

Západočeská univerzita v Plzni
Fakulta filozofická

Bakalářská práce

**Proměny zápěstí od lidoopů k anatomicky
modernímu člověku: komparativní studie karpální
oblasti**

Andrea Luková

Plzeň 2018

Západočeská univerzita v Plzni

Fakulta filozofická

Katedra antropologie

Studijní program Antropologie

Studijní obor Sociální a kulturní antropologie

Bakalářská práce

**Proměny zápěstí od lidoopů k anatomicky
modernímu člověku: komparativní studie karpální
oblasti**

Andrea Luková

Vedoucí práce:

Mgr. Lukáš Friedl, Ph.D.

Katedra antropologie

Fakulta filozofická Západočeské univerzity v Plzni

Plzeň 2018

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

Plzeň, duben 2018

Poděkování

Ráda bych poděkovala vedoucímu mé bakalářské práce Mgr. Lukáši Friedlovi, Ph.D. za jeho cenné rady, připomínky a odborné metodické vedení, které mi poskytl při jejím zpracování.

Obsah

1	ÚVOD	1
2	ANATOMIE KOSTÍ KARPÁLNÍ OBLASTI	5
	2.1 Anatomie zápěstí primátů	5
	2.2 Anatomie zápěstí člověka	9
	2.2.1 Ontogenetické období	9
	2.2.2 Fylogenetické období	13
3	ANATOMIE MOZKU VE VZTAHU KE KOGNITIVNÍMU A MANIPULATIVNÍMU CHOVÁNÍ	15
4	LOKOMOCE.....	18
5	NÁSTROJOVÁ ČINNOST	25
6	DISKUSE.....	40
	6.1 Stw 618.....	41
	6.2 FLK NN-P	44
	6.3 SD-744.....	46
	6.4 Obecné poznámky k evoluci zápěstí	49
7	ZÁVĚR.....	52
8	SEZNAM LITERATURY	53
9	RESUMÉ.....	65

10 SEZNAM PŘÍLOH	66
-------------------------------	-----------

1 ÚVOD

Morfologie ruky, jejíž základ se utváří již v rané ontogenezi, je původem schopnosti užívání ruky k manipulativnímu chování. Spojuje lidské kulturní prvky s prvky biologickými (White et al., 2014; Almécija et al., 2015). Již Charles Darwin (1871) se zabýval otázkami užívání nástrojů a bipedie, které s evolučním vývojem ruky úzce souvisí. Darwin (a jeho současníci) sice nepracoval s fosilními nálezy, ale vypracoval teoretický scénář evolučního vývoje našich předků.

Snaha o mapování vývoje nástrojové činnosti, s podepřením o fosilní nálezy, se zvyšuje s nálezem téměř kompletní kostry pravé horní končetiny dospělého jedince druhu *H. habilis* (OH 7, asi před 2,3–1,4 mil. let), jež byla nalezena roku 1960 v Olduvajské rokli v Tanzánii. Od té doby bylo provedeno mnoho studií za účelem lépe porozumět funkční morfologii našich předků a s tím spojované nástrojové činnosti (Susman, 1998).

Významná je zejména práce Johna R. Napiera (1956), ve které stanovil model, s jehož pomocí identifikoval morfologii horní končetiny korelující s možností přesného uchopování u lidoopů a raných *Homo*. Přestože Napier vycházel pouze z fosilních nálezů OH 7, jakožto zástupce raných *Homo*, můžeme říci, že tento model dodnes slouží jako východisko pro mnoho autorů zabývajících se problematikou manipulativních schopností našich předků, či jako zdroj debat a snah o rekonstrukci vývoje nástrojové činnosti od lidoopů k anatomicky modernímu člověku.

Tradičně byla výroba a použití nástrojů spojována právě s rodem *Homo*, nicméně rostoucí počet paleoantropologických a archeologických nálezů jasně ukazuje, že užití nástrojové činnosti lze spojit také s primáty obecně. Jiné srovnávací studie primátů ukazují užívání rostlin jako

nástrojů již u opic Nového a Starého světa (Kivell, 2015). Další nálezy naznačují, že také například *Australopithecus africanus* (asi před 3,0–2,1 mil. let) a další pleistocenní homininé měli ruku adaptovanou pro používání nástrojů (Skinner et al., 2015).

Nicméně nelze jednoznačně tvrdit, že existuje paralela mezi evolučním vývojem našich předků jako takovým a vývojem morfologie ruky v závislosti na vývoji nástrojové činnosti. Jak ukazují některé studie, *A. africanus* měl, dle fosilních nálezů, ruku více „opičí“ nežli *A. afarensis* (asi před 3,8–2,9 mil. let), u něhož byla prokázána až pozoruhodně lidská manuální zručnost (Green a Gordon, 2008). Problémy s potvrzením manipulativních činností daného druhu se pojí také se špatnou, nedostatečnou či nemožnou datací. Nejasnosti jsou zejména u asijských nálezů, které jsou sice evolučně mnohem mladší než doba, se kterou se vznik manipulativního chování obecně spojuje, ale ukazují nám, že příběh našich předků byl mnohem komplikovanější, než se předpokládalo.

V současné době je zájem směřován zejména na otázky, kdy přesně lze z fosilních nálezů identifikovat počátek nástrojové činnosti našich předků a jaké jsou nejlepší přístupy k interpretaci těchto nálezů. Respektive kdy máme vedle archeologických nálezů také morfologickou evidenci dokazující manipulativní schopnosti našich předků či otázky týkající se toho, do jaké míry byl pohyb ve stromech u raných *Homo* důležitý a častý. Fosilní nálezy kostí nám mohou pomoci lépe porozumět minulosti našich předků, nicméně takové nálezy jsou velmi vzácné a nálezy patřící stejnému jedinci ještě vzácnější (Kivell et al., 2015). I proto není divu, že právě nález OH 7 je mnoha autory považován za zlomový, pomocí něhož jsme zase o něco blíže k pochopení vývoje naší minulosti.

Obecně lze říci, že v průběhu evoluce byla ruka osvobozena od pohybů sloužících především k lokomoci (zejména pohyb ve stromech) a

vyvinula se směrem k přesnějším manipulativním schopnostem. Nicméně i toto obecné tvrzení je zdrojem mnoha debat a paleoantropologové se ve svých názorech rozcházejí. Někteří vidí primitivní vlastnosti raných *Homo* jako znaky zachované od předků, jež byly nefunkční a adaptivně nevýznamné. A jako takové byly selektivně neutrální nebo během evoluce zcela vymizely. Jiní autoři, jejichž snaha je rekonstruovat chování raných *Homo* jako celek, považují tyto vlastnosti za funkčně a adaptivně užitečné.

Řešení těchto debat vyžaduje zkoumání morfologických rysů, které mohou demonstrovat to, jak byla kost během života jedince využívána. Například silně zakřivené falangy u *H. naledi* (asi před 250 tis. let) ve spojení se znaky anatomicky moderního člověka a neandrtálců jsou důkazem užívání ruky k pohybu ve stromech, ale zároveň také ukazují na užívání ruky během nástrojové činnosti (Kivell et al., 2015).

Jak můžeme vidět, existuje mnoho přístupů a názorů, jak na problematiku nahlížet a přistupovat k ní. Přestože hlavním záběrem této práce je karpální oblast, bude zaměřena i na ruku jako celek, respektive na otázku, jak změna jednoho segmentu ovlivňuje změnu segmentu jiného. Rozebrána bude anatomie kostí karpální oblasti, a to již od raného ontogenetického vývoje, který je s fylogenetickým vývojem úzce propojen. Poté se zaměří na otázky týkající se lokomoce a vztahu nástrojové činnosti k manipulativnímu chování s důrazem na karpální oblast horní končetiny. Ke komparaci bude využito větší spektrum primátů, u kterých můžeme vidět podobnou konstrukci ruky a využití ruky k nástrojové činnosti. Jako příklad nám mohou sloužit malpy, jež rozbíjejí kamenem ořechy či používají větev k hrabání nebo úderu a to jak v zajetí, tak také ve volné přírodě (Fragaszy et al., 1989).

Práce se také zaměří na korelaci manipulativního chování, respektive

nástrojové činnosti ve vztahu k nervové soustavě, respektive ke kognitivním schopnostem. Například užívání nástrojů u malp je méně flexibilní než užívání nástrojů u šimpanzů. Šimpanzi vědí, za jakým účelem nástroj používají a zda je nástroj pro konanou aktivitu vhodný, což svědčí o vyšších kognitivních schopnostech (Salm, 2007).

Cílem práce je zhodnotit morfologickou evidenci našich předků s ohledem na schopnost používat ruku během lokomoce a nástrojové činnosti a porovnat ji s archeologickými daty o prvních dochovaných nástrojích, což umožní demonstrovat, k čemu byla ruka v průběhu života jedince využívána.

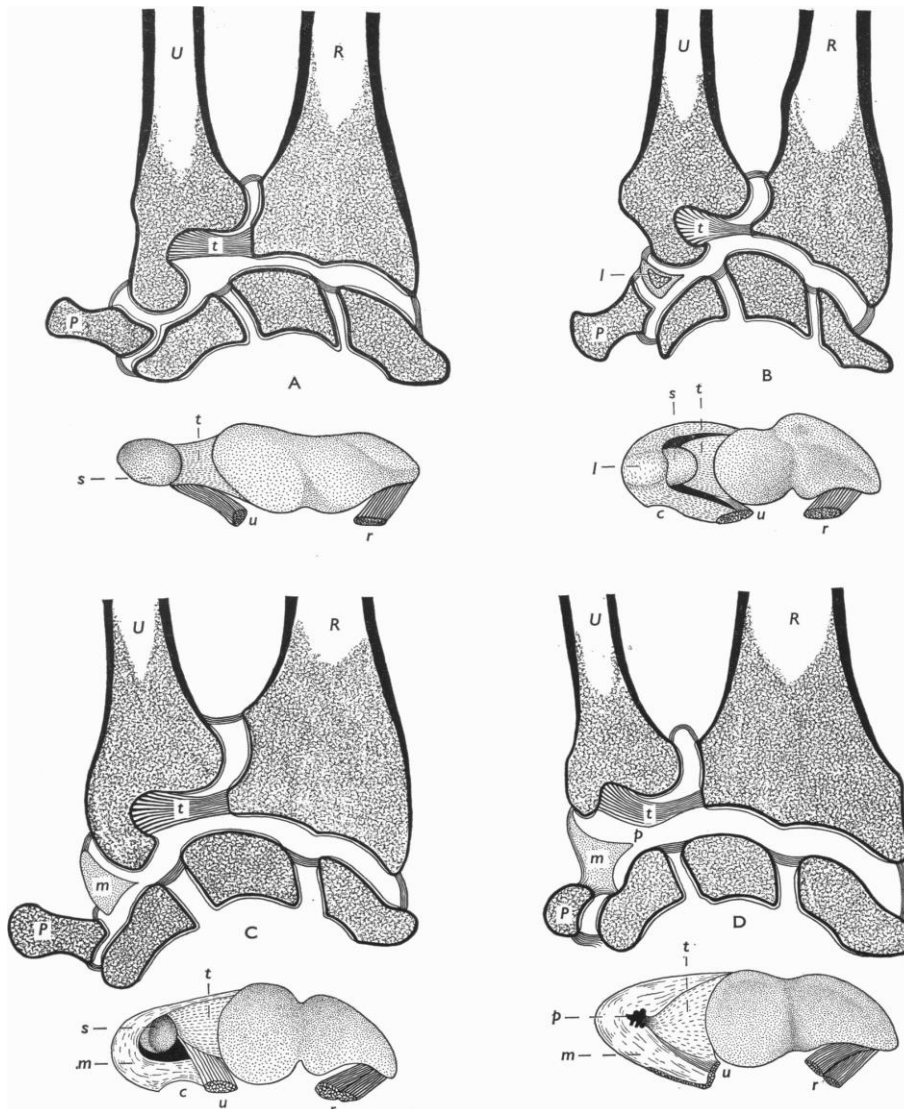
2 ANATOMIE KOSTÍ KARPÁLNÍ OBLASTI

2.1 Anatomie zápěstí primátů

Primáti vykazují vysokou variabilitu ve velikosti těla a tato anatomická variabilita se odráží také v proporcích ruky. Rozdíly jsou evolučně uzpůsobeny podle pohybových potřeb tak, aby chránily před nadměrnou zátěží a případným následným zraněním. Ochrannými anatomickými strukturami jsou především pojivové tkáně včetně fascií a vazů (Selby et al., 2016).

U opic Nového a Starého světa, gibbonů a antropoidních opic je používán termín zápěstní kloub namísto radiokarpálního kloubu, a to z toho důvodu, že dolní konec ulny je součástí kloubního spoje. Nelze tak mluvit o radiokarpálním kloubu, který vidíme u lidí, a u kterého se ulna kloubního spoje neúčastní.

Opice Nového a Starého světa si zachovávají zápěstí po vzoru primitivních savců. Dolní konec ulny je součástí zápěstního kloubu a nasedá na *os triquetrum* a *os pisiforme*, přičemž synoviální radioulnární kloub není plně vyvinut (Hamshere a Bucknill, 1970).



Obr. 1: Zápěstní/radiokarpální kloub pravé horní končetiny; (A) opice Starého světa (*Cercopithecus nictitans*), (B) gibbon (*Hylobates lar*), (C) šimpanz (*Pan troglodytes*), (D) člověk (*H. sapiens*). (R) kost vřetení (*radius*); (U) kost loketní (*ulna*); (P), kost hrášková (*os pisiforme*); (t) triangular disk; (m), intraartikulární disk; (l) lunula; (u) *ligamentum ulnocarpale palmare*; (r) *ligamentum radiocarpale palmare*; (p) *prestyloid recess*; (c) místo, kde se setkává pisotriquetral a zápěstní/radiokarpální kloub; (s) *processus styloideus ulnae*. Obrázek převzat z Hamshere a Bucknill (1970).

U antropoidních opic je mezi ulnou a karpem přítomný intraartikulární disk. Disk je již zcela oddělen od *os pisiforme* a částečně také od *os triquetrum*. Je připojen k *os lunatum*, ale je zcela oddělen od dolního radioulnárního kloubu. U gibbonů je tento spoj osifikovaný. U

šimpanzů se vyskytuje jako samostatná jednotka (tzv. lunula) nebo se stává součástí konkávního proximálního kloubního povrchu (tento jev je více patrný u goril). Stále je však obklopen kloubní chrupavkou a stále leží v proximálním synoviálním prostoru a komunikuje (alespoň částečně) se zápěstním kloubem (Hamshere a Bucknill, 1970).

Fosilní nálezy druhu *Ardipithecus ramidus* nesou uspořádání os *trapezoideum*, *os capitatum* a druhého a třetího metakarpu v tzv. „*central joint complex*“ (CJC). Toto uspořádání je charakteristické také pro velké lidoopy (šimpanze, gorily, orangutany). CJC umožňuje odolat posunům mezi karpálními a metakarpálními kostmi a snést tak nadměrnou zátěž v zavěšení a během lokomoce. Umožňuje také rotaci v obou směrech, kdy ruka zůstává pevná a nevychyluje se ze své osy. Během rotace se aktivují mechanismy, které umožňují odolnost vůči posunutí druhého a třetího karpometakarpálního kloubu (CMC 2 a 3) (Selby et al., 2016).

Ruce *Ar. ramidus* jsou odlišné od rukou lidoopů. Zápěstní kloub není tak tuhý a spoje mezi metakarpy a falangy jsou mnohem flexibilnější. Zápěstí je s největší pravděpodobností dokonce flexibilnější a mobilnější než zápěstí moderních lidí (Lovejoy et al., 2009; White et al., 2009; White et al., 2014).

Os *scaphoideum* se podstatně liší od os *scaphoideum* u opic Starého světa. U druhu *Ar. ramidus* je patrná fúze os *centrale* s os *scaphoideum*, což je znak, který se vyskytuje převážně u lidoopů a lidí a mimo tyto druhy je velmi ojedinělý (Orr, 2018). Distální plocha os *scaphoideum*, na kterou nasedá os *trapezium*, je prodloužená. Tyto změny jsou pravděpodobně doprovázeny prohloubením karpálního tunelu na ulnární straně zápěstí (Lovejoy et al., 2009).

Os *scaphoideum* je ve srovnání s lidoopy méně proximo-distálně orientovaná a celkově užší. Radiální strana os *scaphoideum* je

orientovaná dorso-laterálně. Zářez na jejím povrchu je mimořádně hluboký. *Os scaphoideum* u *Ar. ramidus* nebyla s největší pravděpodobností schopna odolávat nadměrné zátěži a větším nárazům (Lovejoy et al., 2009).

Os lunatum je umístěna proximálně od hlavy *os capitatum*. Kontakt *os lunatum* s *os hamatum* během dorzální flexe zápěstí byl minimální. *Os hamatum* je širší s distálně vyčnívajícím výběžkem, který je medio-laterálně rozšířen. Spoj *os trapezoideum* a *os capitatum* je velmi jednoduchý. U rodu *Homo* je tento spoj mnohem složitější a usnadňuje nadměrnou zátěž zápěstí během úchopu (Lovejoy et al., 2009).

Morfologie zápěstí a ruky australopitéků a raných *Homo* je mozaikou primitivních a odvozených znaků. Mezi primitivní znaky zápěstí a ruky jsou řazeny zejména: 1. relativně dlouhá *os pisiforme* (u lidí hráškovitý tvar); 2. malá plocha *os trapezium*, na kterou nasedá metakarp, oproti širší ploše u lidí; 3. úzké *tuberositas unguicularis*; 4. zakřivené proximální falangy; 5. prominentní místa pro *m. flexor digitorum*; 6. poměrně malé a úzké metakarpální kosti s malou epifýzou. Přítomnost primitivních znaků je vysvětlována částečným pohybem v korunách stromů a užívání ruky k lokomoci (Susman, 1998).

Lidský radiokarpální kloub je ve své podstatě podobný zápěstnímu kloubu goril, ale vykazuje vysokou variabilitu. Jedinečná konstrukce zápěstí lidoopů je spojována s brachiací, tedy pohybem pomocí horních končetin ve větvích stromů a s pozdějším postupným vývojem bipedie. Zaměření pozornosti na jiné primáty, nejen na člověka samotného, nám napomáhá k pochopení evoluční historie člověka (Hamshere a Bucknill, 1970).

