

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

Studijní program:

Biologie

Studijní obor:

Antropologie a genetika člověka



**Diachronní změny v morfologii a pohlavním dimorfismu lebky na území Čech a Moravy**

**Diachronic changes in the morphology and sexual dimorphism of the skull in the territory of Bohemia and Moravia**

Diplomová práce

**Bc. Lenka Letošníková**

Vedoucí diplomové práce: **RNDr. Šárka Bejdová, Ph.D.**

Konzultant: **prof. RNDr. Jana Velemínská, Ph.D.**

Praha 2023

### **Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem, závěrečnou práci vypracovala 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 04.01.2023

Podpis

## **Poděkování**

Ráda bych vyjádřila poděkování mé školitelce RNDr. Šárce Bejdové, Ph.D. za trpělivost a vedení mé diplomové práce. Velké poděkování pak patří paní prof. RNDr. Janě Velemínské, Ph.D. za pomoc při konzultacích s finalizací této práce. Nemohu ani opomenout její přisun motivace k dokončení práce. Mé poděkování patří i Mgr. Jánů Dupejovi, Ph.D., za pomoc s programem a analýzou dat. Ráda bych poděkovala i Mgr. Lence Kožejové Jaklové a Mgr. Denise Šutoové za cenné rady, které mi poskytly při práci s programem. A naposled bych ráda poděkovala celé rodině, která mě celé studium podporovala v jeho dokončení a zároveň celé laboratoři GENvia, mé pracovní rodině, která mi poskytla podmínky k dokončení práce.

## Abstrakt

Diplomová práce se věnovala diachronním změnám morfologie lebky a pohlavního dimorfismu raně novověké a recentní populace z území Čech a Moravy.

Tyto dvě populace jsou od sebe časově vzdálené zhruba 500 let, a tak lze předpokládat, že na každou skupinu působily odlišné environmentální vlivy. Zatímco u jedinců z raného novověku, pocházejících ze střední vrstvy, se předpokládá působení nepříznivých životních podmínek (nedostatečná hygiena, malnutrice,...), recentní populace je vystavena příznivějším socioekonomickým podmínkám. Řada studií se shoduje, že kvalitní životní podmínky mají vliv na morfologii lebky ve smyslu zúžení a zvýšení lebeční klenby, a zároveň pozitivní vliv na projev pohlavního dimorfismu. Cílem této studie bylo zhodnotit variabilitu a stupeň pohlavního dimorfismu v morfologii lebky a popsat diachronní změny lebky u raně novověké a recentní populace. Podle stanovených hypotéz předpokládáme, že lebka recentní populace bude mít v důsledku zkvalitnění životních podmínek vyšší a užší lebeční klenbu i obličejovou část a bude vykazovat výraznější pohlavní dimorfismus.

V práci bylo analyzováno celkem 174 lebek (137 jedinců z recentní populace zahrnující 57 žen a 80 mužů; a 37 jedinců z raně novověké populace zahrnující 15 žen a 22 mužů). Jedinci z obou populací jsou ve věkovém rozmezí 20-69 let. Pro analýzu byly použity CT skeny lebek, které byly vyhodnocovány pomocí geometrické morfometrie.

Recentní populace vykazovala vyšší variabilitu morfologie lebky oproti raně novověké populaci. Lebky recentní populace jsou větší, vyšší, s užší mozkovnou i obličejovou částí. Naopak lebky raně novověké populace jsou menší, robustnější, s nižší a širší mozkovnou. Variabilita byla výraznější mezi populacemi než uvnitř populací. U obou hodnocených populací byly pozorovány podobné pohlavně dimorfní znaky, a zároveň nižší projev pohlavního dimorfismu u raně novověké populace, čímž byla potvrzena naše hypotéza o vlivu životních podmínek na míru projevu pohlavního dimorfismu. Při hodnocení diachronních změn byly pozorovány výrazné rozdíly v morfologii lebky ve výšce a šířce mozkovny i splachnokrania. Lebky recentní populace mají vyšší a užší mozkovnu i užší obličejovou část, což potvrzuje naši hypotézu a je zároveň v souladu s výsledky popsány u mnoha populací, u kterých došlo ke zlepšení životních podmínek. Oproti tomu lebky raně novověké populace, vystavené nepříznivým životním podmínkám, jsou spíše globulárnější s nižší a širší mozkovnou i robustnější obličejovou částí. Rozdíly lze interpretovat tak, že na celkovou morfologii lebky má, mimo genetických faktorů, vliv i kombinace vnějších faktorů jakými jsou odlišné životní podmínky či socioekonomický status (kvalita a dostupnost stravy, hygiena, lékařská péče, klima,...).

