

**Univerzita Karlova v Praze  
Přírodovědecká fakulta  
Katedra antropologie a genetiky člověka**

Studijní program: Biologie  
Studijní obor: Biologie



Hynek Danda

**Variabilita velikosti a tvaru lebky u moderního člověka**

Variability of cranial size and shape in modern humans

Bakalářská práce

Vedoucí bakalářské práce: RNDr. Jana Velemínská, Ph.D.

Praha, 2012

Děkuji své školitelce RNDr. Janě Velemínské, Ph.D. za obrovskou trpělivost, veškeré rady a poskytnuté materiály. Dále děkuji své rodině za podporu při studiu.

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje.

Hynek Danda

V Praze, 25.8.2012

## **Abstrakt**

Variabilita tvaru a velikosti lebky moderního člověka je ovlivněna mnoha různými faktory. Svou roli hrají neutrální evoluční procesy: mutace, genetický drift a migrace; pohlaví jedince, ale také prostředí, ve kterém daný jedinec vyrůstá a potrava, kterou přijímá. Kvůli etickým omezením při pokusech na člověku a primátech je velice obtížné určit, do jaké míry je za dané rozdíly zodpovědná selekce a jaký podíl má na variabilitě vývojová plasticita. Z klimatických faktorů pravděpodobně největší selekční tlak vyvíjejí nízké teploty a to především na obličejovou část lebky. Další významnou klimatickou proměnnou ovlivňující tvar lebky, nejvíce nosní dutiny, je i vlhkost vzduchu. Vnitropopulační diverzita jednotlivých znaků lebky klesá společně s narůstající geografickou vzdáleností od pravděpodobného místa počáteční expanze moderního člověka.

**Klíčová slova:** lebka, moderní člověk, teplota, klima, strava, geografie

## **Abstract**

Variability of cranial size and shape in modern humans is affected by many different factors. Neutral evolutionary processes: mutation, genetic drift and migration; sex; but also the environment in which the individual grows and the food it receives are responsible for this variability. Due to ethical constraints in experiments on humans and primates it is very difficult to determine to what extent is for observed differences responsible selection and what proportion generates developmental plasticity. From the climatic factors temperature most likely forms the biggest selection pressure, which is evident especially on the facial part of the skull. Another important climatic variable influencing skull shape, nasal cavity most, is humidity. Within-population diversity decreases with increasing geographic distance from putative origin of modern human expansion.

**Keywords:** skull, modern human, temperature, climate, diet, geography

## Obsah

<b>Antropometrické body zmiňované v práci</b> .....	7
<b>Antropometrické rozměry zmiňované v práci</b> .....	8
<b>1. Úvod</b> .....	9
<b>2. Klimatické faktory a variabilita lebky</b> .....	11
2.1 Nejdůležitější klimatické proměnné působící na variabilitu .....	11
2.2 Působení klimatických faktorů na tvar jednotlivých segmentů lebky.....	11
2.2.1 Obličejová část .....	11
2.2.2 Neurokranium.....	14
2.3 Působení klimatických faktorů na velikost lebky a jejích částí .....	16
<b>3. Geografie a variabilita</b> .....	17
3.1 Původ moderního člověka .....	17
3.2 Genetická a kranio-metrická diverzita.....	18
3.3 Vnitropopulační variabilita morfologických znaků lebky.....	19
3.4 Etnické rozdíly .....	20
<b>4. Variabilita lebky a strava</b> .....	21
4.1 Síly působící při žvýkání .....	21
4.2 Složení stravy.....	23
<b>5. Závěr</b> .....	24
<b>Seznam použité literatury</b> .....	25

## **Antropometrické body zmiňované v práci**

**Alare** = nejvíce laterální bod na okraji apertura piriformis

**ANS** = vrcholek spina nasalis anterior

**Antegonion** = nejvýše položený bod v zářezu dolní čelisti

**Basion** = bod ležící na průsečíku týlního otvoru a mediální roviny

**Coronale** = nejvíce laterální bod věncového švu

**Euryon** = nejvíce laterální bod mozkovny, ležící na kosti spánkové nebo temenní; spojnice bodů musí být kolmá na mediální rovinu)

**Glabella** = bod nacházející se nejvíce vpředu v mediální rovině na spodní části čelní kosti při orientaci ve frankfurtské horizontále

**Gonion** = nejvíce laterální bod na angulus mandibularis

**Hormion** = bod spojení kosti radličné s tělem kosti klínové v mediální rovině

**Kondylion mediale** = nejvíce laterální bod processus condylaris

**Nariale** = nejnižší položený bod apertury piriformis

**Nasion** = místo střetu švů sutura internasalis a sutura frontonasalis

**Nasomaxillare** = bod v místě střetu apertura piriformis a švu sutura nasomaxillaris

**Nasospinale** = bod ležící na průsečíku mediální roviny se spojnicí bodů nariale

**Opisthocranion** = nejvíce vzdálený bod od bodu glabella nacházející se v mediální rovině

**Prosthion** = bod ležící nejvíce vepředu na processus alveolaris maxillae

**Rhinion** = bod v místě střetu apertura piriformis a švu sutura internasalis

**Sella** = bod označující geometrický střed tureckého sedla

**Stephanion** = bod ležící na průsečíku sutura coronalis a linea temporalis superior

**Zygion** = bod ležící nejvíce laterálně na jařmovém oblouku - arcus zygomaticus

**Zygomaxillare** = nejniže položený bod na švu sutura zygomaticomaxillaris

## **Antropometrické rozměry zmiňované v práci**

**Biaurikulární šířka** = vzdálenost bodů auriculare (bod střetu jařmového oblouku a kolmice procházející středem otvoru zevního zvukovodu)

= případně vzdálenost bodů radiculare (bod ve kterém je jařmový oblouk nejvíce prohnutý)

**Bizygomatická šířka** = vzdálenost bodů zygion

**Největší délka mozkovny** = vzdálenost bodů glabella a opisthocranion

**Největší šířka čela** = vzdálenost bodů coronale

**Největší šířka mozkovny** = vzdálenost bodů euryon

**Výška nosu** = vzdálenost bodů nasion a nasospinale

**Výška obličeje** = vzdálenost bodů nasion a prosthion

**Výška zadní části obličeje** = vzdálenost bodů gonion a sella

## 1. Úvod

Hlavní příčinou variability, jak genetické tak fenotypové, jsou jednak neutrální evoluční procesy, jako je mutace, genetický drift, migrace, ale také přírodní výběr a fenotypová plasticita. Pokud by nedocházelo k přírodnímu výběru a neuplatňovala by se vývojová plasticita, jediným zdrojem variability by bylo pouze působení neutrálních evolučních procesů. V tomto případě by rozdíly mezi jednotlivými populacemi člověka téměř dokonale odrážely populační strukturu a historii. Některé z částí lebky však zachycují evoluční historii lépe než jiné. Jedná se o ty části, jejichž morfologie je méně ovlivněna přírodními podmínkami (Harvati a Weaver, 2006).

