

Homo neanderthalensis

Bencerić, Veronika

Undergraduate thesis / Završni rad

2020

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:354444>

Rights / Prava: [In copyright](#)/[Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2025-02-11**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO – MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

Homo neanderthalensis

SEMINARSKI RAD

Veronika Bencerić
Preddiplomski studij biologije
(Undergraduate Study of Biology)
Mentor: prof. dr. sc. Damjan Franjević

Zagreb, 2020.

Sadržaj

1. Uvod	2
1.1 Otkriće novog hominina.....	2
2. Vremenski i geografski kontekst.....	4
2.1. Klima i okoliš srednjeg pleistocena	5
3. Anatomske karakteristike.....	6
3.1. Anatomija tijela	6
3.2. Anatomija glave i lica	8
3.3. Mozak i kognicija	9
4. Društvo	11
4.1. Govor i jezik.....	12
4.2. Kameno oruđe	13
4.2.1. Levaloaški postupak.....	13
4.2.2. Musterijenska kultura.....	14
4.2.3. Drugi materijali.....	15
4.3. Prehrana	16
4.4. Kanibalizam.....	17
4.5. Ozljede	18
4.6. Neandertalski pokopi	20
4.7. Korištenje pigmenata i simboličnih predmeta	22
5. Kontakt neandertalaca i modernih ljudi.....	24
5.1 Levant	24
5.2. Europa i biološko-kulturna smjena	25
5.3. Izumiranje	27
6. Neandertalski geni.....	28
6.1. Zajednički predak	28
6.2. Izmjena gena.....	28
Literatura	30
Sažetak.....	35
Summary.....	36

1. Uvod

Homo neanderthalensis živio je na prostoru Euroazije tijekom srednjeg i kasnog pleistocena (prije 250000 - 35000 godina) (Mellars 1996) u vrijeme izmjene ledenih doba (glacijala) i perioda odlebdri (interglacijala) (Jordan 1999) sve do izumiranja prije 30000 - 40000 godina (Mellars 1996, Green i sur. 2010).

Homo neanderthalensis pripadnik je roda *Homo*, kojem pripadaju i moderni ljudi (*Homo sapiens*) (Janković & Karavanić 2009). Sestrinska je skupina modernim ljudima te s njima dijeli zajedničkog pretka (Green i sur. 2010). Rod *Homo* (porodica *Hominidae* (čovjekoliki majmuni), red *Primates* (primati)) prvi puta se pojavljuje na prostoru Afrike prije 2,5 milijuna godina. Pripadnici roda *Homo* od ranijih hominina razlikuju se po manjim zubima i čeljustima, velikim kranijalnim volumenom u odnosu na veličinu tijela, uspravnim držanjem (Dunsworth 2010), udovima koji ne pokazuju arborealne adaptacije i proporcijama su sličniji modernom čovjeku nego čovjekolikim majmunima te anatomijom šake koja omogućuje “precizan hvat” i manipulaciju predmeta (Janković i Karavanić 2009).

1.1 Otkriće novog hominina

Prvi kostur neandertalca koji je prepoznat kao nova vrsta hominina otkriven je u kolovozu 1856. godine u blizini Düsseldorfa u Njemačkoj. Kostur je otkriven u maloj špilji u dolini Neander, odakle potječe ime vrste. Radnici koji su prvobitno otkrili kosti mislili su da se radi o kosturu medvjeda. Johann Fuhlrott prepoznaje da se ne radi o medvjedu nego o ostacima čovjeka te kosti šalje Hermannu Schaafhausenu koji ih analizira i opisuje. Otkriće kostiju pokrenulo je raspravu o njihovom porijeklu. T.H. Huxley smatrao je da se radi o novom, primitivnom čovjeku koji je bio davni stanovnik Europe, ali ga nije smatrao zasebnom vrstom. Suprotno, Rudolf Virchova bio je mišljenja da se radi o kostima modernog čovjeka, a neobičnu anatomiju pripisao je patološkim promjenama. William King novoj vrsti daje ime - *Homo neanderthalensis* (Jordan 1999, Janković i Karavanić 2009, Smithsonian National Museum of Natural History 2020).

Iako je prvi prepoznat, kostur iz doline Neander nije bio prvi pronađeni kostur neandertalaca. Raniji nalazi uglavnom su bili pripisani drugim populacijama arhaičnih ili anatomske modernih ljudi. 1848. godine na Gibraltaru otkrivena je cjelovita lubanja žene kojoj je prvobitno dano ime *Homo calpicus* i naknadno je utvrđeno da pripada novootkrivenoj vrsti *Homo neanderthalensis* (Jordan 1999, Janković i Karavanić 2009). Još ranije, 1829. godine u Engisu (Belgija) otkrivena je lubanja djeteta koja je kasnije identificirana kao lubanja neandertalca (Janković i Karavanić 2009, Smithsonian National Museum of Natural History 2020).

2. Vremenski i geografski kontekst

Homo neanderthalensis evoluirao je u Europi iz populacija ranijih hominina (Power, 2019). Kasnije, dio populacije neandertalaca migrira prema jugu u zapadnu Aziju (Levant) te prema istoku na prostor srednje Azije sve do Uzbekistana i Kavkaza (sl. 1) (Jordan 1999, Janković i Karavanić 2009).



Slika 1. Geografska rasprostranjenost neandertalaca (Ryulong 2016).

Najviše neandertalskih nalaza datira iz zadnjeg ledenog doba (110000 – 35000 godina prije sadašnjosti) i pripisuju se “klasičnom” tipu neandertalca. Raniji neandertalski oblici donjeg paleolitika (prije 200000 - 250000 godina) nazivaju se “pre-” ili ” proto-” neandertalci te se smatraju prijelaznim oblikom između *Homo heidelbergensis* i klasičnog neandertalca (Mellars 1996). Najraniji nalazi hominina koji pokazuju morfološki neandertalska obilježja u Europi javljaju se prije 400000 godina, ali njihov taksonomski položaj je upitan (Piaxão-côrtes i sur. 2012).

Velika koncentracija nalaza kosti i musterijenskog oruđa na dva geografska područja upućuje na postojanje dva centra rasprostranjenost s dugotrajnom neandertalskom nastanjenošću: jugozapadna Francuska i levantinska regija zapadne Azije (Jordan 1999). Levant je prostor s bogatom poviješću ljudske okupacije, gdje je došlo do kontakta anatomske modernog čovjeka koji

je migrirao iz Afrike i neandertalca (Green i sur. 2010). Dvije su vrste živjele zajedno u Levantu oko 50000 godina sve do izumiranja neandertalaca (Vendramini 2009) prije 30000 - 35000 godina (Green i sur. 2010).

2.1. Klima i okoliš srednjeg pleistocena

Za period srednjeg pleistocena karakteristične se periodične izmjene glacijala i interglacijala popraćene klimatskim promjenama i ekološkim promjenama (promijene temperature, jačine i smjera vjetra, flore i faune, razine mora i oblika obale) (Jordan 1999, Mellars 1996, Power 2019). Glacijali (ledena doba) su periodi s vrlo niskim temperaturama tijekom kojih polarne kape prekrivaju veliki dio sjeverne hemisfere, a interglacijale su periodi između dva ledna doba s klimatskim obilježjima sličnim današnjoj europskoj klimi (Mellars 1996).

Neandertalci su bili prvi hominini koji su živjeli u periglacialnim regijama sjeverne Europe. Živjeli su blizu ledenjaka u prostorima tundre i tajge s bogatom faunom koja bi tijekom hladnijih perioda migrirala na jug na područje šuma bora i smreke. Karakteristični europski herbivori srednjeg pleistocena su bili vunasti nosorog (*Coelodonta antiquitatis*), mamut (*Mammuthus primigenius*), europski bizon (*Bison bonasus*), jelen (*Cervus elaphus*). Špiljski lav (*Panthera spelaea*) i drugi velikim karnivori, kao što su špiljski medvjed (*Ursus spelaeus*), špiljska hijena (*Crocuta crocuta spelaea*) i vuk (*Canis lupus*), bili bi kompeticija i prijetnja neandertalcu. Neandertalci su često okupirali iste špilje kao lavovi i medvjedi koji su ih koristili kao sklonište i za hibernaciju (Jordan, 1999).

3. Anatomske karakteristike

Neandertalci su se razvili iz ranijih hominina te s njima dijele mnoge ancestralne anatomske karakteristike (Janković i Karavanić 2009). Ukupno su pronađeni ostaci nekoliko stotina jedinki neandertalaca na oko 80 nalazišta. Polovica ostataka su ostaci djece¹ *Homo neanderthalensis* pokazuje veliki stupanj varijabilnosti u anatomiji unutar skupine ovisno o vremenskoj i geografskoj odvojenosti (Jordan 1999).

Prema anatomiji neandertalci se mogu podijeliti na tipove. Klasični tip neandertalca najčešće asociramo sa zadnjim ledenom dobom (prije 80000 - 50000 godina). Drugi tip neandertalaca je “progresivni neandertalac” koji ima prepoznatljive klasično neandertalske karakteristike, ali sveukupna građa tijela je gracilnija i sličnija anatomiji modernih ljudi. Neandertalci iz Krapine koji su živjeli prije 130000 godina pripadaju ovom tipu (Jordan 1999).

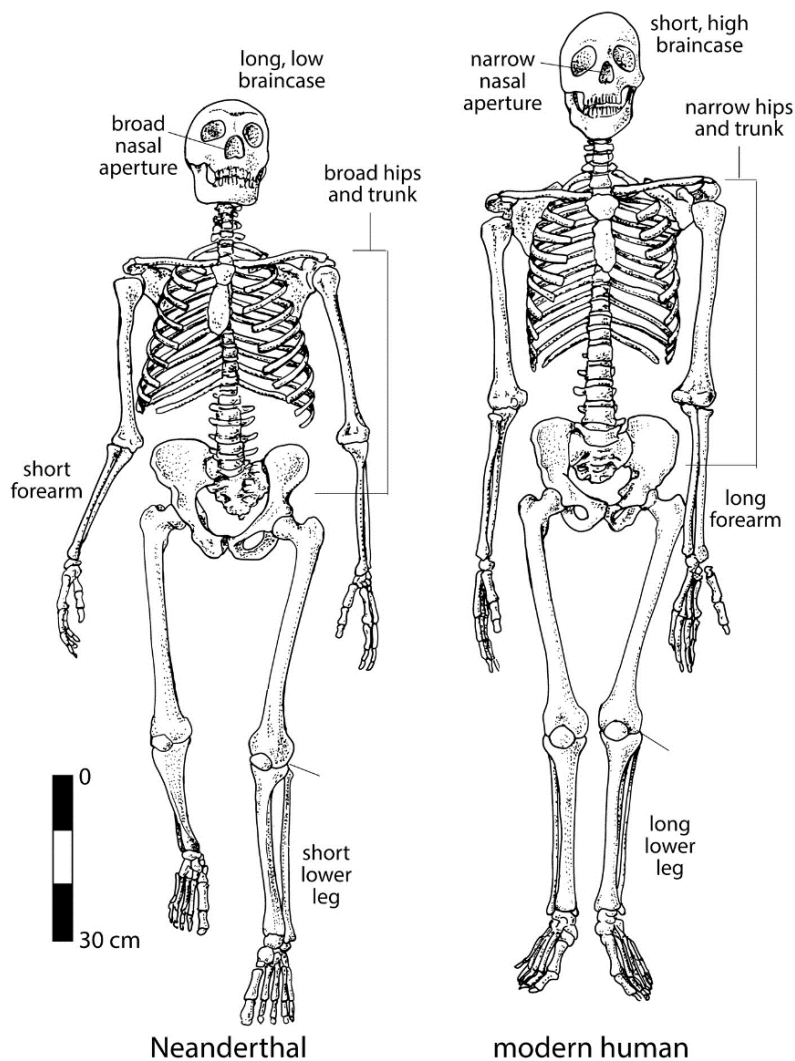
3.1. Anatomija tijela

U usporedbi s modernim čovjekom, neandertalac ima robusniju i zbijeniju građu tijela (sl. 2) vjerojatno kao rezultat vrlo aktivnog životnog stila i života u hladnijim uvjetima². Prosječni muškarac neandertalca bio je visok oko 167 cm. Žene su bile nešto niže s prosječnom visinom oko 155 cm (Jordan 1999, Janković i Karavanić 2009).

¹ Ostaci djece pokazuju da neandertalci imali veliki broj prepoznatljivih karakteristika već u vrlo mladoj dobi. Imaju izražene nadočne lukove i generalnu robusnu građu tijela, kutnjaci gotovo odrasle veličine i veliki mozak. (Četverogodišnje neandertalsko dijete iz Gibraltara ima kranijalni kapacitet od 1400 mL što je više nego kranijalni volumen prosječnog odraslog modernog čovjeka (Jordan 1999).

² Kod populacija modernog čovjeka koje žive u hladnim uvjetima (Inuiti) primijećen je niz adaptacija koje su slične adaptacijama kod neandertalaca. Povećani kranijalni kapacitet i robusnija grđa u odnosu na populacije koje žive u toplim i umjerenim klimatskim uvjetima (Jordan 1999, Janković i Karavanić 2009).

Allenovo pravilo kaže da (kod toplokrvnih) životinja dolazi do smanjenja veličine ekstremiteta (ruke, noge, rep, uši) u populacijama koje žive u hladnim klimatskim uvjetima. Do skraćivanja udova dolazi zbog očuvanja tjelesne topline (Hale 2005).



Slika 2: Usporedba kostura neandertalca i modernog čovjeka (Cambridge University Press 2018).

Imali su trup sa širokim remenima, rebrima “bačvastog” oblika i snažnom kralježnicom. Taj masivan trup bi bio koristan kod termoregulacije. Udovi (potkoljenice i podlaktice) su kraći u proporciji s trupom. Kostu nogu (bedrene kosti) su zakrivljene i imaju debelu kortikalnu kost. Zbog velikog stupnja aktivnosti i mase tijela kost je vrlo snažna s velikim hvatištima za mišiće. Zdjelica je šira nego u modernih ljudi, a spolni dimorfizam je manji. Sam rodni kanal proporcionalno nije veći od rodnog kanala današnjih žena (Janković i Karavanić 2009).

Palac neandertalca sastoji se od dvoje kosti jednake duljine, a smatra se da su mogli manipulirati malim predmetima jednako dobro kao i moderni ljudi. Imali su velike šake s velikim i zaobljenim prstima (Jordan 1999).

3.2. Anatomija glave i lica

Lubanja je niska, izduženog oblika s velikim kranijalnim kapacitetom. Neandertalci imaju izbočenu čeonu kost koja formira dva nadočna luka koji se spajaju iznad korijena nosa. Raniji hominini kao *Homo erectus* također imaju masivne nadočne lukove, ali oni formiraju jedno ravno izbočenje iznad očiju (Janković i Karavanić 2009).

Cijelo je lice izbočeno prema naprijed te ima velike očne duplje i nosnu šupljinu. Prema veličini nosne šupljine nos neandertalaca bio je velik i širok s velikim nosnicama, a vjerojatno je imao ulogu u termoregulaciji (zagrijavanje hladnog zraka i hlađenje prilikom fizičke aktivnosti). Na stražnjoj strani lubanje postoji izbočenje zatiljne kosti (*os occipitale*) koje je vjerojatno služilo kao hvatište vratnih mišića. Ovo izbočenje se ponekad pojavljuje u današnjoj populaciji modernih ljudi (Jordan 1999, Janković i Karavanić 2009).

U čeljusti bez brade imaju velike zube. Sjekutići su veliki i “loptastog oblika” te pokazuju specifičan uzorak trošenja. Zubi se troše pod nagibom prema usnicama što ukazuje na to da su neandertalci zube koristili kao “treću ruku” za pridržavanje materijala npr. kože prilikom njene obrade. Kutnjaci pokazuju taurodontizam - velike pulpalne komore dovode do spajanja korijena zuba. Također postoji šupljina između gornje čeljusti i umnjaka koja se naziva retromolarni prostor (Jordan 1999, Janković i Karavanić 2009).

3.3. Mozak i kognicija

Neandertalci imaju najveće mozgove među hominima (Mounier i sur. 2016) s kranijalnim volumenom od 1200 - 1740 mL (prosječno 1300 mL za žene i 1600 mL za muškarce). Usporedno kranijalni kapacitet modernih ljudi je između 1200 i 1500 mL (Jordan 1999). Veliki mozak neandertalca povezuje se s velikim, robusnim tijelom i velikim postotkom mišićne mase. Neandertalci trebaju proporcionalno više neurona posvećenih održavanju i kontroli metaboličkih procesa od modernih ljudi, pogotovo u hladnijim životnim uvjetima (Jordan 1999, Janković i Karavanić 2009, Pearce i sur. 2013).

Endokranijalna morfologija³ neandertalaca i modernih ljudi vrlo je slična. Te zajedničke karakteristike pojavljuju su kod njihovog zajedničkog pretka i povezuju se s pojavom kompleksnijeg ponašanja. Premda kod modernih ljudi dolazi do promjena krajem srednjeg pleistocena povezane s naglim razvitkom kulture i napretkom tehnologije (Mounier i sur. 2016).

Mozak neandertalaca i modernih ljudi ima drugačiju organizaciju s većim udjelom moždanog tkiva povezanih s vidom i održavanjem osnovnih tjelesnih funkcija kod neandertalca. Proporcionalno tome manji dio mozga je posvećeno drugim funkcijama kao kompleksne kognitivne misli (Pearce i suradnici, 2013).

Neandertalci imaju veliki okcipitalni režanj (i vidni korteks)⁴. Nemaju gustu mrežu anastomoza (veze između krvnih žila u mozgu) koja je karakteristična za moderne ljude te se povezuje se pijlačnom moždanom aktivnošću (Mounier i sur. 2016). *Cerebellum* (mali mozak) neandertalca je manji je od malog mozga modernih ljudi (pogotovo desna hemisfera). Veliki se *cerebellum*

³Mozak i lubanja rastu jako blizu jedna drugome, pa se otisak mozga može vidjeti na unutarnjoj strani lubanje. Proučavanje endokranijalne morfologije (otisaka veličine, oblika i teksture površine moždanog tkiva) izvor je informacija o moždanoj funkciji izumrlih hominina (Goldfield 2019).

⁴ Neandertalci su se razvili na prostoru Europe, na višim geografskim širinama gdje bi bili izloženi manjoj količini svjetlosti nego anatomske moderni ljudi (koji su se razvili u tropskim regijama Afrike). Neandertalci imaju velike oči kao odgovor na manje osvjetljenje, a uz velike oči proporcionalno imaju i znatno veće vizualne centre (Pearce i sur. 2013).

povezuje s motoričkim, socijalnim i kognitivnim funkcijama kao što su razumijevanje jezika, učenje i apstraktne misli. Ovo je vjerojatno rezultiralo razlikama u kognitivnim i socijalnim vještinama neandertalaca i modernih ljudi te je moglo utjecati na sposobnost prilagodbe neandertalca novim uvjetima na kraju srednjeg paleolitika (Kochiyama i sur. 2018).

Veliki volumen mozga kod ljudi razvija se brzom stopom rasta u ranim fazama razvoja nakon rođenja, a ne produženim periodom rasta. Iako neandertalci imaju znatno veći volumen mozga u odrasloj dobi, ne rađaju se s većim mozgovima. Djeca neandertalaca i modernih ljudi rađala su se s kranijalnim volumenom od oko 400 mL. U obje vrste dolazi do dvostrukog povećanja volumena mozga u prvoj godini života. Postoje dokazi da je takav brzi razvoj nakon rođenja bio prisutan već kod *Homo erectusa* (León i sur. 2008).

Rast je mozga jako energetski skup proces zbog čega se somatski razvoj uspori do puberteta kao bi se uštedjela energija (Rosas 2017). Prema tome “moderni“ obrazac razvitka mozga u ljudi (gdje se mozak razvija brzo u ranom djetinjstvu nakon čega kreće pubertet i brz rast tijela) vjerojatno se razvio rano u evoluciji roda *Homo* (León i sur. 2008).

Smatra se da su neandertalci imali stopu rasta bržu od stope rasta modernih ljudi, te da su postizali kranijalni volumen jednak volumenu odraslih još u djetinjstvu (Jordan 1999). Nalaz djeteta iz Španjolske pokazuje suprotno - da je kod neandertalaca rast mozga, iako brz, bio nešto sporiji nego kod modernih ljudi (Rosas 2017).

4. Društvo

Neandertalci su živjeli u malim (Green i sur. 2008, Pääbo 2014, Prüfer i sur. 2017), izoliranim populacijama s veličinom ukupne populacije ne većom od 3000 jedinki. To pokazuje mali stupanj heterozigotnosti među neandertalcima (Prüfer i sur. 2017). Na veličinu populacije mogle su utjecati konstantne izmjena perioda glacijala i interglacijala (Green i sur. 2008). Neandertalci su se razvili iz male populacije na što ukazuje mala genetička varijabilnost⁵ mDNA koja iznosi 3 -7% (Pääbo 2014). Analizom mDNA Altai neandertalca otkriveno je da su roditelji analiziranog pojedinca bili u rodu. Kod analizirane osobe iz Vindije ovo nije uočeno, tako da incest vjerojatno nije široko prakticiran (Prüfer i sur. 2017).

U zapadnoj i središnjoj Europi neandertalci su živjeli u špiljama, a gdje nema prirodnih špiljskih formacija živjeli su u privremenim skloništima/kampovima na otvorenom (npr. centralna Europa i Ruska stepa). Poznato je više špiljskih lokaliteta od lokaliteta otvorenog tipa. Europske vapnenačke stijene su relativno dugovječne, pružaju zaštitu i omogućuju očuvanje arheološkog materijala (Jordan 1999). Zbog otapanja vapnenca, okoliš u špilji je blago lužnat što čini dobre uvjete za očuvanje genetičkog materijala više tisuća godina⁶ (Pääbo 2014).

Vapnenačke špilje (pogotovo južno orijentirane) bile su idealna mjesta za život neandertalaca, a i kasnijih anatomski modernih ljudi. Često su smještene u riječnim dolinama koje pružaju dodatnu zaštitu od nepovoljnih vremenskih uvjeta. Visoka pozicija špilje (u odnosu na okolni okoliš) služila je kao vidikovac s kojeg su mogli promatrati životinje i potencijalni plijen (Jordan 1999, Mellars 1996). Također postoje dokazi da su gradili dodatna skloništa unutar špilja od životinjske kože. Unutar špilja palili su manje vatre koje su služile za toplinu, svjetlost u dubljim dijelovima špilje, obranu i pripremu hrane (Jordan 1999).

⁵ Genetička varijabilnost u modernih ljudi još je manja (oko 3.4%). Mala varijabilnost gena sugerira da je tijekom svoje povijesti vrsta živjela u malim populacijama ili da je zbog nekog faktora došlo do smanjenja populacije (Pääbo 2014).

⁶ DNA se u kiselim uvjetima brže raspada nego u lužnatim (Pääbo 2014).

Nalazišta na otvorenom uglavnom se nalaze u blizini vode te sadržavaju kameno oruđe i životinjske kosti. Sedimentacija bi imala ulogu u očuvanja lokaliteta. U Ukrajini su pronađeni ostaci strukture koja je možda imala ulogu zaštite protiv vjetra, poput čvrstog šatora. Radi se o okruglim strukturama promjera nekoliko metara gdje mamutove kosti okružuju veliku koncentraciju kamenog oruđa i životinjskih kostiju (Jordan 1999).

4.1. Govor i jezik

Neandertalci su vjerojatno imali sposobnost govora, ali arheološki dokazi ne govore o kompleksnosti jezika niti o njegovoj ulozi u svakodnevnom životu (Jordan 1999). Prije se smatralo da neandertalci imaju nepotpuno razvijen vokalni trakt u odnosu na moderne ljude te da nisu imali mogućnost kompleksnog jezika. Također se smatralo da su imali problema u formaciji nekih zvukova (neki samoglasnici i konsonanti) koji su prisutni u govoru modernih ljudi (Jordan 1999, Mellars 1996). Kasnije otkriće jezične kost ukazuje suprotno (Mellars 1996).

Gen FOXP2, odnosno promjena na lokusu ovoga gena kod zajedničkog pretka neandertalaca i modernih ljudi, povezuje se s pojavom jezika i govora u ljudi. DNA analiza kostiju je utvrdila prisutnost tog gena (FOXP2) u neandertalskom genomu. FOXP2 između ostalog ima važnu ulogu u razvoju jezika i govora u modernih ljudi (Janković i Karavanić 2009, Cataldo i sur. 2018, Piachão-côrtes i sur. 2012). Jezična kost (*os hyoideum*) neandertalaca morfološki se ne razlikuje od jezične kosti modernih ljude. Morfologija jezične kosti i FOXP2 gen idu u prilog neandertalskom govoru (Janković i Karavanić 2009).

Neandertalci su vjerojatno posjedovali jezik koji je bio jednostavniji od jezika modernih ljudi. Nemogućnost formiranja svih zvukova ne isključuje mogućnost postojanja relativno naprednog jezika, ali je moglo dovesti do ograničenosti u kompleksnosti izražaja (Mellars 1996).

Komunikacija gestama se vjerojatno razvila kao pomoć pri prijenosu znanja (npr. znanja o izradi kamenog oruđa). Verbalni se govor vjerojatno razvio kao odgovor na pojavu kompleksnijih socijalnih interakcija te za prijenos informacija nevezanih uz kamenu tehnologiju (Cataldo i sur. 2018).

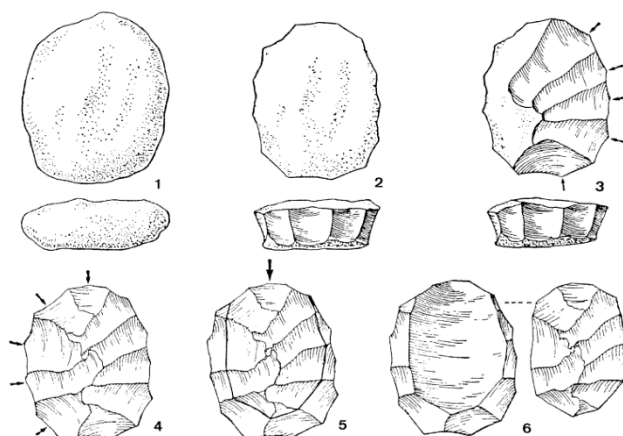
4.2. Kameno oruđe

Oruđe su radili od kamena koji su mogli naći u blizini nastambe, uglavnom u blizini špilje ili na udaljenosti od nekoliko kilometara (Jordan 1999, Janković i Karavanić 2009, Mellars 1996). Kameno oruđe najčešći su nalazi na musterijenskim nalazištima. Neandertalci bi oruđe koristili za lov, pripremu hrane, obradu kože i drveta (Jordan 1999) Za izradu oruđa koristili su kamen velike čvrstoće i školjkastog loma poput rožnjaka koji je tvrd, ali se može lomiti u svim smjerovima što je pogodno za obradu (Janković i Karavanić 2009).

4.2.1. Levaloaški postupak

Levaloaški postupak počeo se koristiti za izradu oruđa još u donjem paleolitu i prisutan je na kasnijim nalazištima srednjeg paleolita (Janković i Karavanić 2009). Levaloaški postupak pogodan je za izradu različitih oblika oruđa poput ovalnih alatki, šiljka i sječiva (eng. *blades*) (Mellars 1996). Ovim postupkom dobiju se standardizirane forme odbojaka u nekoliko faza (sl. 3) (Janković i Karavanić 2009, Hoffecker 2018).

Prvo je potrebno oblikovati jezgru odbojka (oblikuju se dvije izbočene površine), a zatim se formira udarna ploha čija se površina oblikuje. Oblikovanje ima nekoliko faza. Nulta se faza odnosi na prikupljanje materijala. U prvoj fazi cijepa se okorina i formira se jezgra. U drugoj fazi se odbojci cijepaju i nastaju specijaliziraniji odbojci. Završna faza je treća faza u kojoj se odbojci dodatno obrađuju. Postoji nekoliko različitih varijacija ovog postupka, npr. izravni postupak (gore opisani) i ponavljajući postupak kojim se izrađuje više manjih odbojaka. Osim odbojaka ovim postupkom mogu se proizvesti i sječiva, gdje je odbijanje ograničeno na jednu stranu jezgre (Janković i Karavanić 2009).



Slika 3. Postupak izrade oruđa Levaloaški postupak izrade oruđa (Mellars 1996).

4.2.2. Musterijenska kultura

Uz srednji paleolitik i neandertalce uglavnom se veže musterijen (musterijenska kultura ili industrija). Tipični musterijen obilježen je velikom koncentracijom strugala. Na musterijenskim nalazištima strugala mogu činiti od 25% do 50% pronađenog oruđa. Drugi tipovi musterijena su šarentijen, zupčati musterijen i musterijen s ašelejenskom tradicijom. U sloju šarentijenskog musterijena također se nalazi veliki broj strugala (50 - 80%) te se često pronalaze strugala s “stepeničastom obradom”. Zupčasti musterijen ima manji udio strugala (do 25%) i veći udio udupca (eng. *notched tools*) i nazupca (eng. *denticulates*) (Janković i Karavanić 2009). U Musterijenu s ašelejenskom tradicijom česta su strugala, nazupci, noževi (eng. *backed knives*), male ručne sjekire i šiljci. Na nalazištima se musterijen s ašelejenskom tradicijom uglavnom nalazi iznad šarentijenskog sloja ili odmah ispod slojeva gornjeg paleolitika starih oko 40000 godina (Jordan 1999).

Različiti tipovi musterijena pojavljuju se u različitim slojevima na nalazištima i vjerojatno su rezultat stalne ponovne uporabe oruđa i doradivanja ruba čime se morfologija oruđa mijenja (Janković i Karavanić 2009). Strugalo je oruđe s najvećim stupnjem varijacije i preoblikovanja. Može se koristiti kao alat za rezanje (mesa ili drva) ili kao strugalo za obradu kože i kostiju. Šiljasti

oblici strugala i noževi također su se koristili za oblikovanje drva i struganje mesa s kostiju. Udupci i nazupci su se mogli koristiti za obradu mesa, ali analiza obrasca istrošenosti pokazuje da su vjerojatnije više bili korišteni za obradu biljnog materijala. Oblik ručnih sjekira varira od ovalnih i gotovo okruglih sve do izduženih i trokutastih oblika. Veličina sjekira varira od 20-ak do 5 cm (Mellars 1996). Osim kamena, za izradu alatki koristili su rogovlje i kosti (Janković i Karavanić 2009).

4.2.3. Drugi materijali

Drvo je vjerojatno bilo važna komponenta neandertalske tehnologije (Jordan 1999). Mikroskopski tragovi pronađeni na kamenom oruđu ukazuju na uporabu drva kao materijala (Hoffecker 2018, Jordan 1999, Hardy i sur. 2020). Drvo je organski materijal i brzo propada. Zato nema mnogo nalaza drvenih predmeta iz srednjeg paleolitika (Janković i Karavanić 2009). Drvena koplja pronađena u Njemačkoj (Schöningen) izravan su dokaz korištenja drva kao materijala. Koplja su pronađena u anoksičnom sedimentu i u izrazito dobrom su stanju. Izrađena su od smreke (*Picea*) i pripisuju se ranim populacijama neandertalaca (Hoffecker 2018).

Neki levaloaški šiljci služili su kao vrh koplja za koje bi bili pričvršćeni smolom ili privezani kožom. Drugo oruđe također je moglo imati držak načinjen od komada drva. Kameno oruđe se uglavilo u drvo i pričvrstilo kožom ili se zalijepilo smolom (Janković i Karavanić 2009).

Zanimljivo je otkriće na nalazištu Abri du Maras u Francuskoj gdje je pronađen komadić vlakna na unutarnjoj stani levaloaškog odbojka iz srednjeg pleistocena. Radi se tri snopa vlaknaca koji tvore nit. Svaki snop je zasebno uvijeni, a zatim su svi zajedno zavijeni na drugačiji način tako da formiraju jedno vlakno/nit. Vlaknaca potječu iz unutarnje kore četinjača. Ovo otkriće sugerira mogućnost proizvodnje užadi, mreža, tkanine i sličnih materijala (Hardy, 2020).

4.3. Prehrana

Nekada se smatralo da je strvinarstvo imalo veliku ulogu u prehrani neandertalaca. Danas se misli da su bili dobri lovci koji su lovili srednje velike i velike životinje (Power 2019) uz povremenu konzumaciju strvina (Jordan 1999).

Neandertalci nisu bili specijalizirani lovci, već su se prilagođavali okolišu u kojem su živjeli i lovili su što je bilo dostupno (Jordan 1999, Power 2019). Na to ukazuju razlike u životinjskim vrstama pronađenim na neandertalskim nalazištima. Npr. u Italiji ima puno ostataka jelena, a na ukrajinskim nalazištima je velika koncentracija ostataka divljih koza i konja. U Iberiji su pronađeni ostaci konja, jelena i goveda koji su živjeli u šumskom okolišu regije (Power 2019).

Analizom stabilnih izotopa dušika i ugljika utvrđeno je da se prehrana neandertalaca uglavnom sastojala od kopnenih životinja (Power 2019, Janković i Karavanić 2009). Ne može se isključiti povremena konzumacija slatkovodne ili morske ribe, s obzirom na to da su ostaci ribe, školjkaša i drugih morskih životinja pronađeni na nalazištima u Iberiji, Italiji, Grčkoj, Hrvatskoj i Poljskoj (Jordan 1999, Power 2019).

Neandertalci su također skupljali biljnu hranu. Ostaci biljaka uglavnom su u obliku pougljenih ili mineraliziranih sjemenki i ljuski. Ostaci pougljenih ljuski lješnjaka otkriveni su na nalazištima cijele srednje Europe, a ostaci pinjola i maslina na Gibraltaru. Na jednom nalazištu u Grčkoj pronađeni su ostaci leće, slanutka, divljeg graška te ostaci neodređenog voća i oraaha. Biljke su vjerojatno predstavljale veći udio prehrane kod neandertalaca koji su živjeli u toplijim uvjetima, nego kod neandertalaca koji su živjeli u hladnijim uvjetima okoliša (Power 2019).

Neandertalci su vjerojatno lovili tako da su proboli plijen (npr. kopljem), s obzirom na to da nema dokaza da su koplja bacali ili koristili projekte, morali su se jako približiti svom plijenu (Mellars 1996, Jordan 1999, Janković i Karavanić 2009). Drugi način lova koji su vjerojatno prakticirali je “pad s litice”. Životinju su dotjerali do ruba litice, a životinja bi pala i umrla (Mellars 1996). U Siriji je pronađen vratni kralješak afričkog divljeg konja (*Equus africanus*) unutar kojeg je zabijen vrh levaloaškog šiljka (Janković i Karavanić 2009). Koplja koja su koristili vjerojatno su bila slična koplju od tise pronađenom u Essexu kojem je vrh pažljivo oblikovan i ojačan vatrom (Mellars 1996).

4.4. Kanibalizam

Tragovi rezanja kamenim oruđem i tragovi nagorenost često se nalaze na životinjskim kostima i nastali su prilikom pripreme mesa za konzumaciju. Takvi tragovi također su prisutni i na nekim kostima neandertalca. Urezi na kostima od uklanjanja mesa povezuju se s kanibalizmom ili ritualnim skidanjem mesa (možda kao dio sekundarnih ukopa gdje se meso odvaja od kostiju, kosti se čiste i samo kostur se ukopava) (Janković i Karavanić 2009, Yustos i sur. 2015) Kanibalizam vjerojatno nije bio raširena praksa među neandertalcima (Yustos i sur. 2015).

U Krapini veliki broj neandertalskih kosti (više od 20 jedinki) pomiješan je životinjskim kostima, a same kosti su fragmentirane. Ovo može upućivati na kanibalizam (Janković i Karavanić 2009). Urezi na kostima su plitki tako da neki znanstvenici to dovode u pitanje (Yustos i sur. 2015). Također treba spomenuti da je do fragmentacije materijala lako moglo doći kao posljedica prirodnih procesa ili prilikom samog iskopavanja (Janković i Karavanić 2009).

Na nalazištu Moula-Guercy u Francuskoj kanibalizam je potvrđen. Kostiju pokazuju znakove rezanja i polomljene su vjerojatno kako bi se došlo do koštane srži. Lubanje su razbijene. Nalazi životinjskih kostiju na istom nalazištu potvrđuju da su se ovdje neandertalci odnosili jednako prema životinjski i ljudskim kostima (Janković i Karavanić 2009). Iste antropogene modifikacije na ljudskim i životinjskim kostima na jednom lokalitetu jasnija su indikacija kanibalizma, nego samo fragmentacija i tragovi rezanja na ljudskim kostima. Najraniji potvrđeni kanibalizam je na lokalitetu Gran Dolina u Španjolskoj, gdje su nalazi iz ranog Pleistocena. Nalazi u špilji Goyet (Belgija), stari 40000 - 45000 godina, pokazuju jasne znakove kanibalizma. Na lokalitetu pronađene su neandertalske kosti koje su bile korištenje kao alati prilikom preoblikovanja kamenog oruđa (Rougier i sur. 2016).

4.5. Ozljede

Neandertalci su imali kraći očekivani životni vijek od anatomski modernih ljudi i bolovali su od niza bolesti i ozljeda (Jordan 1999). Mnoge ozljede vjerojatno su bile posljedica bliskih susreta s plijenom tijekom lova (Janković i Karavanić 2009). Smrtnost novorođenčadi bila je znatno veća od smrtnosti kasnijih kromanjonaca i današnjih lovačko-sakupljačkih društava. Pretpostavlja se da je svega 20% pojedinaca doživjelo starost od 35 godina (Jordan 1999).

Neandertalac iz doline Neander ima deformirani lakat (vjerojatno posljedica prijeloma koji nije dobro zacijelio). Kostur muškarca iz La Chepelle pokazuje znakove degenerativne bolesti zglobova. Shandar 1 i jedna osoba iz Krapine su preživjeli ozbiljne ozljede glave, a muškarca otkriven na nalazištu Le Ferrassie pokazuje oštećenja na kostima koja upućuje na to da je imao rak pluća (Jordan 1999).

Postoje sličnosti u obrascima ozljeda neandertalaca i suvremenih jahača rodea (Jordan 1999, Janković i Karavanić 2009). Neandertalci i moderni ljudi kasnog paleolitika pokazuju istu frekvenciju trauma glave. Muškarci obje vrste hominina su imali veću vjerojatnost ozljede, od žena. Također kod neandertalaca veća je vjerojatnost da se ozljeda dogodi prije tridesete godine života (Beier i sur. 2018).

Sve ozljede nisu odmah značile smrt. Oko 80% pronađenih kostura pokazuje ozljede (blage i ozbiljne) od kojih su mnoge zacijeljele tijekom života. To sugerira postojanje svojevrstne medicine i sistema za sanaciju ozljeda koji je omogućio preživljavanje. Neandertalci su živjeli u malim grupama u kojima bi bilo važno očuvati brojnost. Pomoć i briga prema ozlijeđenim članovima skupine pomogla bih preživljavanju cijele skupine. Također, zbog toga što su živjeli u malim skupinama nisu bili toliko podložni prenosivim bolestima kao moderni ljudi koji žive u znatno većim populacijama (Neanderthal healthcare 2018).

Neandertalski medicinski tretmani vjerojatno su bili raširena praksa i sastavni dio života u skupini. Onesposobljeni članovi koji nisu mogli obavljati iste poslove kao i zdravi članovi skupine radili su fizički lakše zadatke poput održavanje vatre, briga za djecu, proizvodnja oruđa ili odjeće (Spikins i sur. 2018).

Snadidar 1 imao je neodređeni stupanj gubitka vida na lijevom oku (vjerojatno posljedica jakog udarca), teški zacijeljeli prijelom te je izgubio podlakticu i prebolio brojne infekcije. Imao je deformaciju stopala i degenerativnu bolest zglobova. Bio bi izrazito ograničen u svojoj mobilnosti, te bi teško obavljao manualne poslove i bio produktivan član skupine. Unatoč svemu tome preživio je do dobi od 35 do 50 godina. Da nije imao svakodnevnu pomoć, ne bi mogao doživjeti tu dob (Spikins i sur. 2018).

Kosti LCS1 pripadale su muškom neandertalcu koji je između ostalog patio od jakog gubitka zubi, artritisa zglobova, degenerirajuće bolesti kralješnice i ramena te bolesti lijevog kuka koja mu je ograničila mobilnost. Nije mogao loviti stoga je vjerojatno sudjelovao u aktivnostima poput pripreme hrane ili proizvodnje oruđa. Skupina se brinula o njemu sve dok nije umro od dugotrajne infekcije. Na to da je bio član skupine do svoje smrti ukazuje namjerni pokop. Ovo se protivi teoriji da su neandertalci napustili članove skupine koji se nisu mogli kretati⁷ (Spikins i sur. 2018).

Ogrebotine na zubima sugeriraju korištenje “čačkalica” za održavanje oralne higijene. Također postoje dokazi o korištenju ljekovitog bilja. Analizom taloga na zubima neandertalaca pronađeni su ostaci gorkih biljaka koje imaju malo nutritivne vrijednosti, što sugerira medicinsku uporabu. Pronađeni su i ostaci topole koja sadrži salicilnu kiselinu koja se danas koristi kao aktivni sastojak u lijekovima protiv bolova (Spikins i sur. 2018).

⁷ Teorija se temelji na tome što u arheološkom nalazu ima jako malo kostura s ozljedama donjih ekstremiteta (Spikins i sur. 2018).

4.6. Neandertalski pokopi

Neandertalci su pokapali svoje mrtve, često u špiljama gdje su živjeli. Upravo zbog tih ukopa veliki broj kostiju se uspio očuvati (Mellars, 1996). Upitno jesu li pokopi povezani sa simboličnom ili ritualnom svrhom ili su isključivo praktične prirode. Pokopi su mogli biti jednostavan način odstranjivanja mrtvih i održavanja higijene prostora (Mellars 1996, Jordan 1999, Janković i Karavanić 2009).

Neandertalci su često pokapani položeni na bok i u fetalnom položaju čemu se može pripisati simbolično značenje. Također je moguće da je tako lakše pokopati tijelo, ako je tijelo u fetalnom položaju potrebno je iskopati puno manju rupu u tlu, nego da je tijelo položeno ispruženo na leđima (Jordan 1999).

Unutar grobova često se nalaze prilozima - predmeti poput oruđa, obrađenog fragmenata okera i kosti životinja. Moguće je da su namjerno pokopani s tijelom, što sugerira simbolično i potencijalno duhovno značenje. Isto je moguće da je tijelo ukopano u jednu stanišnu razinu u kojoj su bili predmeti koji su naknadno migrirali u blizinu tijela (Jordan 1999) ili da je grob popunjen sedimentom koji je sadržavao predmete (Janković i Karavanić 2009).

Zanimljiv je pokop u špilji Shanidar u Iraku, gdje je u jednom grobu (Shanidar 4) pronađena velika količina fosilnog peluda u blizini kostura (sl. 4). Ako je cvijeće namjerno položeno uz tijelo to bi upućivalo na religijsko ponašanje i vjeru u zagrobni život. Sloj u kojem je otkriven grob ima znakove aktivnosti glodavaca tako da je također moguće da cvijeće nije bilo uključeno u pokop već je naknadno doneseno aktivnošću životinja (Jordan 1999, Janković i Karavanić 2009).



Slika 4. Ukop neandertalca (Shanidar 4) u Iraku (Janković i Karavanić 2009).

Na nalazištu Teshik-Tash (Uzbekistan) pronađen je kostur djeteta koje je bilo ukopano zajedno s rogovima sibirske divokoze (*Capra siberica*). Rogovi okružuju dijete i položeni su okomito u sloju vrhovima orijentirani prema dolje. Divokoza je bila česti plijen neandertalaca te su njene kosti i rogovi sveprisutni na nalazištu te možda nisu namjerno položeni u grob. Također na kostima ma tragova zubi životinja što znači da su vjerojatno životinje naknadno otkopale grob (Jordan 1999, Janković i Karavanić 2009).

4.7. Korištenje pigmenata i simboličnih predmeta

Neandertalci su koristili minerale željezov oksid (oker) i manganov dioksid. Oker je pigment koji ovisno o lokalitetu može biti različite boje (žute, crvene i smeđe-crvene), a manganov dioksid crno je obojeni mineral. Oba minerala često su korištena u kasnom paleolitu za izradu špiljske umjetnosti. Na neandertalskim nalazištima iz srednjeg paleolitika pronađeni su fragmenti okera i manganova dioksida s tragovima struganja na njima. Tragovi struganja u kombinaciji s nalazima fragmenta kamenja i kosti obojenih okerom sugerira korištenje pigmenata (Mellars 1996).

Oker i manganov dioksid ne nastaju na mjestu pronalaska već su tamo doneseni s druge lokacije. Neandertalci su minerale možda drobili ili ih koristili kao kedu (Janković i Karavanić 2009). Ne zna se zašto su koristili pigmente; da li su ih koristili za ukrašavanje tijela ili odjeće ili su ih koristili za više praktičnu svrhu npr. zaštitu od komaraca (Mellars 1996). Pronađeni predmeti koji su obojeni okerom možda su imali ritualnu ili simboličnu svrhu (Janković i Karavanić 2009).

Neandertalski predmeti kojima bi se moglo pripisati simbolično značenje uglavnom su fragmenti kosti koji imaju rupe ili gravure koje se čine namjerno napravljenima (Mellars 1996). Neki su primjeri probušeni zub lisice i probušene falange jelena s nalazišta La Quina i zubi špiljskog medvjeda (nalazište Scladina, Belgija). Zanimljive su probušene falange i mandibule špiljskog medvjeda koje nalikuju fruli i puhanjem produciraju zvuk u pronađene u nalazištu Divje Babe u Sloveniji (sl. 5). Ovi nalazi predstavljaju mogući glazbeni instrument (Janković i Karavanić 2009).



Slika 5. “Frula”s nalazišta Divje Babe u Sloveniji (Archaeological Park Divje Babe 2018).

Kult medvjeda⁸ zasniva se na nalazima uredno položenih lubanja špiljskog medvjeda (*Ursus spelaeus*) ili smeđeg medvjeda (*Ursus arctos*). Lubanje su uredno položene u niše ili uz zidove špilje. U slučaju nalazišta Drachenloch u Švicarskoj, lubanje su prekrivene kamenim pločama koje formiraju kutiju oko njih. Ponovno, moguće je da je razmještaj lubanja posljedica prirodnih procesa (Jordan 1999, Janković i Karavanić 2009).

Nalazi kojima se može pripisati simbolično značenje su rijetki, a postoji vjerojatnost da uopće nisu imali simboličnu svrhu već da su oznake na kostima nastale na neki drugi način (npr. prilikom lova, pripreme mesa) ili životinjskom aktivnošću. Također možda je njihova svrha više praktične prirode (Mellars 1996, Janković i Karavanić 2009).

⁸ Neki znanstvenici smatraju da je neandertalac imao kult obožavanja ili štovanja medvjeda (Jordan 1999).

5. Kontakt neandertalaca i modernih ljudi

Homo sapiens (anatomski moderan čovjek) razvio se na prostoru Afrike prije otprilike 300000 godina, a kasnijim migracijama proširio se po cijelom svijetu (Janković i Karavanić 2009, Smithsonian National Museum of Natural History 2020). Prve migracije modernih ljudi izvan afričkog kontinenta bile su između prije 135000 i 74000 godina (Piachão-côrtes i sur. 2012). Najraniji nalazi modernog čovjeka izvan Afrike su na prostoru Levanta (zapadna Azija) (Janković i Karavanić 2009).

5.1 Levant

Na Levantu, ostacima musterijske kulture pronalaze se na nalazištima u asocijaciji s neandertalcima i modernim ljudima. Kod obje vrste prisutni su namjerni pokopi mrtvih (Janković i Karavanić 2009).

Neki znanstvenici smatraju da su populacije neandertalaca i anatomskih modernih ljudi na tom području živjeli naizmjenično (Pääbo 2014, Janković i Karavanić 2009). Prema tome, moderni ljudi u regiji živjeli su kada je klima bila toplija, a kada bi došlo do zahlađenja selili su se na jug. Suprotno tome neandertalci su živjeli u regiji tijekom hladnijih perioda, a selili su se na sjever s povišenjem temperature. Sigurno je došlo do kontakta modernih ljudi i neandertalaca, čak i ako nisu kontinuirano dijelili teritorij (Pääbo 2014).

Levantinski neandertalci imaju neandertalsku morfologiju koja pokazuje anatomski modernije karakteristike (lokaliteti Tabūn, Amud). S druge strane anatomski moderni ljudi još uvijek pokazuju arhaične karakteristike (lokaliteti Skhūl i Qafzeh s nalazima starim oko 100000 godina) (Janković i Karavanić 2009). Pod arhaične karakteristike spada: relativno veliki kranijalni volumen, izraženo izbočenje nadočne kosti i veliki kutnjaci (Jordan 1999).

U nalazima je vidljiva varijabilnost u morfologiji. Lubanja Skhūl V lubanja je anatomski modernog čovjeka s mnogim “modernim” karakteristikama. Lubanje Skhūl IV i Skhūl IX također

su lubanje modernog čovjeka, ali imaju “arhaični” izgled s karakteristikama sličim neandertalskima (Janković i Karavanić 2009).

Levantinski neandertalci pokazuju više gracilnu građu nego pripadnici europskih populacija neandertalaca. Lubanja neandertalske žene (nalazište Tabūn) ima izraženo nadočno izbočenje karakteristično za neandertalce, ali sveukupna građa lubanje je gracilna te ima relativnom malim kranijalnim volumenom za neandertalca (1250 mL) (Jordan 1999). Nalaz muškaraca s nalazišta Amud također pokazuje specifičnu anatomiju. Bio je visok za neandertalca (178 cm) i imao je veliki kranijalni volumen (1700 mL). Ima manje izraženo nadočno izbočenje i nema izbočenje tjemene kosti. Sama lubanja je okruglijeg oblika nego što je tipično za neandertalce klasičnog tipa. Starost nalaza se procjenjuje na između 50000 i 40000 godina prije sadašnjosti (Jordan 1999).

Neandertalci na ovom prostoru vjerojatno su razvili “regionalne” anatomske karakteristike. Miješane odlike ovih dviju populacija također se mogu se objasniti i stupnjem križanja među njih (Janković i Karavanić 2009).

5.2. Europa i biološko-kulturna smjena

Vrijeme biološko-kulturne smjene odnosi se na period prije 40000 -30000 godina, odnosno na prijelaz iz srednjeg u gornji paleolitik (Janković i Karavanić 2009). Tada je došlo do preklapanja neandertalskih populacija i populacija modernih ljudi u Europi (Jordan 1999, Janković i Karavanić 2009).

Neki od prvih nalaza modernih ljudi na prostoru Europe su: čeljust i kosti prstiju stari 43000 godina iz Bugarske (Bacho Kiro), fragmenti lubanje stari 34000 godina iz Hrvatske (Velika Pećina) i nalazi nekoliko osoba iz Češke (Mladeč, prije 35000 godina) koji pokazuju neke “arhaične” osobine (Jordan 1999).

Na neandertalskim nalazištima iz ovog vremena uz nalaze musterijenske kulture nalaze se i predmeti koji se inače pripisuju gornjem paleolitu. Česti su nalazi “prijelaznih industrija” koje

sadrže elemente musterijske kulture i elemente gornjeg paleolitika. Ove kulture su prostorno, vremenski i regionalno ograničene (Janković i Karavanić 2009).

Na lokalitetu St. Césaire neandertalski muškarac pronađen je s oruđem i ukrasnim predmetima⁹ šatelperonijske kulture¹⁰ (koja se veže uz moderne ljude) (Janković i Karavanić 2009, Jordan 1999). Ostaci ove kulture pronađeni su i na drugom neandertalskom nalazištu u Francuskoj (Arcy-sur-Cure) Ovdje su pronađeni probušeni očnjaci koji su najvjerojatnije bili ukrasi. Moguće da su neandertalci razvili šatelperonijsku kulturu pod utjecajem industrija modernih ljudi (Janković i Karavanić 2009).

U Vindiji su pronađeni ostaci kasnih neandertalaca koji su živjeli između 45000 i 30000 godina prije sadašnjosti. U asocijaciji s kostima pronađena je musterijskom industrijom s elementima gornjega paleolitika. U istom sloju nije prisutan levaloški postupak koji je prisutan u ranijim slojevima na nalazištu. Koštani šiljci pronađeni uz kosti stari su oko 33000 godina. Neandertalci s nalazišta St. Césaire i Vindija imaju gracilnije i “modernije” morfološke karakteristike u odnosu na klasičan tip neandertalaca (Janković i Karavanić 2009).

Do povećanje kulturne kompleksnost neandertalaca u ovom periodu vjerojatno je došlo zbog širenja modernih ljudi Europom i njihovih interakcija s neandertalcima koje su rezultirale izmjenom kulture između dvije vrste (Kolodny i Feldman 2017). Promjene u morfologiji mogu biti rezultat promjena u ponašanju koje su promijenile selekcijske pritiske ili križanja modernih ljudi i neandertalaca (Janković i Karavanić 2009).

⁹ Ukrasni predmeti su karakteristika Aurignacijske kulture koja se veže uz *Homo sapiens* (Mellars 1996).

¹⁰ Kultura je dobila ime po francuskom nalazištu Châtelperron. Pojavljuje se prije 40000 godina na prostoru Španjolske i zapadne i središnje Francuske. Karakteriziraju je šatelperonijski šiljci i noževi, grebala i drobila, predmeti od kosti i ukrasni predmeti (koštane pločice, probušeni životinjski zubi) (Janković i Karavanić 2009).

5.3. Izumiranje

Neandertalac naglo nestaje iz fosilnih nalaza oko 30000 godina prije sadašnjosti (Mellars 1996). Postoji nekoliko teorija o uzroku izumiranja, od kojih se mnoge oslanjaju na kompeticiju ili klimatske promijene kao glavni faktor (Harvati 2012).

Ekološke niše neandertalaca i modernih ljudi u Europi se preklapaju, što je vjerojatno dovelo do kompeticije za iste resurse (Gilpin i sur. 2016, Kolodny i Feldman 2017). Moderni ljudi bili su kognitivno i kulturno napredniji. Imali su razvijeniju kulturu, tehnologiju, jezik, naprednije tehnike lova i raznovrsniju prehranu (Jordan 1999, Kolodny i Feldman 2017, Harvati 2012). Neki znanstvenici smatraju da je upravo razvijenija kultura modernog čovjeka imala veći utjecaj na izumiranje neandertalaca nego okolišni faktori (epidemije i promijene u klimi) (Gilpin i sur. 2016).

Periodu relativno stabilne, blage klime biološko-kulturne razmjene (Mellars 1996, Janković i Karavanić 2009) prethodio je manje stabilan period koji je doveo do degregacije i fragmentacije staništa neandertalaca. Razlike u natalitetu, smrtnosti, veličini i gustoći populacija (moderni ljudi su živjeli u gušćim populacijama) između dvije vrste (Harvati 2012) te novi patogeni koje su moderni ljudi donijeli sa sobom na prostor Europe također su mogli igrati ulogu u izumiranju (Greenbaum i sur. 2019). Izumiranje neandertalaca na prostoru Euroazije najvjerojatnije je bila posljedica kombinacije kompeticije te demografskih i okolišnih faktora (Jordan 1999, Kolodny i Feldman 2017).

6. Neandertalski geni

6.1. Zajednički predak

Analizom mDNA neandertalaca i modernih ljudi utvrđeno je da je zadnji zajednički predak dviju vrsti živio prije 600000 - 660000 godina (Prüfer i sur. 2017, Green 2008). Analiza Y kromosoma neandertalca i modernih ljudi odredila je da je do odvajanja dviju vrsta došlo prije 590000 godina, što se slaže s procjenama dobivenim analizom mDNA. Zajednički predak bio je pripadnik populacije hominina iz koje su se kasnije razvili neandertalci i moderni ljudi (Mendez i sur. 2016).

Procjenjuje se da je do odvajanja neandertalaca i denisovskog čovjeka (*Homo denisova*) došlo prije 390000 - 440000 godina (Prüfer i sur. 2017). Neandertalci su dijelili bližeg zajedničkog pretka s denisovskim čovjekom nego s modernim ljudima (Piixão-côrtés i sur. 2012).

6.2. Izmjena gena

Procjenjuje se da je do križanja dvije vrste došlo prije 500000 - 80000 godina, na prostoru zapadne Azije (Levanta), prije širenja modernih ljudi Euroazijom (Green i sur. 2010, Pääbo 2014).

Sekvenciranjem DNA neandertalaca utvrđeno je da ljudi neafričkog porijekla dijele između 1 i 4% gena s neandertalcima (Piixão-côrtés i sur. 2012, Pääbo 2014). Protok gena vjerojatno je bio iz neandertalskih populacija u populacije modernih ljudi. Prema relativno maloj količini neandertalskih gena u genomu modernih ljudi, križanje dviju vrsta vjerojatno je bilo ograničeno (Green i sur. 2010). Analiza neandertalske mDNA nije detektirala miješanje dviju vrsta, tako da je moguće da je do križanja došlo samo između žena modernih ljudi i muškaraca neandertalaca. Također je moguće da se izmjena gena odvijala u oba smjera, ali zbog smanjenja neandertalske populacije novi geni su se izgubili (Pääbo 2014).

Mnogo gena koji u modernih ljudi potječu od neandertalaca imaju ulogu u imunosustavu i pigmentaciji (Dannemann i sur. 2016, Gittelman i sur. 2016). Osim povećane otpornosti na

određene patogene, neandertalsko nasljeđe povezano je s povećanim rizikom razvoja neuroloških, psiholoških, imunoloških i dermatoloških bolesti u modernih ljudi (Prüfer i sur. 2017, Gittelman i sur. 2016)

U neandertalskom genomu identificirani su geni TLR6, TIR1 i TLR10 koji se kod modernih ljudi povezuju s pojačanom aktivnošću imunostava i razvojem alergija (Dannemann i sur. 2016). Neki od alela gena OCA2 kod modernih ljudi potječu od neandertalaca (npr. alel koji se u Europljana vežu uz plavu boju očiju). OCA2 kodira transmembranski protein koji je ima ulogu u pigmentaciji šarenice, kože i kose (Gittelman i sur. 2016).

Promjena u genu THADA koja je prisutna u neandertalaca, kod modernih ljudi se povezuje s dijabetesom tipa II. Promjena u ovom genu vjerojatno je imala ulogu u metabolizaciji energije u ranijih hominina. Također mutacija gena NRG3 povezuje se sa šizofrenijom, mutacije u CADPS2 i AUTS genima s autizmom, a mutacija gena RUNX2 uzrokuje kleidokranijalna displazija koju karakterizira kašnjenje srastanja kranijalnih struktura, “bačvasti” prsni koš i deformacije zubala. U neandertalaca je prisutno ancestralno stanje ovog gena, koje u modernih ljudi dovodi do bolesti. Vjerojatno je mutacija gena (RUNX2) tijekom evolucije modernih ljudi utjecala na razvoj specifične morfologije trupa i kranijuma *Homo sapiensa* (Green i sur. 2010).

Neandertalci koji su se dugo vremena razvijali na prostoru Euroazije bili su dobro prilagođeni na lokalne uvijete i patogene. Ulaskom tih gena u populaciju anatomske modernih ljudi koja je tek izašla iz Afrike, moderni ljudi bi dobili prednost u novom okolišu (Dannemann i sur. 2016). Hibridizacija bi pomogla modernim ljudima prilikom adaptacije na nove ekološke uvijete i patogene novih prostora (Gittelman i sur. 2016).

Literatura

- Archaeological Park Divje Babe 2018, preuzeto 24.06.2020, (<http://www.divje-babe.si/en/about-the-park/>).
- Beier, J, Anthes, N, Wahl, J & Harvati, K 2018, '*Similar cranial trauma prevalence among Neanderthals and Upper Palaeolithic modern humans*', *Nature*, vol. 563, pp. 686–690, doi: <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0696-8>.
- Cataldo, DM, Bamberg Migliano, A & Vinicius, L 2018, 'Speech, stone tool-making and the evolution of language', *PLoS ONE*, vol. 13, no. 1, pp. e0191071, doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0191071>.
- Cambridge University Press 2018, preuzeto 24.06.2020, (<https://static.cambridge.org/binary/version/id/urn:cambridge.org:id:binary:20181030084358890-0513:9781108555883:47008fig49.png?pub-status=live>).
- Dannemann, M, Andres, AM & Kelso, J 2016, '*Introgression of Neandertal- and Denisovan-like Haplotypes Contributes to Adaptive Variation in Human Toll-like Receptors*', *American Journal Of Human Genetics*, vol. 98, no. 1, pp. 22-23, doi:10.1016/j.ajhg.2015.11.015.
- Dunsworth, HM 2010, '*Origin of the Genus Homo*', *Evo Edu Outreach*, vol. 3, pp. 353–366, <https://doi.org/10.1007/s12052-010-0247-8>.
- Gilpin, W, Feldman, MW & Aoki, K 2016, '*An ecocultural model predicts Neanderthal extinction through competition with modern humans*', *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 113, no. 8, pp. 2134-2139, doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.1524861113>.
- Gittelman, RM, Schraiber, JG, Vernot, B, Mikacenic, C, Wurfel, MM & Akey, JM 2016, '*Archaic Hominin Admixture Facilitated Adaptation to Out-of-Africa Environments*', *Current Biology*, vol. 26, no. 24, pp. 3375–3382, doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2016.10.041>.
- Goldfield, A 2019, *The Neanderthal Brain - Clues About Cognition*, pristupljeno 22.06.2020, (<https://www.sapiens.org/column/field-trips/neanderthal-brain/>).

- Green, RE, Krause, J, Briggs, AW, Maricic, T, Stenzel, U, Kircher, M, Patterson, N, Li, H, Zhai, W, Fritz, M H-Y, Hansen, NF, Durand, EY, Malaspinas, A-S, Jensen, JD, Marques-Bonet, T, Alkan, C, Prüfer, K, Meyer, M, Burbano, HA, Good, JM, Schultz, R, Aximu-Petri, A, Butthof, A, Höber, B, Höffner, B, Siegemund, M, Weihmann, A, Nusbaum, C, Lander, ES, Russ, C, Novod, N, Affourtit, J, Egholm, M, Verna, C, Rudan, P, Brajkovic, D, Kucan, Ž, Gušić, I, Doronichev, VB, Golovanova, LV, Lalueza-Fox, C, de la Rasilla, M, Fortea, J, Rosas, A, Schmitz, RW, Johnson, PLF, Eichler, EE, Falush, D, Birney, E, Mullikin, JC, Slatkin, M, Nielsen, R, Kelso, J, Lachmann, M, Reich, D & Pääbo, S 2010, 'A *Draft Sequence of the Neandertal Genome*', *Science*, vol. 328, no. 5979, pp. 710-722, doi: 10.1126/science.1188021.
- Green, RE, Malaspinas, A-S, Krause, J, Briggs, AW, Johnson, PLF, Uhler, C, Meyer, M, Good, JM, Maricic, T, Stenzel, U, Prüfer, K, Siebauer, M, Burbano, HA, Ronan, M, Rothberg, JM, Egholm, M, Rudan, P, Brajković, D, Kućan, Ž, Gušić, I, Wikström, M, Laakkonen, L, Kelso, J, Slatkin, M, & Pääbo, S 2008, 'A *complete Neandertal mitochondrial genome sequence determined by high-throughput sequencing*', *Cell*, vol. 134, no. 3, pp. 416–426, doi: <https://doi.org/10.1016/j.cell.2008.06.021>.
- Greenbaum, G, Getz, WM, Rosenberg, NA, Feldman, MW, Hovers, E & Kolodny, O 2019, 'Disease transmission and introgression can explain the long-lasting contact zone of modern humans and Neanderthals', *Nature Communications*, vol. 10, pp. 5003, doi: <https://doi.org/10.1038/s41467-019-12862-7>.
- Hale, GW, Saunders, VA & Margham, JP 2005, *Collins Dictionary of Biology: Allen's rule*, 3. izdanje, pristupljeno 20.06.2020, (<https://medical-dictionary.thefreedictionary.com/Allen%27s+rule>).
- Hardy, BL, Moncel, M, Kerfant, Lebon, M, Bellot-Gurlet, L & Mélard N 2020, 'Direct evidence of Neandertal fibre technology and its cognitive and behavioral implications', *Scientific Reports*, vol. 10, no. 1, pp. 4889, doi: <https://doi.org/10.1038/s41598-020-61839-w>.
- Harvati, K 2012, *What Happened to the Neanderthals?*, pristupljeno 21.06.2020, (<https://www.nature.com/scitable/knowledge/library/what-happened-to-the-neanderthals-68245020/>).

- Hoffecker, JF 2018, '*The complexity of Neanderthal technology*', Proceedings of the National Academy of Sciences, vol. 115, no. 9, pp. 1959-1961, doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.1800461115>.
- Janković, I & Karavanić, I 2009, *Osvit čovječanstva: počeci našeg biološkog i kulturnog razvoja*, Školska knjiga, Zagreb, pp. 48-72, 132-206.
- Jordan, P 1999, *Neanderthal: Neanderthal Man and the Story of Human Origins*, The History Press, Stroud, Gloucestershire.
- Kochiyama, T, Ogihara N, Tanabe, HC, Kondo, O, Amano, H, Hasegawa, K, Suzuki, H, Ponce de León MS, Zollikofer, CPE, Bastir, M, Stringer, C, Sadato, N & Akazawa, T 2018, '*Reconstructing the Neanderthal brain using computational anatomy*', Scientific Reports, vol. 8, no. 1, pp. 6296, doi: <https://doi.org/10.1038/s41598-018-24331-0>.
- Kolodny, O & Feldman, MW 2017, '*A parsimonious neutral model suggests Neanderthal replacement was determined by migration and random species drift*', Nature Communications, vol. 8, no. 1, pp. 1040, doi: <https://doi.org/10.1038/s41467-017-01043-z>.
- Mellars, P 1996, *The Neanderthal Legacy: An Archaeological Perspective from Western Europe*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey, pp.1-27, 56-61, 95-140, 193, 227-251, 251, 356-419.
- Mendez, FL, Poznik, GD, Castellano, S & Bustamante, CD 2016, '*The Divergence of Neanderthal and Modern Human Y Chromosomes*', The American Journal of Human Genetics, vol. 98, no. 4, pp. 728-734, doi: <https://doi.org/10.1016/j.ajhg.2016.02.023>.
- Mounier, A, Balzeau, A, Caparros, M & Grimaud-Herve, D 2015, '*Brain, calvarium, cladistics: A new approach to an old question, who are modern humans and Neandertals?*', Journal of Human Evolution, vol. 92, pp. 22-36, doi: <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2015.12.006>.
- Neanderthal healthcare practices crucial to survival* 2018, pristupljeno 21.06.2020, (www.sciencedaily.com/releases/2018/10/181004110042.htm).
- Paixão-Côrtes, VR, Viscardi, LH, Salzano, FM, Hünemeier, T & Bortolini, MC 2012, '*Homo sapiens, Homo neanderthalensis and the Denisova specimen: New insights on their*

- evolutionary histories using whole-genome comparisons*, *Genetics and Molecular Biology*, vol. 35, no. 4, pp. 904-911, doi: 10.1590/s1415-47572012000600003.
- Pääbo, S 2014, *Neanderthal Man: In Search of Lost Genomes*, Basic Books, New York, pristupljeno 06.2020, (file:///E:/The%20Neanderthal/Svante%20Pääbo%20-%20Neanderthal%20Man_%20In%20Search%20of%20Lost%20Genomes.epub).
- Pearce, E, Stringer, C & Dunbar, RIM 2013, '*New insights into differences in brain organization between Neanderthals and anatomically modern humans*', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 280, no. 1758, pp. 20130168, doi: <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.0168>.
- Ponce de León, MS, Golovanova, L, Doronichev, V, Romanova, G, Akazawa, T, Kondo, O, Ishida, H & Zollikofer, CPE 2008, '*Neanderthal brain size at birth provides insights into human life history*', *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 105, no. 37, pp. 13764-8, doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.0803917105>.
- Power, RC 2019, '*Neanderthals and Their Diet*', John Wiley & Sons, pp. 1-9, doi: <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0028497>.
- Prüfer, K, de Filippo, C, Grote, S, Mafessoni, F, Korlević, P, Hajdinjak, M, Vernot, B, Skov, L, Hsieh, P, Peyrégne, S, Reher, D, Hopfe, C, Nagel, S, Maricic, T, Fu, Q, Theunert, C, Rogers, R, Skoglund, P, Chintalapati, M, Dannemann, M, Nelson, BJ, Key, FM, Rudan, P, Kućan, Ž, Gušić, I, Golovanova, LV, Doronichev, VB, Patterson, N, Reich, D, Eichler, EE, Slatkin, M, Schierup, MH, Andrés, A, Kelso, J, Meyer, M & Pääbo, S 2017, '*A high-coverage Neanderthal genome from Vindija Cave in Croatia*', *Science*, vol. 358, no. 6363, pp. 655-658, doi: 10.1126/science.aao1887.
- Rosas, A, Ríos, L, Estalrich, A, Liversidge, H, García-Tabernero, A, Huguet, R, Cardoso, H, Bastir, M, Lalueza-Fox, C, de la Rasilla, M, Dean, C 2017, '*The growth pattern of Neandertals, reconstructed from a juvenile skeleton from El Sidrón (Spain)*', *Science*, vol. 357, no. 6357, pp. 1282-1287, doi: 10.1126/science.aan6463.
- Rougier H, Crevecoeur I, Beauval C, Posth, C, Flas, D, Wißing, C, Furtwängler, A, Germonpré, M, Gómez-Olivencia, A, Semal, P, van der Plicht J, Bocherens, H & Krause, J 2016,

- ‘*Neandertal cannibalism and Neandertal bones used as tools in Northern Europe*’, Scientific Reports, vol. 6, pp. 29005, doi: 10.1038/srep29005.
- Ryulong 2018, *Geographical Range of Neanderthals*, preuzeto 24.06.2020, (<https://www.ancient.eu/image/5958/geographical-range-of-neanderthals/>).
- Smithsonian National Museum of Natural History 2020, pristupljeno 22.06.2020, (<https://humanorigins.si.edu/evidence/human-fossils/species/homo-sapiens>).
- Smithsonian National Museum of Natural History 2020, pristupljeno 21.06.2020, (<https://humanorigins.si.edu/evidence/human-fossils/species/homo-neanderthalensis>).
- Spikins, P, Needham, A, Tilley, L & Hitchens, L 2018, ‘*Calculated or caring? Neanderthal healthcare in social context*’, World Archaeology, vol. 50, no. 3, pp. 384-403, doi: <https://doi.org/10.1080/00438243.2018.1433060>.
- Vendramini, D 2009, *Them and Us: How Neanderthal Predation Created Modern Humans*, Kardoorair Press, Armidale, NSW, pristupljeno 06.2020, (file:///E:/The%20Neanderthal/Danny%20Vendramini%20-%20Them%20and%20Us_%20How%20Neanderthal%20Predation%20Created%20Modern%20Humans.epub).
- Yustos, M & de los Terreros, JYS 2015, ‘*Cannibalism in the Neanderthal World: An Exhaustive Revision*’, Journal of Taphonomy, vol. 13, no. 1, pp. 33 -52.

Sažetak

Homo neanderthalensis je živio na prostoru Euroazije u ranom i srednjem pleistocenu (prije 250000 - 35000 godina). Cilj ovog seminarskog rada je utvrditi osnovne karakteristike ove vrste.

Neandertalci su se razvili na prostoru Europe iz ranijih hominina (*Homo heidelbergensis* u ranom pleistocenu prije 400000 godina). S time da najveći broj nalaza potječe iz perioda srednjeg pleistocena. Za taj period karakteristične se periodične izmjene glacijala i interglacijala s klimatskim i ekološkim promjenama. Karakterizira ih robusna građa s kraćim udovima i masivnim torzom. Imaju izdužene lubanje s velikim kranijalnim volumenom i jakim nadočnim izbočenjem.

Neandertalci su živjeli u malim, izoliranim populacijama s ukupnom veličinom populacije ne većom od 3000 jedinki. Živjeli su u špiljama ili u privremenim nastambama na otvorenom prostoru blizu izvora vode, hrane i materijala. Neandertalci su bili spretni u izradi kamenog oruđa koje se često nalazi na arheološkim nalazištima u asocijaciji s kostima. Bili su vješti lovci čija se prehrana uglavnom sastojala od mesa velikih životinja. Namjerno su pokapali svoje mrtve.

U zapadnoj Aziji (i kasnije u Europi) došlo je do kontakata i križanja neandertalaca i modernih ljudi koji su izašli iz Afrike. Današnji moderni ljudi neafričkog porijekla nose 1- 4% neandertalskih gena u svom genomu. Ti geni uglavnom imaju ulogu u imunosustavu i pigmentaciji i vjerojatno su modernim ljudima dali prednost prilikom adaptacije na nove ekološke uvijete i patogene.

Summary

Homo neanderthalensis lived in Eurasia in early and middle Pleistocene (250000 - 35000 BP). The goal of this paper is to review basic characteristics of this hominin species.

Neanderthals evolved in Europe from earlier hominin populations (*Homo heidelbergensis*) in Europe in early Pleistocene (400000 BP). The majority of Neanderthal sites date from middle Pleistocene. The periodic exchange of glacials and interglacials is characteristic for this period. A robust build with shorter arms and legs and a massive torso is characteristic of the species. They had elongated skulls, big cranial capacity with pronounced brow ridges.

Neanderthals lived in small, isolated populations with effective population size of 3000 individuals. They lived in caves or open-air sites near the source of water, food and raw materials. They were skilled in crafting of stone tools, which can be found in abundance at Neanderthal sites. They were also skilled hunters and their diet consisted mostly of meat. Neanderthals practiced deliberate burial of the dead.

Neanderthals and modern humans came into contact and interbreed in West Asia and later in Europe. 1 - 4% genes of present-day non-Africans are Neanderthal genes with functions in immune response and pigmentation. Neanderthal genes probably helped modern humans in adapting to new ecological conditions and pathogens.