Jiří Svoboda

Nosit hlavu vysoko. Úvaha o lidské bipedii

Už 4,5 milionu let je vyvýšená hlava, vzpřímená postava a bipední lokomoce přelomovým znakem, který nás odlišuje od většiny savců. Ale po dvou končetinách se pohybovali také někteří dinosauři, aniž by využili výhodu uvolněných horních končetin – k lovu a k manipulaci s potravou posloužila ozubená tlama, někdy podpořená silným ocasem, takže horní končetiny zakrněly. U pterosaurů, ptáků nebo netopýrů horní končetiny změnily svou funkci. Po dvou se pohybují i někteří savci, ale architektura jejich těla většinou není trvalému vzpřímení přizpůsobena a po chvíli zase skončí na všech čtyřech. U člověka si trvalé vzpřímení vyžádalo celý systém změn postavy, přizpůsobily se proporce a tvar končetin, tvar páteře a pánve, orientace lebky, klenba chodidla a další doplňující znaky. Ale vzpřímený hominin narazil také na mnoho nových problémů, z nichž určité východisko nabízely konkrétní nástroje a technologie obecně. Ruce k výrobě a manipulaci měl nyní volné.

Diktát prostředí a East Side Story

Původní vegetační formace tropické Afriky – deštný les – představuje prostředí s tak vysokou druhovou variabilitou, že se někdy označuje jako evoluční dílna. Uvádí se, že prales, bažina a močál poskytnou ročně výživu v hodnotě 9 000 kcal/m², zatímco otevřená savana pouze 3 000 kcal/m². Z hlediska potenciální kapacity je tedy tropický prales optimálním prostředím, které arborikolním primátům (žijícím na stromech; v Africe většina druhů úzkonosých opic) nabídlo širokou škálu zdrojů, jak na povrchu země, tak i v korunách stromů. Podmínkou jeho vzniku, rozvoje a rozšíření jsou ale dlouhá období dešťů s ročním srážkovým úhrnem přes 3 000 mm.

Před 30–20 miliony let se aktivizovala koncentrace žhavého magmatu hluboko pod dnešní Etiopií a vytvořila obrovskou klenbu, která toto území vyzvedla. Slabými místy v zemské kůře proráželo magma na povrch, klenba se hroutila a podél těchto linií vznikala mělká údolí, původně s nevysokými zlomovými srázy. Globální ochlazení, jež postihla celý povrch planety před 6,5 milionem let a znovu před 2,5 milionem let, se v tropické a subtropické Africe projevila poklesem okolní mořské hladiny, ustáváním dešťů a celkovým vysycháním krajiny. Východoafrický riftový příkop mezitím stále klesá, rozšiřuje se a navyšují se boční srázy. Voda proudící z vysočin a náhorních plošin napájí soustavu jezer, v nichž se na podkladu sopečných hornin usazují souvrství jezerních sedimentů. Okrajové části deštných pralesů periodicky ustupují a do otevřených pásem proráží nejprve pestrá parková krajina (lesnatá savana) a poté otevřená travnatá savana. Hranice tropického deštného pralesa, jakkoli nestabilní, lemovala tektonické pásmo zhruba v severojižním směru. Tím oddělila lesní primáty na západě od jejich příbuzných, na které naplno dolehly tlaky otevřené krajiny na východě.

Když Raymond Dart zjistil, že jeho australopitékové (*Australopithecus*, tehdy šlo o druh *A. africanus*) žili v převážně bezlesé jihoafrické savaně, vyslovil už v první polovině 20. stol. názor, že právě taková krajina stimulovala přechod ke vzpřímené chůzi. A když následné výzkumy potvrdily podobný ráz krajiny i pro východní Afriku, použil Yves Coppens název East Side Story, aby vysvětlil proces antropogeneze v podmínkách selekčních a adaptačních procesů otevřené krajiny. Přirozeně, že Coppensův scénář má také svou západní část, jakousi West Side Story, pokračující v prostředí tropických deštných pralesů, které se nadále udržovaly západně od riftu – tam měl nerušeně probíhat vývoj arborikolních primátů směřující k současným lidoopům. Ale protože příslušný sedimentární záznam v tomto prostoru zřejmě chybí a prozkoumanost souvislého lesa je nedostatečná, „západní“ část teorie nelze pozitivně doložit. Když byli později fosilní homininé (termínem hominin se označuje člověk a jeho nejbližší příbuzní, blíže viz Živa 2014, 2: 53–56) objeveni v Čadu, tedy na sever od pásma pralesů, přestal se pojem používat, protože už bychom museli mluvit také o „severní straně“. Ale podstata této myšlenky – vliv intenzivní selekce a adaptace uvnitř radikálně změněného prostředí – je táž, ať už se dané procesy odehrály na jihu, východě nebo severu.

