanderthal and modern lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 100:15335-15340.
- Bruner, E a Manzi, G. 2006. Saccopastore I: The earliest Neanderthal? A new look at an old cranium. In: Harvati a Harrison 2006: 23-36.
- Burke, A. 2012. Spatial abilities, cognition and the pattern of Neanderthal and modern human dispersals. *Quatern. Int.* 247:230–235.
- Chase, P. a Dibble, H. 1987. Middle Paleolithic symbolism: A review of current evidence and interpretations. *Journal of Anthropological Archaeology*. 6:263-296.
- Chase, P. a Dibble, H. 1990. On the emergence of modern humans. *Current Anthropology*. 38:58-59.
- Chiarelli, B. 2004. Spongiform encephalopathy, cannibalism and Neanderthal's extinction. *Human Evolution*. 19:81-91.
- Churchill, S. 2006. Bioenergetic perspectives on Neanderthal thermoregulatory and activity budgets. In: Harvati a Harrison 2006: 113-133.
- Churchill, S. E. 2014. *Thin on the ground: Neanderthal biology, archeology and ecology*. Hoboken, NJ: Wiley-Blackwell.
- Churchill, S. a Trinkaus, E. 1990. Neanderthal scapular glenoid morphology. *American Journal of Physical Anthropology*. 83:147-160.

- Churchill, S.; Pearson, O.; Grine, F.; Trinkaus, E. a Holliday T. 1996. Morphological affinities of the proximal ulna from Klasies River Main Site: Archaic or modern? *Journal of Human Evolution*. 31:213-237.
- Cann, R.; Stoneking, M. a Wilson, C. A. 1987. Mitochondrial DNA and Human Evolution. *Nature*. 325:31-36.
- Cartmill, M. a Smith, F. 2009. *The human lineage*. Hoboken, N.J.: Wiley-Blackwell.
- Caspari, R. 1991. *The evolution of the posteriro cranial vault in the Central European Upper Plesitocene*. PhD. Dissertation, University of Michigan. Ann Arbor: University Microfilms.
- Condemi, S. 1992. *Les hommes fossiles de Saccopastore et leurs relations phylogénétiques*. Paris: CNRS.
- Condemi, S. 2001. *Les Néandertaliens de La Chaise*. Paris: Comité des Travaux Historiques et Scientifiques.
- Condemi, S. 2006. *150 Years of Neanderthal Studies: Old Question, New Answers*, s. 33–47. In Éva B. Bodzsár, Charles Susanne (eds.): *Human Evolution: Facts and Factors*. 2006. Budapest: Eötvös University Press.
- Condemi, S. a Weniger, G-Ch. 2011. Vertebrae paleobiology and paleoanthropology. In: *Continuity and discontinuity in the peopling of Europe: one hundred fifty years of Neanderthal study*. New York.
- Coon, C. 1962. *The Origin of Races*. New York: A. A. Knopf.
- Cracraft, J. 1983. Species concepts and speciation analysis. *Current Ornithology*. 1:159-187.
- Cracraft, J. 1989. Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of

differentiation. In: Otte, D.; Endler, J. A. (Eds.), *Speciation and its Consequences*. Sinauer Associates, Sunderland, MA. Str. 28-59.

Dean, D.; Hublin, J-J.; Holloway, R.; Ziegler, R. 1998. On the phylogenetic position of the pre-Neandertal specimen from Reilingen, Germany. *Journal of Human Evolution*. 34:486-508.

Debénath, A. a Dibble, H. L. 1994. *Handbook of Paleolithic Typology, Vol. 1: Lower and Middle Paleolithic of Europe*. Cypher, Philadelphia.

Defleur, A. 1993. *Les sépultures moustériennes*. Paris: Editions du CNRS.

Defleur, A.; White, T.; Valensi, P.; Slimak, L. a Crégut-Bonnouère, É. 1999. Neanderthal cannibalism at Moula-Guercy, Ardèche, France. *Science*. 286:128-131.

d'Errico, F. a Villa, P. 1997. Holes and grooves: The contribution of microscopy to the problem of art origins. *Journal of Human Evolution*. 33:1-31.

Dobzhansky T. 1944. On Species and Races of Living and Fossil Man. *American Journal of Physical Anthropology*. sv. 2 – 3, str 251, 257 – 259, 265.

Duarte, C.; Mauricio, J.; Pettitt, P. B.; Souto, P.; Trinkaus, E.; van der Plicht, H. a Zilhão, J. 1999. The early Upper Paleolithic human skeleton from the Abrigo do Lagar Velho (Portugal) and modern human emergence in Iberia. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 96:7604-7609.

Enlow, D. H. 1990. *Facial growth*, 3rd edn. Philadelphia, PA: Saunders Company.

Enlow, D. H. a Azuma, M. 1975. Functional growth boundaries in the human and mammalian face. In: *Morphogenesis and malformation of the face and the*

brain. Begsma, D.; Langman, J. a Paul, W. N. (eds). New York, NY: Alan R. Riss. Str. 217-230.

Fernandes, P.; Raynal, J. P. a Moncel, M. H. 2008. Middle Palaeolithic raw material gathering territories and human mobility in the southern Massif Central, France: first results from a petroarchaeological study on flint. *Journal of Archaeological Science*. 35:2357–2370.

Finlayson, C. 2005. Biogeography and evolution of the genus *Homo*. *Trends Ecol. Evol.* 20:457-463.

Finlayson, C. a Carrión, J. S. 2007. Rapid ecological turnover and its impact on Neanderthal and other human populations. *Trends Ecol. Evol.* 22:231-222.