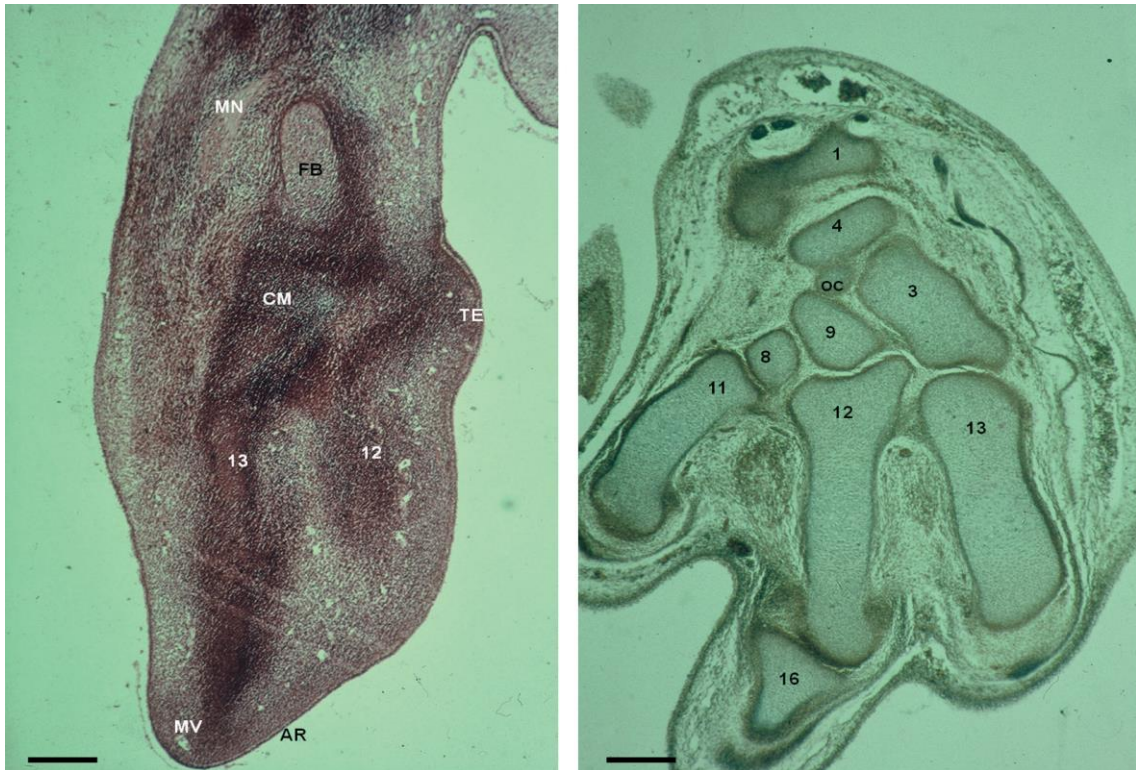
2.2 Anatomie zápěstí člověka

2.2.1 Ontogenetické období

Na základě morfologických kritérií bylo definováno 23 vývojových stádií, které důkladně popsali ve své práci *Developmental stages in Human Embryos* (1987) O'Rahilly a Müller. Stádia vycházejí ze sbírky *Carnegie Collection*, která byla započata roku 1887 Franklinem Mallem na univerzitě v Chicagu. Stádia 10 až 23 byla popsána již v roce 1951 Georgem L. Streeterem a stádia 1 až 9 O'Rahillym v roce 1973 (O'Rahilly a Müller, 2010).

Počátek morfologického vývoje horní končetiny začíná ve 26. až 27. dnu těhotenství (Malas et al., 2006). Vývoj zápěstí je řazen do stádia 17, tedy přibližně do 41. dne a končí ve 23. stádiu, tedy v 8. týdnu, kdy je dokončeno embryonální období a začíná období fetální (O'Rahilly a Müller, 2010).

Ve stádiu 17 (cca 41 dnů staré embryo) začíná mezenchymální kondenzace budoucích metakarpů a později (stádium 18) dochází k postupné karpální chondrogenní diferenciaci. Ve fázi 20 se již začíná objevovat struktura *os capitatum*, později (stádium 21) struktury *os scaphoideum*, *os lunatum*, *os hamatum* a *os triquetrum*. Jako poslední se objevují (stádium 22) struktury *os trapezium*, *os trapezoideum* a *os pisiforme*. Vývojové stádium 23 je charakteristické objevujícím se háčkem kosti hákovité (*hamulus ossis hamati*) a to zpočátku jako velmi nezralá forma chrupavky. Jeho konečná morfologie je dokončena až ve 13. týdnu. Během stádia 20 a 22 se začíná tvořit *processus styloideus ulnae* a *processus styloideus radii*, přičemž ve 23. stádiu *processus styloideus ulnae* ustupuje od *os triquetrum* (Caba et al., 2012).



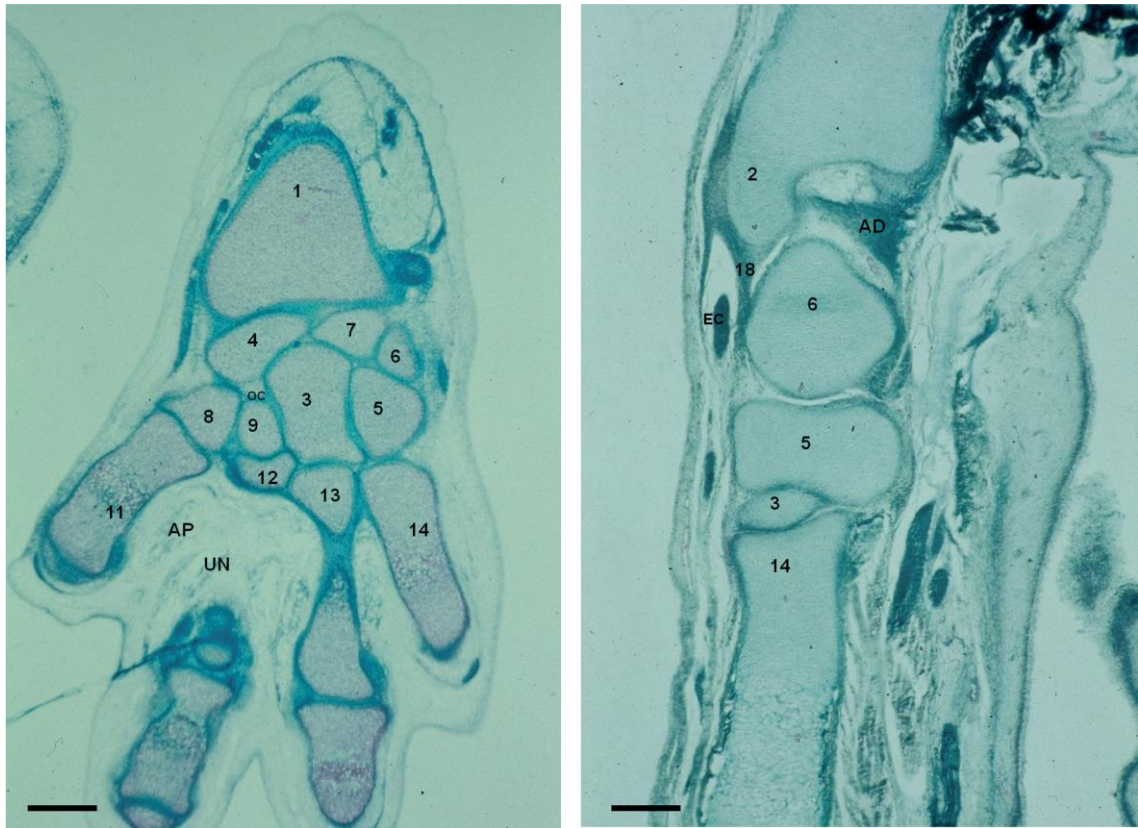
Obr. 2: (A) Lidské embryo: O'Rahilly stupeň 18. AR, apikální hřeben; CM, karpální hmota tvořená kondenzovaným mezenchymem; FB, základní forma chrupavky pro budoucí kosti předloktí; MN, *nervus medianus*; MV, cévní stopy marginální žíly; TE, budoucí palcová vyvýšenina; 12, druhá metakarpální kost ve velmi nezralé chondrogenní fázi; 13, třetí metakarpální kost ve velmi nezralé chondrogenní fázi; (B) Lidské embryo: O'Rahilly stupeň 22. 1, distální epifýza *os radius*; 3, *os capitatum*; 4, *os scaphoideum*; 8, *os trapezium*; 9, *os trapezoideum*; 11, první metakarpální kost; 12, druhá metakarpální kost; 13, třetí metakarpální kost; 16, počínající falangy. Obrázek převzat z Caba et al. (2012).

Ve fázi 21 (přibližně 52 dnů života embrya) se tvoří základy pro radiální a ulnární kolaterální vazy, které jsou jasně viditelné ve fetálním období okolo 9. až 10. týdne. Stádium 22 se vyznačuje položením základů *retinaculum flexorum (ligamentum carpi)*, pod kterým se v 9 týdnu začíná tvořit karpální tunel. Ve stádiu 23 vznikají radiokarpální a ulnokarpální vazy na palmární straně zápěstí a v 10. týdnu na dorsální

straně zápěstí. Na počátku fetálního období (9. týden) se tvoří spoje mezi *os scaphoideum* a *os lunatum*, *os trapezoideum* a *os capitatum*. Okolo 11. týdne pak spoje mezi *os lunatum* a *os triquetrum*, *os capitatum* a *os hamatum* (Caba et al., 2012).

Chrupavčitá forma budoucího artikulárního disku je viditelná ve fázi 21, přičemž ve 14. týdnu je již disk morfologicky kompletní. Pre-svalové blastemy jsou zřetelné ve fázi 20. Během stádia 22 se vyvíjí *musculus flexor digitorum superficialis*, *m. flexor digitorum profundus*, *mm. lumbricales* a *m. extensor digitorum* a během stádia 23 *m. adductor pollicis* a *m. flexor carpi radialis*, klasický kruhový vzorec svalů ruky je tak dokončen (Caba et al., 2012).

Nervy a krevní zásobení ruky jsou svým počátkem řazeny také do stádia 17. Během 17. až 20. fáze je apikální hřeben a *vena marginalis* v distální části horní končetiny. V průběhu stádia 21 přechází ulnární nerv na palmární stranu ruky a dosáhne tak třetího a čtvrtého *mezikostního* svalu. Ve stádiu 22 se nervy rozdělují na hluboké a povrchní. Ve stádiu 23 vzniká hluboký palmární arteriální oblouk (*arcus palmaris profundus*), který je tvořen z hluboké větve ulnární artérie (*arteria ulnaris, ramus profundus*) a z koncové části radiální tepny (*a. radialis*), tento vývoj je kompletně dokončen v 11. týdnu (Caba et al., 2012).



Obr. 3: (A) Lidský plod: 9. týden. AP, *m. adductor pollicis*; OC, os centrale; UN, hluboká větev ulnárního nervu; 1, distální epifýza os radius; 3, os capitatum; 4, os scaphoideum; 5, os hamatum; 6, os triquetrum; 7, os lunatum; 8, os trapezium; 9, os trapezoideum; 11, první metakarpální kost; 12, druhá metakarpální kost; 13, třetí metakarpální kost; 14, čtvrtá metakarpální kost; (B) Lidský plod: 10. týden. AD, artikulární disk; EC, šlacha *m. extensor carpi ulnaris*; 2, distální epifýza a *processus styloideus ulnae*; 3, os capitatum; 5, os hamatum; 6, os triquetrum; 18, ulnární kolaterální vazy; 14, čtvrtá metakarpální kost. Obrázek převzat z Caba et al. (2012).

Během 10. týdne začíná organizace vláknitých spojů kloubů zápěstí, také se objevuje *m. extensor carpi ulnaris*. Ve 12. týdnu je vývoj svalů ruky dokončen. Ve 14. týdnu se v os lunatum začínají objevovat cévy a začíná tak osteogenní proces, který je dokončen po narození (Caba et al., 2012). Parametry ontogenetického vývoje horní končetiny

jsou vhodné ukazatele pro celkový vývoj plodu a případně také pro zjišťování vrozených vad (Malas et al., 2006).

2.2.2 Fylogenetické období

Zápěstí je složeno z osmi kostí uložených do dvou řad (proximální a distální). Proximální řada je tvořena *os triquetrum*, *os lunatum* a *os scaphoideum*, které jsou navzájem spojeny mezikarpálními vazy – *ligamentum scapholunatum* a *lig. lunotriquetrum*. *Os pisiforme* překrývá *os triquetrum*, ale netvoří proximální řadu. Je oddělena a leží ve šlaše ulnárního flexoru zápěstí. Proximální řada vytváří radiokarpální skloubení. Distální řada vytváří středokarpální a karpometakarpální skloubení (Reddy a Compson, 2005). Proximální a distální řady spolu tvoří funkční jednotku, která zahrnuje radiokarpální, střední a karpometakarpové klouby. Skloubení zvyšuje pohyblivost a umožňuje tak větší mobilitu zápěstí (Ombregt, 2013).

Uspořádání zápěstních kostí vytváří karpální tunel, kterým prochází šlachy flexorů (*m. flexor digitorum superficialis et profundus*) a *n. medianus* (Reddy a Compson, 2005). Střední, ulnární a radiální nerv jsou nejdůležitějšími nervy zápěstí. *N. medianus* je nejčastěji utlačován právě v karpálním tunelu, zatímco ulnární nerv je často stlačován v oblasti Guyonova tunelu, který se stejně jako karpální tunel nachází na palmární straně zápěstí (Ombregt, 2013).

Na dorzální straně zápěstí se nachází šest osteofibrických tunelů, které obsahují pláště extenzorů zápěstí a prstů a abduktory palce. První tunel obsahuje šlachy *m. abductor pollicis longus* a *m. extensor pollicis brevis*, které umožňují radiální a palmární flexi zápěstí. Druhý tunel obsahuje šlachy *m. extensor carpi radialis longus*, účastníci se dorzální flexe zápěstí, a *m. extensor carpi radialis brevis*, které rozšiřují zápěstí a přivádí jej zpátky do neutrální polohy. Třetím tunelem procházejí šlachy

m. extensor pollicis longus, jejichž hlavní funkcí jsou pohyby palce. Ve čtvrtém tunelu se nacházejí šlachy *m. extensor indicis proprius* umožňující pohyby ukazováku a šlachy *m. extensor digitorum*, které dovolují pohyb druhému až pátému prstu, speciálně pak proximálním falangům. Jejich sekundární funkcí je natažení a pohyb od ulnární strany zápěstí. Pátým tunelem prochází šlacha *m. extensor digiti minimi*, jejíž funkce je totožná se šlachou *m. extensor digitorum*. Šestým tunelem prochází *m. extensor carpi ulnaris*, který funguje jako silný deviátor ulnární strany zápěstí a také působí jako odpůrce k *m. abductor pollicis longus*. Nicméně *m. extensor carpi ulnaris* sekundárně zasahuje do mnoha funkcí zápěstí (Ombregt, 2013).

3 ANATOMIE MOZKU VE VZTAHU KE KOGNITIVNÍMU A MANIPULATIVNÍMU CHOVÁNÍ

Dříve bylo předpokládáno, že velikost mozku koreluje s výší inteligence. S rozvojem studia mozku byl tento předpoklad více a více neudržitelný. Absolutní velikost mozku některých opic je menší než jiných savců, přesto jsou jejich kognitivní a behaviorální schopnosti na vyšší úrovni. Také mozek člověka je ve své absolutní velikosti menší než například mozek slona či velryby. Tyto předpoklady byly překonány, a proto se dnes s výší inteligence nespojuje absolutní velikost mozku, ale velikost relativní, kdy je do výpočtu zahrnuta také velikost a váha jedince (Roth a Dicke, 2005).

Mozeček (*cerebellum*) je důležitou složkou řízení a kontroly pohybové aktivity. Skládá se z šedé hmoty mozkové, která souvisle pokrývá jeho povrch. Uvnitř mozečku je bílá hmota, ve které jsou uloženy shluky šedé hmoty. Tyto shluky umožňují výstupy z mozečku, které vedou do mozkové kůry (cerebrální kůra), a kterými je mozeček zapojen do systému kontroly pohybů (Barton, 2006). Mozeček je zapojen také do poznávání a jiných neurologických funkcí. Zlepšuje výkon všech mozkových oblastí, které jsou s ním spojeny neuronovými spoji. Zvyšuje tak rychlost a dovednost pohybu, ale také zlepšuje myšlení a kognitivní schopnosti (Barton, 2006).

U lidoopů je mozeček znatelně větší než u opic Starého světa, a proto se předpokládá, že v evoluci hominidů došlo k nárůstu velikosti mozečku. Nárůst byl v porovnání s nárůstem mozkové kůry znatelný. Další rozdíly jsou patrné zejména v jednom z největších mozečkových jader (*nukleus dentatus*). Tento shluk šedé hmoty propojuje mozeček, přes hrbol mezimozkový (*thalamus*), s mozkovou kůrou (Barton, 2006). Jádro se skládá z dorsomediální a ventrolaterální části, přičemž evoluční

předpoklad je takový, že ventrolaterální část je jedinečná u lidí a lidoopů, u jiných primátů se nevyskytuje (Leiner et al., 1991). Neuropsychologové a neurofyziologové předpokládají, že ventrolaterální část mozečku, díky svému výstupu do čelního laloku (*lobus frontalis*), ovlivňuje zejména poznávání. Tím se zvyšuje významnost kognitivních schopností, mimo jiné i během manipulativní činnosti (Rilling, 2006).

Mozeček u lidí je v porovnání s lidoopy větší. Nicméně znatelně větší je také mozková kůra a čelní lalok. Výzkumy naznačují, že k nárůstu velikosti mozkové kůry došlo po rozdělení evoluční linie goril a šimpanzů, respektive k významnému nárůstu dochází od společného předka šimpanzů a lidí (Rilling, 2006). Změna velikosti souvisí také se změnou tvaru, která je u primátů zapříčiněna zvýšenou gyrifikací mozkových hemisfér (Jerison, 1982; Zilles et al., 1989; Hofman, 1989). Jedním z vysvětlení je rozvoj jemnější motorické koordinace podílející se na výrobě a používání nástrojů či způsob získávání potravy, která je u goril předvídatelnější a její získání nevyžaduje vysoké kognitivní schopnosti, jako je tomu u šimpanzů a lidí. S nárůstem mozkové kůry a čelního laloku souvisí také rozvoj kognice a rozvoj celé řady dalších duševních operací (Rilling, 2006).