1

Na první pohled se krajina „východní strany” jeví jako mozaika různých stanovištních typů. Údaje z Etiopie svědčí o celkově vlhčím a zalesněnějším prostředí oproti suché a otevřené krajině podél východoafrických jezer a dále směrem k jihu. Na severu se Východoafrický rift (příkopová propadlina) rozevírá v nízko položený klín na styku tří zemských desek – Afarskou nížinu. Dnes je to aridní plošina porostlá bušem trnitých akácií, brázděná erozními kaňony – právě ty odkrývají její geologickou minulost. Ale v minulých obdobích dešťů tam nanášely (a dodnes nanášejí) řeky množství sedimentů i balvanů z okolních horských pásem a ukládaly je v pánvích jezer a záplavových území. K tomu přistupovaly srážky zachycované okolními horami, jejichž erozí vznikaly boční kaňony směřující dolů do teplých, bahnitých pánví. Na východě Afriky budiž dalším příkladem lokalita Laetoli, kde paleoenvironmentální analýzy vypovídají o mozaikovité, částečně zatravněné krajině s kolísajícím rozsahem buše a souvislými, ale dále od vody končícími lesními porosty lemujícími vodu (galeriové lesy). A jižně od řeky Zambezi se táhly zatravněné a poměrně suché krasové plošiny, rozčleněné propasťovitými jeskyněmi.

Takové krajiny homininům předkládaly širokou nabídku rostlinných i živočišných zdrojů, ale jen malá část fauny byla na dané úrovni organizace a technologie dostupná coby kořist a potrava – ať už pro velikost zvířete nebo rychlost úniku. Totéž prostředí nadto nepřetržitě hrozilo útoky predátorů a jiných agresivních zvířat, v savaně, v buši i u vody. Obezřetnost se stala základní podmínkou přežití.

Závěrem je třeba říci, že homininé nejsou jediní primáti, kteří se v takových podmínkách úspěšně adaptovali (připomeňme paviány nebo západoafrické šimpanze). Vliv prostředí a smysl East Side Story v procesu antropogeneze je nesporný, ale sám o sobě tak převratnou evoluční změnu nevysvětlí.

Přednosti bipedie

Pohyb po dvou končetinách umožní poměrně vytrvalý a energeticky úsporný pochod v savanách nebo brodění v pobřežních pásmech jezer – jen měníme těžiště a přepadáváme dopředu. Navíc vzpřímení postavy výrazně zmenší velikost exponovaných ploch, na které během dne dopadá

1 Rekonstrukce samice *Australopithecus afarensis*, známé jako Lucy, pocházející z areálu Hadar v Afaru (Etiopie). Její stáří je ca tři miliony let. Foto J. Svoboda

sluneční záření, a lépe je vystaví chladnému větru. Spolu se ztrátou srsti a efektivnějším pocením to homininům umožnilo pohyb v terénu i v poledne, během největšího horka, kdy se aktivita ostatních živočichů minimalizuje.

Pokud chce primát získat přehled v krajině, vyleze na strom. U homininů včetně člověka má obdobný účinek vyzvednutí čidel na vrchol vzpřímené postavy, nad úroveň travnatého porostu, čímž se zlepší příjem zrakových i sluchových signálů. Neméně užitečné je to při vysílání signálů. Vertikalizace se totiž týká i vokálního traktu, vytvoří lepší podmínky pro artikulaci zvuků a současně podtrhne význam vysílaných zvukových signálů, např. mimikou obličeje. Do gestikulace se mohou zapojit i horní končetiny a celkově se zlepší vzájemná komunikace mezi jedinci.

Mimořádně významnou výhodou vzpřímení však bylo uvolnění horních končetin k manipulaci s materiály a předměty, jakou bude v průběhu dalšího vývoje vyžadovat lov, sběr, zpracování potravy, transport surovin i vlastních potomků.

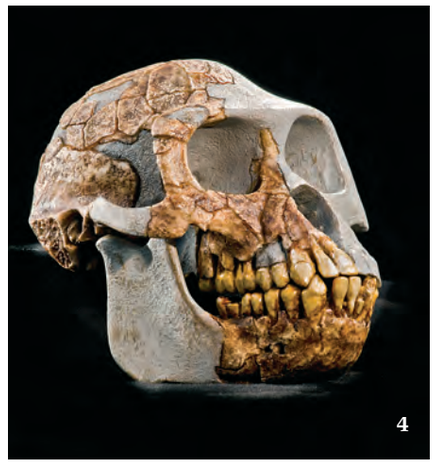
Rizika, problémy, řešení

Jestliže výhody bipedie rozebírá tradiční literatura dostatečně a rozsáhle, o nevýhodách se příliš nemluví. A přitom také ony byly zásadní. Oproti šelmám a kopytníkům, před nimiž vzpřímený hominin v savaně buď prchal, nebo je chtěl dostihnout, byly jeho chůze i běh nesrovnatelně pomalejší. V měkkém podmáčeném terénu kolem jezer mu změněná poloha těžiště chůzi vysloveně ztěžovala. A v trnitém buši, kde čtvernožec proklouzne mezi kmeny při zemi, uvázne vzpřímený hominin v souvislém větví.

Hominin se alespoň příležitostně stával také lovcem. Ale protože by kořist sám nedohonil, hypoteticky by musel použít artefakt – vyslat za zvířetem vrhací zbraň nebo předem nastražit past. A přitom byl stále ohrožován velkými predátory a ztrácel bezpečí, jež mu do té doby poskytovaly koruny stromů (někteří primáti v otevřeném terénu vyhledávají stromy alespoň na noc, nebo nocují ve skalách). Dalším důsledkem napřímení (ten jsme si uvědomili při cestách kolem čistých jezer za polárním kruhem) je ztráta schopnosti napít se přímo z vodní hladiny. Pokud hominin nevystačí s pitím z dlaně, bude potřebovat další typ artefaktu – kontejner neboli nádobu (kterou může odnést s sebou, uchovat v bezpečí nebo nabídnout ostatním). A s dobře známými patologickými problémy, jež svisle postavená páteř přináší a vyvolává, se lidstvo nevyrovnalo dodnes – vzpomeňme na bolesti zad, sklon ke kýle, hemoroidům a dalším oběhovým problémům, nadýmání během těhotenství a komplikovaný porod. A dítě se nejprve musí naučit chodit.

2

3


4

2 Kostra samice *A. afarensis* (Lucy) představuje unikátní anatomickou adaptaci, zřejmě jako reakci na rizika vyvolaná bipedií. Té se přizpůsobila spíše spodní část postavy, zatímco horní část si uchovává některé vlastnosti výhodné při pohybu na stromech.
3 Detail pánve a stehenní kosti u *A. afarensis* (Lucy). Kyčelní kosti jsou širší a dopředu stočené, aby unesly hmotnost vzpřímené horní části těla.
4 Lebka *Ardipithecus ramidus*, stáří 4,4 milionu let, samice známé jako Ardi z lokality Aramis v Afaru. Velikostí mozku byla ještě srovnatelná se šimpanzem.
5 Kostra nohy samice *A. ramidus* (Ardi). Nápadný je protistojný palec dosud adaptovaný spíše na šplh než na chůzi (tuto funkci přebírají zbývající čtyři prsty).
6 Kostra ruky samice *A. ramidus* (Ardi) s výraznými dlouhými zakřivenými prsty a ohebným zápěstím. Snímky M. Frouze, pokud není uvedeno jinak
7 Vzpřímená a kompletně adaptovaná postava byla předpokladem pro následné migrace člověka ven z Afriky. Populace Issa, Afar. Foto J. Svoboda

Biomechanické adaptace: páteř, pánev, končetiny

Osu těla u obratlovců představuje typická lukovitě prohnutá, kyfotická páteř. U australopitéků se utváří v bederní části páteře lordóza (prohnutí dopředu) a lidská páteř vykazuje charakteristické zakřivení s dvěma lordózami a dvěma kyfózami (prohnutí dozadu). Lebka je zakloubena kolmo na první obratel, čímž je dosaženo rovnováž-

5

6

né polohy hlavy na vrcholu těla a zhruba v jeho ose. Ale správné držení páteře není samozřejmé.

Neméně podstatnou roli v architektuře vzpřímené postavy hraje pánev (obr. 2 a 3) jako těžiště, které u vzpřímeného hominina naplno převezme váhu trupu a stabilizuje orgány břišní dutiny. Velký sval hýžďový spolu se svalstvem stehna a lýtka vypíná v kyčelním i kolenním kloubu dolní končetinu a vzpřimuje postavu. Lidoopi mají dlouhou a úzkou kost křížovou a svislé hýžďové svaly. Křížová kost australopitéků je podstatně širší, s rozšířenými laterálními partiemi (i když zůstává poměrně dlouhá), lopata kyčelní kosti krátká a stáčí se dopředu a hýžďové svaly probíhají vůči ní paralelně. Celkově se tak pánev australopitéků odshora dolů zkracuje a nabývá svůj ideální mísovitý tvar, typický rovněž pro člověka.

Pánev samice však současně plní základní funkce při reprodukci. Porodní kanál se během evoluce sice objemově nezmenšil, ale zploštil se tak, že během porodu bylo nutné pootočení dětské hlavy. Přitom objem mozkovny novorozence má tendenci průběžně narůstat, ale tvar a rozměry pánve dlouho nevykazují morfologické změny, které by adekvátně reagovaly rozšířením porodního kanálu. U australopitéků se porodní kanál, svým tvarem výrazně oválný, zdá být vůči relativně malé mozkovně novorozence dostatečný, pokud se během porodu hlava otočila. Dnes vyžaduje úspěšný porod pomoc okolí, při rotaci hlavy nadvakrát, tak, aby hlavička procházela vždy delší osou porodního kanálu. Objemově není mozkovna plně vyvinuta a dítě potřebuje delší rodičovskou péči. Původně čistě anatomický problém se tak přesouvá do sociální oblasti.

Dolní končetiny teď přebírají funkce spojené s lokomocí a současně nesou váhu celého těla. Noha lidoopů se pro delší chůzi nehodí, a proto se u bipedních homininů a především u člověka zvyšovala příčná a podélná klenba chodidla, stabilizovalo se otočení zánártních kostí a tvar jednotlivých prstů se napřimoval. Cenou za tuto specializaci je ztráta původních uchopovacích funkcí nohy, ale také nepříjemné následky v civilizačním prostředí (ploché nohy, sklon ke křečovým žilám a dalším oběhovým problémům).

Nové úloze ruky (viz obr. 6) se musí přizpůsobit palec protilehlý ostatním prstům, tvar zápěstních kůstek a lepší vzájemná pohyblivost předloktí, která umožní překřížení loketní a vřetenní kosti. Ruka australopitéka má celkově lidský základní tvar, ale detaily orientace kloubů, prohnutí prstních článků a jejich tloušťka jsou ještě poměrně starobylé a stále odrážejí původní přizpůsobení pro úchop ve větvích. Už u robustních australopitéků (parantropů) a poté u člověka druhu *H. habilis* se prstní články napřímí, formuje se robustnější palec a změní se tvar palcového karpometakarpálního kloubu. U následných lidských druhů se přizpůsobuje i strukturní modifikace radiální strany zápěstí (při palci). Tím vzniká přesnější úchop mezi palcem a ukazováčkem a také úchop do dlaně, který umožňuje palcový a malíkový svalový val.

Hlava na vrcholu postavy

Pozice hlavy na vrcholu vzpřímené postavy ovlivnila i celkovou architekturu lebky (obr. 4). Velký týlní otvor se posunul vpřed a dolů a změnil se tak jeho úhel s rovinou očnic. Silné svalové úpony na šíji, které dosud vyrovnávaly vpřed vychýlenou polohu hlavy, už nebudou nezbytné. Lebka je však sídlem řídícího orgánu – mozku, jenž přijímá informace prostřednictvím čidel a také je vysílá ostatním, ať už celkovou stavbou hlavy, fyziognomií obličeje, mimikou nebo řečí. Takže postavení a tvar hlavy vnímáme obzvlášť citlivě.

Souběžně se proměňuje i fyziognomie. Zjednodušeně lze říci, že zvětšování mozkovny probíhá paralelně s redukcí obličejového skeletu. Nejviditelnější evoluční trend představuje vertikalizace obličeje, protože právě ona vyjadřuje zmenšování čelistního aparátu a zvětšování mozkovny, jakýsi přechod od „hmotného“ k „duchovnímu“. Konkrétním projevem je redukce čichového aparátu a zasouvání čelistí pod plochu obličeje. Současně se kosti obličeje celkově gracilizují (zjemňují). Dodejme ale, že tento vývoj není zcela lineární, vychyluje se pod vlivem funkce, specializace a adaptace daného hominina.

Zvláštní strukturou, která převádí svalovou sílu do síly skusu při zpracování tvrdé či měkké potravy, je dolní čelist. Svým tvarem zásadně ovlivňuje celkovou architekturu obličeje. Žádný primát s delším zubním obloukem (včetně archaických forem rodu *Homo*) např. nemá tak vystupující bradu, jaká se později vytvořila u člověka moudrého (*H. sapiens*) – anatomicky moderního člověka.

Z funkčního hlediska lze říci, že lebka svou morfologií odráží význam jednotlivých čidel při získávání potravy nebo informací, při komunikaci a dalších činnostech. Dnešní primáti jsou mlsní, ale o vývoji chuťových orgánů nám fosilní záznam žádné poznatky neposkytne. Nepotřebují tak vyvinutý čich jako např. šelmy, sami však produkují a vnímají pachy, které mají určitý sociální a sexuální význam. Přestože většina primátů může postrádat výrazně dominující čenichové partie, později u člověka vystoupil vpřed nos, nyní již s typickými dírkami směřujícími dolů. Sluch si svou roli jistě uchoval i nadále, ale ušní boltce už nevyčnívají tak nápadně a spíše přiléhají k lebce. Morfologie vnitřního ucha a labyrintu se dlouho srovnávala s šimpanzy a teprve nové překvapivé nálezy sluchových kůstek u *Australopithecus robustus* a *A. africanus* z jihoafrických jeskyní, které zveřejnil v r. 2012 kolektiv Rolfa Quama, ukazují vývoj směřující k archaickým lidem Evropy a poté k současnému člověku.

Oproti všem uvedeným smyslům u primátů stoupá význam zraku, který slouží k orientaci při hledání a výběru potravy. V obličeji primáta dominuje zrakový aparát, vybavený binokulárním, prostorovým (stereoskopickým) a kvalitním trichromatickým barevným viděním. Ale za tmy vidí většina druhů špatně a stávají se prakticky bezmocnými. Vymezení očnic proti spánkové jámě, související se zesilováním žvýkacích svalů, je také poměrně starého data. Samotný tvar očnic, ať už mají obvod

čtvercový nebo kruhový, v průběhu další evoluce nepravidelně kolísal. Dodejme, že oči (a potažmo kůže v jejich okolí) hrají klíčovou roli v mimické komunikaci, i když ji mohou u některých druhů poněkud zastírat zvětšené nadočnicové oblouky. Nadto má lidské oko oproti lidoopům větší bělmo, které prozrazuje směr pohledu a v komunikaci se také dobře uplatní.

Svrchu uvedené trendy v architektuře lebky se logicky promítnou i do struktury chrupu. A protože tendence ke zkracování čelistí byla rychlejší než zmenšování chrupu, nezbývá dnes u některých jedinců dost místa, vznikají známé problémy při prořezávání zubů anebo nedojde k prořezání poslední stoličky. Lze říci, že čím větší jsou jednotlivé zuby, tím efektivnější bude jejich funkce. Širší řezáky při skusu přesunou do ústní dutiny větší porci potravy a delší špičáky do ní proniknou hlouběji. Samci ovšem stavějí své špičáky na odiv, a tak mohou mít i funkce sociální, případně symbolické. Skrytá část chrupu – třenové zuby a stoličky – potravu při žvýkání zjemní a promísí se slinami (jejich velikost nápadně vzroste u robustních australopitéků). Celkově si ardipitékové a australopitékové uchovávají velké špičáky a řezáky, zatímco u člověka se zredukuje i nápadně přečnívající horní špičák. Náš současný chrup je sice úhledný a pravidelný, ale při lovu i zpracování potravy zůstává odkázán na spolupráci rukou, nástrojů a zbraní. Navíc vyžaduje pravidelnou péči (obr. 8).

8 Lidský chrup vyžaduje pravidelné čištění, např. dřívky salvadory perské (*Salvadora persica*, sewaq), a stálou péči. Foto J. Svoboda

Bez nástrojů to nepůjde

Bipední hominin se tedy pohyboval ve srovnání s predátory i s potenciální kořistí pomaleji, jeho chrup jako zbraň či nástroj byl stále méně použitelný a tekutiny musel vyzvednout k ústům. Zdálo by se, že cesta člověka povede do slepé uličky. Ale vzpřímení postavy uvolnilo lidskou ruku k neadaptivní přestavbě. Nezbylo než této výhody využít a naplno rozjet nový fenomén – technologický rozvoj.