Kvůli mnohým etickým a experimentálním omezením, týkajícím se člověka a primátů, je velice obtížné testovat vliv jednotlivých faktorů působících při utváření lidské lebky (Lieberman, 2008). Proto je ve většině případů složité, ba přímo nemožné zcela vyhodnotit, do jaké míry se na variabilitě daného morfologického znaku lebky podílí přírodní výběr a z jaké části vývojová plasticita (Nowaczewska et al., 2011). V řešení těchto obtíží mohou být alespoň částečně nápomocny studie (např.: Rae et al., 2006, Kiliaridis et al., 1999) zabývající se touto problematikou a využívající jiné modelové organismy než člověka (např. hlodavce, damany či primáty).

Další komplikací při posuzování variability jednotlivých částí lebky je fakt, že lebka není pouze mozaikou nezávislých znaků, ale jednotlivé části jsou více či méně integrovány, tudíž se změnou jedné části se mění i části další (Klingenberg et al., 2003; González-José et al., 2004; Bastir a Rosas, 2005; Holton et al., 2011; Lieberman, 2011). Funkčně spojené jednotky lebky se nazývají moduly. Jejich jednotlivé části podléhají silným interakcím, avšak samotné moduly jsou na sobě do značné míry nezávislé (Klingenberg et al., 2003). Pokud se tedy s jednou proměnnou změní více znaků, může být obtížné určit, který znak byl samotným předmětem selekce a který vznikl druhotně díky své spojitosti se znakem, na který byl vyvíjen selekční tlak (Lieberman, 2008).

Lebka je uspořádána do dvou hlavních funkčních jednotek. Splanchnokrania, skládajícího se z kostí obklopujících dutinu ústní, dutinu nosní a hrtan a neurokrania skládajícího se z lebeční báze a lebeční klenby (Willmore et al., 2006).

Velice významným faktorem, který ovlivňuje tvar i velikost lebky je pohlavní dimorfismus. Lebky se tedy liší i v závislosti na tom, zda jsou ženské či mužské (Rosas a Bastir, 2002; Franklin et al., 2005; Green a Curnoe, 2009; Bigoni et al., 2010; Kharoshah et al., 2010). Kromě toho se vzhled lidské lebky mění také v čase (Jantz a Meadows Jantz, 2000; Jantz a Owsley, 2001; Defraia et al., 2008). Pohlavnímu dimorfismu ani časovým změnám se však ve své práci věnovat nebudu.

Ve své práci se pokusím odpovědět především na otázku, jaký vliv má na variabilitu lebky prostředí, ve kterém jednotlivé populace moderního člověka žijí a žily. Zaměřím se hlavně na klimatické proměnné, jako jsou teplota, vlhkost vzduchu, případně úhrn srážek, ale také na to, jak roste, popřípadě klesá variabilita lebečních znaků uvnitř populace a mezi populacemi na základě jejich geografické vzdálenosti a na vliv geografického umístění populace na tvar a velikost lebky. V neposlední řadě práce také pojednává o tom, jak je tvar a velikost lebky ovlivněn potravou, tj. její formou, jejími výživovými hodnotami a složením.

## **2. Klimatické faktory a variabilita lebky**

### **2.1 Nejdůležitější klimatické proměnné působící na variabilitu**

Pravděpodobně nejsilnější selekční tlak, ovlivňující morfologii lebky, je vyvíjen klimatickými podmínkami prostředí. Největší vliv se přisuzuje teplotě okolního prostředí (Hubbe et al., 2009), přičemž „stres“ způsobený nízkými teplotami ovlivňuje morfologii lebky v mnohem větší míře než „stres“ způsobený teplotami vysokými (Nowaczewska et al., 2011). Dalším relativně hojně diskutovaným faktorem je vlhkost vzduchu (popřípadě úhrn srážek). V některých pracích (např. Smith et al., 2007) se objevuje i nadmořská výška.

Selekční síla klimatických podmínek je ve velké míře omezena na populace žijící v extrémně chladných oblastech, tedy v severní Evropě, severní Americe a severovýchodní Asii (Hubbe et al., 2009), ale také v jižní části Jižní Ameriky (Hernández et al., 1997).

Většina variability neurokrania lze vysvětlit spíše geografickou či genetickou vzdáleností jednotlivých populací než rozdílnými klimatickými proměnnými. Morfologie obličeje vykazuje jev opačný (Hubbe et al., 2009). K rozdílnému výsledku však došli Harvati a Weaver (2006), podle nichž morfologii obličeje geografická či genetická vzdálenost nijak neovlivňuje.

### **2.2 Působení klimatických faktorů na tvar jednotlivých segmentů lebky**

#### **2.2.1 Obličejová část**

Dutina nosní pravděpodobně podléhá klimatickým vlivům více než zbytek obličejové části lebky. Především pak vlhkost hraje mnohem důležitější roli v porovnání se zbytkem obličeje (Noback et al., 2011). Člověk, stejně jako většina savců, upřednostňuje dýchání nosem, jelikož zde dochází k mnohem lepší výměně tepla a vlhkosti, oproti dýchání přes dutinu ústní (Lieberman, 2011).

Výměna tepla a vlhkosti v nosní dutině je velice komplexní děj, který ovlivňuje mnoho faktorů. Hlavní podmínkou pro výměnu tepla i vlhkosti je kontakt s mukózní tkání nosní dutiny. Tento děj je naprosto nezbytný proto, že mukózní tkáně plic jsou poměrně vysoce náchylné na poškození nesprávnou vlhkostí i teplotou vdechovaného vzduchu. Proto

je velice důležité, aby se do plic dostával vzduch správně upravený. Optimální je vzduch o teplotě podobné teplotě těla s dostatečnou vlhkostí, nejlépe 100 %. Dostát tomuto požadavku je přirozeně obtížnější v suchých oblastech s nízkou teplotou. Lze proto předpokládat, že klimatické faktory mohou mít alespoň částečný vliv na tvar a velikost nosní dutiny.

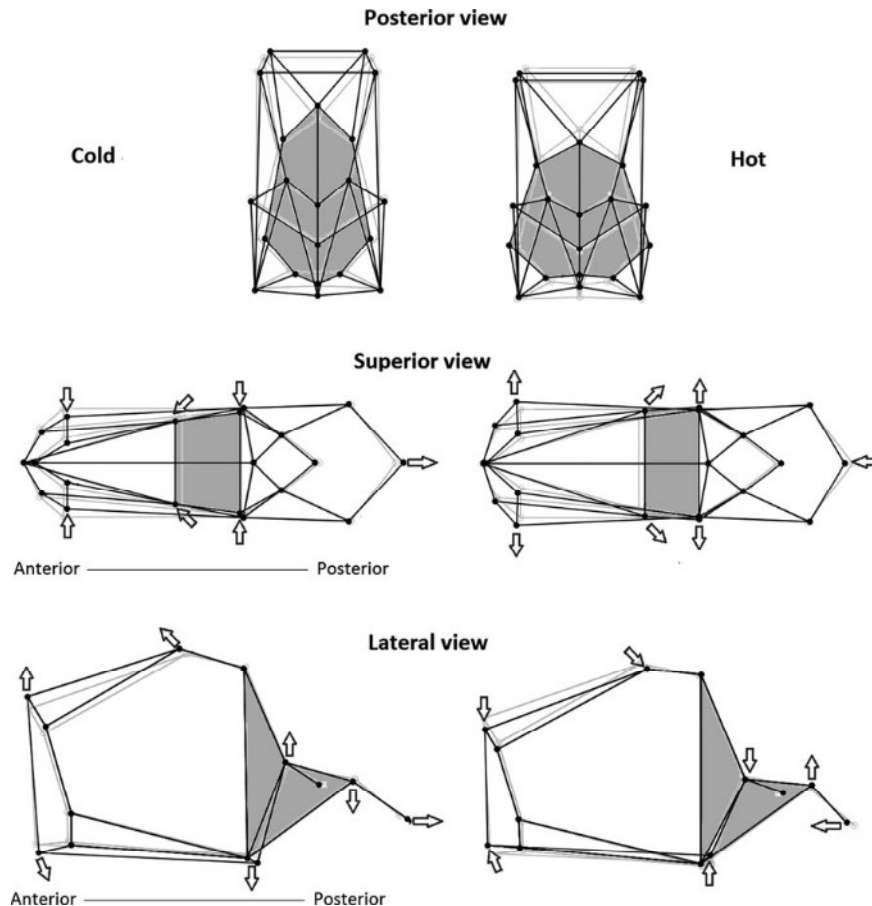
Pro lepší výměnu tepla a vlhkosti je výhodnější vyšší hodnota poměru povrch/objem, kdy se se vzrůstající hodnotou indexu dostává do kontaktu s mukózní tkání větší množství vzduchu. Dalším důležitým faktorem kladně ovlivňujícím zpracování vzduchu je čas, po který vzduch setrvá v nosní dutině (Inthavong et al., 2007).

Ve studii Nobacka a kol. (2011) byla zaznamenána signifikantní korelace mezi tvarem dutiny nosní a průměrnou měsíční teplotou a vlhkostí, průměrnou teplotou v nejméně chladném a nejteplejším měsíci a průměrnou vlhkostí v nejsušším měsíci. Jediný klimatický údaj zahrnutý ve studii, který neměl na morfologii nosní dutiny vliv, byla průměrná vlhkost v nejvlhčím měsíci.

Nasální otvory lebek z oblastí s chladným klimatem jsou vyšší a užší. Hlavní příčinou je superiorní posun bodu rhinion a bodů nasomaxillare ; inferio-posteriorní posun bodu ANS (anterior nasal spine), bodů alare (někdy také apertion) a nariale . Poslední dva páry landmarků jsou také blíže mediální rovině (Noback et al., 2011).

Dutiny nosní lebek pocházejících z oblasti s chladným klimatem se odzadu bočně zužují, zatímco u těch, které pocházejí z teplého prostředí, dochází odzadu k bočnímu rozšiřování. Nejvíce patrný je posun předního okraje *foramen ethmoidale anterius* blíže ke středu osy dutiny nosní a zároveň jeho superio-anteriorní posun a posun zadního okraje *foramen ethmoidale posterius*, taktéž ke středu osy dutiny nosní (Noback et al., 2011).

Nosohltan je u lebek z chladného podnebí prodloužený. Dochází k inferiornímu posunu spodních postranních okrajů vnitřních nozder a k superiornímu posunu jejich postranních okrajů. Vnitřní nozdry jsou tedy vyšší. Dále dochází k anteriornímu posunu bodu rhinion a posterio-inferiornímu posunu *tuberculum pharyngeum* (Noback et al., 2011).



**Obrázek č. 1:** Porovnání dutin nosních lebek z chladného (nalevo) a teplého (napravo) klimatu. Nahoře: *apertura piriformis* (pohled zezadu); uprostřed: dutina nosní (pohled ze shora); dole: nosohltn (pohled na průřez ze strany). Světlešedé linky ukazují průměrný tvar (převzaté podle Noback et al., 2011).

Zajímavé je, že pokus provedený na dvou skupinách krys (jedna skupina chována při 22 °C, druhá při 5 °C) ukázal, že krysy chované při nižších teplotách měly signifikantně menší objem maxilárních sinů a dutiny nosní, a to nezávisle na velikosti lebky. Stejně tak bylo u krys chovaných v chladu pozorováno zmenšení lebky (centroid size) včetně určitých tvarových změn (Rae et al., 2006).

Adaptací na chladné klima, která je pozorována u severských populací (severní Evropa, severní Amerika a severní Asie), je nízký nasální index tj. poměr šířka/výška otvoru dutiny nosní. Populace severní Evropy vykazují nejnižší průměrnou šířku vstupu do dutiny nosní, zatímco populace severní Asie a severní části Severní Ameriky vykazují nejvyšší průměrnou výšku (Hubbe et al., 2009).

Značná negativní korelace s teplotními proměnnými (minimální, maximální a průměrná roční teplota; maximální teplota v nejteplejším měsíci a minimální teplota v nejchladnějším měsíci) byla zjištěna u výšky obličeje a výšky nosu (Hubbe et al., 2009).

### 2.2.2 Neurokranium

Změny v morfologii lebky naznačující působení přírodního výběru, a tedy i vznik adaptací jsou pozorovány především u populací žijících v extrémně chladném podnebí. Chladným klimatem jsou ovlivněny především tvar a velikost klenby lebeční a maximální šířka mozkovny (Roseman, 2004).

Ze zkoumaných hodnot, kterými byly maximální šířka mozkovny, největší délka mozkovny, biaurikulární šířka, výška lebky, vzdálenost bodů basion – nasion a odhadnutý objem lebky, nejsilněji koreluje (záporně) se všemi teplotními veličinami (průměrná roční teplota, průměrná teplota nejchladnějšího a nejteplejšího měsíce) biaurikulární šířka (viz tabulka 1). To znamená, že s klesající teplotou se biaurikulární výška zvyšuje. Korelace je nejsilnější spolu s průměrnou teplotou v nejchladnějším měsíci. Dále byl vysoký korelační koeficient, taktéž záporný, zaznamenán mezi teplotními proměnnými a maximální šířkou mozkovny a objemem lebky. Pokud byla ze studie vyřazena burjatská populace, která žije v oblasti, kde průměrná teplota v nejchladnějším měsíci dosahuje  $-24,2$  °C, korelace se snížila, avšak stále zůstala vysoká a signifikantní (Nowaczewska et al., 2011).