Finlayson, C.; Fa, D. A.; Finlayson, G.; Giles Pacheco, F.; Rodríguez Vidal, J. 2004. Did the moderns kill oIT the Neanderthals? A reply to F. d'Errico and Sánchez Gofli. *Quatr. Sci. Rev.* 23:1205-1209.

Flores, J. C. 1998. A mathematical model for Neanderthal extinction. *Journal of Theoretical Biology*. 191:295-298.

Franciscus, R. a Trinkaus, E. 1995. Determinants of retromolar space presence in Pleistocene *Homo* mandibles. *Journal of Human Evolution*. 28:577-595.

Franciscus, R. a Churchill, S. 2002. The costal skeleton of Shanidar 3 and a reappraisal of Neandertal thoracic morphology. *Journal of Human Anthropology*. 42:303-356.

Frapoint, J. a Lohest, M. 1887. La race humaine de Néanderthal ou de Cannstadt en Blgique: Recherches ethnographiques sur les ossements humaines découverts dans les dépôts quaternaires d'une grotte à Spy et détermination de leur âge géologique. *Archives de Biologie*. 7:587-757.

Framer, D. W.; Wolpoff, M.; Thorne, A.; Smith, F. a Pope, G. 1994. Getting it Straight. *American Anthropologist*. 96(2): 424-438.

- Gargett, R. 1989. Grave shortcomings: The evidence for Neanderthal burial. *Current anthropology*. 30:157-190.
- Gargett, R. 1999. Middle Paleolithic burial is not a dead issue: The view from Qafzeh, Sant-Césaire, Kebara, Amud and Dederiyeh. *Journal of Human Evolution*. 32:27-90.
- Gibbons, A. 2011a. Who were the Denisovans? *Science*. 333:1082-1087
- Gibbons, A. 2011b. A New View of the Birth of *Homo sapiens*. *Science*. 331:392-394.
- Gibbons, A. 2012. A Crystal-Clear View of an Extinct Girl's Genome. *Science*. 337:1028-1029.
- Gilligan, I. 2007. Neanderthal extinction and modern human behaviour: the role of climate change and clothing. *World Archaeology*. 39:499-514.
- Gorjanović-Kramberger, D. 1902. Der paläolithische Mensch und seine Zeitgenossen aus dem Diluvium von Krapina in Kroatien, III. *Mitteilungen der anthropologischen Gesellschaft in Wien*. 32:189-216.
- Gorjanović-Kramberger, D. 1906. *Der diluviale Mensch von Krapina in Kroatien*. Ein Beitrag zur Paläoanthropologie. Wiesbaden: Kreidel.
- Gorjanović-Kramberger, D. 1907. Die Kronen und Wurzeln der Mahlzähne des *Homo primigenius* und ihre genetische Bedeutung. *Anthropologischer Anzeiger*. 31:97-138.
- Gorjanović-Kramberger, D. 1909. Pracovjek iz Krapine kanibal. *Glasnik hrvatskog prirodoslovnog društva*. 21:62-67.
- Green, R. E.; Krause, J.; Briggs, A. W. et al. 2010. A draft sequence of the Neanderthal genome. *Science*. 328:710-722.
- Green, R. E.; Krause, J.; Ptak, S.; Briggs, A.; Ronan, M.; Lei Du; Egholm, M.; Rothberg, J.; Paunovic, M. a Pääbo, S. 2006. Analysis of one million base pairs of Neanderthal DNA. *Nature*. 444:330-336.

Guipert, G.; de Lumley, M. A.; Tuffreau, A. a Mafart, B. 2011. A late Middle Pleistocene hominid Biache-Saint-Vaast 2, north France. *C. R. Palevol.* 10:21-33.

Gunz, P.; Neubauer, S; Maureille, B a Hublin, J-J. 2010. Brain development after birth differs between Neanderthals and modern humans. *Current Anthropology.* 20:R921-R922.

Haeckel, E. 1868. *Natürliche Schöpfungsgeschichte.* Berlin: Reimer.

Haldane, J. B. S. 1922. Sex ratio and unisexual sterility of hybrid animals. *Journal of Genetics.* 12:101-109.

Harrison, T. 1993. Cladistic concepts and the species problem in hominoid evolution. In: Kimbel, W. H. a Martin, L. B. (eds). *Species, species concepts, and Primate Evolution.* Plenum Press, New York, str 345-371.

Harrold, F. 1980. A comparative analysis of Eurasian Paleolithic burials. *WA.* 12:195-211.

Harvati, K. 2007. *Neanderthals and Their Contemporaries.* In: Winfried.

Harvati, K.; Frost, R. S. a McNulty, P. K. 2004. Neanderthal Taxonomy Reconsidered: Implications of 3D Primate Modes of Intra- and Interspecific Differences. *Proceedings of the National Academy of Sciences.* 101: 1147-1152.

Hayden, B. 1993. The cultural capacities of Neandertals: A review and reevaluation. *Journal of Human Evolution.* 24:113-146.

Heim, J. 1978. Contribution du massif facial a la morphogenèse du crâne Néandertalien. In: *Les origines humaines et les époques de l'intelligence.* Paris: Masson, str 183-215.

Heim, J. 1982. *Les enfants néandertaliens de la Ferrassie.* Paris: Masson.