Mozkovou kůrou prostupují stovky neuronových synapsí, které vytvářejí komplexní síť a umožňují tak člověku rychle provést potřebnou reakci. Velká část spojů je prováděna lokálně, neurony jsou tedy v těsné blízkosti a často mají podobné reakční vlastnosti. Jiné spoje komunikují na větší vzdálenost a spojují tak neurony, které se nacházejí v různých kortikálních oblastech (Sporns a Zwi, 2007).

Čelní lalok je ve své velikosti u primátů velmi různorodý. Právě velikost čelního laloku lidí zaujala mnoho neurologů, kteří tvrdí, že zkoumání čelního laloku může vést k vysvětlení kognitivních rozdílů mezi

druhy (Preuss, 2000; Passingham, 2002). Lidé a lidoopi mají, k celkovému korovému objemu, přibližně stejnou velikost čelního laloku. Tento podíl je rozdílný u menších primátů (Semendeferi et al., 2002). Podobnost velikosti čelního laloku lidoopů a lidí je zarážející, lze předpokládat, že lidský čelní lalok byl jedinečně upraven a umožnil tak rozvoj kognitivního chování (Rilling, 2006). Důkazem specializace u lidí je také buněčná úroveň nervové tkáně, respektive složité větvení dendritů pyramidových neuronů je u člověka výrazně vyšší, což vede k nárůstu bílé hmoty. Naopak složitost větvení buněk v temporální a okcipitální kůře je u primátů podobná (Elston et al., 2001). Je pravděpodobné, že specializace čelního laloku u lidí je zdrojem vysoké úrovně kognitivního chování, kterým člověk mezi primáty vyniká (Rilling, 2006).

4 LOKOMOCE

Způsob lokomoce lidí je mezi primáty unikátní. S tímto neobvyklým chováním je spojena řada velmi specifických anatomických rysů, především změna pozice velkého týlního otvoru, esovitý tvar páteře, změna tvaru pánve, delší dolní končetiny a kratší horní končetiny, změna tvaru klenby chodidla, uzpůsobení svalů pro dvojnou chůzi a vzpřímený postoj (Harcourt a Smith, 2010).

Je zřejmé, že jedním z kritických přechodů v evoluci člověka byl právě vývoj vzpřímeného postoje a rozvoj dvojnou chůze (Brul, 1962). Otázkou zůstává, proč k rozvoji bipedie došlo. C. Darwin (1871) tento zrod spojoval s potřebou užití nástrojové činnosti a jiných manipulativních schopností. A. B. Howell (1944) pracoval s myšlenkou potřeby rychlosti a vytrvalosti či s potřebou užívání ruky k jiným nežli pohybovým činnostem. V úvahu připadá nástrojová činnost, ale také obstarávání potravy či nošení mláďat. Nicméně manipulativní schopnosti lze sledovat například také u malp a lidoopů, u nichž k vývoji dvounohé lokomoce nedošlo.

Dalším možným vysvětlením jsou klimatické změny a s tím související opuštění života v korunách stromů. Homininové se museli přizpůsobit způsobem obživy, protože pouze rostlinná strava již nebyla k přežití dostačující (Kleindienst et al., 1975). Vůči této tzv. savanové hypotéze stojí fosilní nálezy našich předků (z počátku 21. století) žijících již v miocénu. *Ardipithecus* a *Orrorin* (asi před 6 mil. let) jejichž kosterní pozůstatky byly nalezeny ve východní Africe a *Sahelanthropus* (asi před 7 mil. let) nalezen ve střední Africe. Z nálezů je zřejmé, že tito naši předci žili v lesnatém prostředí a nikoli v prostředí savan, které se objevují v Africe mnohem později (asi před 3 mil. let). Můžeme se tak ptát, zda život v savanách nebyl spíše důsledkem nežli příčinou dvounohé chůze (Brunet, 2010).

Problematika lokomoce souvisí také se vzpřímeným držením těla. Vzpřímené držení těla je autory často dáváno do souvislosti s brachiací, tedy pohybem v závěsu předních končetin (Crompton et al., 2008). Tento pohyb je charakteristický například pro orangutany a je specifický tím, že během něho nejsou využity, či jen málo, zadní končetiny. Důležitá je také tzv. příležitostná bipední lokomoce, která je společná pro všechny žijícími lidoopy, a která patrně napomohla ke vzpřímenému postoji a rozvoji dvounohé chůze (Crompton et al., 2008).

Ani uvažování o způsobu pohybu posledního společného předka lidoopů a lidí není jednotné. Předci před rodem *Homo* sice byli prokazatelně schopni dvounohé chůze, ale také vykazují řadu anatomických znaků uzpůsobených pro život ve stromech (Harcourt a Smith, 2010). Objevují se především dva hlavní modely. První model předpokládá vývoj bipedie ze způsobu lokomoce, který dnes můžeme vidět u šimpanzů a goril. Jedná se o tzv. kotníkochodectví (knuckle-walking), během kterého šimpanzi a gorily ohýbají špičky prstů. Váha je nesena na dorsální straně prostředních prstů, které zůstávají dlouhé. To jim umožňuje pohyb po zemi i v porostech stromů (Richmond a Strait, 2000).

Druhý model vychází z myšlenky tzv. předčasné lidské bipedie a předpokládá vývoj dvounohosti již od předka pohybujícího se v korunách stromů. Respektive z pohybů, které dodnes využívají všechny žijící primáti (Kivell a Schmitt, 2009), a které jim umožňují zejména dlouhé přední končetiny (Hunt, 1991).

Přiklonění se k druhému modelu, by znamenalo přijmout fakt, že v evoluci lidoopů došlo nezávisle k odlišnému fylogenetickému vývoji kloubů umožňujících daný způsob lokomoce. Naproti tomu první model předpokládá, že lidoopi a lidé mají společného předka a jejich klouby tak

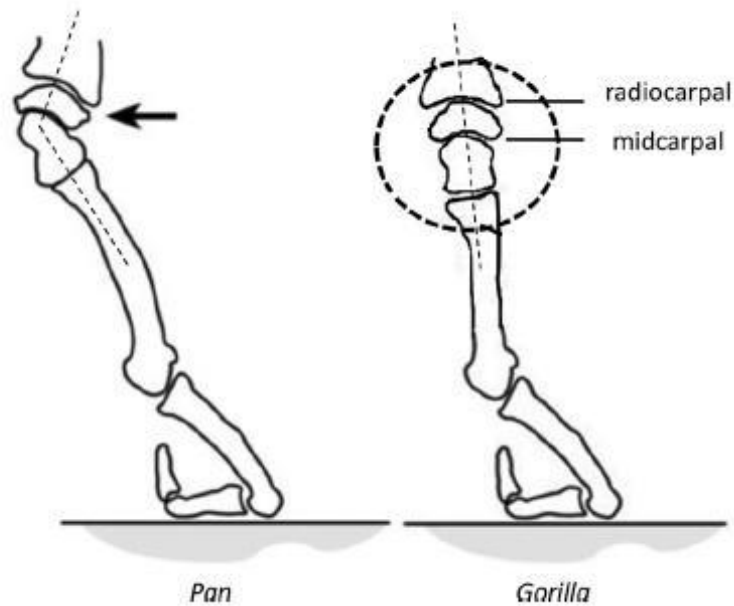
prošly stejným fylogenetickým vývojem. Toto tvrzení potvrzují morfologické rysy, zejména zápěstí a ruky, které odrážejí kotníkochodectví u goril, šimpanzů a u fosilních nálezů předků člověka (Kivell a Schmitt, 2009). Některé anatomické prvky šimpanzů, široký a kuželovitý hrudník, dlouhé a úzké lopatky, předpokládají funkční komplex umožňující anatomickou adaptaci na snížení svalové činnosti a tím úsporu energie během zavěšení. Zakřivené metakarpy a falangy jsou autory interpretovány jako možnost uchopení v zavěšení a při šplhu (Hunt, 1991).

Otázky týkající se života našich předků a jejich evolučního vývoje jsou v kterékoli době aktuální. První fosilní nálezy jsou poměrně nedávné a každý nový nám umožňuje podívat se na evoluci našich předků z mnohdy zcela jiného úhlu. Sdílené anatomické rysy lidoopů s lidmi a časnými homininy vedly antropology k přesvědčení, že společný předek využíval k lokomoci kotníkochodectví (Richmond et al., 2000; 2001). Ale například nález kostry *Ar. ramidus* ukazuje, že předek lidoopů a člověka byl spíše čtyřnohým druhem, který se při pohybu ve větvích opíral o dlaně. Což znamená, že k pohybu nepoužíval brachiaci ani kotníkochodectví (Lovejoy et al., 2009).

V současné době převládá teorie, že kotníkochodectví je autapomorfie goril a šimpanzů, respektive že se poslední společný předek lidoopů a lidí takto nepohyboval. Nepřítomnost některých rysů, typických pro kotníkochodectví, u homininů byla připisována nedostatečnému užívání ruky k tomuto pohybu během vývoje (Kivell a Schmitt, 2009). Nicméně pokud se poslední společný předek lidoopů a lidí opravdu pohyboval prostřednictvím kotníkochodectví, jak se dříve předpokládalo (Richmond et al., 2000; 2001), muselo by se u lidoopů vyskytovat několik následujících vzorců: 1. znaky by musely být společné všem lidoopům; 2. znaky by musely být výraznější u goril, které se pohybují tímto způsobem

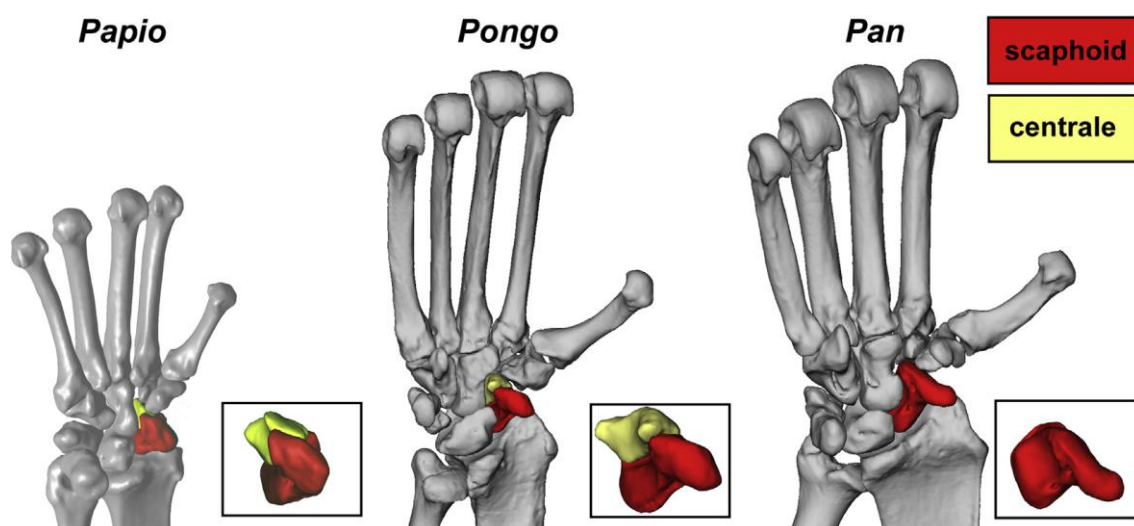
lokomoce nejčastěji, a které mají vyšší tělesnou hmotnost; 3. u goril by se tyto znaky musely v ontogenezi objevovat dříve nežli u šimpanzů, protože gorily mají rychlejší tempo růstu a vyšší hmotnost. Gorily se také začínají dříve samostatně pohybovat, protože jsou oproti šimpanzům celkově větší (Kivell a Schmitt, 2009).

U dospělých a mladistvých lidoopů se obecně vyskytují shodné znaky kotníkochodectví. Avšak morfologické změny zápěstí jsou patrné u dospělých jedinců. Například *os scaphoideum* je u převážné většiny šimpanzů na dorsální straně konkávní a má výrazný výběžek. U goril se tyto znaky vyskytují pouze asi u 6 % a to bez ohledu na pohlaví nebo velikost. Pokud se znaky u goril objevují, tak relativně v pozdějších fázích ontogeneze a nejsou natolik výrazné jako u šimpanzů (Kivell a Schmitt, 2009). Ve srovnání s jinými primáty jsou *os capitatum* a *os hamatum* u lidoopů více prodloužené. To bylo interpretováno jako adaptace na zvýšení stability během nošení zátěže při kotníkochodectví (Schmitt, 2003). Toto tvrzení je ovšem problematické. Prodloužené *os capitatum* a *os hamatum* se vyskytují u dospělých šimpanzů (81 % a více), méně pak u goril (39 % a méně), ale také u některých opic, které k lokomoci kotníkochodectví nevyužívají (Kivell a Schmitt, 2009).



Obr. 4: Zápěstí u šimpanzů (vlevo) a goril (vpravo) během kotníkochodectví. Obrázek převzat a upraven Kivell a Schmitt (2009).

Dalším sporným znakem je fúze *os centrale* a *os scaphoideum*, která činí zápěstí (zejména jeho radiální stranu) silnějším a odolnějším (Orr, 2018). U většiny primátů se *os centrale* nachází mezi *os scaphoideum* a *os capitatum*. Pouze lidoopi a lidé vykazují téměř všudypřítomnou fúzi *os centrale* na *os scaphoideum* (existují ovšem vzácné a izolované výjimky u různých taxonů) (Kivell a Begun, 2007). U člověka dochází ke splynutí během třetího měsíce prenatalního vývoje (Orr, 2018).



Obr. 5: Volná os *centrale* u paviánů (*Papio anubis*) a orangutanů (*Pongo sp.*); fúze os *centrale* a os *scaphoideum* u šimpanzů (*Pan troglodytes*). Fúze os *centrale* a os *scaphoideum* je odvozeným znakem lidoopů a homininů. Obrázek převzat z Orr (2018).

Otázka, zda se tento znak vyskytuje shodně mezi gorilami, šimpanzi a homininy byla mnohokrát diskutována. Weinert (1932) přišel s tím, že zápěstí u šimpanzů, goril a lidí vykazuje stejný vzorec – osm karpálních kostí, fúze os *centrale* a os *scaphoideum*. Kdy dochází ke splynutí těchto dvou kostí u lidoopů, není natolik jednoznačné a časově vymezené jako u lidí. Na základě pozorování bylo stanoveno, že fúze os *centrale* a os *scaphoideum* se u lidoopů objevuje mezi koncem fetálního stádia a třemi roky života (Schultz, 1936).

Funkční význam je ovšem nejasný. Někteří tvrdí, že spojení os *centrale* a os *scaphoideum* omezuje pohyb zápěstí. Jiní argumentují, že je zápěstí díky fúzi kostí odolnější vůči vnějším silám a námaze kloubů, které jsou zatíženy například v důsledku užívání ruky k lokomoci (Orr, 2018). Během kotníkochodectví je tak omezena pohyblivost zápěstí v natažení, ovšem fúze zároveň umožňuje odolat silnému tlaku, který je na zápěstí vyvíjen (Orr, 2005; 2017). Lewis (1989) si všiml, že kosti jsou

spojeny silně pomocí vazů. Dle jeho názoru jde o evoluční východisko zamezit pohybu mezi *os centrale* a *os scaphoideum*. Je pravděpodobné, že díky volné *os centrale* je usnadněn pohyb skloubení *os scaphoideum* a *os capitatum*. Naopak fúze *os centrale* a *os scaphoideum* zmenšuje počet kloubů. Tím mu dává větší tuhost a odolnost proti zátěži. U primátů, kteří mají volnou *os centrale* je patrné, že měkké tkáně kolem *os centrale* jsou uspořádány pro budoucí stabilizaci (fúzi) *os centrale* a *os scaphoideum* pomocí vazů (Orr, 2018).

Na základě výše zmíněných poznatků vidíme, že morfologické znaky zápěstí, které byly tradičně interpretovány jako přenesená adaptace kotníkochoďců a tudíž jako univerzální pro všechny lidoopy, jsou sporné. Frekvence výskytu není u všech lidoopů stejná. Znaky nejsou výraznější u goril, a to i přes jejich vyšší tělesnou hmotnost a dřívější schopnost lokomoce. Rozdíl je také v rozsahu pohybu zápěstí, kdy gorily mají mnohem větší rozsah pohybu v extenzi oproti šimpanzům (Kivell a Schmitt, 2009), což může být dáno výše zmíněnými morfologickými rozdíly. V zásadě bychom mohli říci, že se jedná o dva odlišné způsoby pohybu. Adaptace, které se objevily u šimpanzů a goril nezávisle na sobě, a které nebyly sdíleny posledním společným předkem lidoopů a lidí.

Vysvětlení vzniku bipedie není jednotné a jednoduché. Jde o složitý proces, který je podmíněn mnoha faktory. Někteří autoři dokonce tvrdí, že vzpřímená chůze a výroba sofistikovaných nástrojů je to, co dělá člověka člověkem (Byrne, 2004).

5 NÁSTROJOVÁ ČINNOST

Identifikace kvalitativních rozdílů nástrojů vyrobených lidmi a nástrojů vyrobených primáty nám umožňují určit, které aspekty poznání a technických dovedností byly rozhodující pro lidskou evoluci. Všechny známé lidské populace vyrábějí kompozitní nástroje, respektive takové nástroje, které se skládají ze dvou nebo více materiálů s rozdílnými vlastnostmi (Byrne, 2004; Frey, 2004). Ty jsou poté využívány v mnoha různých kontextech a k mnoha různým činnostem. Otázkou zůstává, kdy došlo k rozvoji nástrojové a manipulativní činnosti a jaký vliv měl tento rozvoj na lidskou evoluci.

Existují rozdíly mezi mozkiem primátů a mozkiem člověka. Tyto rozdíly se neprojeví při jednodušších činnostech, jako je například uchopení předmětu a jeho vhodné použití, ale během složitějších úkonů. Takovým úkonem může být například výběr vhodného předmětu pro danou činnost z mnoha dalších či vybrání jiného a zkušenějšího jedince, aby činnost provedl. Senzomotorický systém je základem manipulativního chování, ale sám o sobě není dostačující. Dovednosti jsou také ovlivňovány znalostí daného předmětu, respektive toho, jak daný předmět funguje, a rozmyšlením úmyslu předmět použít. Senzomotorický systém a kognitivní schopnosti jsou ovlivňovány motorickými schopnostmi, které umožňuje anatomie ruky (Frey, 2008).

Užívání nástrojů bylo pozorováno u šimpanzů, bonobů, goril, orangutanů, některých druhů makaků, paviánů a malp. Například malpy rozbíjejí ořechy velkými kameny či používají větev k hrabání nebo úderu (Fragaszy et al., 1989; Soares a Júlio, 1896). Někteří autoři tvrdí, že se svými schopnostmi použití nástrojů, vyrovnají velkým lidoopům (Salm, 2007). Nicméně cílená výroba nástrojů je kognitivně složitý proces, který vyžaduje promyšlení výroby nástroje tak, aby byl efektivní a zlepšil

schopnost dosažení daného cíle. Malpy nedokáží rozlišit vhodný nástroj od nevhodného, respektive nechápou, proč konkrétní nástroj k dané činnosti užívají (Ambrose et al., 2007). Proto je tvorba nástrojů tradičně přiřazována pouze velkým lidoopům a nikoli ostatním primátům. Na druhou stranu experimenty založené na pozorování malp v zajetí ukázaly, že i u nich lze sledovat spontánní výrobu nástrojů (Soares a Júlio, 1896) a někteří autoři tvrdí, že jsou toho malpy schopné i ve volné přírodě (Fragaszy et al., 1989).

Šimpanzi vyrábějí a používají několik druhů nástrojů, které jim umožňují dostat se snadněji k potravě. Jsou to například různé druhy klacků, které využívají k „vydloubávání“ termitů a mravenců z kůry stromů. Různé páky, paličky a „kartáče“ pomocí nichž sbírají med či si vyrábějí lžíce a misky z listů. U šimpanzů žijících v západní Africe bylo pozorováno používání dřeva, kamenných kladiv a kovadlin, a to například k louskání ořechů či k usnadnění přístupu k jiné potravě. Samci šimpanzů aktivně loví menší savce, ale jen zřídka k lovu používají nástroje. Samice vykazují větší stálost a rozvinutější dovednosti při využívání nástrojů. Většina nástrojů, které šimpanzi používají, je vyrobena z organických materiálů, jenž se jen zřídka zachovávají na archeologických nalezištích (Ambrose et al., 2007).

Ruka šimpanze vykazuje typické rysy ruky primáta. Falangy, metakarpální a karpální kosti jsou prodloužené. Palec je malý, slabý a relativně nehybný. Na 3. a 4. metakarpální kost je, v důsledku lokomoce, vyvíjen největší tlak, a proto jsou tyto kosti u šimpanzů velmi robustní. Proximální a prostřední falangy jsou zakřivené, což umožňuje šimpanzům částečný pohyb ve stromech (Russell a Napier, 1965). Distální falangy jsou kuželovité a postrádají *tuberositas unguicularis* (Napier, 1960; Susman, 1988). Mediální a proximální falangy palce a palcový metakarp

jsou krátké a úzké (Susman, 1988b). Hypotenární svalstvo není příliš dobře vyvinuto (Marzke et al., 1992).

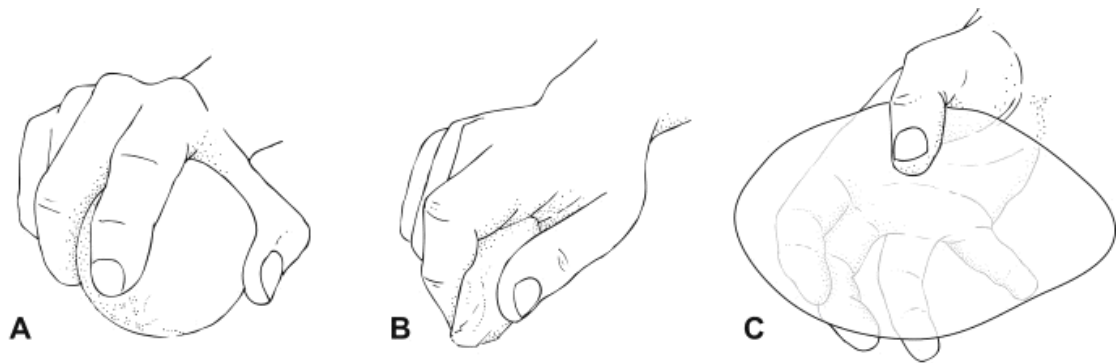
Lidská ruka vykazuje četné muskuloskeletální rysy, které umožňují úpravu a výrobu nástrojů. Adaptace ruky k manipulativním činnostem byla tradičně, dle archeologického záznamu, datována do období před 2,6 miliony lety. V tomto období se vyskytuje tzv. Oldovanská technologie, při které jsou jako nástroje využívány různé druhy kamenů (Rolian et al., 2011).

Nástrojová činnost byla spojována spíše až s později se vyskytujícími druhy *H. erectus* a *H. habilis*. Nejstarší nález rodu *Homo* (asi před 2,33 mil. let, Hadar, Etiopie), horní čelist se zuby dospělého jedince, je téměř o 300 000 let mladší než do té doby první důkazy o kamenné industrii. Naopak nálezy fosilií druhu *A. africanus* z Jižní Afriky předcházejí svou datací do té doby nejstarší kamenné nástroje a tím vylučovaly spojitost mezi tímto taxonem a Oldovanskou kulturou (Rolian et al., 2011).

Nicméně protože nálezy *A. robustus* (asi před 2–1 mil. let) překrývají Oldovanskou kulturu ve východní a jižní Africe, navrhl Susman (1988a), že by právě tento druh měl být považován za původce výroby kamenných nástrojů. Tvrzení, že se v lidské evoluci objevuje manipulativní činnost již před rodem *Homo*, potvrzují také nedávné objevy kamenných nástrojů. V lokalitě Dikkika v Etiopii byly nalezeny zářezy na kostech, které mohou být vytvořeny kamennými nástroji, s předpokládaným stářím 3,39 milionů let (Domalain et al., 2017). Tyto nálezy dovolují testovat hypotézu, že schopnost výroby a použití kamenných nástrojů se objevuje již o 500 000 let před prvním výskytem rodu *Homo*. Otázkou zůstává, zda se v tomto raném období objevují také morfologické znaky ruky, které manipulaci s nástroji umožňují (Domalain et al., 2017).

Paleoantropologové se zaměřují na otázky týkající se různých druhů úchopů při používání nástrojů, které mohou korelovat s morfologickými znaky lidské ruky a ruky časných homininů. Významné jsou zejména práce J. Napiera (1960), který definoval dvě kategorie úchopů: „precision grips“, při kterých je předmět mezi prsty a protilehlým palcem a „power grips“, ve kterých je předmět stlačován převážně prsty a je pevně stabilizován v dlani. Přičemž Napier říká, že lidopři jsou schopni pouze „power grips“ a to především kvůli krátkým palcům, dlouhým prstům a nedostatečně rozvinutému hypotenárnímu svalstvu.

Autoři vycházející z prací Napiera zjistili, že při používání Oldovanských nástrojů jsou aplikovány především tři typy přesných úchopů. Prvním typem úchopu je tzv. „Three-jaw chuck“, kdy je objekt mezi palmární stranou palce a ohnutým třetím prstem a zároveň je částečně fixován druhým metakarpem. Tento úchop je typický pro držení oválných kamenů (tzv. hammerstones), které byly používány zejména jako „kladiva“ a pro tvorbu úštěpů z větších kamenů. Druhým „Two-jaw chuck“, kdy je předmět držen převážně za pomoci palce a ukazováku. Používá se zejména při manipulaci s úštěpy. Nakonec třetím typem přesných úchopů je tzv. „cradle grip“, během kterého palec a všechny prsty pevně drží kamenné jádro (Marzke, 1997).



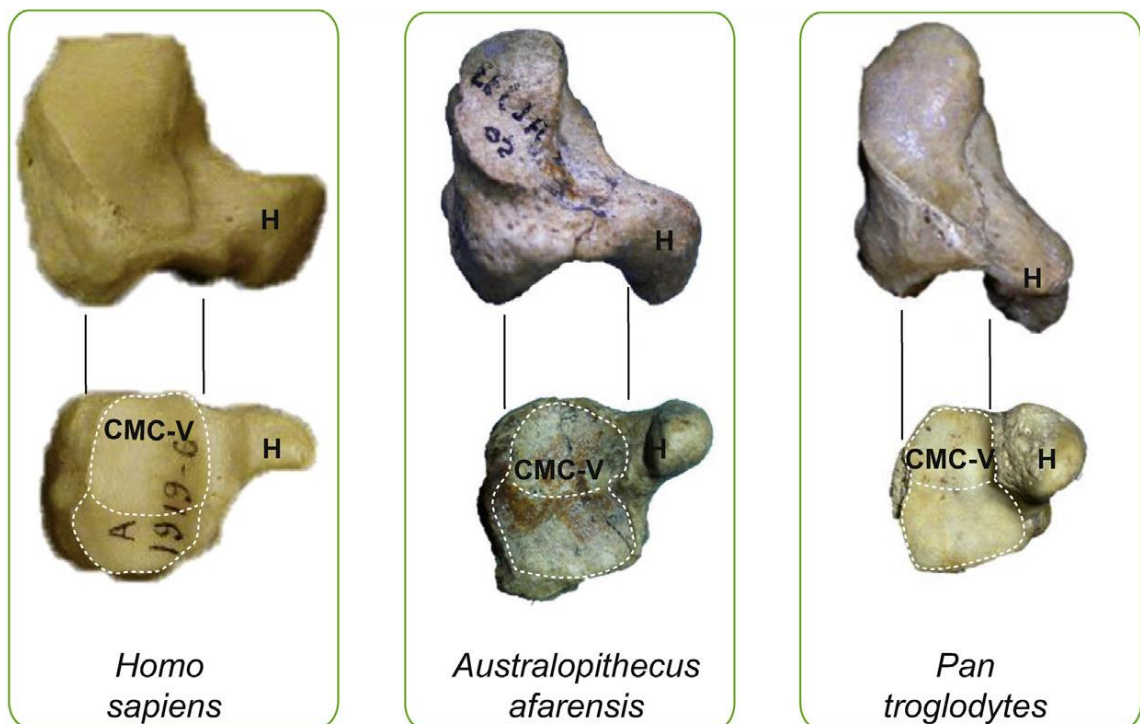
Obr. 6: Typy přesných úchopů používaných při manipulaci s Oldovanskými nástroji. A: „Three-jaw chuck“. B: „Two-jaw chuck“. C: „Cradle grip“. Obrázek převzat a upraven z Rolian et al. (2011).

Všechny tyto úchopy jsou založeny na předpokladu opozice palce s různou měrou využití druhého a třetího prstu. Marzke (1997) definoval čtyři hlavní muskuloskeletální rysy, které jsou dle jeho názoru důležité pro užívání kamenných nástrojů: 1. relativně dlouhý palec vzhledem k délce prstů; 2. dobře vyvinuté hypotenární svalstvo a *m. flexor pollicis longus*; 3. asymetrické epifýzy druhého, třetího a pátého metakarpu; 4. distální falangy s *tuberositas unguicularis*.

Již fosilní nálezy *Orrion tugenensis* (asi před 6 mil. let) a australopitéků – *A. afarensis*, *A. africanus* včetně druhu *A. sediba* žijícího asi před 1,95–1,78 mil. let – vykazují některé lidské rysy, kterými jsou: 1. distální falangy s *tuberositas unguicularis*; 2. dobře upevněný *m. flexor pollicis longus*; 3. asymetrické epifýzy metakarpů. Tyto lidské znaky se u těchto druhů objevují v kombinaci s prvky spíše opičími, kterými jsou zejména zakřivené falangy s robustním *m. flexor digitorum*. Tato mozaika znaků je nejčastěji vysvětlována jako důsledek postupné ztráty lokomoční funkce ruky a užívání ruky, alespoň částečně, k manipulativnímu chování (Skinner et al., 2015b).

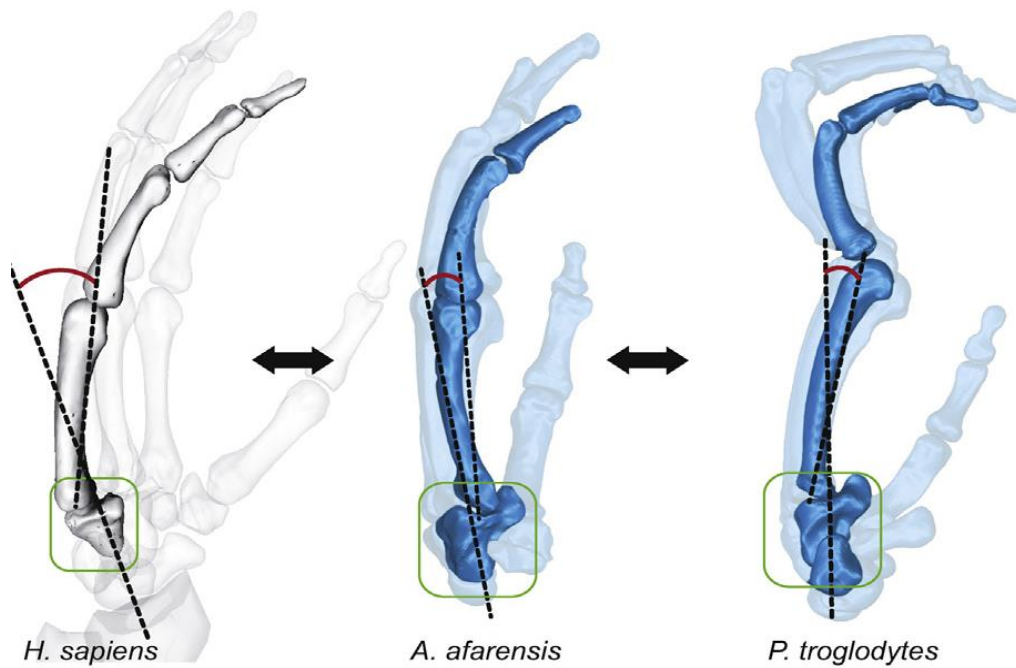
Ruka *A. afarensis* byla popsána mnoha autory jako ruka podobná ruce lidské. Především z důvodu axiální asymetrie metakarpálních kostí a

díky distálním falangům nesoucím *tuberositas unguicularis* (Drapeau et al., 2005; Almecija et al., 2010; Kivell et al., 2011; Ward et al., 2012; Rolian a Gordon, 2013; Drapeau, 2015). Nejdiskutovanějším je palec *A. afarensis*, který je zároveň jedním z nejdůležitějších znaků pro určení toho, zda byla ruka k nástrojové činnosti využívána či nikoli (Marzke, 2013). Mimo samotnou morfologii palce je také důležitý tvar výběžku *os hamatum*, který se zdá být jedinečný u anatomicky moderního člověka.



Obr. 7: Karpometakarpální skloubení (CMC-V) 5. metakarpu a srpkovitého výběžku *os hamatum* (H) u *H. sapiens*, *A. afarensis* a *Pan troglodytes*. Obrázek převzat a upraven z Domalain et al. (2017).

Tvar *os hamatum* umožňuje odolat tlaku a síle, která je na palec vyvinuta během užívání ruky k nástrojové činnosti. Zároveň nebrání supinaci zápěstí a ohybu pátého metakarpu jako je tomu například u *A. afarensis* či šimpanzů, což značně omezuje případné použití nástrojů (Domalain et al., 2017).



Obr. 8: Červenými oblouky je naznačen rozsah pohybu v CMC-V kloubu. Obrázek převzat a upraven z Domalain et al. (2017).

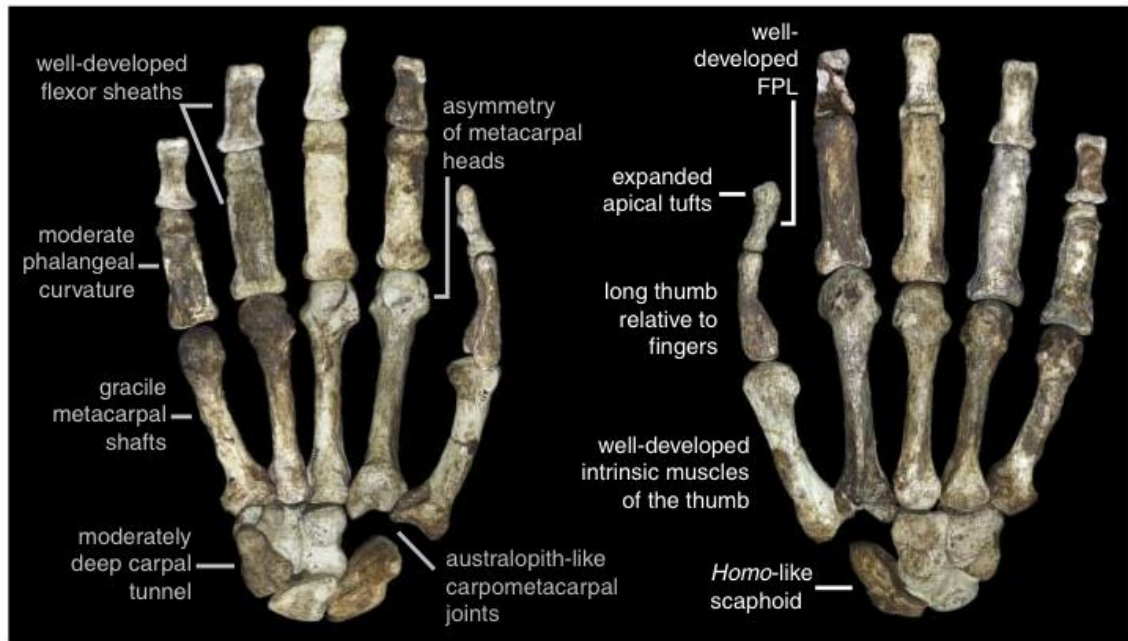
Přesto, že ruka *A. afarensis* sdílí některé anatomické rysy s moderním člověkem, nepředpokládá se, že by byl *A. afarensis* schopen výroby a použití kamenných nástrojů. Znaky, jako je například dobře vyvinutý *m. flexor pollicis longus*, se proto pravděpodobně vyvinuly pro jiné manipulativní chování (Kivell et al., 2011).

Ricklan (1987; 1988; 1990) přichází s teorií, že ruka *A. africanus* je spíše podobná moderním lidem nežli druhu *A. afarensis* či dokonce raným *Homo* (OH 7), a že druh *A. africanus* byl schopný přesného a silného úchopu. Anatomické modifikace nespojoval nutně s nástrojovou činností, respektive připouštěl možnou adaptaci pro lezení v korunách stromů. Neznámost fosilních nálezů kostí ruky z oblastí, kde byly nalezeny kamenné nástroje, znemožňují interpretaci použití ruky *A. africanus* k nástrojové činnosti. Obecně malé a nedostatečné množství fosilních nálezů kostí ruky *A. africanus* zároveň brání demonstrovat užití

nástrojů za pomoci morfologické evidence (Susman, 1998). Na tomto základě lze předpokládat, že podobnost některých rysů ruky *A. africanus* s charakteristikami moderního člověka je zapříčiněna postupným přechodem k bipední chůzi (Alba et al., 2003).

Karpální oblast ruky *A. sediba* představuje mozaiku primitivních a odvozených znaků. *Os scaphoideum* je krátká a středně široká a *os capitatum* je celkově menší. *Os trapezoideum* má výběžek orientovaný palmárně-laterálním směrem, což je rozdíl oproti lidoopům, které jej mají orientovaný více palmárně. Tato rotace je považována za výhodnou pro rotaci metakarpů a odolávání silám a tlakům při výrobě nástrojů (Marzke, 1997).

Ačkoli vzhled *os scaphoideum* vykazuje obecně spíše znaky moderního člověka (oproti *Ar. ramidus*, *H. habilis*, *H. floresiensis*) je její výběžek mnohem robustnější než u moderních lidí (Kivell et al., 2011). *Os capitatum* je podobná *os capitatum* u druhů *A. afarensis* a *A. africanus*. Její spoj s *os scaphoideum* je dominantní oproti spoji s *os lunatum*. Tento znak je považován za spíše lidský v porovnání s ostatními primáty a australopitéky a zdá se být vhodnější pro odolávání komprese zápěstí při manipulativních činnostech. Tělo *os capitatum* je širší a symetričtější s vyskytující se fazetou pro *os trapezoideum* jako je tomu u moderních lidí. Tento vzorec byl také popsán u *H. antecessor* (asi před 1,2 mil.–700 tis. let) (Ward et al., 1999). Nicméně karpometakarpální klouby jsou typicky australopitéčí což naznačuje, že palec a ukazovák nebyly tolik používané jako později u rodu *Homo* (Lorenzo et al., 1999).



Obr. 9: *A. sediba* (MH2, pravá ruka). Palmární (vlevo) a dorzální (vpravo) pohled na všechny kosti pravé ruky MH2. Znaky považovány za primitivní/australopitéčí jsou popsány vlevo. Znaky považovány za odvozené/lidské jsou popsány vpravo. Obrázek převzat a upraven z Kivell et al. (2011).

Znaky sdílené s prvními australopitéky nás vedou k tomu, že druh *A. sediba* se stále částečně pohyboval v korunách stromů, což nutně neznamená, že tento druh nebyl schopen používat kamenné nástroje (Susman a Creel, 1979). Nicméně v důsledku kombinace všech znaků horní končetiny, stejně jako u *A. afarensis*, se nepředpokládá, že by *A. sediba* byl schopen výroby a použití kamenných nástrojů (Kivell et al., 2011).

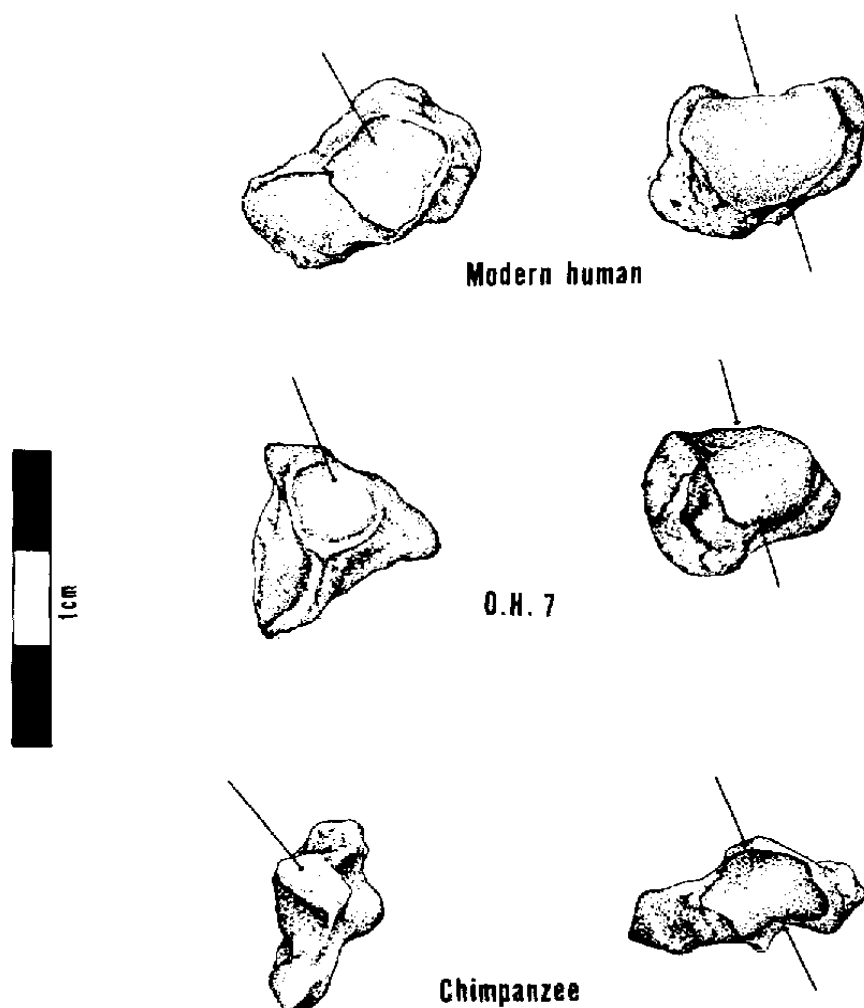
V roce 1960 byly nalezeny fosilní ostatky (OH 7) v Olduvajské roklí v Tanzánii, které byly přiřazeny k rodu *Homo*. Jednou z definičních charakteristik byla také schopnost manipulace s nástroji (Leakey, 1960). Součástí nálezů byla kostra ruky, jejíž zápěstí vykazuje některé znaky totožné se znaky u lidoopů, některé jako u moderního člověka a některé její znaky jsou chápány jako zcela unikátní (Susman a Creel, 1979).

Zápěstí a metakarpy jsou uspořádány pro zvýšenou opozici palce, což značně podporuje teorii o schopnosti manipulace s nástroji (Napier, 1960). Nicméně proximální a střední falangy se zdají být spíše morfologicky podobné lidoopům. Proximální falangy vykazují podobnosti zejména s mladistvými šimpanzi, zatímco střední falangy připomínají svým robustním vzhledem střední falangy goril (Susman a Creel, 1979).

Dobře vyvinutý je také *m. flexor pollicis longus*, což značí dobře vyvinuté uchopovací schopnosti. Tento znak, společně se zakřivenými falangy, odkazuje alespoň k částečné stromové lokomoci. Relativní délka falangů je podobná moderním lidem, což umožňuje zvýšenou opozici palce a lze tak jednoznačně předpokládat manipulaci s předměty (Napier, 1960).

Os scaphoideum a *os trapezium* jsou podobné těmto kostem u lidí, a to zejména ve velikosti kloubní plochy, díky které na sebe nasedají. Na druhou stranu se zdá, že *os trapezium* nasedala pouze na tělo *os scaphoideum*, což typické spíše pro lidoopy. U lidí dochází ke kontaktu také s výběžkem *os scaphoideum*. Povrch kloubů metakarpů je široký a plochý a tím se podobá povrchu u lidí. Lidoopi mají tento povrch užší a více vypouklý (Susman a Creel, 1979).

Je zajímavé, že karpometakarpální kloub palce a distální falangy jsou ve svých znacích nejvíce podobné moderním lidem. A právě tyto vlastnosti jsou jednoznačně spojovány se schopností přesné manipulace.



Obr. 10: *Os trapezoideum* u a) moderního člověka; b) OH7; c) šimpanze. Obrázek převzat a upraven z Susman a Creel (1979).

V období raných *Homo* se objevuje tzv. Acheuleanská technologie, která se vyvinula z Oldowanské kamenné industrie. Roche a kol. (2003), Lepre a kol. (2011) popsali izolovaný výskyt Acheuleanské technologie západně od jezera Turkana v Keni. Nález obsahuje různé druhy úštěpů a pěstních klínů a byl datován do období před 1,75 mil. let. Jedná se ovšem o izolovaný nález, tradičně je tato technologie datována do období od 1,65 mil. let (Beyene, 2013).

Charakteristickými znaky jsou pěstní klíny a sekáče (sekací nástroje) (Beyene, 2013). Acheuleanská technologie představuje

významnou technologickou a kognitivní inovaci. Tato technologie vyžaduje zvýšené motorické dovednosti, které umožní výrobu nástrojů (Rogers et al., 2009). Společně s Acheuleanskou technologií byly, v Etiopii, nalezeny fosilie druhů *H. erectus* (asi před 1,45–1,25 mil. let) a *A. boisei* (asi před 2,3–1,2 mil. let). Technologie je tradičně interpretována jako součást strategie přežití druhu *H. erectus/ergaster* (asi před 1,9–1,5 mil. let), u kterého se předpokládá schopnost manipulativní činnosti (Beyene, 2013).

Fosilní nález téměř kompletní pravé ruky *H. naledi* (chybí pouze *os pisiforme*) disponuje několika znaky, které jsou dávány do souvislosti s nástrojovou činností. Zápěstí je již anatomicky uzpůsobeno tak, aby odolalo nadměrné zátěži při použití nástroje (Rolian a Gordon, 2013; Tocheri et al., 2008; Marzke, 2013). Také *os trapezoideum* je pozoruhodně lidská. Palec je robustný s dobře vyvinutým hypotenárním svalstvem. *Os hamatum* má dvě kloubní plošky pro 4. a 5. metakarpální kost (Kivell et al., 2015). Tato morfologie umožňuje zvýšenou opozici palce k prstům, a to zejména v případě manipulace s velkými objekty či během různých druhů úchopů (Marzke et al., 1998).

Kloubní spojení *os trapezoideum* s druhou metakarpální kostí je více proximálně orientované. Tento znak umožňuje odolat velkému tlaku během přesných a silných úchopů. Falangy jsou stále zakřivené, což značí pohyb ve stomech (Kivell et al., 2015). Na druhou stranu *os trapezoideum* je menší ve srovnání s neandrtálci a moderními lidmi. Falangy jsou dlouhé a více zakřivené než u většiny australopitéků (Berger et al., 2015).



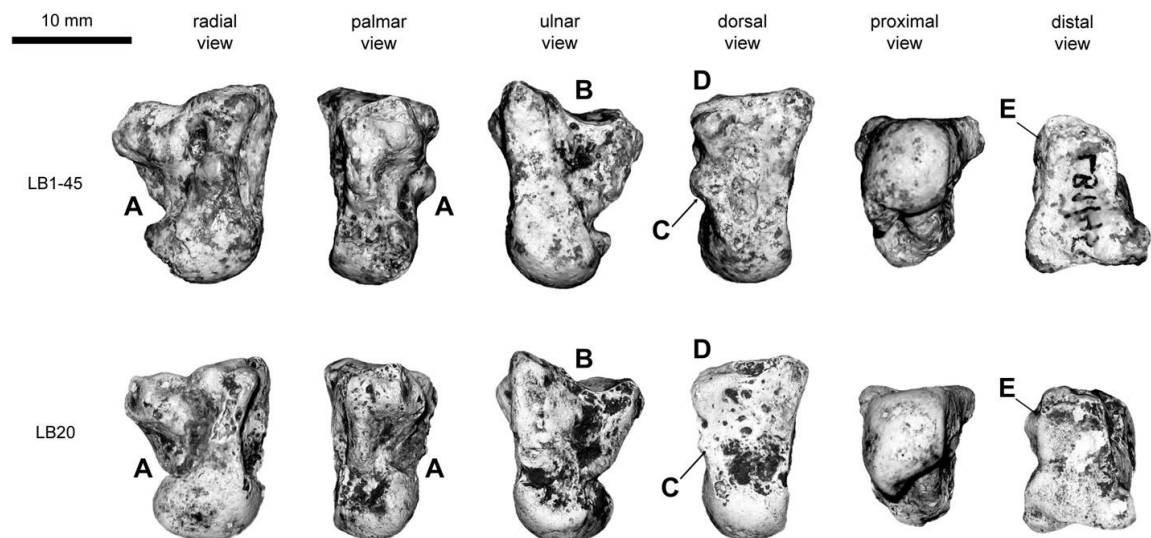
Obr. 11: Pravá ruka *H. naledi*. Palmární pohled (vlevo), dorsální pohled (vpravo). Všechny kosti jsou zastoupeny s výjimkou *os pisiforme*. Obrázek převzat a upraven z Berger et al. (2015).

Stejně jako například u *A. sediba*, nebyly nalezeny kamenné nástroje ve spojení s fosilními nálezy ani u druhu *H. naledi*. Ovšem morfologické znaky vedou paleoantropology k předpokladu, že *H. naledi* již byl schopen nástroje během svého života využívat – ať už kamenné nebo organické (Kivell, 2015). Kombinace zakřivených falangů a zápěstí se znaky jako u pozdních *Homo* demonstruje, že i úchop během lokomoce byl funkčně významným chováním a nejen primitivní neadaptivní znak, který se vytratil s příchodem nástrojové činnosti (Stern a Susman, 1983). *H. naledi* byl s největší pravděpodobností schopen používat ruce k manipulaci s nástroji a zároveň také ke stromové lokomoci (Kivell, 2015).

Nález druhu *H. floresiensis* (asi před 150–50 tis. let) vyvolal mezi paleoantropology mnoho debat a stal se velmi kontroverzním. Někteří

autoři tvrdí/tvrdili, že jde o nález patologického jedince (Martin et al., 2006). Avšak kosti zápěstí (*os trapezoideum*, *os capitatum*, *os scaphoideum*), které byly nalezeny, nevykazují známky patologie ani abnormálního vývoje.

Žádná z těchto kostí není podobná kostem neandrtálců ani kostem moderních lidí. Jsou podobné spíše zápěstním kostem lidoopů. Kloubní spoj 2. metakarpální kosti a *os trapezoideum* je orientován více sagitálně. *Os scaphoideum* má spíše trojúhelníkový tvar, jako je tomu u lidoopů. *Os capitatum* je umístěna více na palmární straně než u neandrtálců a moderních lidí (Tocheri et al., 2007).



Obr. 12: *Os capitatum* patřící *H. floresiensis* vykazující plesiomorfnní znaky vzhledem k neandrtálcům a moderním lidem. Levá strana *os capitatum* (vzor LB1-45). Pravá strana *os capitatum* (vzor LB20). Plesiomorfnní znaky: radiální strana je bez většího vyhloubení pro *os trapezoideum* (A); palmární zakrytí výřezu pro 2. metakarpální kost (B); hrbolek pro kloubní spoj *os capitatum* a *os scaphoideum* je orientován distálně (C); *os capitatum* je při kloubním spoji se 3. metakarpem minimálně zkosená (D); radiálně orientovaná plocha při spoji s 2. metakarpem. Obrázek převzat a upraven z Orr et al. (2013).

I přes velmi primitivní anatomii zápěstí je *H. floresiensis* považován za druh, který využíval kamenné nástroje. Toto tvrzení podporují přímé archeologické důkazy kamenné industrie, podobné industrii Oldowanské, v lokalitě, kde byl *H. floresiensis* nalezen, či v jiných paleolitických lokalitách (Moore a Brumm, 2007). Morfologické změny zápěstí, které se vyvinuly mezi 1,8 a 0,8 miliony let tak byly nejspíše adaptací pro snadnější a komplexnější zacházení s nástroji. Tyto změny také umožňují odolání velkému tlaku a usnadňují celkový pohyb zápěstí během manipulativního chování (Tocheri et al., 2007).

6 DISKUSE

Zápěstí bylo podrobena řadě srovnávacích morfologických analýz, jejichž cílem bylo lépe porozumět otázkám týkajících se použití ruky během lidské evoluce. Tyto analýzy navrhují mnoho složitých scénářů založených na interpretaci morfologických znaků fosilních nálezů. Morfologické rysy zápěstí, které charakterizují hominidy, umožňují interpretaci evolučních modelů a procesů včetně jednotlivých evolučních větví.

Podobná morfologie některých zápěstních kostí odráží lokomoční chování sdílené mezi primáty. Tyto znaky jsou patrné zejména na *os scaphoideum*, *os triquetrum* a *os capitatum*. Zatímco specifické druhové rozdíly jsou patrné zejména na *os lunatum* a *os hamatum*. Fosilní hominidé a lidé, ve srovnání s ostatními druhy primátů, vykazují morfologické podobnosti s lidoopy. Nicméně vyskytují se také specifické znaky zápěstí, které produkují funkční a morfologickou rozmanitost v rámci jednoho druhu. Tyto specifické znaky jsou příkladem vývojové evoluční nezávislosti zápěstních kostí (Kivell et al., 2013). Podrobné pochopení základní morfologie kostí a evolučních procesů je zásadní pro interpretaci fosilních nálezů.