**Tabulka č.1:**

Korelace mezi neurokraniálními rozměry a klimatickými údaji

Proměnná	PRT	TNM	TTM	PRT*	TNM*	TTM*
Max.šířka mozkovny	-0.47	-0.60	-0.17	-0.32	-0.44	-0.11
Max.délka mozkovny	-0.18	-0.11	-0.23	-0.27	-0.24	-0.27
Biaurikulární šířka	-0.63	-0.69	-0.41	-0.54	-0.59	-0.39
Odhadnutý objem lebky	-0.47	-0.55	-0.25	-0.36	-0.44	-0.21

PRT – průměrná roční teplota, TNM – průměrná teplota v nejméně chladném měsíci,

TTM – průměrná teplota v nejteplejším měsíci, \*bez burjatské populace

Všechny korelace jsou signifikantní na úrovni:  $p < 0.01$ 

(převzaté podle Nowaczewska et al., 2011)

Lebky populací, které obývaly Tierra del Fuego (jižní část Jižní Ameriky), místo, které je charakteristické nízkými teplotami, silným větrem, vysokým ročním úhrnem srážek a častými mlhami, vykazují také vysokou biaurikulární a bizygomatickou šířku (Hernández et al., 1997).

Tvar neurokrania signifikantně závisí na neutrální genetické vzdálenosti (tvar spánkové kosti silněji než tvar zbytku neurokrania). Relativně nízký korelační koeficient však naznačuje, že existují i další faktory ovlivňující jeho tvar. Ke stejnému závěru došel ohledně spánkové kosti i Smith a kol. (2007). Souvislost mezi jejím tvarem a klimatickými proměnnými (1. minimální, maximální a průměrná roční teplota, 2. nejvyšší, nejnižší a průměrný denní úhrn srážek, 3. minimální, maximální a průměrná roční vlhkost) nebyla prokázána. Tvar obličeje je oproti tomu závislý pouze na maximální a průměrné teplotě, nikoli na neutrální genetické vzdálenosti. Morfologie lebky jako celku je závislá jak na neutrální genetické vzdálenosti (avšak slaběji než u samotné spánkové kosti), tak na průměrné a maximální teplotě. Pokud byla ze studie vypuštěna inuitská populace, žádný z klimatických faktorů již neměl na tvar lebky, ani žádné z částí, významný vliv, avšak ve všech případech se zvýšila korelace s neutrální genetickou vzdáleností. (Harvati a Weaver, 2006).

Nejužší vztah s morfologií lebky byl zaznamenán s proměnnými týkajícími se teploty (ve studii se zabývali těmito proměnnými – minimální, maximální a průměrná roční teplota; maximální teplota v nejteplejším měsíci a minimální teplota v nejméně chladném měsíci). Nejvyšší korelace (negativní) s teplotními proměnnými byla, co se týče neurokraniálních

rozměrů zjištěna u biaurikulární šířky, bizygomatické šířky, největší šířky mozkovny a také největší šířky čela (Hubbe et al., 2009). Naopak pozitivní korelace byla nalezena mezi relativní vlhkostí a biaurikulární šířkou, bizygomatickou šířkou a největší šířkou mozkovny (Hubbe et al., 2009).

### **2.3 Působení klimatických faktorů na velikost lebky a jejích částí**

Velikost jednotlivých částí, ani lebky jako celku, není závislá na žádném ze zkoumaných klimatických faktorů (srážky, vlhkost, teplota) ani na neutrální genetické vzdálenosti, bez ohledu na to, zda byla ve studii zahrnuta populace Inuitů či nikoli (Harvati a Weaver, 2006a). Ve stejném roce v jiné studii však došli ti samí autoři k odlišnému výsledku. V této studii byl nalezen vztah mezi klimatickými proměnnými a velikostí neurokrania (Harvati a Weaver 2006b). Beals a kol. (1983) dospěli k závěru, že populace žijící v chladném klimatu mají větší lebky.

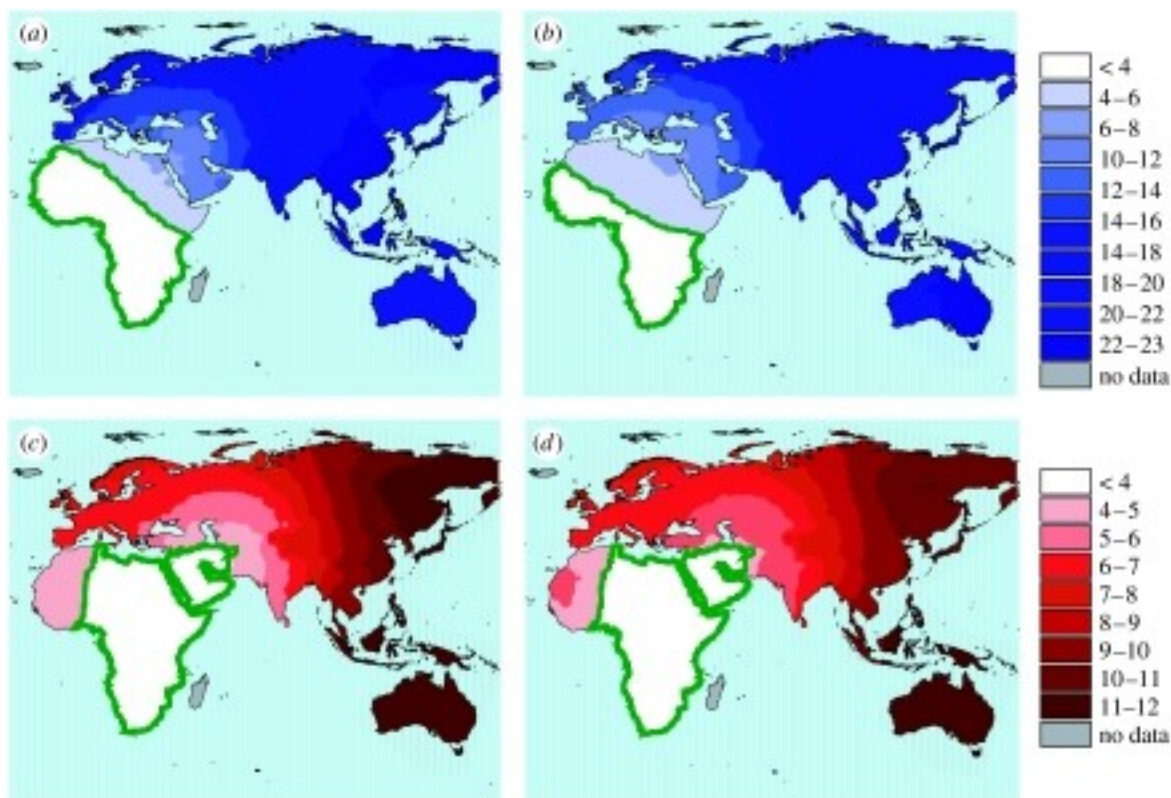
Podle Smitha a kol. (2007) velikost spánkové kosti koreluje s teplotou, a to i po vynechání aljašské populace ze studie, přestože se korelace sníží. Výsledky jsou podle nich v souladu s Bergmannovým pravidlem.