- Hedges, R.; Housley, R.; Bronk-Ramsey, C. a Van Klinken, G. 1994. Radiocarbon dates from the Oxford AMS system: Archaeometry datelist 9. *Archaeometry*. 36:337-374.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Pres. Urbana.
- Henshilwood, C. S. a Marean, C. W. 2003. The origin of modern human behaviour: a review and critique of models and test implications. *Current Anthropology*. 44:627-651.
- Higham, T.; Bronk-Ramse, C.; Karavanic, I.; Smith, F. a Trinkaus, E. 2006. Revised direct radiocarbon dating of the Vindija G₁ Upper Paleolithic Neandertals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 103:553-557.
- Holliday, T. W. 2003. Species Concepts, Reticulation, And Human Evolution. *Current Anthropology*. 44:653-673.
- Holliday, T. W. 2006. Neanderthals and modern humans: an example of a mammalian syngameon? In: Harvati, K. a Harrison, T. (eds). *Neanderthals Revisited: New Approaches and Perspectives*. Springer, str 281-298.
- Holliday, T. W. a Falsetti, A. 1995. Lower limb length of European early modern humans in relation to mobility and climate. *Journal of Human Evolution*. 29:141-153.
- Holliday, T. W., Gautney, J. R. a Friedl, L. 2014. Right for the Wrong Reasons Reflections on Modern Human Origins in the Post-Neanderthal Genome Era. *Current Anthropology* 55:696-724.
- Holloway, R. L. 1985. The poor brain of *Homo sapiens neanderthalensis*: See what you please. In: Delson, E. (ed). *Ancestors? He Hard Evidence*. Alan R. Liss, New York, str 319-324.
- Howell, F. C. 1951. The place of Neanderthal man in human evolution. *American Journal of Physical Anthropology*. 9(4): 379-416.

- Howell, F. C. 1952. Pleistocene glacial ecology and the evolution of „classic Neandertal“ man Southwest. *Journal of Anthropology*. 8:377-410.
- Howell, F. C. 1957. The evolutionary significance of variation and varieties of „Neandertal“ man. *Quart. Rev. Biol.* 32:330-347.
- Hrdlička, A. 1920. Shovel-shaped teeth. *American Journal of Physical Anthropology*. 3:429-465.
- Hrdlička, A. 1927. The Neanderthal phase of man. *Journal of Royal Anthropology Institute*. 57:249-274.
- Hublin, J-J. 1978. Quelques caractères apomorphes du crâne néandertalien et leur interprétation phylogénique. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*. 287:923-926.
- Hublin, J-J. 1980. La Chaise Suard, Engis 2, et La Quina H 18: développement de la morphologie externe chez l'enfant préneandertalien et néandertalien. *C. R. Acad. Sci. Paris*. 291:669-672.
- Hublin, J-J. 1988. Les plus anciens représentants de la lignée Préneandertalienne. In: Trinkaus, E. (ed). *L'homme de Néandertal: L'Anatomie*. Etudes et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège. (E.R.A.U.L), Liège, str 81-94.
- Hublin, J-J. 1996. The first Europeans. *Archaeology*. 49:36-44.
- Hublin, J-J. 1998. Climatic changes, paleogeography, and the evolution of the Neandertals. In: Akazawa et al. (eds). *Neandertals and Modern Humans in Western Asia* Plenum. New York, str 295-310.
- Hublin, J-J.; Ruiz, C.; Lara, P.; Fontugne, M. a Reyss, J. 1995. The Mousterian site of Zafarraya (Andalucia, Spain): Dating and implications on the pleolithic peopling process of Western Europe. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*. 312(série II a):931-937.

Hublin, J.-J.; Spoor, F.; Braun, M.; Zonneveld, F. a Condemi, S. 1996. A late Neanderthal associated with Upper Paleolithic Artifacts. *Nature*. 381:224-226.

Huxley, Thomas H. 1863. *Evidence As to Man's Place in Nature*. Cambridge: Cambridge University Press.

Janković, I. 2004. Neandertal... 150 years later. *Collegium Antropologicum*. 28: 379-401.

Jolly, C. J. 2001. A proper study for mankind: analogies from the papionin monkeys and their implications for human evolution. *American Journal of Physical Anthropology*. 44:177–204.

Kappelman, J. 1996. Evolution of body mass and relative brain size in fossil hominids. *Journal of Human Evolution*. 30:243–276.

Karavanić, I. 1995. Upper Paleolithic occupation levels and late occurring Neandertals at Vindija Cave (Croatia) in the context of Central Europe and the Balkans. *Journal of Anthropological Research*. 51:9-35.

Kimbel, W. 1991. Species, species concepts and hominid evolution. *Journal of Human Evolution*. 20:355–371.

King, W. B. R. 1864. The reputed fossil man of the Neanderthal. *Quarterly Journal of Science*. 1: 88–97.

Klein, R. 1999. *The Human Career. Human Biological and Cultural Origins*. 2nd edition. Cjaciġao: University of Chicago Press.

Klingenberg, C. P. 1998. Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biology Review*. 73:79-123.

Kos, J.; Slípka, J. a Strouhal, E. 1999. *Základy fyzické antropologie*. 1. vyd. Plzeň: Západočeská univerzita, Fakulta humanitních studií, Katedra sociální a kulturní antropologie

Krause, J.; Fu, Q.; Good, J. M.; Viola, B.; Shunkov, M. V.; Derevianko, A. P. a Pääbo, S. 2010. The complete mitochondrial DNA genome of an unknown hominin from southern Siberia. *Nature*. 464: 894–897.

Krause, J.; Lalueza-Fox, C.; Orlando, L.; Enard, W.; Green, E. R.; Burbano, A. H.; Hublin, J-J.; Hinni, C.; Fortea, J.; de la Rasilla, M.; Bertranpetit, J.; Rosas, A. a Svääbo, P. 2007. The Derived FOXP2 Variant of Modern Humans was Shared with Neanderthals. *Current Biology*. 17:1-5.

Krings, M.; Capelli, C.; Tschentscher, F.; Geisert, H.; Meyer, S.; von Haeseler, A.; Grossschmidt, K.; Possnert, G.; Paunovic, M. a Pääbo, S. 2000. A view of Neandertal genetic diversity. *Nat. Gen.* 26:144– 146.

Krings, M.; Stone, A.; Schmitz, R. W.; Krainitzki, H.; Stoneking, M. a Pääbo, S. 1997. Neandertal DNA sequences and the origin of modern humans. *Cell* 90:19–30.

Krings, M.; Geisert, H.; Schmitz, R. W.; Krainitzki, H. a Pääbo, S. 1999. DNA sequence of the mitochondrial hypervariable region II from the Neandertal type specimen. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 96:5581–5585.

Kuhn, S. L. 1993. Mousterian technology as adaptive response: a case study. In: Peterkin, G. L.; Bricker, H. M. a Mellars, P. (eds). Hunting and Animal Exploitation in the Later Palaeolithic and Mesolithic of Europe. *Archeological Papers of the American Anthropological Association*. 4:25–31.

Kuhn, S. L. 2011. Neanderthal techno-economics: an assessment and suggestions for future developments. In: Conard, N. J. a Richter, J. (eds). Neanderthal Lifeways, Subsistence and Technology: One Hundred and Fifty Years of Neanderthal Study. Springer, Dordrecht, str 99–110.

Kurtén, B. 1976. *The Cave Bear Story*. New York: Columbia University Press.

Laitman, J.; Reidenberg, J.; Marquez, J a Gannon, P. 1996. What the nose knows: New understandings of Neandertal upper respiratory tract

specializations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 93: 10543-10545.

Leonard, W.; Sørensen, M.; Galloway, V.; Spencer, G.; Mosher, M.; Osipova, L. a Spytyn, V. 2002. Climatic influences on basal metabolic rates among circumpolar populations. *American Journal of Human Biology*. 14:609-620.

Lieberman, D. W. 1998. Sphenoid shortening and the evolution of modern human cranial shape. *Nature*. 393:158-162.

Linné, Carl. 1758. *Systema naturae*. Stockholm: Laurentil Salvil.

Lotsy, J. P. 1925. Species of linneon. *Genetica*. 7:487-506.

Maureille, B. a Houët, F. 1997. Nouvelles données sur des caractéristiques dérivées du massif facial supérieur des Néandertaliens. *Archaeologie et Préhistoire*. 108:89-98.

Mayr, E. 1942. *Systematics and the Origin of Species from the Viewpoint of a Zoologist*. Columbia University Press, New York.

Mayr, E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Belknap Press, Cambridge, MA.

Mayr, E. 1999. Understanding evolution. *Trends in Ecology&Evolution*, 4(9):372 – 373.

Mayr, E. 2000. The biological species concept. In: Wheeler, Q. D.; Meier, R. (Eds.), *Species Concepts and Phylogenetic Theory: A Debate*. Colubia University Press, New York. Str. 17-29.

Marquet, J. a Lorblanchet, M. 2003. A neanderthal face? The proto-figure from La Rochet-Cotard, Landeais (Indreet Loire, France). *Antiquity*. 77: 661-670.

Mayden, R. L. 1997. The hierarchy of species concepts: The denouement in the saga of the species problém. In: Claridge, M. A.; Dawah, H. A.; Wilson, M. R. (Eds), *Species: The Units of Biodiversity*. Chapman a Hall, New York, str. 381-424.

Mellars, P. 1996. *The Neanderthal Legacy: An Archaeological Perspective from Western Europe*. Princeton University Press, Princeton.

Mellars, P. 2005. The impossible coincidence. A single species model for the origins of modern human behavior in Europe. *Evolutionary Anthropology*. 14:12-27.

Mercier, N.; Valladas, H.; Joron, J.; Reyss, J.; Lévêque a Vandermeersch, B. 1991. Thermoluminescence dating of the late Neanderthal remains from Saint-Césaire. *Nature*. 351:737-739.

Meyer, M.; Kircher, M.; Gansauge, M.-T. et al. 2012. A High-Coverage Genome Sequence from an Archaic Denisovan Individual. *Science*. 338:222-226.

Mishler, B. D. a Theriot, E. C. 2000. The pphylogenetic species concept (*sensu*) Mishler a Theriotú: Monophyly, apomorphy, and phylogenetic species concepts. In: Wheeler, Q. D.; Meier, R. (Eds.). *Species Concepts and Phylogenetic Theory: A Debate*. Columbia University Press, New York. Str. 44-54.

Musgrave, J. 1970. How dexterous was Neandertal man? *Nature*. 223:538-541.

Mussi, M. 2001. *Earliest Italy*. New York: Kluwer Academic/Plenum.

Neubauer, S.; Gunz, P. a Hublin, J-J. 2010. Endocranial shape changes during growth in chimpanzees and humans: a mophometric analysis of unique and shared aspects. *Journal of Human Evolution*. 59:555-566.

Niewoehner, W. 2006. Neanderthal hands in their proper perspective. In: Harvati a Harrison 2006: 157-190.

Noonan, J.; Coop, G.; Kudaravalli, S.; Smith, D.; Krause, J.; Alessi, J.; Feng Chen; Platt, D.; Pääbo, S.; Pritchard, J. a Rubin, E. 2006. Sequencing and analysis of Neanderthal genomic DNA. *Science*. 1113-1118.

Orlando, L.; Darlu, P.; Toussaint, M.; Bonjean, D.; Otte, M. a Hänni, C. 2006. Revisiting Neandertal diversity with a 100,000 year old mtDNA sequence. *Current Biology*. 16:R400-R402.

Ovchinnikov, V. I.; Götherström, A.; Romanovak, P. G.; Kharitonov, M. V.; Lidén, K. a Goodwin, W. 2000. Molecular analysis of Neanderthal DNA from the northern Caucasus. *Nature*. 404:490 – 493.

Pearson, O. 2000. Activity, climate, and postcranial robusticity: Implications for modern human origins and scenarios of adaptive change. *Current Anthropology*. 41: 569-607.

Pearson, O.; Cordero, R. a Busby, A. 2006. How different were neanderthals' habitual activities? A comparative analysis with diverse groups of recent humans. In: Havarti a Harrison 2006. 135-156.

Pennisi, E. 2013. More genomes from Denisova Cave show mixing of early human groups. *Science*. 340:799.

Ponce de León, M. S. a Zollikofer, C. P. 2001. Neanderthal cranial ontogeny and its implications for late hominid diversity. *Nature*. 412:534-538.

Ponce de León, M. S.; Golovanova, L.; Doronichev, V.; Romanova, G.; Akazawa, T.; Kondo, O.; Ishida, H. a Zollikofer, C. P. 2008. Neanderthal brain size at birth provides insights into the evolution of human life history. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 105:13764-13768.

Quam, R. a Smith, F. 1998. A reassessment of the Tabun C2 mandible. In: Akaazawa et al. (eds). 1998, str 405-421.

Quatrefages de Breau, J. a Hamy, J. 1882. *Crania ethnica: Les Crânes des races humains*. Paris: Ballière.

Radovčić, J. 1988. *Gorjanović-Kramberger and Krapina Early Man*. Zagreb: Hrvatski Prirodoslovni Muzej and Škoslka Knjiga.

Rak, Y. 1986. The Neanderthal: A new look at an old face. *Journal of Human Evolution*. 15:151-164.

Rak, Y.; Kimbel, Q. a Johanson, D. 1996. The crescent of foramina in *Australopithecus afarensis* and other early hominids. *American Journal of Physical Anthropology*. 101:93-99.

Reich, D.; Green, R. E.; Kircher, M.; Krause, J.; Patterson, N.; Durand, E. Y.; Viola, B.; Briggs, A. W.; Stenzel, U.; Johnson, P. L. F.; Maricic, T.; Good, J. M.; Marques-Bonet, T.; Alkan, C.; Fu, Q.; Mallick, S.; Li, H.; Meyer, M.; Eichler, E. E.; Stoneking M, Richards M, Talamo S, Shunkov MV, Derevianko AP, Hublin JJ, Kelso J, Slatkin, M. a Pääbo, S. 2010. Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia. *Nature*. 468:1053–1060.

Rightmire, G. P. 1998. Human evolution in the Middle Pleistocene: The role of *Homo heidelbergensis*. *Evolutionary Anthropology*. 6:218-227.

Rink, W.; Schwaez, H.; Smith, F. a Radovčić, J. 1995. ESR ages for Krapina hominids. *Nature* 378:24.

Roebroeks, W.; Conard, N. a Kolfshoten, van T. 1992. Dense forests, cold steppes and the Palaeolithic settlement of northern Europe. *Current Anthropology*. 33:551-586.

Rosas, A. 2001. Occurrence of Neanderthal features in mandibles from the Atapuerca SH site. *American Journal of Physical Anthropology*. 114:74-91.

Rosas, A.; Martínez-Maza, C.; Bastir, M.; García-Taberner, A.; Lalueza-Fox, C.; Huguet, R.; Ortiz, J.; Julia, R.; Soler, V.; De Torres, T.; Martínez, E.; Cañaveras, J.; Sánchez-Moral, S.; Cuezva, S.; Lario, J.; Santamaria, D.; De la Rasilla, M. a Fortea, J. 2006. Paleobiology and comparative morphology of a late Neandertal sample from El Sidrón, Asturias, Spain. *Proceedings of National Academy of Sciences*. 103:19266-19271.

Rougier, H.; Milota, S.; Rodrigo, R.; Gherase, M.; Sarcina, L.; Molclovan, O.; Zilhão, J.; Constantin, S. Franciscus, R. G.; Zollikofer, C. P. E.; de Leon, M. P.

- a Trinkaus, E. 2007. Pesteria cu Oase 2 and the cranial morphology of early modern Europeans. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 104:1165-1170.
- Rozzi, F. V. R. a Bermudez de Castro, J. M. 2004. Surprisingly Rapid Growth in Neanderthals. *Nature.* 428:936-939
- Ruff, C. 1994. Morphological adaptation to climate in modern and fossil hominids. *Yearbook of Physical Anthropology.* 37:65-107.
- Ruff, C.; Trinkaus, E.; Walker, A. a Larsen, C. 1993. Postcranial robusticity in *Homo I*: Temporal trends and mechanical interpretations. *American Journal of Physical Anthropology.* 91:21-53.
- Ruff, C.; Trinkaus, E. a Hollida, T. 1997. Body mass and encephalization in Pleistocene *Homo.* *Nature.* 387:173-176.
- Ruff, C.; Trinkaus, E. a Holliday, T. 2002. Body proportions and size. In: Zilhão a Trinkaus 2002: 365-391.
- Russel, M. 1987a. Bone breakage in the Krapina hominid collection. *American Journal of Physical Anthropology.* 72:373-380.
- Russel, M. 1987b. Mortuary practices at the Krapina Neandertal site. *American Journal of Physical Anthropology.* 72:381-398.
- Sankararaman, S.; Mallick, S.; Dannemann, M.; Prüfer, K.; Kelso, J.; Pääbo, S.; Patterson, N. a Reich, D. 2014. The genomic landscape of Neanderthal ancestry in present-day humans. *Nature.* 507:354-357.
- Serre, D.; Langaney, A.; Chech, M.; Teschler-Nicola, M.; Paunovic, M.; Menecier, P.; Hofreiter, M.; Possnert, G. A Pääbo, S. 2004. No evidence of Neandertal mtDNA contribution to early modern humans. *PLoS Biol.* 2:313–31.
- Schaaffhausen, H. 1858. *Zur Kenntniß der ältesten Rassenschädel.* Müllers Archiv 5:453-478.
- Schaaffhausen, H. 1888. *Der Neanderthaler Fund.* Bonn: Marcus.
- Schwalbe, G. 1901. Der Neandertalschädel. *Bonner Jahrbuch* 106:1-72.

Schwalbe, G. 1904. *Die Vorgeschichte des Menschen*. Braunschweig: Vieweg.

Schwalbe, G. 1906. *Studien zur Vorgeschichte des Menschen*. Stuttgart: Schweizerbart'sche.

Schwartz, J. a Tattersal, I. 1996. Significance of some previously unrecognized apomorphies in the nasal region of *Homo neanderthalensis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 93:10852-10854.

Simek, J. 1992. Neanderthal cognition and the Middle to Upper Paleolithic transition. In: Bräuer, G. a Smith, F. H. (eds). *Continuity or Replacement? Controversies in Homo sapiens Evolution*. Balkema, Rotterdam, str 231–245.

Simpson, G. G. 1961. *Principles of Animal Taxonomy*. Columbia University Press, New York.

Skinner, M. a Sperber, G. 1982. *Atlas of the Radiographs of Early Man*. New York: Liss.

Slimak, L. a Giraud, Y. 2007. Circulations sur plusieurs centaines de kilometres durant le Paléolithiquemoyen. Contribution à la connaissance des sociétés néandertaliennes. *C.R. Palevol*. 6:359–368.

Smith, F. 1976. *The Neanderthal Remains from Krapina: A Descriptive and Comparative Study*. Knoxville: University of Tennessee Department of Anthropology Reports of Investigation 15.

Smith, F. 1983. Behavioral interpretation of changes in craniofacial morphology across the archaic/modern *Homo sapiens* transition. *British Archaeological Reports International Series*. 164:143-163.

Smith, F. 1984. Fossil hominids from the Upper Pleistocene of central Europe and the origin of modern Europeans. In: Smith, F. H.; Spencer, F. (eds). *The Origins of Modern Humans: A World Survey of the Fossil Evidence*. Alan, R. Liss. Inc. New York, str 137-209.

Smith, F. 1992. The role of continuity in modern human origins. In: Bräuer, G. A Smith, F. (eds). *Continuity or Replacement: Controversies in Homo Sapiens Evolution*. Balkema, Rotterdam, str 145-156.

Smith, F. 1994. Samples, species, and speculations in the study of modern human origins. In: *Origins of anatomically modern humans*. Nitecki, H. M. a Nitecki, V. D. (eds). Plenum, New York, str 227-249.

Smith, F. 1997. *Neandertals*. In: Spencer 1997: 711-722.

Smith, F. 2010. Species, populations, and assimilation in later human evolution. In: *A companion to biological anthropology*. Larsen, C. P. (ed). Hoboken, NJ: Wiley-Blackwell, str 357-378.

Smith, F.; Janković, I. A Karavanić, I. 2005. The Assimilation model, modern human origins in Europe, and the extinction of the Neandertals. *Quaternary International*. 137:7-19.

Smith, F.; Smith, M. a Schmitz, R. 2006. Human skeletal remains from the 1997 and 2000 excavations of cave deposits derived from Kleine Felhofer Grotte in the Neander Valley, Germany. In: Schmitz 2006, str 187-246.

Smith, F. a Paquette. 1989. The adaptive basis of Neandertal facial form, with some thoughts on the nature of modern human origins. In: Trinkaus 1989: 181-210.

Smith, F.; a Ranyard, G. 1980. Evolution of the supraorbital region in Upper Pleistocene fossil hominids from South-Central Europe. *American Journal of Physical Anthropology*. 53:589-609.

Smith, F. a Trinkaus, E. 1991. Les origines de l'homme moderne en Europe centrale: un case de continuité. In: *Aux origines de l'Homo sapiens*. Hublin, J-J. a Tillier, A-M. (eds). Paris: Presses Universitaires de France, str 251-290.

Spinapolice, E. E. 2012. Raw material economy in Salento (Apulia, Italy): new perspectives on Neanderthal mobility patterns. *Journal of Archaeological science*. 39:680-689.

Spoor, F.; Garland, T.; Krovitz, G.; Ryan, T.; Silcox, M. a Walker, A. 2007. The primate semicircular canal system and locomotion. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 104:10808-10812.

Spoor, F.; Hublin, J-J.; Braun, M. a Zonneveld, F. 2003. The bony labyrinth of Neanderthal. *Journal of Human Evolution*. 44:141-165.