Mozaikovitý výskyt znaků není snadné interpretovat, ale pro pochopení dané problematiky je zásadní. Primáti vykazují morfologii zápěstí a ruky adaptovanou pro užití ruky během lokomoce, ať už brachiace, šplhání a lezení, kotníkochodectví či během bipedie (Demes et al., 1994), která umožnila zvýšení úchopových a manipulativních schopností (Schmitt, 2003). Zejména znaky sdílené lidmi a lidoopy byly interpretovány jako důkaz, že lidská bipedie se vyvíjela od společného předka, který využíval k lokomoci kotníkochodectví (Richmond et al., 2001; Begun, 2007). Jiní autoři považovali tyto znaky za vlastnosti, které

se vyvinuly paralelně u lidoopů a jejich přítomnost u lidí je z velké části dána fylogenetickým vztahem k šimpanzům (Meindl, 1999; Kivell a Schmitt, 2009).

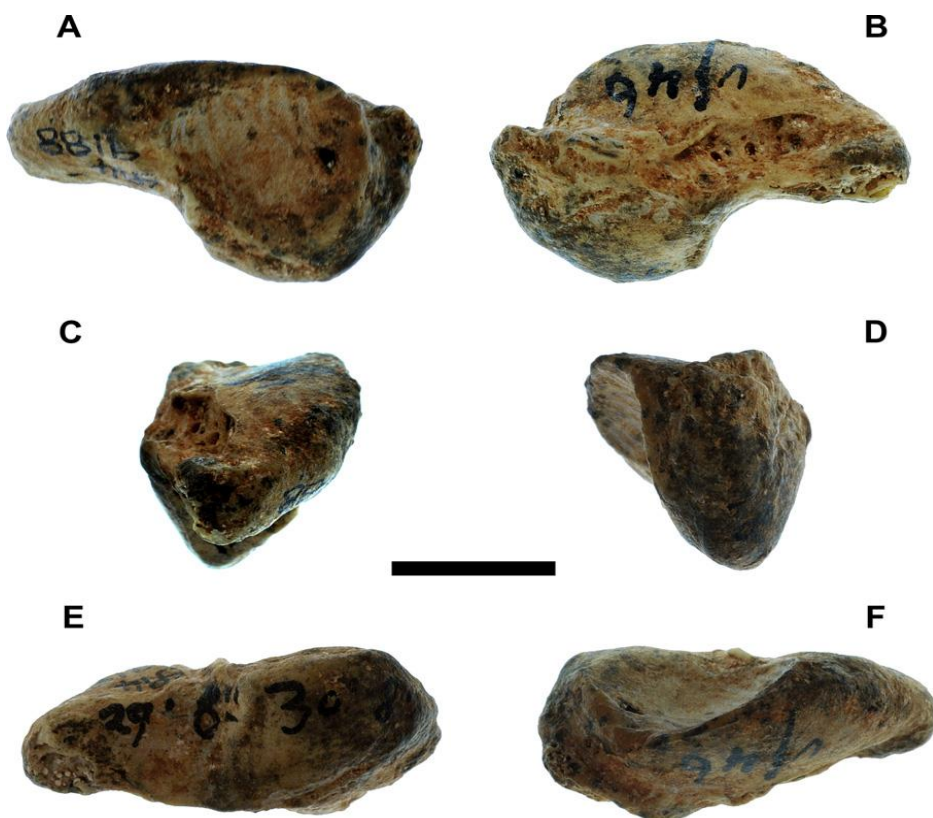
V otázkách nástrojové činnosti a manipulačního chování je mozaikovitý výskyt znaků často tím, co brání potvrzení užívání nástrojů během života jedince a celého druhu. Zápěstí je obecně považováno za složitý systém kloubů, ve kterém mají jednotlivé kosti určitý stupeň funkční a evoluční nezávislosti (Richmond, 2006; Kivell, 2007; Daver et al., 2012).

Evoluční vývoj morfologických znaků zápěstí lze demonstrovat na třech fosilních nálezech *os scaphoideum*: Stw 618 (*A. africanus*), FLK NN-P (*H. habilis*), SD-744 (*H. neandertalensis*), které patří druhům pocházejícím z různých období naší evoluční trajektorie.

6.1 Stw 618

Fosilní nález Stw 618 byl nalezen A. Hughesem a jeho týmem v dubnu roku 1990 v krasové jeskyni Sterkfontein, která se nachází v Jihoafrické republice. Nález byl ve spodní části kontextu vrstvy Member 4. Zpočátku nebyl rozpoznán jako ostatky hominina a byl umístěn mezi kosti zvěře. Odhady stáří vrstvy Member 4, společně s daty fauny (Vrba, 1985; Delson, 1988; McKee et al., 1995), se pohybovaly v rozhraní 2–3 mil. let (Berger et al., 2002). Rekonstrukce krajiny naznačovala vlhké lesnaté prostředí se značně otevřenými oblastmi včetně luk (Bamford, 1999; Kuman a Clarke, 2000). Většina fosilních nálezů z této oblasti byla přiřazena k druhu *A. africanus* (Moggi-Cecchi et al., 2006) přestože někteří autoři navrhovali, že v jeskyni mohou být také ostatky jiných druhů australopitéků (Kimbel a White, 1988; Kimbel a Rak, 1993; Lockwood a Tobias, 2002).

Stw 618 je úplná a dobře zachovalá. Chybí jen velmi malá část na radiální straně kosti. Fúze *os centrale* na *os scaphoideum* je úplná. Kloubní plochy pro kost vřetenní, *os lunatum*, *os capitatum* a *os trapezium* jsou dobře viditelné. Výběžek *os scaphoideum* je kuželovitý a zužuje se směrem ke svému vrcholu. Kloubní plocha pro kost vřetenní je mírně vypouklá. Kloubní plocha pro *os lunatum* zapadá do jejího typicky půlměsíčitého tvaru. Plocha pro *os capitatum* je orientovaná proximo-distálním a radio-ulnárním směrem. Plochy pro spoj s *os trapezium* a s *os trapezoideum* jsou mírně dorsoventrálně a radiálně konvexní. Na této kloubní ploše je hluboká rýha, která je nejhlubší a nejrozsáhlejší podél výběžku, nepřesahuje však jeho vrchol. U spoje s kostí vřetenní a spoje pro *os trapezoideum* je viditelný hřeben, což naznačuje relativně dobře vyvinutý radiokarpální kloub a radiální kolaterální vazy (Kibii et al., 2011).



Obr. 13: Stw 618; A: ulnární pohled zobrazující kloubní plochy pro *os capitatum* a *os lunatum*; B: radiální pohled zobrazující kloubní plochy pro kost vřetenní, *os*

trapezoideum a *os trapezium*; C: ventrální pohled (distální plocha směrem nahoru); D: dorsální pohled (distální plocha směrem nahoru); E: proximální pohled (ulnární plocha směrem nahoru); F: ulnární pohled zobrazující kloubní plochy pro *os trapezium*, *os trapezoideum* a *os capitatum*. Obrázek převzat z Kibii et al. (2011).

Některé analýzy celkové morfologie Stw 618 (stejně jako například LB 1 a OH 7) řadí nález Stw 618 do časového rozmezí mezi lidoopy a moderní lidmi. Jiné analýzy zdůrazňují spíše podobnost s lidoopy než s moderními lidmi, či mírně se překrývající znaky. Právě v důsledku překrývajících se znaků, vyžadují morfologické analýzy opatrný výklad (Kibii et al., 2011). Závěr, zda morfologie Stw 618 představuje primitivní formu budoucí *os scaphoideum* u moderních lidí (Tocheri et al., 2007; 2008b), nebo zda se vyvinula paralelně (Kivell a Schmitt, 2009; Lovejoy et al., 2009), je stále předmětem diskuse paleoantropologů. Bez ohledu na to, která hypotéza je správná, je jasné, že znaky *os scaphoideum* lidoopů a lidí se lehce překrývají.

Stejně jako *os scaphoideum* OH 7 a LB 1, tak také Stw 618 vykazuje úplnou fúzi *os centrale* na *os scaphoideum* jako je tomu u lidoopů a lidí (Orr, 2018). Nicméně postrádá jiné odvozené znaky, které jsou charakteristické pro neandertálce a moderní lidmi. Například přední část je distálně více uzavřená, protože ulnární hrana kloubní plochy pro *os trapezoideum* není silně radiálně zakřivená, jako je tomu u většiny neandertálců a moderních lidí (Kibii et al., 2011).

Na základě těchto morfologických rozdílů se zdá, že zápěstí Stw 618 nefungovalo stejně účinně jako u neandertálců a moderních lidí. A to zejména při úchopových a manipulativních činnostech, či při potřebě odolání většímu tlaku na zápěstí (Kibii et al., 2011).

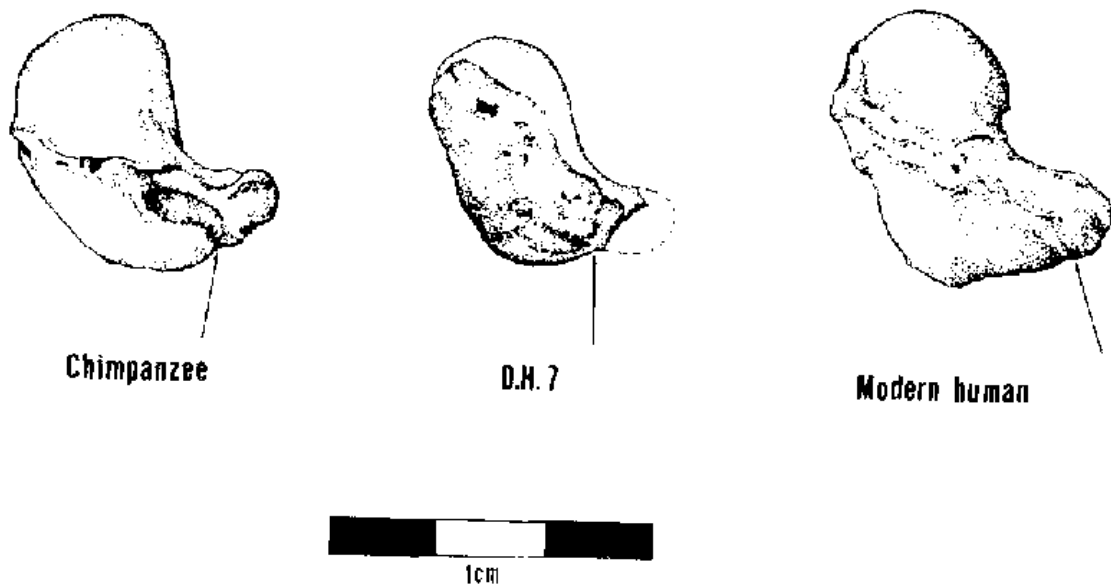
6.2 FLK NN-P

Fosilní nálezy raných *Homo* se objevují přibližně ve stejnou dobu, jako nejstarší archeologické důkazy kamenných nástrojů (Heinzelin et al., 1999; Constantino a Wood, 2007). Proto právě tyto nálezy stály v popředí debaty o morfologii ruky a manipulativním chování (Susman, 1988a; 1988b; 1998; Marzke et al., 1998; Panger et al., 2002). Fosilie raných *Homo* poskytují data o morfologických znacích ruky homininů v přibližném rozmezí 2,0–1,5 mil. let (Vrba, 1982). Za předpokladu, že znaky, které jsou přítomny (nebo odvozeny) na kostních nálezech australopitéků představují primitivní stav všech pozdějších homininů, bychom měli očekávat podobný morfologický vzorec u homininů pozdního pliocénu a časného pleistocénu (Tocheri et al., 2008). Je tedy nutné položit si otázku, zda se fosilní nálezy raných *Homo* liší od primitivních morfologických znaků ruky australopitéků.

Fosilní nález FLK NN-P byl nalezen J. Leakeym v listopadu roku 1960 v Olduvajské rokli v Tanzánii. Celý komplex ostatků (OH 7) se skládá z kraniálních a postkraniálních kostí, které byly, na základě velikosti a těsné blízkosti v době nálezů, přiřazeny stejnému nedospělému jedinci rodu *Homo* (Leakey, 1960). S tímto nálezem se na paleoantropologické půdě zvyšuje snaha odpovědět na otázku, kdy se u našich předků objevuje manipulativní chování.

FLK NN-P je u kloubního spoje pro kost vřetenní značně erodovaná. Velká část výběžku *os scapuloideum* chybí, ale celkový tvar je zřetelný. Výběžek *os scapuloideum* je pod ostrým úhlem a zdá se být menší než její tělo. V těchto ohledech se podobá *os scapuloideum* kosti lidoopů. Kromě toho není výběžek antero-posteriálně rozšířen, jako je tomu u lidí, ale zdá se být spíše kolmý na tělo kosti. Velikost těla je naopak bližší velikosti těla *os scapuloideum* u lidí (Susman a Creel, 1979).

Plocha pro kontakt s *os lunatum* je velmi široká. Tento znak můžeme vidět také u lidoopů (Susman a Creel, 1979), u lidí a menších primátů je mnohem užší. Přítomnost velkého kloubního povrchu může být způsobena přizpůsobením se velkému tlaku na zápěstí. To nemusí nutně znamenat, že ruka byla využívána k lokomoci, může se jednat například o znak, jenž je zachován od předků, kteří nebyli ještě zcela bipední (Jenkins a Fleagle, 1975).



Obr. 14: *Os scaphoideum* u a) šimpanze; b) OH7; c) moderního člověka. Obrázek převzat a upraven z Susman a Creel (1979).

Kloubní povrch pro *os capitatum* je výrazně prohlouben, což je znak, který je také typický pro lidoopy. U člověka je tento povrch značně mělký. Plocha pro kost vřetenní je částečně erodovaná, ale zdá se být podobná spíše moderním lidem (Susman a Creel, 1979). Fúze *os centrale* na *os scaphoideum* je úplná, což je znak, který je sdílený lidoopy a moderními lidmi (Orr, 2018).

Plocha na *os trapezoideum* pro *os scaphoideum* je poměrně velká. Tento znak se vyskytuje také u lidí a goril, méně pak u šimpanzů a

gibbonů. Zdá se, že kloubní plocha byla v kontaktu pouze s tělem os *scaphoideum*, což je typický znak lidoopů (kromě šimpanzů). U lidí dochází ke kontaktu také s jejím výběžkem, stejně tak u šimpanzů, i když kontaktní plocha je mnohem menší než u lidí (Lewis, 1977). Články prstů a os *scaphoideum* ukazují na schopnost silného úchopu. Pohyb v korunách stromů naznačuje také dobře vyvinutý *m. flexor pollicis longus* (Susman a Creel, 1979).

Obecně fosilní důkazy raných *Homo* vykazují morfologickou mozaiku primitivních a odvozených znaků (Tocheri et al., 2007). Výše zmíněné primitivní znaky OH 7 mohou být vysvětlovány 1. obrácením evoluční trajektorie směrem k primitivnímu stavu; 2. přítomností evolučních linií, které se rozcházely před rozštěpením australopitéků; 3. nehomologním morfologickým vzorcem *A. afarensis* a *A. africanus* s morfologickým vzorcem pozorovaným u moderních lidí, respektive morfologie ruky *A. afarensis* a *A. africanus* není primitivní verzí ruky moderních lidí (Tocheri et al., 2008).

6.3 SD-744

Fosilní nález SD-744 byl nalezen v krasové jeskyni El Sidrón ve Španělsku mezi lety 1994 až 2009. Nalezeno bylo více než 2500 kostí patřících 13 jedincům, které byly datovány do období před 49 tis. lety. Celkový soubor kostí patří sedmi dospělým, třem dospívajícím a dvěma mladistvým jedincům a jednomu dítěti. Na základě geologických, archeologických a paleoantropologických důkazů byly ostatky přiřazeny ke druhu *H. neanderthalensis* (Kivell et al., 2018).

SD-744 pochází z pravé ruky dospělého jedince. Do značné míry je kompletní a obecně dobře zachovalá. Chybí velký fragment distomediální oblasti, který dosahuje proximálně k os *capitatum*. Kloubní povrch pro os *capitatum* je značně erodován. Dále chybí malý fragment kloubního

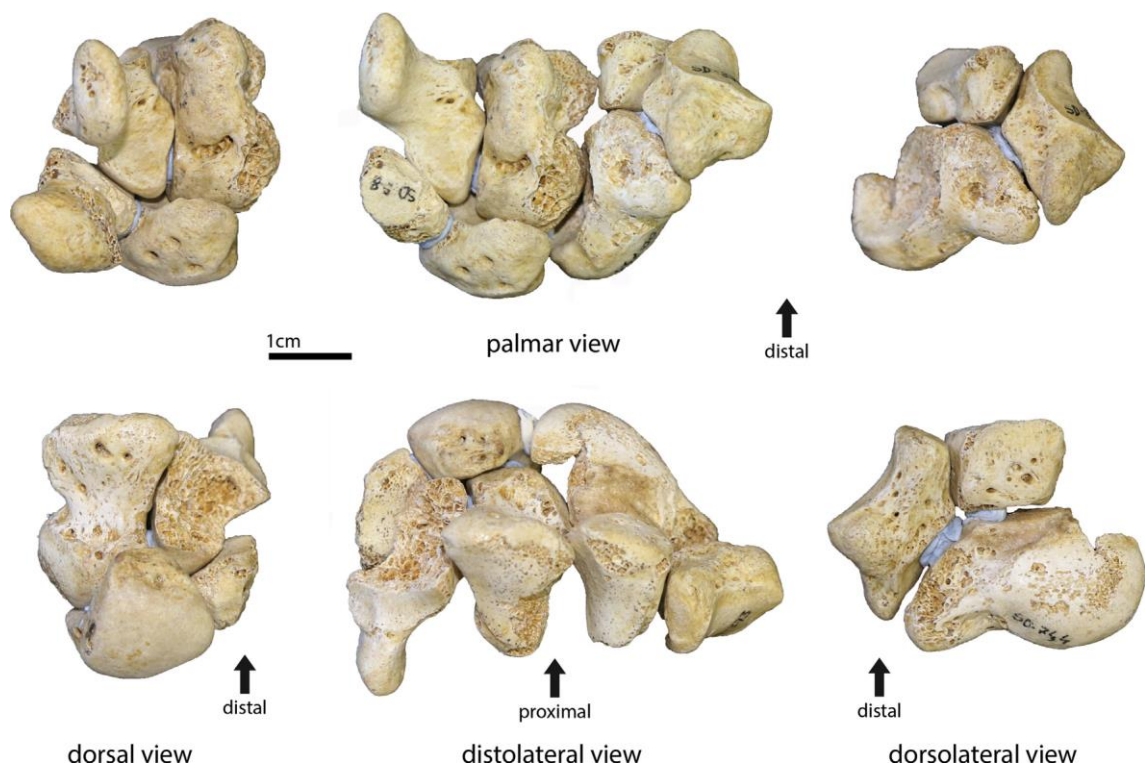
povrchu pro *os capitatum* na proxi-palmární straně a distální a mediální oblast výběžku *os scaphoideum* (Kivell et al., 2018).