### **3. Geografie a variabilita**

#### **3.1 Původ moderního člověka**

Na základě variability lebečních znaků bylo prokázáno, že je vysoce nepravděpodobné, aby moderní člověk vznikl a rozšířil se z více než jednoho místa. Avšak nelze zcela jistě určit, zda došlo pouze k jednomu odchodu moderních lidí z tohoto místa, který vedl ke globálnímu rozšíření, nebo zda jich bylo více. Obě možnosti totiž vedou shodně k poklesu jak genetické, tak fenotypové variability se vzrůstající vzdáleností od místa expanze (Manica et al., 2007). Tímto místem byla s největší pravděpodobností Afrika (viz obrázek č.2) (Betti et al., 2009). Teorii o Africe jako „kolébce“ moderního člověka podporuje fakt, že první fosílie moderního člověka pocházejí z Afriky a jsou o desítky tisíc let starší než fosílie moderního člověka nalezené ve zbytku světa (Lahr, 2005).

Pouze velmi málo znaků je charakteristických pro všechny moderní lidi (Lahr, 2005). Rozdílnost mezi lebkou moderního člověka a ostatních hominidů mohou vysvětlit z velké části dva hlavní znaky – faciální retrakce a globularita (Balter, 2002).



**Obrázek č. 2:** Mapa znázorňující místo pravděpodobného počátku expanze moderního člověka. **A)** pro všechny mužské populace zahrnuté ve studii **b)** pro mužské populace bez dvou odlehlých měření (obě z Patagonie) **c)** pro všechny ženské populace zahrnuté ve studii **d)** pro ženské populace bez odlehlého měření (Keňa). Světlejší barvy značí pravděpodobnější místo počátku expanze, nejpravděpodobnější centrum expanze je ohraničeno zeleně (převzaté podle Betti et al., 2009).

### 3.2 Genetická a kranio-metrická diverzita

Podle Relethforda (2002) lze totální genetickou diverzitu vysvětlit z 10 % genetickou diverzitou mezi hlavními geografickými regiony, z 5 % diverzitou mezi lokálními populacemi uvnitř regionu a z 85 % diverzitou uvnitř lokální populace. Kranio-metrická diverzita vykazuje téměř totožné výsledky, 13 % diverzity existuje mezi regiony, 6 % mezi lokálními populacemi uvnitř regionu a 81 % uvnitř lokální populace. Naproti tomu barva kůže, která je pod silným tlakem přírodního výběru, vykazuje naprosto odlišné výsledky. Diverzitu barvy

kůže lze vysvětlit mezi regionální odlišností z 88%, rozdílností mezi lokálními populacemi v regionu ze 3 % a odlišnostmi uvnitř regionu z 9% (Relethford, 2002).

Morfologie lebky jako celku vykazuje vysokou míru korelace spolu s geografickou vzdáleností jednotlivých populací. Pokud se lebka rozčlení na neurokranium a splachnokranium, výsledky se pozmění. Korelace mezi morfologií neurokrania a geografickou vzdáleností je vyšší, než je tomu v případě, pokud se v potaz bere celá lebka. Přesně naopak je tomu u splachnokrania – korelace s geografickou vzdáleností je nižší, než je tomu u celé lebky. (Hubbe et al., 2009) To potvrzuje teorii, že jednotlivé části lebky jsou různě ovlivněné populační historií (Hubbe et al., 2009).

### **3.3 Vnitropopulační variabilita morfologických znaků lebky**

Rozdílná vnitropopulační variabilita morfologických znaků lebky není dílem klimatu, ale je dána vzdáleností od subsaharské Afriky, místa počátku expanze moderního člověka (Betti et al., 2009). Spolu se ztrátou genetické variability dochází ke ztrátám variability morfologické, avšak fenotyp je ovlivněn genotypem jen do určité míry. Důležitou roli při utváření fenotypu hraje také prostředí (Manica et al., 2007). Se vzrůstající vzdáleností od Afriky klesá genetická vnitropopulační variabilita (Handley et al., 2007). Znaky, které jsou nejvíce informativní - ty, jejichž vnitropopulační variabilita nejvíce negativně koreluje s geografickou vzdáleností od subsaharské Afriky, jsou u obou pohlaví totožné. Rozdíly ve vnitropopulační variabilitě morfologických znaků lebky je však možné vysvětlit za pomoci vzdálenosti jednotlivých populací od Afriky pouze z 21% pro muže a 28% pro ženy (Betti et al., 2009). Všechny znaky, jejichž variabilita je nejvíce ovlivněna vzdáleností od Afriky, se nacházejí v anteriorní části lebky. Pokud by bylo bráno v potaz pouze 10 nejvíce informativních znaků, jejich vnitropopulační variabilita by byla vysvětlena vzdáleností od Afriky z 50 procent (Betti et al., 2009). Použití více informací pro rekonstrukci populační historie tedy nemusí být vždy tím správným řešením (Harvati a Weaver, 2006).

Podobný výsledek jako u morfologických znaků je pozorován i u genetické variability. Negativní lineární vztah mezi vnitropopulační genotypickou variabilitou a geografickou vzdáleností vysvětluje 19 až 26 % vnitropopulační genetické variability (von Cramon-Taubadel a Lycett, 2008).

### 3.4 Etnické rozdíly

Podle Howellse (1989) lze rozdělit Zemi na 6 hlavních geografických oblastí. Jsou jimi subsaharská Afrika, Evropa, Dálný východ, Amerika, Austrálie a Polynésie. U každé z těchto větších geografických oblastí lze nalézt některé znaky, které jsou pro ni charakteristické a odlišují ji tak od ostatních oblastí (Howells, 1989; Hennessy a Stringer, 2002). Například evropské populace lze charakterizovat znaky, jako jsou malá obličejová část, orthognacie, prominentní nos, lehce širší báze (biaurikulární šířka). Oproti tomu tvar klenby lebeční je u evropských populací značně variabilní. Lebky rakouské populace jsou brachycefalické, zatímco lebky norské populace spíše dolichocefalické. Populace ze subsaharské Afriky mají konvexní čelo, neprominentní glabellu, širokou obličejovou část a ve srovnání s ostatními populacemi velmi úzkou bázi lebeční. (Howells, 1989).

Avšak i jednotlivé populace uvnitř těchto větších geografických celků je možné od sebe odlišit (Howells, 1989; Franklin et al., 2007; Ramírez Rozzi a Sardi, 2010). S klesající vzdáleností mezi jednotlivými populacemi vzrůstá jejich vzájemná morfologická podobnost (Franklin et al., 2007).

Přijít na to, zda jsou etnické odlišnosti lidských lebek dány rozlišným prostředím, se snažil Franz Boas (1912), který zkoumal ve Spojených státech amerických fenotypovou plasticitu lebečních znaků na evropských přistěhovalcích a jejich dětech. Došel k závěru, že prostředí, ve kterém člověk vyrůstá, z velké míry ovlivňuje morfologii lebky. Podle Sparkse a Jantze (2002) je naopak hlavním zdrojem variability lebečních znaků genetická variabilita. Prostředí, ve kterém člověk vyrůstá, také ovlivňuje morfologii lebky, ale v mnohem menší míře než genetika.

## 4. Variabilita lebky a strava

Spíše než celkové změny velikosti a tvaru lebky jsou stravou zapříčiněny změny v tvaru určitých částí (Paschetta et al., 2010). Vzhledem k vysoké retrakci obličeje moderního člověka nemusí být v případě zkoumání vlivů stravy na obličej ostatní primáti tím nejvhodnějším modelem, jelikož jejich obličej tuto retrakci nevykazuje. Síly, které na jejich obličej působí při žvýkání, jsou díky tomu rozloženy velice odlišně. Mnohem výhodnější může být tedy zkoumání jiných savců s více retrognátním obličejem, jako jsou například damanové (Lieberman et al., 2004).

### 4.1 Síly působící při žvýkání

Významným faktorem přispívajícím k tvarování obličeje a jeho růstu je žvýkání (Varrela, 1990). Síly vznikající při žvýkání, a to především jejich velikost a směr působení, ovlivňují vývoj obličeje. (Lieberman et al., 2004).

Lidská strava se ve velké míře začala měnit s nástupem neolitu a to jak svým složením (Stiner, 2001), tak i způsobem zpracování. Stále častěji se začaly objevovat praktiky jako je máčení, vaření a mletí (Shiau et al., 1999), které mají kladný vliv na stravitelnost potravy, stejně jako na snížení její tuhosti a velikosti (Agrawal et al., 1997). Se snížením tuhosti stravy se zároveň zmenšují síly vytvářené žvýkacími svaly potřebné pro její úplné rozžvýkání. Proto je důležitý nejenom druh stravy, ale i její konzistence (Lieberman et al., 2004).

Studie Sardiho a kol. (2006) se zaměřila na 2 populace obývající středozápadní Argentinu. Populace obývající severní oblast se zabývala zemědělstvím, zatímco populace obývající jih oblasti se řadila mezi lovce-sběrače. Podle dochovaných archeologických nálezů používali zemědělci ze severní oblasti četné artefakty sloužící k úpravě pokrmů – kameny používané na mletí zrn, rozmanitou keramiku a v některých vesnicích se dokonce nacházely společné mlýny.

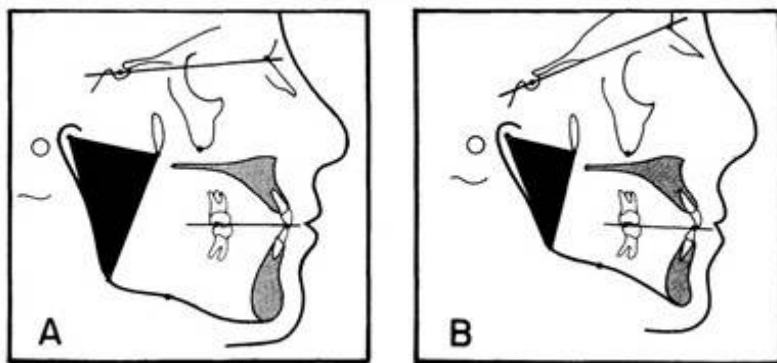
Lebky lovců-sběračů byly signifikantně větší v oblasti, která je asociována se žvýkáním a také v posteroneurální oblasti, ale naopak menší v oblasti asociované s dýchacími funkcemi (Sardi et al., 2006). Zvětšení posteroneurální části je pravděpodobně způsobeno větší aktivitou svalů krku, které jsou napojeny na týlní kost a jsou stejně jako svaly žvýkací výrazně více zapojené při žvýkání tužší stravy. K rozdílnému závěru však došel Varrela

(1990), změny ve tvaru báze lební nejsou na základě rozdílné stravy signifikantní, jsou tedy neprůkazné (Varrela, 1990).

Vysoce tuhá (atritivní, abrazivní) strava má vliv na velikost úhlu mezi tělem a ramenem dolní čelisti (úhel čelisti), při požívání tužší stravy se úhel zmenšuje (Varrela, 1990). Negativní korelace je pozorována i mezi úhlem dolní čelisti a velikostí žvýkacích svalů, zevním svalem žvýkacím (*Musculus masseter*) a vnitřním křídlovým svalem (*Musculus pterygoideus medialis*) (Gionhaku a Lowe, 1989).

Velký zevní sval žvýkací (*Musculus masseter*) a vnitřní křídlový sval (*Musculus pterygoideus medialis*) je asociován s větší plochou vytvářenou mezi antropometrickým bodem kondylion mediale, fissurou pterygomaxillaris a antropometrickým bodem gonion; dále větší vzdáleností mezi kondylion mediale a místem styku prvních molárů; větší vzdáleností bodů antegonion a zygomaxillare a velkou výškou zadní části obličeje (Gionhaku a Lowe, 1989).

Mimoto u osob s větším zevním žvýkacím svalem byla signifikantně větší výška ramena mandibuly v poměru k výšce obličeje a více rovná okluzní plocha (Gionhaku a Lowe, 1989).



**Obrázek č. 3:** Rozdíly v morfologii čelisti u subjektů s A) velkým B) malým zevním žvýkacím a vnitřním křídlovým svalem (převzaté podle Gionhaku a Lowe, 1989).

Při konzumaci tužší stravy se rameno dolní čelisti orientuje do pozice více rovnoběžné se zadní částí spodiny dutiny nosní. Mandibula se tedy při vysokoatritivní stravě natáčí více anteriorně vůči zbytku lebky. Zmenšují se i úhly mezi přímkou horních řezáků a zadní částí spodiny dutiny nosní a mezi přímkou horních řezáků a ramenem dolní čelisti. Úhel vytvářený mezi rovinami horních a dolních řezáků se proto zvětšuje, přičemž anteriorní stočení

mandibuly a změna sklonu horních řezáků se podílejí na tomto jevu zhruba stejnou měrou (Varrela, 1990).

Nejvíce se mezi sebou liší lovci-sběrači a zemědělci ve tvaru jámy spánkové, ale také ve tvaru neurokrania jako celku. Při bočním pohledu je bod stephanion, který vymezuje anterio-superiorní počátek přední části svalu spánkového, posunut více dopředu a dolů. Při čelním a basálním pohledu je zřetelné, že u lovců-sběračů jsou spánková jáma a fossa mandibularis posunuty více mediálně. Lovci-sběrači mají při pohledu zepředu lící kost orientovanou více vertikálně a také mají širší a delší kosti patrové. (Paschetta et al., 2010).

Lebka je u lovců-sběračů delší, vzdálenost mezi jařmovým obloukem a body na zadní části lebky (euryon, opisthocranion) je o 13 až 16 % vyšší. Za zmínku stojí také širší a vyšší rostrum (např. Paschetta et al., 2010).

## 4.2 Složení stravy

Lovci-sběrači z jižní části Jižní Ameriky mají v průměru větší lebku než zemědělci. Tato divergence však nemůže být vysvětlena pouze náhodnými procesy. Pokud by velikost měla být výsledkem genetického driftu – efektivní velikost populace by v době, kdy došlo k divergenci jednotlivých populací, musela čítat méně než 500 jedinců a dědivost znaků by musela být vyšší než 0,9. Zemědělské populace mají nejmenší lebky a také kratší a méně robustní obličej (Perez a Monteiro, 2009).

Zemědělská činnost zajišťuje především větší přísun sacharidů, zatímco praktiky lovců-sběračů jsou spojeny s větším podílem proteinů ve stravě. Živočišná strava u většiny lovců-sběračů zaujímá více než 50 % jejich jídelníčku. Proteiny u nich zaujímají 19–35 %, sacharidy 22–40 % a tuky 28–58 % z celkového energetického příjmu (Cordain et al., 2000). Pro porovnání, celkový energetický příjem u osob starších než 2 měsíce ve Spojených státech amerických tvoří proteiny z 15 %, sacharidy z 50 %, tuk z 34 % a alkohol z 2 % (McDowell et al., 1994). U několika holocenních populací je zdokumentováno, že zvýšení podílu sacharidů ve stravě má za následek snížení velikosti jak těla, tak i lebky (Stynder et al., 2007).

## 5. Závěr

Ve velké většině studií zabývajících se závislostí morfologie lebky na klimatických proměnných, zejména pak na teplotě, se často provádí opakovaní analýzy po odstranění populace žijící v nejextrémnějších podmínkách (většinou se jedná o burjatskou či inuitskou populaci). Zpravidla bývá zaznamenána nejvyšší korelace spolu s teplotou, nejčastěji s průměrnou teplotou nejchladnějšího měsíce. Pokud je korelace daného znaku na teplotě signifikantní a vysoká, po odstranění populace z extrémních podmínek často dochází ke snížení daného korelačního koeficientu. To nasvědčuje faktu, že nízká teplota pravděpodobně vytváří nejsilnější selekční tlak ze všech klimatických proměnných a tento tlak je nejvíce patrný v oblastech s extrémně nízkými teplotami.

Většina variability tvaru v obličeji je zapříčiněna změnami morfologie v oblasti nosu, většina ostatních pozorovaných změn, je následkem integrace (samozřejmě s výjimkou dolní čelisti) jednotlivých lebečních znaků. Nosní dutina hraje klíčovou roli v úpravě vzduchu, který musí do plic dorazit ve stavu, který vyloučí jejich poškození. Vzduch tak musí mít dostatečnou vlhkost a optimální teplotu. S přihlédnutím k těmto funkčním požadavkům je celkem pochopitelné, že nosní dutina se pravděpodobně stala předmětem selekčního tlaku.

Tvar neurokrania je ovlivněn především teplotou, nejsilněji s ní korelují rozměry, které vystihují šířku lebky, jimiž jsou například biaurikulární šířka a největší šířka mozkovny. S klesající teplotou tyto rozměry rostou, nejvyšších hodnot dosahují u populací žijících v nejchladnějších oblastech – Sibiři, Grónsku, nejsevernější části Severní Ameriky, ale také v nejjihnější části Jižní Ameriky.

Velké mezery spatřuji v literatuře, která se zabývá působením klimatických faktorů na velikost lebky. Těchto prací je nízký počet a značně se rozcházejí ve výsledcích.

Moderní člověk má svůj původ v Africe a patrně nejlépe je od ostatních hominidů rozlišen faciální retrakcí a globularitou lebky. Diverzita kranio-metrických znaků lebky do značné míry kopíruje diverzitu genetickou, to značí, že působení selekce je omezené.

Značným dílem ovlivňuje morfologii lebky také strava, kterou člověk přijímá. Strava moderního člověka se v relativně krátkém čase značně změnila, přijímáme ji čím dál více upravenou. Strava je tak mnohem méně tuhá, tím pádem je potřeba vyvinout menší úsilí k jejímu rozžvýkání. Svou roli hraje také poměr sacharidů a bílkovin. Pro populace přijímající ve stravě více bílkovin byla typická větší lebka než pro populace přijímající více sacharidů.

## Seznam použité literatury

- Agrawal KR, Lucas PW, Prinz JF, a Bruce IC.** 1997. Mechanical properties of foods responsible for resisting food breakdown in the human mouth. *Arch. Oral Biol.* 42:1–9.
- Balter M.** 2002. Becoming human. What made humans modern? *Science* 295:1219–1225.
- Bastir M, a Rosas A.** 2005. Hierarchical nature of morphological integration and modularity in the human posterior face. *Am. J. Phys. Anthropol.* 128:26–34.
- Betti L, Balloux F, Amos W, Hanihara T, a Manica A.** 2009. Distance from Africa, not climate, explains within-population phenotypic diversity in humans. *Proc. Biol. Sci.* 276:809–814.
- Bigoni L, Velemínská J, a Brůzek J.** 2010. Three-dimensional geometric morphometric analysis of cranio-facial sexual dimorphism in a Central European sample of known sex. *Homo* 61:16–32.
- Boas F.** 1912. Changes in the Bodily Form of Descendants of Immigrants. *American Anthropologist* 14:530–562.
- Cordain L, Miller JB, Eaton SB, Mann N, Holt SH, a Speth JD.** 2000. Plant-animal subsistence ratios and macronutrient energy estimations in worldwide hunter-gatherer diets. *Am. J. Clin. Nutr.* 71:682–692.
- von Cramon-Taubadel N, a Lycett SJ.** 2008. Brief communication: human cranial variation fits iterative founder effect model with African origin. *Am. J. Phys. Anthropol.* 136:108–113.
- Defraia E, Camporesi M, Marinelli A, a Tollaro I.** 2008. Morphometric investigation in the skulls of young adults. A comparative study between 19th century and modern Italian samples. *Angle Orthod.* 78:641–646.
- Franklin D, Freedman L, Milne N, a Oxnard CE.** 2007. Geometric morphometric study of population variation in indigenous southern African crania. *Am. J. Hum. Biol.* 19:20–33.
- Franklin D, Freedman L, a Milne N.** 2005. Sexual dimorphism and discriminant function sexing in indigenous South African crania. *Homo* 55:213–228.
- Gionhaku N, a Lowe AA.** 1989. Relationship between jaw muscle volume and craniofacial form. *J. Dent. Res.* 68:805–809.
- González-José R, Van Der Molen S, González-Pérez E, a Hernández M.** 2004. Patterns of phenotypic covariation and correlation in modern humans as viewed from morphological integration. *Am. J. Phys. Anthropol.* 123:69–77.
- Green H, a Curnoe D.** 2009. Sexual dimorphism in southeast Asian crania: a geometric morphometric approach. *Homo* 60:517–534.
- Handley LJJ, Manica A, Goudet J, a Balloux F.** 2007. Going the distance: human population genetics in a clinal world. *Trends Genet.* 23:432–439.
- Harvati K, a Weaver TD.** 2006a. Human cranial anatomy and the differential preservation of population history and climate signatures. *Anat. Rec. A Discov. Mol. Cell Evol. Biol.* 288:1225–1233.
- Hennessy RJ, a Stringer CB.** 2002. Geometric morphometric study of the regional variation of modern human craniofacial form. *Am. J. Phys. Anthropol.* 117:37–48.