**Klíčová slova:** pohlavní dimorfismus, environmentální vlivy, mezipopulační variabilita, lebka, socioekonomický status, strava, raný novověk, geometrická morfometrie

## **Abstract**

This diploma thesis is devoted to diachronic changes in skull morphology and sexual dimorphism of the early modern and recent population from the territory of Bohemia and Moravia.

The two populations are roughly 500 years apart in time, so it can be assumed that each group was affected by different environmental influences. While individuals from the early modern period, coming from the middle class, are assumed to be affected by unfavorable living conditions (insufficient hygiene, malnutrition, etc.), the recent population is exposed to more favorable socioeconomic conditions. A number of studies agree that quality living conditions have an effect on the morphology of the skull in the sense of narrowing and increasing the cranial vault, and at the same time have a positive effect on the manifestation of sexual dimorphism. The aim of this thesis is to evaluate the variability and degree of sexual dimorphism in skull morphology and to describe diachronic changes of the skull in early modern and recent populations. According to the established hypotheses, we assume that the skull of the recent population will have a higher and narrower cranial vault and facial part as a result of the improvement of living conditions and will show more pronounced sexual dimorphism.

A total of 174 skulls were analyzed in the work (137 individuals from the recent population including 57 females and 80 males; and 37 individuals from the early modern population including 15 females and 22 males). Individuals from both populations are in the age range of 20-69 years. For the analysis, CT scans of the skulls were used, which were evaluated using geometric morphometry.

The recent population showed a higher variability of skull morphology compared to the early modern population. The skulls of the recent population are larger, taller, with a narrower braincase and facial part. On the contrary, the skulls of the early modern population are smaller, more robust, with a lower and wider braincase. Variability was more pronounced between populations than within populations. In both evaluated populations, similar sexually dimorphic features were observed, and at the same time, a lower expression of sexual dimorphism in the early modern population, which confirmed our hypothesis about the influence of living conditions on the degree of expression of sexual dimorphism. When evaluating diachronic changes, significant differences in skull morphology were observed in the height and width of the braincase and splanchnocranium. The skulls of the recent population have a higher and narrower braincase as well as a narrower facial part, which confirms our hypothesis and is also consistent with the results described in many populations where living conditions have improved. In contrast, the skulls of the early modern population, exposed to adverse living conditions, are rather more globular with a lower and wider brain and a more robust facial part. The differences can be interpreted so that, in addition to genetic factors, the overall morphology of the skull is influenced by a combination of external factors such as different living conditions or socioeconomic status (quality and availability of food, hygiene, medical care, climate, etc.).

**Key words:** sexual dimorphism, environmental influences, interpopulation variability, skull, socioeconomic status, diet, early modern, geometric morphometrics

## Obsah

1. Úvod .....	1
2. Teoretický úvod .....	3
2.1 Pohlavní dimorfismus .....	3
2.1.1 Odhad pohlaví a pohlavně dimorfní rozdíly .....	4
2.2 Faktory ovlivňující morfologii lebky .....	8
2.2.1 Vnitřní vlivy a modularita lebky .....	8
2.2.2 Klima a jeho vliv na morfologii lebky .....	11
2.2.3. Strava a její vliv na morfologii lebky .....	12
2.2.4. Další environmentální faktory ovlivňující morfologii lebky .....	16
2.2.5. Mezipopulační variabilita .....	16
3. Charakteristika populačního vzorku raného novověku .....	19
4. Cíle práce a hypotézy .....	21
5. Materiál .....	22
6. Metody .....	23
6.1 Úprava dat .....	23
6.2. Statistická analýza .....	26
6.2.1. Dvouvýběrový t-test .....	26
6.2.2. Analýza hlavních komponent .....	26
6.2.3. MANOVA (Multivariate analysis of variance) .....	27
7. Výsledky .....	28
7.1 Sledování variability morfologie lebek raně novověké a recentní populace .....	28
7.1.1 Variabilita formy lebky raně novověké a recentní populace .....	29
7.1.2 Variabilita tvaru lebky raně novověké a recentní populace .....	36
7.2 Hodnocení pohlavního dimorfismu raně novověké a recentní populace .....	42
7.2.1. Pohlavní dimorfismus lebky raně novověké české populace .....	44
7.2.2. Pohlavní dimorfismus lebky recentní české populace .....	46
7.2.3. Hodnocení pohlavního dimorfismu lebky mezi sledovanými populacemi .....	48

7.3 Sledování diachronních změn v morfologii lebky .....	48
7.3.1 Diachronní změny v morfologii lebky u raně novověké a recentní populace .....	50
7.3.2 Diachronní změny v morfologii lebky raně novověkých a recentních žen .....	52
7.3.3 Diachronní změny v morfologii lebky raně novověkých a recentních mužů.....	54
7.3.4 Hodnocení diachronních změn morfologie lebky u sledovaných populací.....	56
7.3.5 Signifikance diachronních změn raně novověké a recentní populace .....	56
8. Diskuse.....	58
8.1 Mezipopulační variabilita .....	60
8.2 Pohlavní dimorfismus .....	62
8.3 Diachronní změny.....	63
9. Závěr .....	67
10. Seznam literatury .....	69
11. Seznam obrázků .....	78
12. Seznam tabulek .....	79

# 1. Úvod

V průběhu evoluce se lidská lebka postupně vyvíjela, měnila svůj tvar a velikost. Velikost bývá považovaná za více stabilní, zatímco změny v tvaru lebky jsou většinou výraznější (Jantz & Meadows Jantz, 2000). Morfologie lebky je ovlivňována mnoha faktory, nejsilněji faktory vnitřními, genetickými, která udávají, jak by měla být lebka formovaná. Finálně celkový tvar a velikost lebky dotvářejí faktory vnější, např. klimatické podmínky, strava či způsob života (Harvati & Weaver, 2006b). S určitostí však nelze říci, do jaké míry se na tvaru a velikosti lebky podílí faktory genetické a nakolik faktory vnější (Berry, 1974). Zároveň se na lebce nacházejí oblasti, které jsou vlivem negenetických, vnějších faktorů více náchylnější k morfologickým změnám než oblasti jiné (González-José et al., 2005). Je známo, že vliv může mít dostupnost kvalitní stravy, kdy na nedostatečnou výživu může reagovat lebka změnou své morfologie (Angel, 1982), či může při nepříznivých podmínkách dojít ke snížení pohlavních rozdílů (Frayer & Wolpoff, 1985; Stini, 1969, 1975). Přirozený růst a vývoj lebky, ale zároveň i celková velikost těla, vypovídají mnoho i o socioekonomickém statusu jedince a odráží životní podmínky, kterým byl jedinec v průběhu života vystaven. Za posledních 500 let, tedy v období mezi raným novověkem (16. - 18. století) a současností, bylo na území Čech a Moravy dosaženo výrazného pozvednutí životní úrovně, a to jak v oblasti stravy, bydlení či například lékařské péče. Důležitým nástrojem pro zlepšení životních podmínek bylo, nejen pro naše území, zavedení technologických inovací, které nastaly po průmyslové revoluci (osmnácté až devatenácté století). Předpokládá se, že v důsledku výrazných změn životního stylu ( kvalitní a dostupná lékařská péče, měkčí strava či lepší hygiena) došlo i ke změnám v morfologii lebky (Lieberman et al., 2004; Prazuck et al., 1988). Zmiňované období bylo dynamické i v klimatické oblasti. Po středověkém teplém období (MWE = Medieval Warm Epoch) nastala během období raného novověku malá doba ledová (LIA = Little Ice Age) trvající na českém území zhruba od poloviny 15. století a přetrvávající přibližně do poloviny 17. století (Brázdil, 1996; Brázdil & Dobrovolný, 2010). Klima obecně je považováno za jednu z nejdůležitějších selektivních sil působící na tvar i velikost lebky (Beals et al., 1984a; Betti et al., 2009). Klimatický faktor jako je chladnější podnebí, které tu bylo během malé doby ledové, má na morfologii lebky prokazatelný vliv (Coon, 1955).

V této diplomové práci bylo za pomoci virtuální antropologie analyzována morfologie lebky dvou časově vzdálených populací, žijících na historicky stejném území (území Čech a



Moravy). Porovnávány byly raně novověké a recentní populační vzorky. Tyto dvě populace odděluje dynamické období zahrnující změny klimatu, epidemie, migrace obyvatel či výrazné technologické a vědecké pokroky přispívající k růstu životní úrovně. Práce jednak rozšiřuje studii Bejdové *et al.* (2018), kde byl hodnocen pohlavní dimorfismus horní části splachnokrania u totožných populačních vzorků, jaké byly hodnoceny v této práci. Zároveň práce rozšiřuje i další studie zabývající se časově vzdálenými populacemi, u kterých došlo v důsledku zkvalitnění životních podmínek ke změně morfologie lebky (Jantz & