

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Bc. Johana Fedrová**

Vztah tělesných rozměrů a lokomoce u člověka a ostatních homininů  
The relationship between body dimensions and locomotion in human and other hominins

Bakalářská práce

Vedoucí práce: Mgr. Michal Struška

Praha, 2023

**Prohlášení:**

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

V Praze, dne 11. 12. 2023

Bc. Johana Fedrová

**Poděkování:**

Tímto bych chtěla poděkovat svému vedoucímu bakalářské práce Mgr. Michalovi Struškovi, za jeho trpělivost, ochotu, poznámky a rady, které mi pomohly k vyhotovení této práce.

## **Abstrakt:**

U homininů pracujeme s odhady jejich tělesných hmotností a velikostí odvozených z fosilních nálezů. Spolehlivost odhadu je důležitá pro výpočty týkající se termoregulace a energetiky jedince. Termoregulaci jedince ovlivňuje řada faktorů včetně způsobu dýchání, schopnosti pocení, tělesného ochlupení, způsobu lokomoce, poměru velikosti končetin ku velikosti těla. Ztráta ochlupení umožňuje větší tepelné ztráty. Schopnost pocení a termoregulace je u homininů důležitější pro běh než pro chůzi. Ztráty tepla jsou ovlivňovány šířkou trupu a délkou distálního segmentu končetiny. Tvar těla u současné lidské populace odpovídá Allenovu pravidlu. Populace žijící blíže rovníku vykazují menší bi-iliakální šířku a delší končetiny v poměru k velikosti těla. Populace z chladnějších oblastí vykazují větší bi-iliakální šířku a kratší končetiny v poměru k tělu. Tento trend lze pozorovat i u homininů. Náklady na lokomoci, náklady potřebné pro překonání dané vzdálenosti za daný čas ovlivňuje délka končetin. Delší dolní končetiny tyto náklady snižují, umožňují vzdálenost překonat za užití méně kroků. Každý krok je nákladnější, protože je potřeba více svalové síly pro uvedení delší končetiny do pohybu. Délka kroku a optimální rychlost pohybu jedince je úměrná výšce jedince. Člověk vyniká schopností bipední lokomoce, které mohl být schopen již *Australopithecus*. Se změnou lokomoce od kvadrupení k bipední docházelo ke změně tvaru pánve.

**Klíčová slova:** člověk, hominin, tělesné rozměry, termoregulace, energetika, lokomoce

**Abstract:**

We work with estimates of body weights and dimensions of hominins derived from fossil finds. The reliability of the estimate is important for calculations related to thermoregulation and energetics of the individual. The thermoregulation of individual is influenced by number of factors including breathing type, sweating ability, body hair, type of locomotion, size of limbs to size of body ratio. Hair loss allows for greater heat loss. The ability to sweat and thermoregulate in hominins is more important for running than for walking. Heat loss is influenced by the trunk breath and the distal limb element length. Body shape in the current human population conforms to Allen's rule. Populations living closer to the equator show smaller bi-iliac width and longer limbs relative to body size. This trend can be observed in hominins. The cost of locomotion, the cost needed to travel a given distance in a given time, is affected by the lower limb length. Longer lower limbs reduce this cost, they allow to cover the distance using fewer steps. Each step is more costly because more muscle power is needed to move the longer limb. The step length and the optimal movement speed of the individual is proportional to the individual's stature. Man excels in the ability of bipedal locomotion, which *Australopithecus* might have been capable of. There was change in pelvic shape relating to transition from quadrupedal to bipedal locomotion.

**Key words:** human, hominin, body dimensions, thermoregulation, energetics, locomotion

## Obsah:

Úvod .....	1
Cíl práce .....	2
1. Metody pro odhad tělesných rozměrů .....	3
1.1 Odhad tělesné výšky .....	3
1.2 Odhad tělesné hmotnosti.....	3
2. Termoregulace.....	4
2.1 Fyziologie termoregulace.....	4
2.2 Vztah klimatu ke tvaru těla .....	5
2.3 Termoregulace při lokomoci .....	6
2.4 Vliv bipedie a ochlupení .....	7
2.5 Vytrvalostní lov.....	8
3. Energetika .....	9
3.1 Energetika v kontextu rozměrů .....	9
3.2 Vliv délky horní končetiny na lokomoci .....	11
3.3 Vliv délky dolní končetiny na lokomoci.....	11
4. Bipední lokomoce .....	13
4.1 Tvar pánve a její vliv na lokomoci .....	14
4.2 Postavení končetin .....	16
5. Vybraní homininé.....	17
Závěr .....	19
Seznam použité literatury.....	20

Seznam zkratk: AMČ = anatomicky moderní člověk; *H.* = *Homo*; *A.* = *Australopithecus*;  
m = metr; km = kilometr; kg = kilogram

## Úvod

Předmětem bakalářské práce je náhled do problematiky vztahu tělesných rozměrů k lokomoci v kontextu termoregulace a energetiky pro anatomicky moderního člověka a vybrané homininy. Délky končetin jsou provázané s lokomocí skrze energetickou náročnost i termoregulaci. U současných populací sledujeme rozdíly v šířce pánve a poměru délky končetin k velikosti těla. Tvar těla i délky končetin odpovídají ekogeografickému pravidlu navrhnutém Allenem. Allen (1877) formuloval pro homoiotermní živočichy pravidlo říkající, že jedinci druhu žijící ve vyšších zeměpisných šířkách mají kratší končetiny a tělní přívěsky oproti jedincům stejného druhu žijícím v nižších zeměpisných šířkách. Podobný trend byl pozorován i z kosterních nálezů homininů napříč evolucí.

Zároveň v evoluci homininů hraje roli i typ lokomoce daného druhu, který ovlivňuje tvar těla, délku končetin a další znaky. S typem lokomoce souvisí i náklady na lokomoci, ve kterých se projevuje jak délka končetin, tak výška a hmotnost jedince. Delší dolní končetiny se zdají být výhodnější pro lokomoci kvůli nižšímu potřebnému počtu kroků k překonání dané vzdálenosti. Zároveň ale delší končetina vyžaduje víc energie pro uvedení do pohybu.

Kromě nákladů na lokomoci typ lokomoce ovlivňuje i termoregulaci jedince. V termoregulační schopnosti se projevují jak postava a délka končetin, tak i postoj při lokomoci či množství ochlupení jedince.

Z rozměrů kosterních nálezů lze usuzovat jak výšku jedince, tak i prostředí ve kterém se jedinci pohybovali a způsob jejich lokomoce. U zástupců rodů *Australopithecus* a *Homo habilis* můžeme pozorovat směs znaků pro pohyb ve větvích i bipedně po zemi. S tím souvisí i debata, zda se pohybovali bipedně vzpřímeně či příkrčenou bipední chůzí. Délku končetin však neovlivňuje pouze energetika a termoregulace, ale i další faktory jako výživa, či zvýšený inbreeding, což zkoumali na paleolitickém vzorku autoři Formicola a Giannecchini (1999). Ve vztahu k prostředí, ve kterém se jedinec pohyboval, mohlo dojít k výběru vhodné délky dolní končetiny. Na rovnějším terénu se zdají být výhodnější delší dolní končetiny, oproti tomu ve zvlněném terénu s potřebou stoupat a klesat se zdají být výhodnější dolní končetiny kratší. Vliv obývaného prostředí se připisuje i redukovanému vzrůstu u pygmejů, u kterých se předpokládá, že nižší vzrůst je výhodnější pro pohyb v hustě porostlém tropickém lese.

## **Cíl práce**

Cílem práce je shrnout faktory ovlivňující evoluci tělesných rozměrů u člověka a jiných homininů. V první části popíše význam tělesných rozměrů pro termoregulaci. V druhé části popíše význam tělesných rozměrů pro energetiku. Ve třetí části popíše vliv rozměrů pánve na lokomoci.

## 1. Metody pro odhad tělesných rozměrů

### 1.1 Odhad tělesné výšky

Spolehlivost odhadu výšky závisí na podobnosti tělesných proporcí mezi referenční populací a zkoumanou kostrou (Aiello a Dean, 1990). Často jsou užívány rovnice autorek Trotterové a Gleserové pro muže, které založily na rozměrech ze vzorku mužských obětí 2. světové války a Korejské války (Jeong et al., 2023). Odhadujeme, že většina jedinců rodů *Australopithecus afarensis*, *A. africanus*, *Homo habilis* a *Paranthropus* byla nižší než 150 cm. Pozdější homininé *H. erectus* a *H. sapiens* byli až na pár výjimek vyšší než jejich předchůdci, či podobného vzrůstu jako dnešní lidé (Aiello a Dean, 1990). Výjimku tvoří převážně *H. neanderthalensis*, jehož vzrůst je připisován adaptaci na chladné prostředí (Holliday, 1997). Podrobněji odhadnuté výšky a váhy zmiňuji v poslední kapitole.

### 1.2 Odhad tělesné hmotnosti

Pro odhad tělesné hmotnosti lze použít odhad výšky jedince, či přímo vztah kosterních rozměrů a tělesné hmotnosti. Tento odhad vychází z předpokladu, že vztahy mezi výškou a hmotností jsou stejné u referenční populace i zkoumaných homininů. Používanými referenčními populacemi jsou současní pygmejové a jamajské školní děti. S rostoucí výškou jedince se odhad vzdaluje od skutečné hodnoty, podhodnocuje tělesnou hmotnost u průměrného člověka až o čtvrtinu či třetinu. Při užití rovnic pro odhad tělesné hmotnosti založených na třech referenčních populacích: jamajské školní děti, Efé pygmejové a Noví Guineané, lze očekávat podhodnocení hmotnosti především u jedinců rodu *Australopithecus* a *Paranthropus*. Z důvodu jejich předpokládaných robustnějších horních končetin v porovnání s anatomicky moderním člověkem. Spolehlivějším ukazatelem tělesné hmotnosti mohou být obvody kostí či velikost povrchu kloubů u dolní končetiny (Aiello a Dean, 1990; Jungers a Stern, 1983; Ashcroft, 1966). Při odhadu tělesné hmotnosti podle různých rovnic se dopočítáme k rozdílným hodnotám. Rozdíl v hodnotách je dán tím, že pro odhad používáme rozměry znaků, které se ne vždy dochovaly, či jsou odvozeny z jiných rozměrů, které se dochovaly na zkoumaném jedinci (Hora a Sládek, 2014). Kosterní rozměry řady, hlavně raných, homininů jsou malé v porovnání se současnou lidskou populací. Proto záleží na vybrané referenční populaci, kterou jsme zvolili pro porovnávání. Jungers et al. (2016) z tohoto důvodu shromáždili současný vzorek s menšími rozměry, jehož průměrná hmotnost byla o 10 kg nižší, než hmotnost populace použité kolektivem autorů Ruff et al. (1997).

Bi-iliakální šířka je definovaná jako vzdálenost mezi nejvíce laterálními body hřebenu kyčelních kostí (Martin, 1957). Bi-iliakální či maximální pánevní šířka může být použita jako ukazatel tělesné šířky. Lze ji přímo měřit a porovnávat u fosilií i žijících jedinců s nejmenší chybou měření z běžně používaných ukazatelů pro šířku trupu. Středová linie pánevní šířky prochází blízko centra gravitace těla. Bi-iliakální šířka je málo závislá na změnách v morfologii dolní končetiny a vykazuje velmi malý sexuální dimorfismus. Spolu s výškou jedince poskytuje dobrou reprezentaci lidského těla týkající se velikosti a tvaru (Ruff 1991; Bennett et al., 1986). U současných lidí šířka koreluje s výškou jedince bez statistického rozdílu mezi pohlavími, je úměrná k výšce ve vzorku (Wall-Scheffler et al., 2010).

## **2. Termoregulace**

### **2.1 Fyziologie termoregulace**

K tepelným výměnám dochází mechanismy: vyzařováním, kondukcí, konvekcí, odpařováním z povrchu kůže a dýcháním (Arens a Zhang, 2006). Ochlazování odparem je zprostředkováváno dvěma hlavními mechanismy: odparem potu z povrchu těla a respiračním odparem z dutin nosních a ústní dutiny. Rychlé mělké dýchání k ochlazování využívají středně velcí až velcí savci kromě koní, velbloudů a superrodiny *Cercopithecidae* včetně člověka. Tyto skupiny využívají především pocení, které umožňuje vyšší tepelné ztráty díky využití povrchu těla. Při mělkém dýchání zvíře aktivně reguluje proud vzduchu. Při pocení je zvíře odkázáno na proudění vzduchu prostředím, či proudění vzduchu kolem těla při jeho pohybu. Díky odparu potu z kůže je kůže potících se zvířat chladnější oproti zvířatům užívajícím mělké dýchání. V chladnějším prostředí chladnější kůže u potících se zvířat zmenšuje teplotní gradient mezi kůží a prostředím, což omezuje možnost ztrát tepla, zároveň ale zvyšuje příjem tepla z teplého prostředí. Důsledkem pocení je ztráta solí. Ztráty tepla z povrchu těla jsou u lidí zvýšeny díky jejich ztrátě ochlupení a tak zvýšené tepelné vodivosti (Carrier et al., 1984; Taylor a Rowntree, 1974). Mělké dýchání však nezajišťuje dostatečné zásobování kyslíkem při na kyslík náročných aktivitách jako je běh. Pocení je tedy důležité pro běh u homininů (Ruxton a Wilkinson, 2011b). Lidští dálkoví běžci upřednostňují dýchání ústy, které zvyšuje proud vdechnutého vzduchu a ohřátí vydechovaného vzduchu pro ochlazení jedince (Bramble a Lieberman, 2004).

Ztráty tepla jsou ovlivňovány šířkou trupu a délkou distálního segmentu končetiny, které ovlivňují poměr povrchu těla k tělesné hmotnosti. Distální segment dolní končetiny má větší relativní povrch než proximální segment. Tudíž změna délky distálního segmentu více ovlivňuje celkový povrch těla než změna délky segmentu proximálního. K větším ztrátám tepla

dochází při větším poměru povrchu k hmotnosti. V současném vzorku vzrůstá brachiální i krurální index s narůstající délkou končetiny (Ruff, 1991; Trinkaus, 1981; Holliday, 1999).

Rovnice pro výpočet tepelné produkce a ztráty použité Crossem et al. (2008) uplatňují osm proměnných, které lze rozdělit na proměnné přímo se týkající jedince a proměnné prostředí. Proměnné týkající se jedince jsou: rychlost pohybu, hmotnost, průměrná teplota kůže, proudění vzduchu kolem kůže a velikost plochy povrchu kůže. Proměnnými prostředí jsou: teplota prostředí, tlak vodní páry v prostředí a tlak nasycené vodní páry na kůži za dané teploty. Autoři ve výzkumu však vynechali tepelné ztráty odparem vody kvůli dostupnému vybavení laboratoře. Za chůze v prostředí o teplotě 20 °C jsou za 56 % tepelných ztrát zodpovědný trup s krkem a hlavou, dolní končetiny přibližně 26 % a horní končetiny 18 %. Výsledky naznačují, že ochlazování tepelným vyzařováním a prouděním je neefektivní při teplotě prostředí 35 °C (Cross et al., 2008).

Dehydratace jedince ovlivňuje jeho výkonnost. Běh na vzdálenost 5–10 km může být dostatečný pro vyvolání hypertermie u některé kořisti, anatomicky moderní člověk (AMČ) však ještě nemusí nahrazovat ztrátu vody. Při lovu větší a běhavé kořisti může dojít k překročení limitu 2 % ve ztrátě vody a tím dojde ke zhoršení výkonu lovce, tudíž by lovec potřeboval doplňovat vodu. Při ztrátě 12% tělesné hmotnosti lidé ztrácí schopnost samostatného příjmu tekutin (Ruxton a Wilkinson, 2011a; Schmidt-Nielsen, 1964). Při dehydrataci člověka se snižuje objem plasmy, čímž dochází ke zvyšování osmolarity a hematokritu krve. Zároveň dochází k poklesu krevního tlaku. Při lokomoci za dehydratace dochází ke snížení průtoku krve končetinami i kůží (González-Alonso et al., 1998). Anatomicky moderní lidé jsou adaptovaní na běh či kombinaci běhu a chůze na dlouhé vzdálenosti v teplých prostředích (Bramble a Lieberman, 2004; Hora et al., 2020). Podle výsledků kolektivu autorů Hora et al. (2020) by dehydratace nelimitovala *H. erectus* ve vytrvalostním lovu. Před dosažením limitu ztráty vody 10 % by mohl lovit bez doplnění vody po dobu 5,5 hodiny. Nejdelší úspěšný lov současných vytrvalostních lovců zaznamenaný Liebenbergem (2006) trval 5 hodin.

## **2.2 Vztah klimatu ke tvaru těla**

Mezidruhově by poměr povrchu těla a hmotnosti měl růst v teplejších klimatických podmínkách a klesat v chladnějších. Změna velikosti poměru vede k podpoření či zpomalení tepelných ztrát. Ruff (1991) používá jako model lidského těla tvar válce. Z rovnic pro výpočet objemu a povrchu válce vyplývá, že po změně výšky se povrch i objem mění lineárně. Při změně šířky se povrch mění lineárně, ale objem se mění s druhou mocninou poloměru. Proto, aby se změnil

poměr povrchu k objemu, musíme změnit šířku. V závislosti na teplotní zóně by se absolutní šířka měla zvětšit v chladných klimatických podmínkách a snížit v teplejších, bez ohledu na výšku jedince. U dnešních populací žijících ve stejných teplotních zónách se průměrná maximální pánevní šířka liší relativně málo i u populací s rozdílnou průměrnou výškou. Populace žijící v rozdílných teplotních zónách vykazují rozdíly v maximálních pánevních šířkách. Jedinci žijící ve výrazně chladnějších podmínkách mají širší těla než ti z teplejších oblastí (Ruff, 1991). Roberts (1978) v měření jedinců o stejné výšce z různých částí světa zaznamenal nárůst v obvodu hrudníku i maximální pánevní šířce v závislosti na snižující se roční teplotě.

Odpověď na zeměpisnou šířku se liší u horní i dolní končetiny. Podle modelů bi-iliakální šířka i hmotnost, tudíž šířka těla, rostou s rostoucí zeměpisnou šířkou i minimální teplotou. Autoři uvádí, že trend může být způsoben směrovanou selekcí jako odpovědí na teplotu. Vliv však může mít i sezonalita, nálož parazitů či dostupnost potravy (Savell et al., 2022).

Tilkens et al. (2007) provedl experimentální zkoumání platnosti Allenova pravidla. Allenovo pravidlo předpokládá ekogeografický vzor, ve kterém jedinci z vyšších zeměpisných šířek mají kratší končetiny oproti jedincům stejného druhu žijícím v nižších zeměpisných šířkách (Allen, 1877). Celková délka dolní končetiny souvisí s klidovou hodnotou metabolismu, s rostoucí délkou končetiny roste i hodnota metabolismu. Délka stehna ovlivňuje hodnotu metabolismu více než délka holeně. Délka stehna je pro tento vztah lepším ukazatelem než celková délka dolní končetiny. Výsledky podporují platnost Allenova pravidla pro populace adaptované na chlad. Krátké končetiny snižují náklady metabolismu pro udržení stálé tělesné teploty. Dlouhé končetiny umožňují větší ztráty tepla (Tilkens et al., 2007).

### **2.3 Termoregulace při lokomoci**

Schopnost termoregulace je důležitější pro běh než pro chůzi, jelikož při běhu dochází k většímu endogennímu generování tepla (Bramble a Lieberman, 2004).

Collard a Cross (2017) pomocí matematického modelu ověřovali platnost Allenova pravidla a termoregulace pro pohybující se jedince na vzorku neandrtálců, *H. sapiens* a *H. erectus* za užití segmentové metody. Neandrtálci vykazovali nejnižší poměr konvektivních a radiačních tepelných ztrát segmentů končetin ku množství tepla generovaného krácejícím homininem. Poměr měli nižší než Inuité. *H. ergaster* KMN-WT 15000 měl poměr nejvyšší. Tudíž jak *H. erectus* i *H. neanderthalensis* odpovídají Allenovu pravidlu. Tepelné ztráty segmentů jsou ovlivněny teplotou prostředí. U neandrtálců při teplotě 20 °C nebyly průměrné rozdíly mezi

proximálním a distálním segmentem horní či dolní končetiny. Při teplotě 35 °C distální segment horní končetiny umožňuje větší tepelné ztráty než proximální, ale u dolní končetiny je tomu naopak. U *H. erectus* při teplotě 20 °C distální segment horní končetiny umožňuje větší tepelné ztráty než proximální. Distální segment dolní končetiny umožňuje menší tepelné ztráty oproti proximálnímu. Při 35 °C byly teplotní ztráty vyšší u proximálního segmentu horní končetiny, obdobně proximální segment dolní končetiny umožňuje vyšší ztráty.

Ruxton a Wilkinson (2011a) upravili Wheelerův model pro pohybujícího se jedince. Aplikovali model na moderního člověka. Muži i ženy mohou zachovávat tepelnou rovnováhu během běhu i v teplotách dne mezi 25 °C a 40 °C, za předpokladu, že mají dostatečnou hladinu tělesných tekutin pro maximální možné pocení. Rychlost pro nejefektivnější běh byla pro muže 3,0 m/s, pro ženy 3,2 m/s. Při zadání parametrů pro *H. erectus* hodnoty naznačují, že *H. erectus* byl schopen termoregulace během vytrvalostního běhu i v nejteplejší části slunného dne. S delšími dolními končetinami a nižší hmotností mohl mít při stejné aktivitě mírnou termoregulační výhodu. Výsledek vychází z předpokladu, že se *H. erectus* mohl potit stejně efektivně či velmi podobně jako AMČ a měl k dispozici dostatek vody k náhradě ztrát pocením. Pokud by efektivita pocení byla na úrovni 80 % pro AMČ, termoregulace v těchto podmínkách při stejné fyzické náročnosti by neprobíhala efektivně. Model též předpokládá běh *H. erectus* se stejnou metabolickou efektivností jakou má AMČ. Pro ranější homininy, za předpokladu, že byli bipední a měli stejnou ztrátu ochlupení jako AMČ, model umožňuje zkoumat důsledky jejich velikosti pro vytrvalostní běh. Výsledky naznačují, že termoregulace nemusela být překážkou pro vytrvalostní běh u ranějších homininů než je *H. erectus*. Mohla zde však být jiná morfologická omezení, díky kterým se vytrvalostní běh u těchto forem zdá být nepravděpodobný (Ruxton a Wilkinson, 2011a). Podle výsledků kolektivu autorů Hora et al. (2022) by mohl být vytrvalostní lov úspěšný i u ranějších forem, které k němu využily chůzi. Autoři nepokládají vytrvalostní běh za prerekvizitu vytrvalostního lovu.

## **2.4 Vliv bipedie a ochlupení**

Ruxton a Wilkinson (2011a) pracovali s modelem, který předpokládá přehřívání u raných ochlupených homininů během aktivit v horkém, slunném a otevřeném prostředí. Ruxtonův a Wilkinsonův model oproti Wheelerově modelu pracuje s pohybujícím se jedincem. Wheelerův model pracuje s jedincem stojícím v klidu, u kterého stání na dvou končetinách snižuje množství přijímaného tepla z prostředí. Model pracující s pohybujícím se jedincem ukazuje, že větší dopad má vnitřně generované teplo oproti teplu vnějšmu. Pracuje

s vyhledáváním stínu během dne. Takovýto ochlupený jedinec by za slunného dne při maximální teplotě prostředí 40 °C mohl jít po dobu 10–20 minut před nástupem přehřátí. Hodnoty byly podobné pro obě pohlaví, štíhlé i robustní formy. Model podporuje hypotézu, že přechodem k bipednímu pohybu a ztrátě ochlupení se zlepšily ztráty tepla. Jedinec po ztrátě ochlupení se snáze potí a díky tomu lépe snáší podmínky teplého prostředí, ve kterém se může pohybovat svižnou chůzí. Takový jedinec by však zároveň byl náchylnější k přehřátí než jedinec ochlupený. Neochlupený jedinec by vykazoval výhodnější aktivitu blízko soumraku a úsvitu. Při přiblížení hodnot jedince k hodnotám AMČ se bipedie stává termoregulační výhodou (Ruxton a Wilkinson, 2011ab). Vypařování potu je snazší z kůže nepokryté ochlupením oproti kůži pokryté hustými chlupy (Montheith, 2008).

## 2.5 Vytrvalostní lov

Anatomicky moderní lidé se liší od ostatních savců schopností dlouhodobého běhu. Ruxton a Wilkinson (2011a) se domnívají, že je nepravděpodobné, že se tato schopnost vyvinula jako vedlejší produkt selekce pro chůzi na dlouhou vzdálenost. Naznačují, že vytrvalostní lov mohl hrát významnou roli v evoluci homininů. Vytrvalostní lov je definován jako běh po mnoho kilometrů za dlouhý časový úsek za užití aerobního metabolismu. Tento způsob lovu mohl vzniknout dlouhým pronásledováním kořisti, dokud se nepřehřála v důsledku nepřerušovaného běhu (Bramble a Lieberman, 2004; Carrier, 1984; Lieberman et al., 2009). Snížení množství hmoty na distálním segmentu končetiny způsobí snížení metabolických nákladů během vytrvalostního lovu. U chůze se tento efekt tak výrazně neprojevuje. Rychlost přechodu z chůze do běhu je u většiny lidí mezi 2,3 a 2,5 m/s. Lidé zvyšují rychlost během vytrvalostního běhu prodloužením kroku, spíše než zvýšením frekvence kroků (Bramble a Lieberman, 2004). Vytrvalostní lov je nejefektivnější v teplých otevřených prostředích s nedostatkem stínu. Vytrvalostní lov zdravé kořisti je efektivní u rychle běžající kořisti, která se při středních rychlostech pohybuje rychleji než rychlostí lidské chůze. Pokud kořist donutíme během lovu opakovaně zrychlit, kořist bude generovat větší množství tepla, které nebude moci zcela kompenzovat zrychleným dýcháním. Cílem tohoto lovu je u kořisti docílit hypertermie spíše než fyzické únavy (Lieberman, 2009; Liebenberg, 2006).

Hora et al. (2022) modelovali vytrvalostní lov za chůze a běhu. Lov kořisti s vysokou kapacitou pro pocení byl úspěšný ve dvou scénářích: za chůze a lovu kořisti vážící 250 kg a za rychlého přerušovaného běhu u kořisti vážící 400 kg. Lov kořisti s nízkou kapacitou pro pocení či nepotící se kořisti byl úspěšný vždy, za chůze byla úspěšnost nižší než za běhu. Lov za chůze

byl energeticky méně náročný o 10–30 %, než lov za běhu. Po ukončení lovu bylo relativní vyčerpání lovce vyšší po lovu za chůze než po lovu za běhu kvůli delšímu času lovu. Výška, hmotnost a velikost povrchu těla lovce měly nízký efekt na výsledky studie. Homininé s poloviční výdrží oproti moderním lovcům by byli úspěšní při více než polovině lovů za užití chůze. Za optimálních rychlostí by náklady na vytrvalostní lov pro bipeda vážícího 68 kg byly 57 % denních nákladů pro chůzi a 72 % pro běh. Pokud by si lovci s sebou nesli nádobu s vodou, náklady na transport by byly vyšší kvůli zvýšené hmotnosti (Studel-Numbers a Wall-Scheffler, 2009; Studel-Numbers, 2006; Rathkey a Wall-Scheffler, 2017).

### **3. Energetika**

Metabolické náklady na lokomoci primárně určuje svalová síla potřebná ke zrychlení těžiště těla během kroku. Většinu nákladů na lokomoci tvoří svalová síla potřebná k odolání gravitace, tvoří tak vertikální složku pozemní reakční síly. Horizontální složka tvoří třetinu nákladů. Poměry hodnot síly vertikální, horizontální a zhoupnutí končetiny jsou stejné pro chůzi i běh. Vertikální síly tvoří 50 a více procent celkové síly během chůze i běhu (Taylor, 1994; Pontzer, 2005). Náklady na chůzi jsou funkcí změny hybnosti těžiště těla během kroku. Při vertikální změně je třeba svalové síly. Podíl nákladů pro zhoupnutí končetiny roste s rychlostí chůze. Náklady na chůzi jsou funkcí setrvačnosti, jsou závislé na rychlosti a nezávislé na gravitační síle (Pontzer, 2005). Náklady na transport jsou ekologicky nejvýznamnější pro odhad nákladů lokomoce. Jsou nezávislé na rychlosti pohybu a hodnotě bazálního metabolismu. Náklady na transport vyjadřují náklady potřebné k překonání dané vzdálenosti. Náklady na lokomoci vyjadřují náklady potřebné pro překonání vzdálenosti za daný čas (Studel, 2000; Studel, 1996).

#### **3.1 Energetika v kontextu rozměrů**

Dle modelu Pontzera (2005) lze náklady na lokomoci předpovědět z délky končetin, proporcí, kinematických parametrů, rychlosti, frekvence kroků a úhlu vychýlení. Náklady na lokomoci závisí na generované svalové síle napříč rychlostmi lokomoce. Delší končetiny zvyšují náklady na zhoupnutí končetiny. Zároveň snižují náklady na zrychlení těžiště těla a velikost vertikálních pozemních sil za dané rychlosti oproti jedincům s končetinami kratšími. U pozemních živočichů se zvyšující efektivní délkou končetiny a hmotností klesají náklady na lokomoci (Pontzer, 2007; Pontzer, 2005).

U lidské chůze lze určit rychlost či interval rychlostí, při které jsou náklady na chůzi nejnižší (Studel-Numbers, 2004). Optimální rychlost pohybu jedince je závislá na jeho velikosti, nižší

rychlosti pro menší jedince a vyšší pro větší jedince. Obdobně délka kroku je úměrná výšce jedince. Při porovnání vzrůstem různě velkých skupin všechny vykazovaly stejný trend bez ohledu na pohlaví. Při středních rychlostech chůze byly náklady na chůzi nižší než při snížení či zvýšení rychlosti. Při převedení spotřebované energie na kilogram hmotnosti na jeden krok se výsledky shodovaly pro neekonomičtější rychlost skupiny mezi skupinami (McCann a Adams, 2002; Wall-Scheffler, 2012b; Weyand et al., 2010). Zvýšením rychlosti pohybu se sníží potřebný čas pro pohyb, zkrácením času dojde ke snížení podílu metabolických nákladů na lokomoci (Studel-Numbers, 2006).

Běh člověka vyžaduje přibližně dvakrát více metabolické energie na danou vzdálenost oproti běhu savce o stejné velikosti (Taylor et al., 1982). Foley (1992) vypočítal, že při zachování stejné tělesné hmotnosti u šimpanze i bipedního hominina, by byl hominin schopný ujít až 11 km za spotřebování stejného množství energie, šimpanz by ušel 4 km. Bipední hominin s vyšší hmotností byl pravděpodobně energeticky efektivnější než šimpanz. Hominin vážící 53 kg by byl schopný ujít 14 km, hominin o hmotnosti 57 kg by byl schopný ujít 13 km. Náklady na lokomoci jsou proporcí k tělesné hmotnosti a ušlé vzdálenosti (Aiello a Wells, 2002). Taylor et al. (1970, 1982) ukázali, že jedinci o vyšší tělesné hmotnosti užívají méně energie na kilogram než jedinci o nižší hmotnosti. Lidé preferují běh jejich optimální rychlostí 2,9 m/s u žen a 3,7 m/s u mužů v závislosti na hmotnosti. Při překonávání velké vzdálenosti je důležité se pohybovat blízko preferované rychlosti, a tak se pohybovat energeticky úsporně. Vytrvalostní lov se často uskutečňuje za rychlosti chůze 1,7 m/s, pokud by jedinec užil jeho optimální rychlost chůze snížil by tím své náklady na lokomoci (Rathkey a Wall-Scheffler, 2017; Studel-Numbers a Wall-Scheffler, 2009; Liebenberg, 2006).

Krurální index, poměr délky kosti holenní a stehenní, ovlivňuje délku kroku ve svahu. Při zachování délky končetin a úhlu vychýlení při kroku do svahu jedinec s nižší hodnotou krurálního indexu bude dělat delší kroky než jedinec s vyšším krurálním indexem. Hodnota krurálního indexu pro neandrtálce byla použita odhadnutá hodnota 0,788, pro současné Evropany hodnota 0,837. Při studiu pohybu neandrtálců a AMČ výsledky napovídají tomu, že nižší krurální index jedinci s kratšími dolními končetinami umožní udržet stejné tempo pohybu s jedincem s delšími dolními končetinami při pohybu do svahu za užití podobného počtu kroků. Kratší holenní kost pozitivně ovlivňuje délku kroku v nakloněném terénu, tudíž může být výhodnější oproti delší holenní kosti při zachování celkové délky dolní končetiny (Higgins a Ruff, 2011).

### 3.2 Vliv délky horní končetiny na lokomoci

Lidé při běhu ohýbají horní končetiny v lokti do pravého úhlu, čímž zkracují délku končetiny. Za chůze horní končetiny nechávají narovnané (Yegian et al., 2019). Množství svalové námahy v rameni potřebné pro pohyb horní končetiny odpovídá hmotnosti horní končetiny vynásobené druhou mocninou vzdálenosti mezi těžištěm těla a centrem rotace. Delší a těžší horní končetiny vyžadují více energie pro uvedení do pohybu během chůze (Yegian et al., 2021). Pohyb horní končetiny během chůze může snížit náklady na chůzi o 7 či 8 procent (Collins et al., 2009; Umberger, 2008). Yegian et al. (2021) uvádí hypotézu, že k selekci pro relativně kratší předloktí přispěla bipední chůze a běh na velké vzdálenosti.

Vyšší hodnota humero-femorálního indexu může poukazovat na vyšší zastoupení arboreální lokomoce (Richmond et al., 2002). Humero-femorální index se vypočítá dle vzorce:  $100 \times \text{délka pažní kosti} \div \text{délka stehenní kosti}$  (Jungers et al., 2016). Humero-femorální index klesá v následujícím pořadí: orangutani, gorily, šimpanzi, bonobové, anatomicky moderní člověk. Humero-femorální index *A. afarensis* se nachází ve středu rozptylu hodnot indexů AMČ a vyhynulých afrických lidoopů. V porovnání s AMČ má *A. afarensis* krátkou stehenní kost relativně k výšce. *H. ergaster* a *H. erectus* měli relativně dlouhé stehenní kosti a krátké kosti předloktí. Pro určení indexu pro *A. africanus* nemáme dostatek pozůstatků, odhad proto vychází z rozměrů kloubů horní a dolní končetiny, ze kterých vyplývá, že měl horní končetiny delší relativně k dolním, než je tomu u AMČ či *A. afarensis* (Richmond et al., 2002; McHenry a Berger, 1998a).

### 3.3 Vliv délky dolní končetiny na lokomoci

Studel-Numbers a Tilkens (2004) použili pro své výpočty délky dolní končetiny jako součet délek stehenní a holenní kosti. Délka holenní kosti byla vypočtena jako 85 % délky kosti stehenní. Jak délka dolní končetiny, tak náklady na chůzi jsou závislé na tělesné hmotnosti. Delší dolní končetiny snižují náklady na chůzi u studovaných rychlostí chůze u soudobého vzorku. *Australopithecus* i neandrtálci měli kratší stehenní kost než AMČ. Hodnoty hmotnosti a délky dolní končetiny pro *H. sapiens*, neandrtálce a *H. erectus/ergaster* byly v intervalu hodnot ze zkoumaného současného vzorku, hodnoty pro *H. habilis* byly těsně mimo interval. *Australopithecus afarensis* (AL 288-1, Sts 14/34) je kvůli malé hmotnosti a krátké stehenní kosti mimo interval hodnot použitých pro výpočty, ale autoři předpokládají výrazně zvýšené náklady u těchto jedinců. Pro výpočty nákladů byly použity hmotnosti a délky dolních končetin. Náklady pro *H. habilis*, s jeho nízkou hmotností a relativně krátkými dolními končetinami, byly

přibližně o 10 % vyšší, než kdyby měl délku končetin jako AMČ. I přes vyšší hmotnost by byly náklady na transport pro KMN-WT 15000 podobné jako pro *H. habilis*. Díky nižší hmotnosti náklady u *H. erectus/ergaster* OH 28 a OH 34 klesly. U OH 28 klesly ještě více díky delším dolním končetinám, což mohlo náklady snížit ještě pod úroveň hodnoty pro jedince rodu *Australopithecus*. Neandrtálci měli až o 30 % vyšší náklady na lokomoci než AMČ a byli i méně efektivní kvůli kratším dolním končetinám. Údaje jsou přehledněji uvedeny v tabulce 1 níže. Hmotnostní rozdíl 10 kg by náklady zvýšil přibližně o 16 %, zbylých 14 % způsobily kratší dolní končetiny neandrtálců (Steudel-Numbers a Tilkens, 2004). Hora a Sládek (2014) vypracovali tři odhady pro náklady na chůzi neandrtálců. Při výpočtu celkové spotřebované energie potřebné k překonání dané vzdálenosti jedincem došli k závěru, že průměrný muž neandrtálec oproti anatomicky modernímu muži spotřeboval o 9–14 % více energie. Neandrtálská žena oproti anatomicky moderní ženě spotřebovala o 1–6 % více energie. Po odečtení nákladů pro udržení vzpřímeného postoje a metabolismu byly náklady pro neandrtálského muže o 8–12 % vyšší než pro anatomicky moderního muže, pro neandrtálskou ženu o méně než 2 % oproti anatomicky moderní ženě. Pro určení výhodnosti konfigurace dolní končetiny byla hodnota z předchozího výpočtu vydělena hmotností jedince, výsledné hodnoty byly o 2–5 % nižší pro muže neandrtálce než pro anatomicky moderní muže, pro neandrtálské ženy pak o 1–3 % nižší než pro anatomicky moderní ženy. Z toho vyplývá, že neandrtálská konfigurace dolní končetiny vedla ke snížení nákladů na chůzi. Vyšší hodnotu nákladů na překonání vzdálenosti u neandrtálců autoři připisují vyšší hmotnosti neandrtálců oproti anatomicky moderním mužům, která nebyla kompenzována jejich zvýhodňující konfigurací dolní končetiny (Hora a Sládek, 2014).

Přehledová tabulka 1:

Vzorek	Hmotnost (kg)	Délka dolní končetiny (cm)	Celkové náklady (ml O <sub>2</sub> m <sup>-1</sup> ) založené na hmotnosti a délce končetiny	Celkové náklady (ml O <sub>2</sub> m <sup>-1</sup> ) založené na hmotnosti
KMN-WT 15000	68	95,65	8,05	10,54
OH 34	51	79,55	6,73	6,99
OH 28	54	84,36	6,68	7,62
Neandrtálec	76	81,1	12,39	12,22
AMČ	66,6	88,99	8,85	10,25

Tabulka 1 převzata ze Steudel-Numbers a Tilkens (2004)

Neandrtálci vykazují nižší celkovou délku dolní končetiny vztaženou k velikosti těla oproti AMČ. Mají kratší distální segmenty dolní končetiny oproti proximálním (Trinkaus, 1981; Holliday, 1997). Řada autorů připisuje jejich tvar těla adaptaci na chladné prostředí snížením povrchu těla (Trinkaus, 1981; Ruff, 1994). Menší poměr délky dolní končetiny ku hmotnosti vedl ke snížení efektivity lokomoce oproti AMČ na rovném terénu. Výhoda AMČ oproti neandrtalcům v nakloněném terénu klesá (Stuedel-Numbers a Tilkens, 2004; Higgins a Ruff, 2011).

Hominin s kratšími dolními končetinami by při chůzi dělal kratší kroky, chůze by byla pomalejší oproti jedinci s dlouhými dolními končetinami. Obdobný vztah platí i pro délku trasy, kterou jedinec za den mohl ujit. Jedinec s krátkými končetinami mohl ovlivnit mobilitu a spotřebu energie celé lovicí skupiny, která mu přizpůsobovala rychlost pohybu. Sníženou rychlost mohl kompenzovat zvýšením frekvence kroků. Velká část nákladů na lokomoci je spotřebována na podporu a pohyb těla při každém kroku. Náklady na krok jsou přitom podobné pro různě velká zvířata, ale kvůli vyšší frekvenci kroků by náklady pro jedince s kratšími končetinami byly větší (Wall-Scheffler, 2012a; Gruss et al., 2017; Taylor et al., 1982; Kram a Taylor, 1990). *Australopithecus afarensis* (AL 288-1) by měl nižší preferovanou rychlost pohybu a tím i ušlou vzdálenost za den, než pozdější homininé s delšími končetinami (Kramer a Eck, 2000).

Dlouhé dolní končetiny umožňují překonat danou vzdálenost za užití méně kroků a tím snížit potřebnou energii, ale zároveň delší dolní končetiny jsou těžší a vyžadují víc energie k pohybu. Delší končetiny zvyšují možnou rychlost pohybu a možnou překonanou vzdálenost za daný čas (Kramer a Eck, 2000; Pontzer et al., 2009). Gruss (2007) uvádí, že delší dolní končetiny mohou vyžadovat větší vazivovou a svalovou stabilizaci v kolenu a kotníku v první polovině oporové fáze, v druhé polovině se tento efekt neprojevuje. Lidé s delšími dolními končetinami mají v pozdní části oporové fáze více propnuté koleno.

#### **4. Bipední lokomoce**

Při bipední chůzi se pohybuje těžiště těla, nejvýše je během nároku, kdy je zatížená noha zcela napnutá, nejnižší je těžiště v okamžiku, kdy se obě chodidla dotýkají podkladu (Aiello a Dean, 1990). Během bipední lokomoce dochází k balancování těla nad jednou podpůrnou dolní končetinou. Pánev rotuje směrem od podpůrné nohy, proti rotaci působí malý sval hýžd'ový, střední sval hýžd'ový a napínač stehenní povázky. Působení těchto svalů posouvá těžiště těla v mediolaterální rovině opačným směrem a udržují rovnováhu (Warrener et al.,

2015). Lidská chůze je účinnější než chůze čtyřnožce o stejné hmotnosti za stejné rychlosti. Ale běh je účinnější u čtyřnožce (Carrier, 1984; Steudel, 1996). Vzpřímená chůze umožňuje variabilitu v dechových vzorech oproti čtyřnožcům, kteří dýchají v souladu s frekvencí kroků (Bramble a Carrier, 1983).

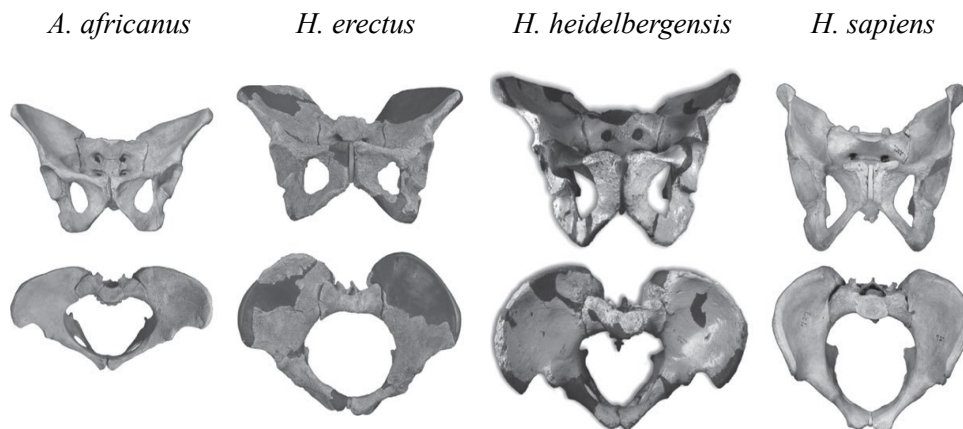
Thorpe et al. (2007) uvádí hypotézu, že pozemní bipedie se vyvinula z bipedního pohybu ve větvích za přidržování se horními končetinami. Tento způsob pohybu ve větvích umožňuje současným orangutanům pohybovat se i po tenkých větvích za použití více podpěrných bodů. Jako přechodný pohyb mezi bipedním pohybem ve větvích a pozemním uvádí chození po kloubech na prstech ruky čili kotníkochodectví. To je kinematicky podobné pohybu ve větvích. Oba typy pohybu užívají relativně napřímené loketní klouby a pokrčená kolena. Při kotníkochodectví jsou v kontaktu s podložkou střední články druhého až čtvrtého prstu, dlaň je v prodloužení linie kostí předloktí. Při kotníkochodectví je produkce sil vyvolaných nárazem na podložku podobná jako u bipední chůze při nárazu paty na podložku (Simpson et al., 2018). Funkční znaky potřebné k lokomoci ve větvích, např. relativně dlouhé horní končetiny v poměru k dolním končetinám, podporují hypotézu, že se *A. africanus* a *H. habilis* pohybovali jak ve větvích, tak po zemi bipedním způsobem (Wood a Collard, 1999).

#### 4.1 Tvar pánve a její vliv na lokomoci

Tvar pánve je často uváděn jako kompromis mezi účinností lokomoce, termoregulací a úspěšným porodem (Ruff, 1994; Wall-Scheffler, 2012). Jedinec se širší pánví dělá delší kroky za zachování stejné délky dolních končetin a rychlosti pohybu (Gruss et al., 2017). Maximální šířka pánve se mění se zeměpisnou šířkou. Nejnížší je v nízkých zeměpisných šířkách, kde se tak snižuje produkce tepla užším trupem (Ruff, 1994). Zakřivení bederní lordózy pomáhá balancovat tělo nad pánví a dlouhými dolními končetinami. Kyčelní hřebeny AMČ jsou nižší než hřebeny opic, tím snižují těžiště těla. Kyčelní hřebeny jsou odlišně orientované u nelidských primátů a AMČ. U nelidských primátů jsou vysoké, orientované ve frontální rovině, u AMČ se hřebeny stáčí podél boku těla (Lovejoy a Owen, 2005; Gruss a Schmitt, 2015; Stern a Susman, 1983). Stern a Susman (1983) předpokládají lidský způsob lokomoce již u jedinců druhu *A. afarensis*, orientace kyčelních hřebenů by naznačovala možnost pohybu s pokrčeným kolenem a kyčlí, tento způsob lokomoce je však energeticky náročnější (Ward, 2002).

Pánev *A. africanus* je vertikálně nižší, postranně rozšířená přes kyčelní kloub a krček stehenní kosti, pánev je širší než u stejně velkého AMČ. Pokud pánev mohla rotovat, jedinec mohl dělat delší kroky a tím snížit frekvenci kroků (Gruss a Schmitt, 2015). Pánve AL 288-1 a Sts14 mají

široké bi-acetabulární vzdálenosti a široké kyčelní hřebeny, jsou mediolaterálně široké, vstup a výstup je dorzoventrálně zúžený (Tague a Lovejoy, 1986; Berge a Goularas, 2010; Ruff, 1994). Výše popsané znaky jsou vidět na obrázku 1. Podle výsledků Vidal-Cordasco et al. (2017) mohl být negativní efekt kratších dolních končetin kompenzován širší pánví. Pánev *H. erectus* byla v porovnání s pánví jedinců rodu *Australopithecus* užší, oproti AMČ však stále širší. Lze porovnat na obrázku 1. Spolu s delšími dolními končetinami umožňovala ujít větší vzdálenost s nižšími náklady, s čímž souvisí možnost vytrvalostního lovu a moderního způsobu bipedie. Vzniklé adaptace na běh mohou být např. užší pánev, větší a hlubší acetabulum, mocnější svaly, stabilizace trupu. Adaptace po zlepšení bipedního běhu jsou například zvětšený velký sval hýžd'ový, úzký pas, pohyblivý hrudník. Je však málo stop pro tyto adaptace u ranějších homininů než je *H. erectus*. *Homo heidelbergensis* a neandrtálci měli podobně velké a široké pánve, lze u nich sledovat sexuální dimorfismus ve stavbě pánve. Znázorněno na obrázku 1. U raně anatomicky moderních lidí jsou již pánve užší s menším kyčelním rozšířením jako u *H. sapiens* (Ruff, 2010; Wall-Scheffler, 2012a; Bramble a Lieberman, 2004; Gruss a Schmitt, 2015).



Obrázek 1 Anteriorní a superiorní pohled na pánve v měřítku.  
Převzato z Gruss a Schmitt (2015)

Náklady na lokomoci jsou ovlivňovány objemem aktivovaných svalů během podpůrné fáze (Pontzer et al., 2009; Kram a Taylor, 1990). Warrener et al. (2015) studovali, jestli širší pánev zvyšuje náklady na lokomoci u člověka. Uvádí, že náklady na lokomoci nebyly předpovězeny statickou anatomickou ani dynamickou efektivní mechanickou výhodou kyčelních abduktorů během chůze či běhu. Bi-acetabulární šířka (vzdálenost mezi středy hlavic stehenních kostí) také nebyla významná pro předpověď nákladů nezávisle na hmotnosti. Rozdíly mezi ženami a muži v efektivní mechanické výhodě kyčelních abduktorů nebyly tak vysoké, aby ovlivnily náklady lokomoce. Větší bi-acetabulární šířka u některých raných homininů s krátkými dolními

končetinami mohla umožnit dělat delší kroky pro efektivní bipední chůzi (Gruss et al., 2017). Širší pánev snižuje aktivitu svalů adduktorů kyčle a svalů skupiny hamstringů, což vede ke snížení nákladů na lokomoci (Wall-Scheffler et al., 2010).

Gruss et al. (2017) ve vzorku nenašli vztah mezi zvolenou rychlostí chůze a šířkou pánve. Širší pánev snižuje výchylky těžiště těla během chůze výrazněji při delších krocích. Když jedinci dělají delší kroky, vztahované k jejich délce dolních končetin, dochází k větší flexi a extenzi kyčle, což ovlivňuje rozsah pohybu. Flexe a extenze u jedinců s relativně širší pánví je nižší než u jedinců s relativně užší pánví. Bez ohledu na šířku pánve může jedinec prodloužit krok vytočením pánve, čímž zároveň vychýlí bok končetiny provádějící nárok více vpřed. Vytočení pánve je výraznější u delších kroků. Při porovnání dvou jedinců se stejnou délkou dolních končetin, jedinec s užší pánví může více vytočit pánev, aby dosáhl stejné délky kroku, jako jedinec s pánví širší.

#### **4.2 Postavení končetin**

Ohnuté postavení kloubů umožňuje větší zrychlení a manévrovatelnost a může pomoci mírnit dopadové síly (Polk, 2004). Carey a Crompton (2005) uvádí, že lidé při chůzi s pokrčenými boky a koleny mají přibližně o 50 % vyšší náklady na chůzi než při vzpřímené chůzi. Velká část nákladů na přikrčený postoj je spotřebována na odolání gravitace (Crompton et al., 1998). Přikrčený postoj snižuje délku kroku, tím zvyšuje počet kroků potřebných pro překonání dané vzdálenosti. Náklady na chůzi by měly být úměrné velikosti jedince, pro dostatečně malého jedince zvýšené náklady mohou být nevýznamné. Extendované postavení kloubů může povolit delší kroky, zároveň vyžaduje méně svalové námahy pro odolání gravitaci (Biewener, 1989). Polk (2002) zkoumal postavení kloubů během pozemní lokomoce na vzorku kočkodanovitých opic. Vypozoroval, že jak tělesná velikost, tak proporce končetin mohou ovlivnit postavení kloubů během lokomoce. Větší opice užívaly více napřímené postoje oproti menším. Více extendovaný postoj zvýšil efektivní mechanickou výhodu svalů extenzorů kolene a lokte. To napovídá tomu, že větší jedinci vyžadují méně svalové námahy k udržení postavení kloubů během lokomoce. Efektivní mechanická výhoda kotníku s rostoucí hmotností nevzrostla, což Polk (2002) vysvětlil jako potřebu primátů používat více ploskochodého postoje. Postavení kloubu je ovlivněno délkou distálního segmentu přilehlého k danému kloubu. Jedinci s delšími segmenty i končetinami používají více napřímené postoje. Jedinci s vyšším krurálním indexem užívaly více napřímené postoje. Studie navrhuje, že jak tělesná velikost, tak proporce končetin ovlivňují postavení kloubů a extenzorovou svalovou efektivní mechanickou výhodu většiny

pozemních zvířat (Biewener, 1989; Polk 2002). Zvířata s relativně dlouhou holení spíš používají napřímené postoje v kolenou. *Homo erectus* a pozdější homininé s delšími končetinami a vyšší hmotností se zřejmě pohybovali více napřímeně než jejich předchůdci, kteří byli lehčí a měli kratší končetiny (Polk 2004). Crompton et al. (1998) uvádí, že chůze s pokrčením v kyčli a kolenou mohla být mechanicky neefektivní u moderních lidí i pro AL 288-1. Zároveň by vedla ke zvýšení tělesné teploty.

## 5. Vybraní homininé

*Australopithecus afarensis* (před 3,9–2,9 miliony let) vykazuje rozptyl hmotností mezi 24,5 kg až 63,6 kg se střední hodnotou hmotnosti 41 kg (Jungers et al., 2016). Odhad výšky se pohybuje mezi 1,05 m a 1,15 m. Byl již bipední s širokými kyčelními hřebeny, horní končetiny měl proporcčně delší k dolním končetinám v porovnání s AMČ. Ještě však mohl trávit část času pohybem ve větvích. Vykazuje vysokou úroveň sexuálního dimorfismu (Crompton et al., 2008; Stanford et al., 2013). Mohl se pohybovat s pokrčením v kyčli a kolenou, což umožňovalo pohyb ve větvích i po zemi a redukovalo síly působící na kostru. Autoři to vyvodili podle orientace kyčelních hřebenů (Stern a Susman, 1983). Ward (2002) a Crompton et al. (1998) s tímto typem lokomoce nesouhlasí, jelikož by výrazně zvýšil náklady na lokomoci.

*Australopithecus africanus* (před 3,5–2 miliony let) vykazuje rozptyl hmotností mezi 22,8 kg až 43,3 kg se střední hodnotou hmotnosti 30,7 kg (Jungers et al., 2016). McHenry (1992) pro něj určil běžnou hmotnost 34 kg založenou na výpočtu podle kloubů dolní končetiny, podle kloubů horní končetiny 51 kg. Odhad výšky je mezi 1,15 m a 1,38 m. Byl bipední s širokými a nízkými kyčelními hřebeny (Crompton et al., 2008; Stanford et al., 2013). Způsob lokomoce měl zřejmě stejný jako *A. afarensis* (McHenry a Berger, 1998).

*Homo habilis* (před 2,2 až 1,6 miliony let) vykazuje rozptyl hmotností mezi 27,3 kg a 38,4 kg se střední hodnotou hmotnosti 33,7 kg (Jungers et al., 2016; Aiello a Dean, 1990). Výška byla odhadnuta na 1 až 1,31 m (McHenry a Coffing, 2000). Byl podobný *A. africanus* krátkými dolními končetinami oproti horním končetinám, proporce měl s ním podobnější než s *H. erectus*. To naznačuje, že užíval jak pohyb po zemi, tak ve větvích (McHenry a Berger, 1998; Crompton et al., 2008).

*Homo erectus* (před 1,8 miliony let) vykazuje rozptyl hmotností mezi 29,4 kg a 64,4 kg se střední hodnotou hmotnosti 48,9 kg v Africe a 51,9 kg v Asii (Jungers et al., 2016; Stanford et al., 2013). Odhadnutá výška je mezi 1,6 m a 1,8 m (McHenry a Coffing, 2000). Má užší pánev, zvětšený pánevní vchod, zkrácené horní končetiny a prodloužené dolní končetiny (Ruff

a Walker, 1993). Autoři uvádí čtyři hlavní změny v denní spotřebě energie v rodu *Homo* u *H. erectus*: zvýšenou spotřebu kvůli větší velikosti těla, větší spotřebu mozku, pomalejší růst dítěte, snížené náklady na lokomoci díky zvýšené délce dolní končetiny (Aiello a Wells, 2002; Steudel-Numbers, 2006).

*Homo neanderthalensis* a raní *Homo sapiens* byli více robustní, neandrtálci měli zkrácené končetiny, které jsou interpretovány jako adaptace na chladné prostředí podle Allenova pravidla (Holliday, 1997). Neandrtálci se objevili přibližně před 140 tisíci lety, *Homo sapiens* před 500 tisíci lety. Odhadnutá výška neandrtálských mužů je 1,69 m s hmotností 65 kg, žen 1,6 m s hmotností 50 kg. Trup neandrtálců má tvar sudu, zejména předloktí a holeně jsou zkrácené (Stanford et al., 2013).

Přehledová tabulka vybraných jedinců:

Taxon	Jedinec	Datace jedince	Délka stehenní kosti jedince	Odhadnutá výška taxon	Odhadnutá hmotnost taxon
<i>A. afarensis</i>	AL 288-1	3,1 mil.	28,1 cm	1,05-1,15 m	24,5-63,6 kg
<i>A. africanus</i>	Sts 14 a 34	2,5 mil.	27,6 cm	1,15-1,38 m	22,8-43,3 kg
<i>H. habilis</i>	KNM-ER 1472	2 mil.	40,1 cm	1,0-1,31 m	27,3-38,4 kg
<i>H. erectus</i>	KNM-WT 15000	1,53 mil.	51,7 cm	1,6-1,8 m	29,4-64,4 kg
<i>H. neanderthalensis</i>	La Chapelle 1	50 tis.	42,0 cm	1,6-1,69 m	50-65 kg
<i>H. sapiens</i>	Skhul 5	100 tis.	51,5 cm		

Tabulka 2 Převzato ze Steudel-Numbers a Tilkens, 2004; Jungers et al., 2016; Ruff et al., 1997; McHenry a Coffing, 2000

## Závěr

S problematikou odhadu tělesné hmotnosti, výšky a nákladů na lokomoci úzce souvisí i aplikace rovnic k určení hodnot. Užití špatné referenční populace pro odhad výšky a váhy mohou vést ke zkreslení našeho pohledu na zkoumanou fosilii. Tento fenomén lze vidět při porovnání odhadnutých hmotností homininů od různých autorů, v přehledové tabulce na to upozornil například Grabowski et al. (2015). Při nesprávném odhadu výšky či hmotnosti dostaneme i nesprávný odhad nákladů na lokomoci.

Problematika vztahu tělesných rozměrů k energetice a termoregulaci během lokomoce je komplexní. Vztahy jsou provázané a velikost jednoho znaku výhodná pro lokomoci nemusí být výhodná pro termoregulaci či energetiku. Navíc do problematiky zasahují i faktory výživy, nálože parazitů a další. Dříve zmíněné ekogeografické pravidlo pro vztahy mezi velikostí těla a délkou končetin lze použít pro jedince, kteří nepoužívali oblečení. Collard a Cross (2017) na toto upozornili ve vztahu k neandrtálcům, u kterých pokud užívali oděvy nemusel být tak silný teplotní tlak prostředí na rozměry. Při selekci rozměrů se mohly uplatnit jiné faktory, jako například nerovný terén, ve kterém se pohybovali. V tomto případě se kratší dolní končetina zdá být výhodnější pro lokomoci (Higgins a Ruff, 2011). V termoregulaci hraje roli i ochlupení či jeho ztráta a zda se jedinec pohyboval kvadrupedně či bipedně vzpřímeně.

Kratší dolní končetiny mohou být výhodnější pro pohyb v nerovném terénu, či k omezení ztrát tepla. Na rovném terénu se jedinec s delšími končetinami může pohybovat rychleji než jedinec s kratšími končetinami. Pomalejší jedinec mohl ovlivňovat pohyb celé skupiny. Delší končetiny sice snižují počet kroků vykonaných za jednotku času za dané rychlosti, ale zároveň zvyšují potřebnou energii pro vykonání každého kroku.

Stále zůstává nedořešena otázka typu lokomoce u některých zástupců homininů, například *Australopithecus*, která je dána i nedostatkem a nekompletností nálezů. Také prostředí, ve kterém se jedinci pohybovali není zcela známé. Zároveň délka kroku mohla být behaviorálně upravována větším vytočením pánve a tím prodloužením kroku.

Náklady na lokomoci rostou s rostoucí potřebnou silou pro podporu tělesné hmotnosti. Náklady se tudíž odvíjí od typu lokomoce, hmotnosti a výšky jedince.

### Seznam použité literatury:

Aiello, L. & Dean, C. (1990) *An introduction to human evolutionary anatomy*. London: Academic Press.

Arens, E.A. & Zhang, H. (2006) 'The skin's role in human thermoregulation and comfort' in Thermal and moisture transport in fibrous materials, *Woodhead Publishing*, pp.560–602.

Collard, M. & Cross, A. (2017) 'Thermoregulation in Homo erectus and the Neanderthals: a reassessment using a segmented model' in Human Paleontology and Prehistory: Contributions in Honor of Yoel Rak. Springer International Publishing, pp.161–174.

Foley, R. (1992) 'Evolutionary ecology of fossil hominids', in (E. Smith and B. Winterhalder, eds.) *Evolutionary Ecology and Human Behaviour*, pp.131–164.

Lieberman, D. E., Bramble, D. M., Raichlen, D. A. & Shea, J. J. (2009) 'Brains, brawn, and the evolution of human endurance running capabilities', In: Grine, F.E. (Ed.), *The First Humans: Origins and Early Evolution of the Genus Homo*. Springer, Berlin, pp. 77-92.

\* Monteith, J. L. & Unsworth, M. H. (2008) *Principles of Environmental Physics*. Academic, New York, 3rd Ed.

\* Roberts, D. F. (1978) *Climate and Human Variability*, 2nd edn. Menlo Park: Cummings.

Ruff, C. B., Walker, A. (1993) 'Body size and body shape' in *The Nariokotome Homo Erectus Skeleton*. (eds Walker A, Leakey RE), Cambridge, MA: Harvard University Press, pp.235–265.

Schmidt-Nielsen, K. (1965) *Desert Animals: Physiological Problems of Heat and Water*. Clarendon Press, Oxford.

Stanford, C.B., Allen, J.S. & Antón, S.C. (2013) *Biological anthropology: the natural history of humankind*. 3rd ed., Boston: Pearson.

Studel, K. (2000) 'The physiology and energetics of movement: effects on individuals and groups' In: Boinski, S. Garber, P. (Eds.), *On the Move: How and Why Animals Travel in Groups*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 9–23.

Trinkaus, E. (1981) 'Neanderthal limb proportions and cold adaptation', In: Stringer, C. B. (Ed.), *Aspects of Human Evolution. Symposia of the Society for the Study of Human Biology*. Taylor and Francis, London, pp.187–224.

### **Odborné články:**

Aiello, L. C. & Wells, J. C. K. (2002) 'Energetics and the evolution of the genus *Homo*', *Annual review of anthropology*, 31(1), pp.323–338.

Allen, J. A. (1877) 'The influence of physical conditions in the genesis of species' *Radical review*, 1, pp.108–140.

\* Ashcroft, M. T., Ling, J., Lovell, H. G., & Miall, W. E. (1966) 'Heights and weights of adults in rural and urban areas of Jamaica', *British Journal of Preventive & Social Medicine*, 20(1), pp.22–26.

Bennett, K. A. & Osborne, R. H. (1986) 'Interobserver measurement reliability in anthropometry', *Human biology*, 58(5), pp.751–759.

Berge, C. & Goularas, D. (2010) 'A new reconstruction of Sts 14 pelvis (*Australopithecus africanus*) from computed tomography and three-dimensional modeling techniques', *Journal of human evolution*, 58(3), pp.262–272.

Biewener, A. A. (1989) 'Scaling body support in mammals: limb posture and muscle mechanics', *Science*, 245(4913), pp.45–48.

Bramble, D. M. & Carrier, D. R. (1983) 'Running and breathing in mammals', *Science*, 219(4582), pp.251–256.

Bramble, D. M. & Lieberman, D. E. (2004) 'Endurance running and the evolution of *Homo*', *Nature*, 432(7015), pp.345–352.

Carey, T. S. & Crompton, R. H. (2005) 'The metabolic costs of 'bent-hip, bent-knee' walking in humans', *Journal of human evolution*, 48(1), pp.25–44.

Carrier, D. R., Kapoor, A. K., Kimura, T., Nickels, M. K., Scott, E. C., SO, J. K. & Trinkaus, E. (1984) 'The energetic paradox of human running and hominid evolution', *Current anthropology*, 25(4), pp.483–495

- Collins, S. H., Adamczyk, P. G. & Kuo, A. D. (2009) 'Dynamic arm swinging in human walking', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1673), pp.3679–3688.
- Crompton, R. H., Yu, L., Weijie, W., Günther, M. & Savage, R. (1998) 'The mechanical effectiveness of erect and 'bent-hip, bent-knee' bipedal walking in *Australopithecus afarensis*', *Journal of human evolution*, 35(1), pp.55–74.
- Crompton, R. H., Vereecke, E. 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), pp.501–543.
- Cross, A., Collard, M. & Nelson, A. (2008) 'Body segment differences in surface area, skin temperature and 3D displacement and the estimation of heat balance during locomotion in hominins', *PLoS ONE*, 3(6), pp.e2464–e2464.
- Formicola, V., Giannecchini, M. (1999) 'Evolutionary trends of stature in Upper Paleolithic and Mesolithic Europe', *Journal of Human Evolution*, 36(3), pp.319–333.
- González-Alonso, J., Calbet, J. A. L. & Nielsen, B. (1998) 'Muscle blood flow is reduced with dehydration during prolonged exercise in humans', *The Journal of physiology*, 513(3), pp.895–905.
- Grabowski, M., Hatala, K. G., Jungers, W. L. & Richmond, B. G. (2015) 'Body mass estimates of hominin fossils and the evolution of human body size', *Journal of human evolution*, 85, pp.75–93.
- Gruss, L. T. & Schmitt, D. (2015) 'The evolution of the human pelvis: changing adaptations to bipedalism, obstetrics and thermoregulation', *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370(1663), pp.20140063–20140063.
- Gruss, L. T. (2007) 'Limb length and locomotor biomechanics in the genus *Homo*: An experimental study', *American journal of physical anthropology*, 134(1), pp.106–116.
- Gruss, L. T., Gruss, R. & Schmitt, D. (2017) 'Pelvic breadth and locomotor kinematics in human evolution', *Anatomical record*, 300(4), pp.739–751.
- Higgins, R. W. & Ruff, C. B. (2011) 'The effects of distal limb segment shortening on locomotor efficiency in sloped terrain: implications for Neandertal locomotor behavior', *American journal of physical anthropology*, 146(3), pp.336–345.

- Holliday, T. (1997) 'Postcranial evidence of cold adaptation in European Neandertals', *American journal of physical anthropology*, 104(2), pp.245–258.
- Holliday, T. W. (1999) 'Brachial and crural indices of European Late Upper Paleolithic and Mesolithic humans', *Journal of human evolution*, 36(5), pp.549–566.
- Hora, M. & Sládek, V. (2014) 'Influence of lower limb configuration on walking cost in Late Pleistocene humans', *Journal of human evolution*, 67(1), pp.19–32.
- Hora, M., Pontzer, H., Wall-Scheffler, C. M. & Sládek, V. (2020) 'Dehydration and persistence hunting in *Homo erectus*', *Journal of human evolution*, 138, pp.102682–102682.
- Hora, M., Pontzer, H., Struška, M., Entin, P. & Sládek, V. (2022) 'Comparing walking and running in persistence hunting', *Journal of human evolution*, 172, pp.103247.
- Jeong, Y., Taylor, R. J., Jung, Y. & Woo, E. J. (2023) 'Trotter and Gleser's (1958) equations outperform Trotter and Gleser's (1952) equations in stature estimation of the US White males', *Forensic sciences research*, 8(1), pp.16–23.
- Jungers, W. L. & Stern, J. T. (1983) 'Body proportions, skeletal allometry and locomotion in the hadar hominids: a reply to Wolpoff', *Journal of human evolution*, 12(7), pp.673–684.
- Jungers, W. L., Grabowski, M., Hatala, K. G. & Richmond, B. G. (2016) 'The evolution of body size and shape in the human career', *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1698), pp.20150247–20150247.
- Keller, T. S., Weisberger, A. M., Ray, J. L., Hasan, S. S., Shiavi, R. G. & Spengler, D. M. (1996) 'Relationship between vertical ground reaction force and speed during walking, slow jogging, and running', *Clinical biomechanics*, 11(5), pp.253–259.
- Kram, R. & Taylor, C. R. (1990) 'Energetics of running: a new perspective', *Nature*, 346(6281), pp.265–267.
- Kramer, P. A. & Eck, G. G. (2000) 'Locomotor energetics and leg length in hominid bipedality', *Journal of human evolution*, 38(5), pp.651–666.
- Liebenberg, L. (2006) 'Persistence hunting by modern hunter-gatherers', *Current anthropology*, 47(6), pp.1017–1026.

- Liebenberg, L. (2008) 'The relevance of persistence hunting to human evolution', *Journal of human evolution*, 55(6), pp.1156–1159.
- \* Lovejoy, C. O. (2005) 'The natural history of human gait and posture: Part 1. Spine and pelvis', *Gait & Posture*, 21(1), pp.95–112.
- Martin, R. (1957) '*Somatische Anthropologie*', Lehrbuch der Anthropologie, 3, pp.332-333.
- McCann, D. J. & Adams, W. C. (2002) 'A dimensional paradigm for identifying the size-independent cost of walking', *Medicine and science in sports and exercise*, 34(6), pp.1009–1017.
- McHenry, H. M. & Berger, L. R. (1998) 'Body proportions in *Australopithecus afarensis* and *A. africanus* and the origin of the genus *Homo*', *Journal of human evolution*, 35(1), pp.1–22.
- McHenry, H. M. & Coffing, K. (2000) '*Australopithecus* to *Homo*: Transformations in body and mind', *Annual review of anthropology*, 29(1), pp.125–146.
- McHenry, H. M. (1992) 'Body size and proportions in early hominids', *American journal of physical anthropology*, 87(4), pp.407–431.
- Novák, J. M., Brůžek, J., Zamrazilová, H., Vaňková, M., Hill, M. & Sedlak, P. (2020) 'The relationship between adolescent obesity and pelvis dimensions in adulthood: A retrospective longitudinal study', *PeerJ (San Francisco, CA)*, 2020(3), pp.e8951–e8951.
- Polk, J. D. (2002) 'Adaptive and phylogenetic influences on musculoskeletal design in cercopithecine primates', *Journal of experimental biology*, 205(21), pp.3399–3412.
- Polk, J. D. (2004) 'Influences of limb proportions and body size on locomotor kinematics in terrestrial primates and fossil hominins', *Journal of human evolution*, 47(4), pp.237–252.
- Pontzer, H. (2005) 'A new model predicting locomotor cost from limb length via force production', *Journal of experimental biology*, 208(8), pp.1513–1524.
- Pontzer, H. (2007) 'Effective limb length and the scaling of locomotor cost in terrestrial animals', *Journal of experimental biology*, 210(10), pp.1752–1761.
- Pontzer, H., Raichlen, D. A. & Sockol, M. D. (2009) 'The metabolic cost of walking in humans, chimpanzees, and early hominins', *Journal of human evolution*, 56(1), pp.43–54.

- Rathkey, J. K. & Wall-Scheffler, C. M. (2017) 'People choose to run at their optimal speed', *American journal of physical anthropology*, 163(1), pp.85–93.
- Richmond, B. G., Aiello, L. C. & Wood, B. A. (2002) 'Early hominin limb proportions', *Journal of human evolution*, 43(4), pp.529–548.
- Ruff, C. (2010) 'Body size and body shape in early hominins – implications of the Gona Pelvis', *Journal of human evolution*, 58(2), pp.166–178.
- Ruff, C. B. (1991) 'Climate and body shape in hominid evolution', *Journal of human evolution*, 21(2), pp.81–105.
- Ruff, C. B. (1994) 'Morphological adaptation to climate in modern and fossil hominids', *American journal of physical anthropology*, 37(S19), pp.65–107.
- Ruff, C. B., Trinkaus, E. & Holliday, T. W. (1997) 'Body mass and encephalization in Pleistocene *Homo*', *Nature*, 387(6629), pp.173–176.
- Ruxton, G. D. & Wilkinson, D. M. (2011a) 'Thermoregulation and endurance running in extinct hominins: Wheeler's models revisited', *Journal of human evolution*, 61(2), pp.169–175.
- Ruxton, G. D. & Wilkinson, D. M. (2011b) 'Avoidance of overheating and selection for both hair loss and bipedality in hominins', *Proceedings of the National Academy of Sciences - PNAS*, 108(52), pp.20965–20969.
- Savell, K. R. R., Katz, D. C., Weaver, T. D. & Auerbach, B. M. (2022) 'Mixed models for the relationship between latitude, temperature, and human postcranial form', *American journal of biological anthropology*, 179(3), pp.431–443.
- Simpson, S. W., Latimer, B. & Lovejoy, C. O. (2018) 'Why do knuckle-walking African apes knuckle-walk?' *Anatomical record*, 301(3), pp.496–514.
- Stern, J. T. & Susman, R. L. (1983) 'The locomotor anatomy of *Australopithecus afarensis*', *American journal of physical anthropology*, 60(3), pp.279–317.
- Studel, K. (1996) 'Limb morphology, bipedal gait, and the energetics of hominid locomotion', *American journal of physical anthropology*, 99(2), pp.345–355.

Studel-Numbers, K. L. & Tilkens, M. J. (2004) 'The effect of lower limb length on the energetic cost of locomotion: implications for fossil hominins', *Journal of human evolution*, 47(1), pp.95–109.

Studel-Numbers, K. L. & Wall-Scheffler, C. M. (2009) 'Optimal running speed and the evolution of hominin hunting strategies', *Journal of human evolution*, 56(4), pp.355–360.

Studel-Numbers, K. L. (2006) 'Energetics in *Homo erectus* and other early hominins: The consequences of increased lower-limb length', *Journal of human evolution*, 51(5), pp.445–453.

Tague, R. G. & Lovejoy, C. O. (1986) 'The obstetric pelvis of AL 288–1 (Lucy)', *Journal of human Evolution*, 15, pp.237–255.

\* TAYLOR, C. R. (1994) 'Relating mechanics and energetics during exercise', *Advances in veterinary science and comparative medicine*, 38, pp.181–215.

Taylor, C. R., Heglund, N. C. & Maloiy, G. M. O. (1982) 'Energetics and mechanics of terrestrial locomotion: I. Metabolic energy consumption as a function of speed and body size in birds and mammals', *Journal of experimental biology*, 97, pp.1–21.

Taylor, C. R., Schmidt-Nielsen, K. & Raab, J. L. (1970) 'Scaling of energetic cost of running to body size in mammals', *American journal of physiology*, 219, pp.1104–1107.

TAYLOR, C. R., ROWNTREE, V. J. (1974) 'Panting vs. sweating: Optimal strategies for dissipating exercise and environmental heat loads' In: *Proceedings of the International Union of Physiological Science, XXVI International Congress, New Delhi*, p.348.

Thorpe, S. K. S., Holder, R. L. & Crompton, R. H. (2007) 'Origin of human bipedalism as an adaptation for locomotion on flexible branches', *Science*, 316(5829), pp.1328–1331.

Tilkens, M. J., Wall-Scheffler, C., Weaver, T. D. & Studel-Numbers, K. (2007) 'The effects of body proportions on thermoregulation: an experimental assessment of Allen's rule', *Journal of human evolution*, 53(3), pp.286–291.

Umberger, B. R. (2008) 'Effects of suppressing arm swing on kinematics, kinetics, and energetics of human walking', *Journal of Biomechanics*, 41(11), pp.2575–2580.

- Vidal-Cordasco, M., Mateos, A., Zorrilla-Revilla, G., Prado-Nóvoa, O. & J. Rodríguez (2017) 'Energetic cost of walking in fossil hominins', *American journal of physical anthropology*, 164(3), pp.609–622.
- Wall-Scheffler, C. M., Chumanov, E., Steudel-Numbers, K. & Heiderscheit, B. (2010) 'Electromyography activity across gait and incline: The impact of muscular activity on human morphology', *American journal of physical anthropology*, 143(4), pp.601–611.
- Wall-Scheffler, C. M. (2012a). 'Size and shape: Morphology's impact on human speed and mobility', *Journal of Anthropology*, 2012, pp.1–9.
- Wall-Scheffler, C. M. (2012b) 'Energetics, locomotion, and female reproduction: Implications for human evolution', *Annual review of anthropology*, 41(1), pp.71–85.
- Ward, C. V. (2002) 'Interpreting the posture and locomotion of *Australopithecus afarensis*: Where do we stand?', *American journal of physical anthropology*, 119(S35), pp.185–215.
- Warrener, A. G., Lewton, K. L., Pontzer, H. & Lieberman, D. E. (2015) 'A wider pelvis does not increase locomotor cost in humans, with implications for the evolution of childbirth', *PLoS one*, 10(3), pp.e0118903–e0118903.
- Weyand, P. G., Smith, B. R., Puyau, M. R. & Butte, N. F. (2010) 'The mass-specific energy cost of human walking is set by stature', *Journal of experimental biology*, 213(23), pp.3972–3979.
- Wood, B. & Collard, M. (1999) 'The Human Genus', *Science*, 284(5411), pp.65–71.
- Yegian, A. K., Tucker, Y., Gillinov, S. & Lieberman, D. E. (2019) 'Straight arm walking, bent arm running: Gait-specific elbow angles', *Journal of experimental biology*, 222(13), jeb197228.
- Yegian, A. K., Tucker, Y., Gillinov, S. & Lieberman, D. E. (2021) 'Shorter distal forelimbs benefit bipedal walking and running mechanics: Implications for hominin forelimb evolution', *American journal of physical anthropology*, 175(3), pp.589–598.

sekundární citace jsou označeny hvězdičkou