- Hernández M, Fox CL, a García-Moro C.** 1997. Fuegian cranial morphology: the adaptation to a cold, harsh environment. *Am. J. Phys. Anthropol.* 103:103–117.
- Holton NE, Franciscus RG, Marshall SD, Southard TE, a Nieves MA.** 2011. Nasal septal and premaxillary developmental integration: implications for facial reduction in homo. *Anat. Rec. (Hoboken)* 294:68–78.
- Howells W.** 1989. *Skull shapes and the map : craniometric analyses in the dispersion of modern Homo.* Cambridge Mass.: Peabody Museum of Archaeology and Ethnology Harvard University; Distributed by Harvard University.
- Hubbe M, Hanihara T, a Harvati K.** 2009. Climate signatures in the morphological differentiation of worldwide modern human populations. *Anat. Rec. (Hoboken)* 292:1720–1733.
- Inthavong K, Tian ZF, Tu JY.** 2007. CFD simulations on the heating capability in a human nasal cavity. In: Jacobs P, McIntyre T, Cleary M, Buttsworth D, Mee R, Clements R, Morgan R, Lemckert C, editors. *Proceedings of the 16th Australasian Fluid Mechanical Conference (AFMC).* Gold Coast, Queensland, Australia. p 842–847.
- Jantz RL, a Meadows Jantz L.** 2000. Secular change in craniofacial morphology. *Am. J. Hum. Biol.* 12:327–338.
- Jantz RL, a Owsley DW.** 2001. Variation among early North American Crania. *Am. J. Phys. Anthropol.* 114:146–155.
- Kharoshah MAA, Almadani O, Ghaleb SS, Zaki MK, a Fattah YAA.** 2010. Sexual dimorphism of the mandible in a modern Egyptian population. *J. Forensic Leg. Med.* 17:213–215.
- Kiliaridis S, Thilander B, Kjellberg H, Topouzelis N, a Zafiriadis A.** 1999. Effect of low masticatory function on condylar growth: a morphometric study in the rat. *Am. J. Orthod. Dentofacial Orthop.* 116:121–125.
- Klingenberg CP, Mebus K, a Auffray J-C.** 2003. Developmental integration in a complex morphological structure: how distinct are the modules in the mouse mandible? *Evol. Dev.* 5:522–531.
- Lahr M.** 2005. *The evolution of modern human diversity : a study on cranial variation.* Cambridge: Cambridge University Press.
- Lieberman DE, Krovitz GE, Yates FW, Devlin M, a St Claire M.** 2004. Effects of food processing on masticatory strain and craniofacial growth in a retrognathic face. *J. Hum. Evol.* 46:655–677.
- Lieberman DE.** 2008. Speculations about the selective basis for modern human craniofacial form. *Evol. Anthropol.* 17:55–68.
- Lieberman DE.** 2011. *The evolution of the human head.* Cambridge Mass: Belknap Press of Harvard University Press.
- Manica A, Amos W, Balloux F, a Hanihara T.** 2007. The effect of ancient population bottlenecks on human phenotypic variation. *Nature* 448:346–348.
- McDowell MA, Briefel RR, Alaimo K, Bischof AM, Caughman CR, Carroll MD, Loria CM, a Johnson CL.** 1994. Energy and macronutrient intakes of persons ages 2 months and over in the United States: Third National Health and Nutrition Examination Survey, Phase 1, 1988-91. *Adv Data:*1–24.

- Noback ML, Harvati K, a Spoor F.** 2011. Climate-related variation of the human nasal cavity. *Am. J. Phys. Anthropol.* 145:599–614.
- Nowaczewska W, Dabrowski P, a Kuźmiński Ł.** 2011. Morphological adaptation to climate in modern *Homo sapiens* crania: the importance of basicranial breadth. *Coll. Antropol.* 35:625–636.
- Paschetta C, de Azevedo S, Castillo L, Martínez-Abadías N, Hernández M, Lieberman DE, a González-José R.** 2010. The influence of masticatory loading on craniofacial morphology: A test case across technological transitions in the Ohio valley. *Am. J. Phys. Anthropol.* 141:297–314.
- Perez SI, a Monteiro LR.** 2009. Nonrandom factors in modern human morphological diversification: a study of craniofacial variation in southern South American populations. *Evolution* 63:978–993.
- Rae TC, Vidarsdóttir US, Jeffery N, a Steegmann AT.** 2006. Developmental response to cold stress in cranial morphology of *Rattus*: implications for the interpretation of climatic adaptation in fossil hominins. *Proc. Biol. Sci.* 273:2605–2610.
- Ramírez Rozzi FV, a Sardi ML.** 2010. Diversity among African pygmies. *PLoS ONE* 5:e13620.
- Relethford JH.** 2002. Apportionment of global human genetic diversity based on craniometrics and skin color. *Am. J. Phys. Anthropol.* 118:393–398.
- Rosas A, a Bastir M.** 2002. Thin-plate spline analysis of allometry and sexual dimorphism in the human craniofacial complex. *Am. J. Phys. Anthropol.* 117:236–245.
- Roseman CC.** 2004. Detecting interregionally diversifying natural selection on modern human cranial form by using matched molecular and morphometric data. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A* 101:12824–12829.
- Sardi ML, Novellino PS, a Pucciarelli HM.** 2006. Craniofacial morphology in the Argentine Center-West: consequences of the transition to food production. *Am. J. Phys. Anthropol.* 130:333–343.
- Shiau YY, Peng CC, a Hsu CW.** 1999. Evaluation of biting performance with standardized test-foods. *J. Oral Rehabil.* 26:447–452.
- Smith HF, Terhune CE, a Lockwood CA.** 2007. Genetic, geographic, and environmental correlates of human temporal bone variation. *Am. J. Phys. Anthropol.* 134:312–322.
- Sparks CS, a Jantz RL.** 2002. A reassessment of human cranial plasticity: Boas revisited. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A* 99:14636–14639.
- Stiner MC.** 2001. Thirty years on the „broad spectrum revolution“ and paleolithic demography. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A* 98:6993–6996.
- Stynder DD, Ackermann RR, a Sealy JC.** 2007. Craniofacial variation and population continuity during the South African Holocene. *Am. J. Phys. Anthropol.* 134:489–500.
- Varrela J.** 1990. Effects of attritive diet on craniofacial morphology: a cephalometric analysis of a Finnish skull sample. *Eur. J. Orthod.* 12:219–223.
- Willmore KE, Leamy L, a Hallgrímsson B.** 2006. Effects of developmental and functional interactions on mouse cranial variability through late ontogeny. *Evol. Dev.* 8:550–567.

**Sekundární citace:**

**Beals KL, Smith CL, Dodd SM.** 1983. Climate and the evolution of brachycephalization. *Am. J. Phys. Anthropol.* 62:425–437.

**Harvati K, Weaver TD.** 2006b. Reliability of cranial morphology in reconstructing Neanderthal phylogeny. In: Harvati K, Harrison T, editors. *Neanderthals revisited: new approaches and perspectives.* Dordrecht: Springer 239–254.