Výběžek je dlouhý a robustní, a to zejména u těla kosti. Tělo je obecně spíše větší. Spoj *os trapezoideum* a *os trapezium* s *os scaphoideum* je téměř u vrcholu výběžku a kloubní plochy pro tyto kosti jsou poměrně malé. Kloubní povrch pro kost vřetení je dorso-palmárně vyšší než proximo-distálně a je mírně vyhlouben. Mezi kloubním povrchem kosti vřetení a *os trapezoideum* je hluboká rýha. Okraje povrchu pro *os lunatum* jsou špatně rozeznatelné. Povrch pro *os capitatum* je oválný, dlouhý a méně konkávní (Kivell et al., 2018).

Ve fosilním záznamu homininů je ruka neandertálců dobře reprezentována. Například v jeskyni Shanidar v Iráku bylo nalezeno více než 100 kostí ruky patřící devíti jedincům, a to včetně téměř úplné kostry ruky Shanidar 4 (Trinkaus, 1986). Předchozí studie se zaměřovaly zejména na identifikaci morfologických rozdílů neandertálců a moderních lidí, a to převážně s ohledem na robustnost kostí, karpometakarpální kloubní konfiguraci a odvozené mechanické výhody některých svalů horní končetiny. Tyto analýzy naznačují, že ruce neandertálců a moderních lidí sdílejí morfologický vzorec, který ve srovnání se staršími homininy vykazuje odvozené morfologické znaky (Niewoehner, 2006; Tocheri et al., 2007).

Nález SD-744 je ve své velikosti obecně podobný nálezu Stw 618 či nálezům *A. sediba* (MH2) a *H. naledi* (UW 101-807, -1639, -1726), ale také zapadá do rozmezí odchylek u druhu *H. sapiens*. Kloubní povrch *os scaphoideum* s *os capitatum* je proximo-distálně delší a plocha pro kost vřetení je větší než u nálezů neandertálců z jiných lokalit. Celkově SD-744 připomíná morfologii *os scaphoideum* u *H. sapiens* (Qafzeh 9, Arene Candide 2). Na druhou stranu výběžek kosti je u neandertálců robustnější než u *H. sapiens* (Kivell et al., 2018).

Celková větší robustnost je paleoantropology interpretována ve spojitosti s hlubším karpálním tunelem, dobře vyvinutým *m. flexor digitorum* a hypotenárním svalstvem (Niewoehner, 2006). Tocheri (2007) popsal „otevřený“ distální okraj *os scaphoideum* pro *os capitatum* jako znak, který odděluje *H. neandertalensis* a *H. sapiens* od lidoopů. Výsledkem je snazší pohyblivost s *os trapezoideum* a to zejména při manipulativních činnostech. Čím více je okraj „uzavřený“, tím více se liší od moderních lidí, ale všechny mechanické výhody nebyly pravděpodobně stále popsány (Kivell et al., 2018).



Obr. 15: El Sidrón, Španělsko; pravé zápěstí pocházející pravděpodobně od stejného jedince, zahrnuje fosilní nálezy: *os scaphoideum* SD-744, *os lunatum* SD-85, *os triquetrum* SD-58, *os pisiforme* SD-29, *os trapezium* SD-373, *os trapezoideum* SD-28, *os capitatum* SD-557 a *os hamatum* SD-742. Horní řada: palmární pohled včetně *os pisiforme* (vlevo), bez *os pisiforme* (uprostřed) a pohled z boku (vpravo). Spodní řada: dorsální pohled (vlevo), distolaterální pohled (uprostřed) a dorzolaterální pohled z boku (vpravo). Obrázek převzat z Kivell et al. (2018).

6.4 Obecné poznámky k evoluci zápěstí

Interpretace evolučního vývoje *os scaphoideum* je ve srovnání s ostatními kostmi zápěstí složitější. Tato složitost je vysvětlována změnami lokomočního chování a problematickou interpretací fúze *os centrale* na *os scaphoideum* (Marzke, 1971; Begun, 1992; Richmond et al., 2001). U opic Starého světa je tělo *os scaphoideum* obecně menší (proximo-distálně i medio-laterálně), fúze *os centrale* na *os scaphoideum* není přítomna a kloubní plocha pro *os lunatum* je větší. Tyto znaky pravděpodobně umožňují celkově vyšší pohyblivost zápěstí (Tuttle, 1969).

Mezi hominidy došlo k paralelnímu vývoji *os scaphoideum* u goril, šimpanzů, *H. sapiens*, *H. neanderthalensis*, OH 7 a *A. sediba*. Dochází k postupnému zmenšování kloubní plochy *os scaphoideum* s *os lunatum* a ke zvětšování těla *os scaphoideum* a s tím spojené fúzi *os centrale* na *os scaphoideum*. Nález Stw 618 si zachoval morfologii, která je spíše podobná *os scaphoideum* u *H. habilis* a (v menší míře) u *A. sediba* nežli *os scaphoideum* u lidoopů (Kivell et al., 2013).

Neandertálci a moderní lidé vykazují více sdílených odvozených rysů ruky vzhledem k poslednímu společnému předkovi šimpanzů a lidí než jiní homininé. Přítomnost některých odvozených znaků u starších homininů naznačuje, že evoluční vývoj ruky probíhal mozaikovitě, respektive, že docházelo ke kombinaci znaků, které jsou tradičně chápány jako primitivní s těmi, které jsou chápány jako znaky odvozené (Kivell et al., 2013).

První změny (asi před 3 mil. lety) jsou zřetelné u *A. afarensis* a to v podobě zkrácení prstů vzhledem k palci. Druhá morfologicky viditelná změna (asi před 2,0–1,5 mil. lety) zahrnuje modifikaci distálních falangů, robustnost palce a prvního karpometakarpálního kloubu – tyto změny

jsou pozorovány s výskytem raných *Homo*. Třetím zlomovým bodem (asi před 0,8 mil. lety) je strukturální reorganizace radiální strany zápěstí. Nejlépe jsou tyto změny vidět u neandertálců a moderních lidí, ale také například u *H. antecessor* (Tocheri et al., 2007).

Fosilní nálezy *A. aferensis* poskytují údaje o morfologii ruky homininů přibližně o 0,5 mil. let před přímými důkazy o použití nebo výrobě kamenných nástrojů (Drapeau et al., 2005). Nicméně je pravděpodobné, že právě ruka *A. afarensis* je zodpovědná za kamenné nástroje s předpokládaným stářím 3,39 mil. let (Domalain et al., 2017).

Fosilní nálezy *H. floresiensis*, které vykazují pozoruhodně primitivní znaky zápěstí (Tocheri et al., 2007), jsou připomínkou, že v přímém spojení s kamennými nástroji se nachází více než jeden morfologický typ ruky homininů (Susman, 1988a; 1988b; Tocheri et al., 2007). Ačkoli tvrzení, že výroba kamenných nástrojů není chování objevující se až s rodem *Homo*, je již zpravidla bez výjimky přijímáno, morfologické důkazy naznačují odvozenou morfologii, která umožňuje výrobu a použití nástrojů, pouze u druhů *H. sapiens*, *H. neanderthalensis* a *H. antecessor* (Tocheri et al., 2007).

V současné době jsou tyto rysy považovány za synapomorfie, které vznikly přibližně před 1,8–0,8 mil. lety, respektive v době původu a šíření Acheulenské technologie. Stále je tedy třeba odpovědět na otázky, zda sada odvozených znaků ruky neandertálců a moderních lidí pochází od dřívějších homininů, případně od kterých, a zda jsou odvozené změny funkčně výhodné pro manipulativní chování zahrnující používání a výrobu kamenných nástrojů (Tocheri et al., 2008). Synapomorfní znaky jsou příkladem toho, jak může evoluční vývoj jedné anatomické jednotky, respektive zápěstí, být ovlivňován mnoha evolučními procesy. Každá zápěstní kost vykazuje určitý stupeň funkční a/nebo evoluční nezávislosti. Tato rozmanitost znaků napříč zápěstními kostmi odhaluje mozaikovitou povahu zápěstí, kterou je těžké interpretovat (Kivell et al., 2013).

V souvislosti s problematikou užívání ruky během lokomoce se zdá být zvláště důležitá debata o způsobu pohybu posledního společného předka lidoopů a lidí. I zde doba a dostatek fosilních nálezů hrály svou roli. Po tradičním přijímání teorie, že poslední společný předek lidoopů a lidí se pohyboval pomocí kotníkochodectví, respektive pohybu, který dnes vidíme u šimpanzů a goril, je v současné době přijímána teorie, že kotníkochodectví je autapomorfie goril a šimpanzů. Na základě nové interpretace morfologických znaků a nových poznatků, je tedy vyvrácena teorie kotníkochodectví jako přenesené adaptace, a tudíž jako univerzálního pohybu pro všechny žijící lidoopy. Jde o adaptace, které se v evoluci objevily nezávisle u šimpanzů a goril, a které nebyly sdíleny posledním společným předkem lidoopů a lidí.

Znaky typické pro užívání ruky k lokomoci nemusejí nutně znamenat, že jedinec nebyl schopný manipulativní a nástrojové činnosti. Může se jednat o rysy, které byly zachovány od předků, ale u daného jedince byly již funkčně nevýznamné. Naopak pokud byly stále funkčně významné, tak ani částečný pohyb ve stromech nevylučuje manipulaci s nástroji.

7 ZÁVĚR

Cílem práce bylo zhodnotit morfologickou evidenci našich předků s ohledem na schopnost používat ruku během lokomoce a nástrojové činnosti. Hodnocení morfologických znaků umožnilo reflektovat, k čemu byla ruka během života jedince a celého druhu využívána. Morfologická evidence byla porovnána s archeologickými daty o prvních dochovaných kamenných nástrojích.

Obecně lze říci, že se ruka osvobodila od účasti při lokomoci a adaptovala se pro schopnosti manipulativní a nástrojové. Tradičně jsou proto znaky odkazující na použití ruky při lokomoci charakterizovány jako znaky primitivní a znaky odkazující k manipulativním a nástrojovým činnostem jako znaky odvozené. Toto tvrzení je velmi obecné a podléhá mnoha složitým evolučním procesům. Je zřejmé, že jedním z kritických evolučních mezníků byl právě rozvoj bipedie. Příčiny jsou však stále nejasné a stojí v popředí zájmu paleoantropologů již od dob Darwinových.

Nástrojová činnost byla tradičně spojována s rodem *Homo*, přičemž byla také jedním bodem charakterizujícím tento rod. Tato teorie se s narůstajícím počtem nálezů stávala více a více neudržitelná. Právě nové interpretace a pohledy, které umožňují zejména nové paleoantropologické a archeologické nálezy, přinášejí do tradičních výkladů nové světlo a činí je neudržitelnými. V současné době je obecně přijímáno, že přítomnost primitivních znaků v kombinaci se znaky odvozenými nevyklučuje schopnost manipulace jedince, potažmo celého druhu, s kamennými nástroji.

Je pravděpodobné, že fosilních nálezů bude přibývat, a to nám dává naději, že také datace nástrojové a manipulativní činnosti se bude posouvat hlouběji do minulosti našich předků, jako jsme to na paleoantropologické půdě viděli již několikrát.

8 SEZNAM LITERATURY

Alba, D. M., Moyà-Solà, S., Köhler, M. (2003). Morphological affinities of the *Australopithecus afarensis* hand on the basis of manual proportions and relative thumb length. *Journal of Human Evolution*, 44(2), 225–254.

Almécija, S., Moya-Sola, S., Alba, D. M. (2010). Early origin for human-like precision grasping: a comparative study of pollical distal phalanges in fossil hominins. *Public Library of Science*, 5(7), 117-27.

Almécija, S., Smaers, J. B., Jungers, W. L. (2015). The evolution of human and ape hand proportions. *Nature Communications*, 6, 1–11.

Ambrose, S. H., Quintana-murci, L., Genet, N. (2007). Paleolithic Technology and Human Evolution. *Science*, 291(2), 1748–1754.

Bamford, M. (1999). Pliocene fossil woods from an early hominid cave deposit, Sterkfontein, South Africa, *South African Journal of Science*, 95(5), 231–237.

Barton, R. (2006). Primate Brain Evolution: Integrating Comparative, Neurophysiological, and Ethological Data. *Evolutionary Anthropology*, 15, 224–236.

Begun, D. R. (1992) Miocene fossil hominids and the chimp-human clade. *Science. American Association for the Advancement of Science*, 257(5078), 1929–1933.

Begun, D. R. (2007). How to identify (as opposed to define) a homoplasy: Examples from fossil and living great apes. *Journal of Human Evolution*, 52(5), 559–572.

Berger, L. R. (2015). *Homo naledi*, a new species of the genus *Homo* from the Dinaledi Chamber, South Africa. *eLife*, 4, 1–35.

Berger, L. R., Lacruz, R., De Ruiter, D. J. (2002). Revised age estimates of *Australopithecus*-bearing deposits at Sterkfontein, South Africa. *American*

Journal of Physical Anthropology, 119(2), 192–197.

Beyene, Y. et al. (2013). The characteristics and chronology of the earliest. *Pnas*, 110(5), 1584–1591.

Brul, E. L. (1962). The general phenomenon of bipedalism. *American Zoologist*, 2, 205–208.

Brunet, M. (2010). Two new Mio-Pliocene Chadian hominids enlighten Charles Darwin's 1871 prediction. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. The Royal Society*, 365(1556), 3315–3321.

Byrne, R. (2004). The manual skills and cognition that lie behind hominid tool use. Why is tool use important in the study of human evolution?. Evolutionary origins of great ape intelligence. *University of St. Andrews, Scotland*, 31–44.

Caba, O. et al. (2012). Development and morphogenesis of human wrist joint during embryonic and early fetal period. *Journal of Anatomy*, 220(6), 580–590.

Compson, J. (2005). Examination of the wrist: surface anatomy of the carpal bones. *Current Orthopaedics*, 19, 171–179.

Constantino, P., Wood, B. (2007). The evolution of *Zinjanthropus boisei*. *Evolutionary Anthropology*, 16(2), 49–62.

Crompton, R. H., Vereecke, E., Thorpe, S. K. S. (2008). Locomotion and posture from the common hominoid ancestor to fully modern hominins, with special reference to the last common panin/hominin ancestor. *Journal of Anatomy*, 212(4), 501–543.

Daver, G., Berillon, G., Grimaud-Hervé, D. (2012). Carpal kinematics in quadrupedal monkeys: Towards a better understanding of wrist morphology and function. *Journal of Anatomy*, 220(1), 42–56.

Delson, E. (1988) Chronology of South African australopith site units. *Evolutionary history of the 'robust' Australopithecines. Aldine de Gruyter New*

York, 317–324.

Demes, B. et al. (1994). The kinetics of primate quadrupedalism:“ hindlimb drive” reconsidered. *Journal of Human Evolution*, 26(5–6), 353–374.

Domalain, M., Bertin, A., Daver, G. (2017). Australopithecus afarensis était-il capable de fabriquer les outils du Lomekwien? Développement d’une simulation biomécanique des capacités de force de préhension d’hominines fossiles et nouvelles perspectives sur l’implication du cinquième doigt. *Comptes Rendus - Palevol. Académie des sciences*, 16(5–6), 572–584.

Drapeau, M. S. M. et al. (2005). Associated cranial and forelimb remains attributed to Australopithecus afarensis from Hadar, Ethiopia. *Journal of Human Evolution*, 48(6), 593–642.

Drapeau, M. S. M. (2015). Metacarpal torsion in apes, humans, and early Australopithecus: implications for manipulatory abilities. *PeerJ Inc.*, 3, 1311.

Elston, G. N., Benavides-Piccione, R., DeFelipe, J. (2001). The pyramidal cell in cognition: a comparative study in human and monkey. *Journal of Neuroscience, Society for Neuroscience, Highwire Press*, 21(17).

Fragaszy, D. M. et al. (1989). Social Influences on the Acquisition of Tool-Using Behaviors in Tufted Capuchin Monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 103(2), 159-170.

Frey, S. H. (2008). Tool use, communicative gesture and cerebral asymmetries in the modern human brain. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 363(1499), 1951–1957.

Green, D. J., Gordon, A. D. (2008). Metacarpal proportions in Australopithecus africanus. *Journal of Human Evolution*, 54(5), 705–719.

Hamshere, R. J., Bucknill, T. M. (1970). The anatomy of the wrist joint. *Journal of Anatomy*, 106(3), 539–552.

- Harcourt-Smith, W. H. E. (2010). The First Hominins and the Origins of Bipedalism. *Evolution: Education and Outreach*, 3(3), 333–340.
- Heinzelin, J. De et al. (1999). Environment and Behavior of, 284(5414), 625–629.
- Hofman, M. A. (1989). On the evolution and geometry of the brain in mammals. *Progress in neurobiology*, 32(2), 137–158.
- Howell, A. B. (1944). Speed in animals, their specialization for running and leaping. *Chicago: University of Chicago Press*, 270.
- Hunt, K. D. (1991). Mechanical implications of chimpanzee positional behavior. *American Journal of Physical Anthropology*, 86(4), 521–536.
- Darwin, Ch. (1871). Descent of man and selection in relation to sex. *London, John Murray, Animal Behaviour*, 4(7),6
- Jenkins, F. A., Fleagle, J. G. (1975). Knuckle-walking and the functional anatomy of the wrists in living apes. *Primate functional morphology and evolution, Mouton The Hague*, 213–227.
- Jerison, H. J. (1982). Allometry, brain size, cortical surface, and convolutedness in Primate brain evolution. *Springer*, 77–84.
- Johnson-Frey, S. H. (2004). The neural bases of complex tool use in humans. *Trends in Cognitive Sciences*, 8(2), 71–78.
- Kibii, J. M., Clarke, R. J., Tocheri, M. W. (2011). A hominin scaphoid from Sterkfontein , Member 4: Morphological description and first comparative phenetic 3D analyses. *Journal of Human Evolution*, 61(4), 510–517.
- Kimbel, W. H., Rak, Y. (1993). The importance of species taxa in paleoanthropology and an argument for the phylogenetic concept of the species category. *Species, species concepts and primate evolution. Springer*, 461–484.
- Kimbel, W. H., White, T. D. (1988). Variation, sexual dimorphism and the

taxonomy of Australopithecus. *Evolutionary History of the 'Robust' Australopithecines*. Aldine de Gruyter New York, 175–192.