Z uvedeného vyplývá, jaké artefakty bude vzpřímený hominin potřebovat nejdříve: vrhací zbraně a pasti k lovení zvířat, kontejnery pro uchování a transport tekutin i sypkých rostlinných potravin, klacíky k čištění chrupu. Základní materiál byl organický, jeho přesnou podobu neznáme. Zato je dobře dokumentována původní kamenná industrie tak, jak dnes zaplňuje stránky archeologické literatury – sekáče, jádra a drobné ostré úštěpy umožňující tříštění, řezání a vrtání materiálů (a posléze i oheň).

Technologický rozvoj bipednímu hominovi umožnil přežití a v rychlém sledu lidských „revolucí“ (neolitická, urbánní, průmyslová, informační a další) stimuloval strmý demografický růst populací, který zpětně vyžaduje další a další technologické i organizační inovace. Zdá se tedy, že není cesty zpět. Bez účinných technologií a sociální organizace by lidé – savci střední velikosti s velkou spotřebou a produkcí odpadu – nemohli v počtu řádově miliard na této planetě existovat.

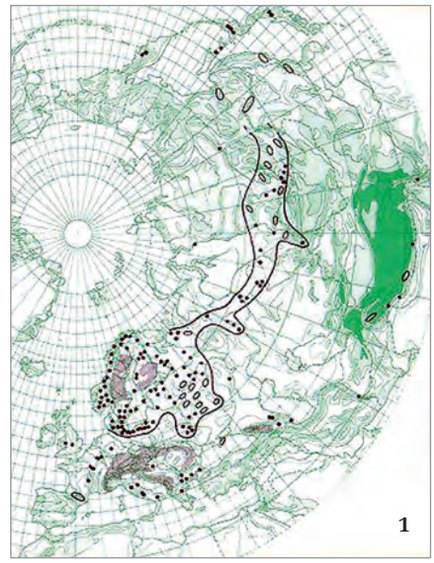
Pozn. redakce: Text vychází z publikace J. A. Svobody Předkové. Evoluce člověka (Academia, Praha 2014), kde jsou jednotlivá témata podrobněji diskutována. V příštím čísle představí M. Hora v navazujícím článku nejnovější poznatky a teorie, založené mimo jiné na výsledcích použití biomechanických analýz.

Pavla Čížková, Kamila Lencová, Pavel Hubený

Nové lokality sklenobýlu bezlistého v Krkonoších – dárek k 50. výročí existence KRNAP?

Sklenobýl bezlistý (*Epipogium aphyllum*) z čeledi vstavačovitých (*Orchidaceae*), anglicky označovaný ghost orchid (přízračná orchidej), skutečně dělá čest svým jménům. Můžete být přímo nad ním a přitom ho nevidět. A to dokonce i když víte, že nad ním stojíte. Navzdory velkému pozdvižení, které jeho objevení na nových lokalitách vždy provází, jde o rostlinu, o níž víc nevíme, než víme. Podnětem k napsání tohoto článku bylo objevení dvou nových lokalit sklenobýlu v Krkonošském národním parku v r. 2013.

Rod *Epipogium* zahrnuje dva obligátně mykoheterotrofní druhy (tedy zcela závislé na získávání živin od symbiotických mykorhizních hub, blíže viz Živa 2010, 5: 204–208) – *E. roseum* a *E. aphyllum*. *E. roseum* je rozšířený v tropické Africe a v Austrálii, kdežto sklenobýl bezlistý zaujímá velký eurasijský areál, který se táhne od hlavního místa výskytu ve Skandinávii až k Pyrenejím, francouzskému pohoří Vercors, Alpám, do střední Itálie, severního Řecka a na Krym. V jižních oblastech se často nalézá ve velkých nadmořských výškách dosahujících nejméně 1 600 m v Apeninách a 1 800 m v Alpách. Na druhou stranu ve Velké Británii roste v lesích kolem 100 m n. m. Jeho rozšíření pokračuje na východ přes Rusko až na Sibiř a Kamčatku, také do Japonska, na severovýchod Číny a do Koreje. Několik



1 Celosvětový areál rozšíření sklenobýlu bezlistého (*Epipogium aphyllum*) z čeledi vstavačovitých (*Orchidaceae*). Podle: E. Hultén a M. Fries (1986), použito se svolením vydavatele Koeltz Scientific Books
2 Populace sklenobýlu bezlistého na Boubíně. Šumava
3 Detail květu tohoto druhu. Nápadná je nahoru směřující vakovitá ostruha a také mohutný široký pysk se třemi laloky, obrácený vzhůru.
4 Rostlina v žádné své části neobsahuje chlorofyl, proto je voskově žlutá, někdy až průsvitná.