Spoor, F.; O'Higgins, P.; Dean, C. a Lieberman, D. E. 1999. Anterior sphenoid in modern humans. *Nature*. 397:572.

Spoor, F.; Wood, B.; a Zonneveld, F. 1994. Implications of early hominid labyrinthine morphology for the evolution of human bipedal locomotion. *Nature*. 369:645-648.

Spoor, F. a Zonneveld, F. 1998. Comparative review of the human bony labyrinth. *Yearbook of Physical Anthropology*. 41:211-251.

Stepanchuk, V. 1993. Prolom II, a Middle Paleolithic cave in the eastern Crimea with non-utilitarian bone artifacts. *Proceedings of the Prehistoric Society*. 9:17-37.

Stiner, M. C. 1991. A taphonomic perspective on the origins of the faunal remains from Grotta Guatteri (Latium, Italy). *Current Anthropology*. 32:103-117.

Stringer, C. 1982. Towards a Solution to the Neanderthal Problem. *Journal of Human Evolution*. 11:431 – 438.

Stringer, C. 1984. The definition of *Homo erectus* and the existence of the species in Africa and Europe. *Cour. Forsch.Inst.Senckenberg*. 69:131-143.

Stringer, C. B. 1994. Out of Africa: A personal history. In: Origins of anatomically modern humans. Nitecki, H. M. a Nitecki, V. D. (ed). Plenum, New York, str. 149–72.

Stringer, C. 1995. The evolution and distribution of later Pleistocene human populations. In: Vrba, E. S.; Denton, G. H.; Partridge, T. C.; Burckle, L.H. (eds). *Plaeoclimate and Evolution with Emphasis on Human Origins*. Yale University Press, New Haven, str 524-531.

Stringer, C. 2012. The status of *Homo heidelbergensis* (Schoetensack, 1908). *Evolutionary Anthropology*. 21:101-107.

Stringer, C. a Andrews, P. 1988. Genetic and Fossil Evidence for the Origin of Modern Humans. *Science*. 239:1263-1268.

Stringer, C. a Gamble, C. 1993. *In Search of the Neanderthals*. New York: Thames and Hudson. Stringer, C. B. et al. 2008. Neanderthal Exploitation of Marine Mammals in Gibraltar. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 105:14319-14324.

Stringer, C. a Hublin. J-J. 1999. New age estimates for the Swanscombe hominid, and their significance for human evolution. *Journal of Human Evolution*. 37:873-531.

Stringer, C; Howell, F. C. a Melentis, J. 1979. The significance of the fossil hominid skull from Petralona, Greece. *Journal of Archaeological Science*. 6:235-253.

Stringer, C.; Hublin, J-J. a Vandermeersch, B. 1984. The origin of anatomically modern humans in western Europe. In: Smith a Spencer 1984: 51-135.

Svoboda, A. J. 2005. The Neanderthal extinction in eastern Central Europe. *Quaternary International*. 137: 69 – 75.

Tattersall, I. 1992. Species concepts and species identification in human evolution. *Journal of Human Evolution*. 22:341–349.

Tattersall, I. 2007. Madagascar's Lemurs: Cryptic Diversity or Taxonomic Inflation? *Evolutionary Anthropology*. 16:12-23.

Tattersall, I. a Schwartz, H. J. 1999. The place of Neanderthals in human evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 96:7117-7119.

Templeton, A. R. 1989. The meaning of species and speciation: A genetic perspective. In: Otte, D.; Endler, J. A. (Eds.). *Speciation and its Consequences*. Sinauer Associates, Sunderland, MA. Str. 3-27.

- Tompkins, R. a Trinkaus, E. 1987. La Ferrassie 6 and the development of Neandertal pubic morphology. *American Journal of Physical Anthropology*. 73:233-239.
- Trinkaus, E. 1977. A functional interpretation of the axillary border of the Neandertal scapula. *Journal of Human Evolution*. 6:231-234.
- Trinkaus, E. 1978b. Dental remains from the Shanidar adult Neanderthals. *Journal of Human Evolution*. 7:369-382.
- Trinkaus, E. 1981. Neanderthal limb proportions and cold adaptation. In: Stringer 1981: 187-224.
- Trinkaus, E. 1983: *The Shanidar Neanderthals*. New York: Academic Press.
- Trinkaus, E. 1984. Neandertal pubic morphology and gestation length. *Current Anthropology*. 25:508-514.
- Trinkaus, E. 1985. Pathology and the Posture of the La Chapelle aux Saints Neandertal. *American Journal of Physical Anthropology*. 16(1):19 – 41.
- Trinkaus, E. 1987. The Neandertal face: Evolutionary and functional perspectives on a recent hominid face. *Journal of Human Evolution*. 16:429-443.
- Trinkaus, E. 2003. Neandertal faces were not long; modern human faces are short. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100:8142-8145.
- Trinkaus, E. a LeMay, M. 1982. Occipital bun among later Pleistocene hominids. *American Journal of Physical Anthropology*. 57:27-35.
- Trinkaus, E. a Shipman, P. 1993. *The Neanderthals*. New York: Knopf.
- Trinkaus, E. a Zilhão, J. 2002. Phylogenetic implications of Lagar Velho 1. In: Zilhão, J. a Trinkaus, E. (eds.). *Portrait of the Artist as a Child: The Gravettian Human Skeleton from the Abrigo do Lagar Velho and Its Archeological Context*. Instituto Português de Arqueologia, Lisbon, Trabalhos de Arqueologia 22, str 497-518.

- Trinkaus, E.; Holliday, W. T. a Auerbach, M. B. 2014. Neandertal clavicle length. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 111:4438-4442.
- Trinkaus, E.; Milota, S.; Rodrigo, R.; Mircea, G. a Moldovan, O. 2003. Early modern human cranial remains from the Pesteră cu Oase, Romania. *Journal of Human Evolution*. 45:245-253.
- Tůma, P.; Šneberger, J.; Hošek, R.; Haws, J.; Benedetti, M. a Friedl, L. 2012. Proměny přístupů studia neandertálců – s příkladem výzkumů v Portugalsku. *Antropowebzin*. 3: 209-216.
- Turk, I.; Dirjec, J. a Kavur, B. 1995. The oldest musical instrument in Europe discovered in Slovenia? *Raprave IV. Razreda SAZU*. 36:287-293.
- Vallois, H. 1969. Le temporal néandertalien H27 de la Quina: étude anthropologique. *L'Anthropologie*. 73:365-400.
- Vandermeersch, B. 1976. Les sépultures néandertaliennes. In: H. deLumley (editor). *La Préhistoire Française, Volume I*. Paris: CNRS. 725-727.
- Vančata, Václav. 2003. *Paleoantropologie – přehled fylogeneze člověka a jeho předků*. In: Panoráma biologické a sociokulturní antropologie. Jaroslav, M. (ed). Brno 2003: Nadace Universitas Masarykiana, Akademické nakladatelství Cerm, Masarykova univerzita, Nakladatelství a vydavatelství Nauma.
- Virchow, R. 1872. Untersuchung des Neanderthal-Schädels. *Zeitschrift für Ethnologie*. 4:157-165.
- Vlček, E. 1967. Die Sinus frontales bei europäischen Neandertalen. *Anthropologischer Anzeiger*. 30:166-189.
- Vlček, E. 1970. Étude comparative onto-phylogénétique de l'enfant du Pech de l'Azé par rapport à d'autres enfants Néandertalien. *Archives de l'Institut de Paléontologie Humaine*. 33:149-178.
- Vlček, E. 1973. Postcranial skeleton of a Neandertal child from Kiik-Koba, U.S.S.R. *Journal of Human Evolution*. 2:537-544.

- Wayne, R. K.; Van Valkenburgh, B. a O'Brien, S. J. 1991. Molecular distance and divergence time in carnivores and primates. *Molecular Biology Evolution*. 8:297-319.
- Weaver, T. D.; Roseman, C. C. a Stringer, C. B. 2007. Were Neandertal and modern human cranial differences produced by natural selection or genetic drift? *Journal of Human Evolution*. 53:135-145.
- Weidenreich, F. 1940. The torus occipitalis and related structures and their transformation in the course of human evolution. *Bulletin of the Geological Society of China*. 19:379-558.
- White, T. 1992. *Prehistoric Cannibalism at Mancos Canyon 5MTURMR-2346*. Princeton: Princeton University Press.
- White, T. 2001. Once we were cannibals. *Scientific American*. 285:58-65.
- White, T. 2003. Early hominids – Diversity or distortion? *Science*. 299:1994-1997.
- White, T. a Toth, N. 1991. The question of ritual cannibalism at Grotta Guattari. *Current Anthropology*. 32:118-138.
- Willermet, C. 2012. Species, Characters, Fuzziness in Taxonomy. *PaleoAnthropology*. 2012:70-86.
- Wolpoff, M. 1980. Cranial remains of Middle Pleistocene European Hominids. *Journal of Human Evolution*. 9:339-358.
- Wolpoff, M. 1989. Multiregional evolution: The fossil alternative to Eden. In: Mellars a Stringer 1989: 62-108.
- Wolpoff, M. 1992. Theories of modern human origins. In: Bräuer a Smith 1992: 25-63.
- Wolpoff, M. 1999. *Paleoanthropology*. Second edition. New York. McGraw-Hill.
- Wolpoff, M.; Smith, F. a Frayer, D. 1997. Neandertals are a race of *Homo sapiens*. *Journal of Human Evolution*. 32:A25.

Wolpoff, M.; Hawks, J. a Caspari, R. 2000. Multiregional, Not Multiple Origins. *American Journal of Physical Anthropology*. 112: 129-136.

Wolpoff, M.; Smith, F.; Malez, M.; Radovčić, J. a Rukavina, D. 1981. Upper Pleistocene human remains from Vindija cave, Croatia, Yugoslavia. *American Journal of Physical Anthropology*. 54:499–545.

Wolpoff, M.; Smith, F. a Frayer, D. 1997. Neandertals are a race of *Homo sapiens*. *Journal of Human Evolution*. 32:A25.

Wood, B. a Collard, M. 1999. The Changing Face of Genus Homo. *Evolutionary Anthropology*. 8:195-207.

Wymer, J. 1982. The Palaeolithic Age. St. Martin's Press, New York.

Zilhão, J. 1999 The Lagar Velho Child and the Fate of the Neanderthals. *Athena Review*. 2(4):33 – 39.

Zilhão, J. 2006. Neandertals and moderns mixed, and it matters. *Evolutionary Anthropology*. 15:183-195.

Zilhão, J.; d'Errico, F.; Bordes, J.-G.; Lenoble, A.; Texier, J.-P. a Rigaud, J.-P. 2006. Analysis of Aurignacian interstratification at the Chatelperronian-type site and implications for the behavioral modernity of Neandertals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* .103:12643-12648.

Zollikofer, G. P. a Ponce de León, M. S. 2008. THE evolution of hominin ontogenies. *Semin. Cell Biol.* 21:441-452.