Kivell, T. L. (2007). Ontogeny of the hominoid midcarpal joint and implications for the origin of hominin bipedalism. *University of Toronto Toronto*.

Kivell, T. L. et al. (2011). Australopithecus sediba hand demonstrates mosaic evolution of locomotor and manipulative abilities. *Science*, 333(6048), 1411–1417.

Kivell, T. L. (2015). Evidence in hand: recent discoveries and the early evolution of human manual manipulation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370(1682), 2015-0105.

Kivell, T. L. et al. (2015). The hand of Homo naledi. *Nature communications*, 6, 8431.

Kivell, T. L. et al. (2018). New Neandertal wrist bones from El Sidr o. *Journal of Human Evolution*. Elsevier Ltd, 114, 45–75.

Kivell, T. L., Barros, A. P., Smaers, J. B. (2013). Different evolutionary pathways underlie the morphology of wrist bones in hominoids. *BMC evolutionary biology*, 13(1), 229.

Kivell, T. L., Begun, D. R. (2007). Frequency and timing of scaphoid-centrale fusion in hominoids. *Journal of Human Evolution*, 52(3), 321–340.

Kivell, T. L., Schmitt, D. (2009). Independent evolution of knuckle-walking in African apes shows that humans did not evolve from a knuckle-walking ancestor. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. *National Acad Sciences*, 106(34), 14241–14246.

Kleindienst, M. R. et al. (1975). On New Perspectives on Ape and Human Evolution. *Current Anthropology*, 16(4), 644-651.

Kuman, K., Clarke, R. J. (2000). Stratigraphy, artefact industries and hominid

associations for Sterkfontein, Member 5. *Journal of Human Evolution. Elsevier*, 38(6), 827–847.

Leakey, L. S. B. (1960). Recent discoveries at Olduvai gorge. *Nature. Nature Publishing Group*, 188(4755), 1050.

Leiner, H. C., Leiner, A. L., Dow, R. S. (1991). The human cerebro-cerebellar system: its computing, cognitive, and language skills. *Behavioural brain research. Elsevier*, 44(2), 113–128.

Lepre, C. J. et al. (2011). An earlier origin for the Acheulian. *Nature*, 477(7362), 82–85.

Lewis, O. J. (1977). Joint remodelling and the evolution of the human hand. *Journal of anatomy*, 123, 157–201.

Lewis, O. J. (1989). Functional morphology of the evolving hand and foot. *Clarendon, Oxford, USA*.

Lockwood, C. A., Tobias, P. V. (2002). Morphology and affinities of new hominin cranial remains from Member 4 of the Sterkfontein Formation, Gauteng Province, South Africa. *Journal of Human Evolution. Elsevier*, 42(4), 389–450.

Lorenzo, C., Arsuaga, J. L., Carretero, J. M. (1999). Hand and foot remains from the Gran Dolina early Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution*, 37(3–4), 501–522.

Lovejoy, C. O., Suwa, G. et al. (2009). The great divides: *Ardipithecus ramidus* reveals the postcrania of our last common ancestors with African apes. *Science (New York, N.Y.)*, 326(5949), 100–106.

Malas, M. A. et al. (2006). Fetal development of the hand, digits and digit ratio (2D : 4D). *Early Human Development*, 82(7), 469–475.

Martin, R. D. et al. (2006). Flores hominid: new species or microcephalic dwarf?. *The Anatomical Record, Wiley Online Library*, 288(11), 1123–1145.

- Marzke, M. W. (1971). Origin of the human hand. *American Journal of Physical Anthropology, Wiley Online Library*, 34(1), 61–84.
- Marzke, M. W. (1997). Precision grips, hand morphology, and tools. *American Journal of Physical Anthropology, Wiley Online Library*, 102(1), 91–110.
- Marzke, M. W. et al. (1998). EMG study of hand muscle recruitment during hard hammer percussion manufacture of Oldowan tools. *American Journal of Physical Anthropology*, 105(3), 315–332.
- Marzke, M. W. (2013). Tool making, hand morphology and fossil hominins. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1630), 20120414–20120414.
- Marzke, M. W., Wullstein, K. L., Viegas, S. F. (1992). Evolution of the power (“squeeze”) grip and its morphological correlates in hominids. *American Journal of Physical Anthropology, Wiley Online Library*, 89(3), 283–298.
- McKee, J. K., Thackeray, J. F., Berger, L. R. (1995). Faunal assemblage seriation of southern African Pliocene and Pleistocene fossil deposits. *American Journal of Physical Anthropology*, 96(3), 235–250.
- Meindl, R. S. (1999). Brief communications. Developmental dynamics. *American Association of Anatomists*, 216(1), 1.
- Moggi-Cecchi, J., Grine, F. E., Tobias, P. V. (2006). Early hominid dental remains from Members 4 and 5 of the Sterkfontein Formation (1966-1996 excavations): Catalogue, individual associations, morphological descriptions and initial metrical analysis. *Journal of Human Evolution*, 50(3), 239–328.
- Moore, M. W., Brumm, A. (2007). Stone artifacts and hominins in island Southeast Asia: new insights from Flores, eastern Indonesia. *Journal of Human Evolution, Elsevier*, 52(1), 85–102.
- Napier, J. R. (1956). The prehensile movements of the human hand. *The British Editorial Society of Bone and Joint Surgery*, 38(4), 902–913.

- Napier, J. R. (1960). Studies of the hands of living primates. *Journal of Zoology, Wiley Online Library*, 134(4), 647–657.
- Napier, J. R. (1965). Evolution of the human hand. *Royal. Inst. Great Britain*, 554–557.
- Niewoehner, W. A. (2006). Neanderthal hands in their proper perspective. Neanderthals revisited: New approaches and perspectives. *Springer*, 157–190.
- O’Rahilly, R., Müller, F. (2010). Developmental Stages in Human Embryos: Revised and New Measurements. *Cells Tissues Organs*, 192(2), 73–84.
- Ombregt, L. (2013). Applied anatomy of the wrist, thumb and hand. *A System of Orthopaedic Medicine*, 102–111.
- Orr, C. M. (2005). Knuckle-walking anteater: A convergence test of adaptation for purported knuckle-walking features of African hominidae. *American Journal of Physical Anthropology*, 128(3), 639–658.
- Orr, C. M. et al. (2013). New wrist bones of *Homo floresiensis* from Liang Bua (Flores, Indonesia). *Journal of Human Evolution*, 64(2), 109–129.
- Orr, C. M. (2017). Locomotor hand postures, carpal kinematics during wrist extension, and associated morphology in anthropoid primates. *The Anatomical Record, Wiley Online Library*, 300(2), 382–401.
- Orr, C. M. (2018). Kinematics of the anthropoid os centrale and the functional consequences of scaphoid-centrale fusion in African apes and hominins. *Journal of Human Evolution*, 114, 102–117.
- Owen Lovejoy, C. et al. (2009). Careful climbing in the miocene: the forelimbs of *Ardipithecus ramidus* and humans are primitive. *Science*, 326(5949).
- Panger, M. A. et al. (2002). Older Than the Oldowan? Rethinking the Emergence of Hominin Tool Use. *Evolutionary Anthropology*, 11(6), 235–245.
- Passingham, R. E. (2002). The frontal cortex: does size matter? *Nature*

neuroscience, Nature Publishing Group, 5(3), 190.

Preuss, T. M. (2000). What's human about the human brain. The new cognitive neurosciences. *Cambridge Massachusetts: MIT Press, 2, 1219–1234.*

Ricklan, D. E. (1987). Functional anatomy of the hand of *Australopithecus africanus*. *Journal of Human Evolution, 16(7–8), 643–664.*

Ricklan, D. E. (1988). A functional and morphological study of the hand bones of early and recent South African hominids.

Ricklan, D. E. (1990). The precision grip in *Australopithecus africanus*: anatomical and behavioral correlates. *New York: Wiley-Liss, 171–183.*

Richmond, B. G. (2006). Functional morphology of the midcarpal joint in knuckle-walkers and terrestrial quadrupeds. *Human origins and environmental backgrounds. Springer, 105–122.*

Richmond, B. G., Begun, D. R. and Strait, D. S. (2001). Origin of human bipedalism: The knuckle-walking hypothesis revisited. *American Journal of Physical Anthropology, 116(S33), 70–105.*

Richmond, B. G., Strait, D. S. (2000). Evidence that humans evolved from a knuckle-walking ancestor. *Nature, 404(6776), 382–385.*

Rogers, M. J. et al. (2009). The Oldowan-Acheulian Transition: Is there a "Developed Oldowan" Artifact Tradition? *Sourcebook of Paleolithic Transitions, 173-193.*

Roche, H. et al. (2003). Les sites archéologiques plio-pléistocènes de la formation de Nachukui, Ouest-Turkana, Kenya: bilan synthétique 1997-2001. *Comptes Rendus - Palevol, 2(8), 663–673.*

Rolian, C., Gordon, A. D. (2013). Reassessing manual proportions in *Australopithecus afarensis*. *American Journal of Physical Anthropology. Wiley Online Library, 152(3), 393–406.*

- Rolian, C., Lieberman, D. E., Zermeno, J. P. (2011). Hand biomechanics during simulated stone tool use. *Journal of Human Evolution*, 61(1), 26–41.
- Roth, G., Dicke, U. (2005). Evolution of the brain and intelligence. *Trends in Cognitive Sciences*, 9(5), 250–257.
- Salm, R. A. (2007) Behavioral Flexibility and Tool Selection in Tufted Capuchin Monkey (*Cebus Apella*). *Neotropical Primates*, 14(3), 112–115.
- Selby, M. S., Simpson, S. W., Lovejoy, C. O. (2016). The Functional Anatomy of the Carpometacarpal Complex in Anthropoids and Its Implications for the Evolution of the Hominoid Hand. *Anatomical Record*, 299(5), 583–600.
- Semendeferi, K. et al. (2002). Humans and great apes share a large frontal cortex. *Nature neuroscience*, Nature Publishing Group, 5(3), 272.
- Schmitt, D. (2003). Insights into the evolution of human bipedalism from experimental studies of humans and other primates. *Journal of Experimental Biology*, 206(9), 1437–1448.
- Schultz, A. H. (1936). Characters common to higher primates and characters specific for man (continued). *The Quarterly Review of Biology*, Williams and Wilkins, 11(4), 425–455.
- Skinner, M. M. et al. (2015). Human-like hand use in *Australopithecus africanus*. *Science (New York, N.Y.)*, 347(6220), 395–400.
- Soares, T., Júlio, B. (1896). A Case of Spontaneous Tool-Making by a Captive Capuchin Monkey. *Neotropical Primates*, 14(2), 74–76.
- Sporns, O., Zwi, J. D. (2007). The Small World of the Cerebral Cortex. *Neuroinformatics*, 5(1), 11–34.
- Stern, J. T., Susman, R. L. (1983). The locomotor anatomy of *Australopithecus afarensis*. *American Journal of Physical Anthropology*, Wiley Online Library, 60(3), 279–317.

Susman, R. L. (1988a). Hand of *Paranthropus robustus* from Member 1, Swartkrans: fossil evidence for tool behavior. *American Association for the Advancement of Science*, 240(4853), 781–784.

Susman, R. L. (1988b). New postcranial remains from Swartkrans and their bearing on the functional morphology and behavior of *Paranthropus robustus*. Evolutionary History of the 'Robust' Australopithecines. *Aldine de Gruyter New York*, 149–172.

Susman, R. L. (1998). Hand function and tool behavior in early hominids. *Journal of Human Evolution*, 35, 23-46.

Susman, R. L., Creel, N. (1979). Functional and morphological affinities of the subadult hand (O.H. 7) from Olduvai Gorge. *American Journal of Physical Anthropology*, 51(3), 311–331.

Tocheri, M. W. et al. (2007). The primitive wrist of *Homo floresiensis* and its implications for hominin evolution. *American Association for the Advancement of Science*, 317(5845), 1743–1745.

Tocheri, M. W. et al. (2008). The evolutionary history of the hominin hand since the last common ancestor of *Pan* and *Homo*. *Journal of Anatomy, Wiley Online Library*, 212(4), 544–562.

Trinkaus, E. (1986). The Neandertals and modern human origins. *Annual Review of Anthropology. Annual Reviews 4139 El Camino Way, PO Box 10139, Palo Alto, CA 94303-0139, USA*, 15(1), 193–218.

Tuttle, R. H. (1969). Quantitative and functional studies on the hands of the Anthropoidea. I. The Hominoidea. *Journal of Morphology. Wiley Online Library*, 128(3), 309–363.

Vrba, E. (1982). Biostratigraphy and chronology based particularly on Bovidae of southern African hominid-associated assemblages: Makapansgat, Sterkfontein, Taung, Kromdraai, Swartkrans; also Elandsfontein, Borlen Hill and Cave of Hearth. *Proceedings of Congress international de paleontologie*

humaine. UISPP, 707–752.

Vrba, E. S. (1985). Early hominids in southern Africa: updated observations on chronological and ecological background. *Hominid Evolution: Past, present and future*. Alan R. Liss New York, 195, 200.

Ward, C. V et al. (1999). South Turkwel: a new Pliocene hominid site in Kenya. *Journal of Human Evolution*, 36(1), 69–95.

Ward, C. V et al. (2012). New postcranial fossils of *Australopithecus afarensis* from Hadar, Ethiopia (1990–2007). *Journal of Human Evolution*, 63(1), 1–51.

Weinert, H. (1932). Ursprung der Menschheit: über den engeren Anschluss des Menschengeschlechts an die Menschenaffen. *Enke*.

White, T. D. et al. (2009). *Ardipithecus ramidus* and the paleobiology of early hominids. *Science*, 326(5949), 75–86.

White, T. D. et al. (2014). Neither chimpanzee nor human, *Ardipithecus* reveals the surprising ancestry of both. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(16), 4877-4884.

Zilles, K. et al. (1989). Gyrfication in the cerebral cortex of primates. *Brain, Behavior and Evolution*. *Karger Publishers*, 34(3), 143–150.

9 RESUMÉ

This bachelor thesis aims at questions related to the evolution of wrist bones, specifically whether they reflect how the hand was used during the life of an individual and of the whole species. Although, the central theme is the carpal area, attention is also paid to the hand as whole. The main reason is the perception that individual hand segments are morphologically and functionally dependent on each other. The work is conceived as a comparative study, which uses a larger spectrum of primates demonstrating the use of hands during locomotion or manipulative activities. The aim of this thesis is to evaluate the morphological evidence of our ancestors and their ability to use hands during locomotion and instrumental activity. This evidence is compared to archaeological data about the first documented tools. Morphological analyses allow us to discuss hypotheses about evolutionary processes and to illustrate our ancestors' paleobiology. However, the described morphological features are very difficult to interpret in a way that would allow for the acceptance of one and only generally valid theory. Such interpretation is prevented mostly by the mosaic-like nature of character states in most ancestral species. Traits that are traditionally understood as signs referring to the use of hands during locomotion do not necessarily signify their uselessness for tool use. In paleoanthropology, it is a fairly common observation that as the science progresses, many important evolutionary shifts are pushed back deeper into the past. It is likely that this holds even for the question of first tool production and use because new fossils and archeological materials are discovered, science progresses technologically as well as philosophically which subsequently allows for new interpretative frameworks to be developed.

10 SEZNAM PŘÍLOH

Obr. 1: Zápěstní/radiokarpální kloub pravé horní končetiny u opic Starého světa (*Cercopithecus nictitans*), gibbonů (*Hylobates lar*), šimpanzů (*Pan troglodytes*) a lidí (*H. sapiens*). Obrázek převzat z (Hamshere a Bucknill, 1970).

Obr. 2: Vývojové stupně karpální oblasti lidského embrya dle O'Rahilliho. Obrázek převzat z (Caba et al., 2012).

Obr. 3: Vývojové stupně karpální oblasti lidský plodu dle O'Rahilliho. Obrázek převzat z (Caba et al., 2012).

Obr. 4: Zápěstí u šimpanzů a goril během kotníkochodectví. Obrázek převzat a upraven (Kivell a Schmitt, 2009).

Obr. 5: Volná *os centrale* u pavíánů (*Papio anubis*) a orangutanů (*Pongo sp.*); fúze *os centrale* a *os scaphoideum* u šimpanzů (*Pan troglodytes*). Obrázek převzat z (Orr, 2018).

Obr. 6: Typy přesných úchopů používaných při manipulaci s Oldovanskými nástroji. Obrázek převzat a upraven z (Rolian et al., 2011).

Obr. 7: Karpometakarpální skloubení (CMC-V) 5. metakarpu a srpkovitého výběžku *os hamatum* u *H. sapiens*, *A. afarensis* a *Pan troglodytes*. Obrázek převzat a upraven z (Domalain et al., 2017).

Obr. 8: Rozsah pohybu v CMC-V kloubu u *H. sapiens*, *A. afarensis* a *Pan troglodytes*. Obrázek převzat a upraven z (Domalain et al., 2017).

Obr. 9: A. sediba (MH2, pravá ruka). Obrázek převzat a upraven z (Kivell et al., 2011).

Obr. 10: *Os trapezoideum* u moderního člověka; OH7; šimpanze. Obrázek převzat a upraven z (Susman a Creel, 1979).

Obr. 11: Pravá ruka *H. naledi*. Obrázek převzat a upraven z (Berger et al., 2015).

Obr. 12: *Os capitatum H. floresiensis*. Obrázek převzat a upraven z (Orr et al., 2013).

Obr. 13: Stw 618. Obrázek převzat z (Kibii et al., 2011).

Obr. 14: *Os scaphoideum* u šimpanze; OH7; moderního člověka. Obrázek převzat a upraven z (Susman a Creel, 1979).

Obr. 15: El Sidrón, Španělsko; pravé zápěstí pocházející pravděpodobně od stejného jedince. Obrázek převzat z (Kivell et al., 2018).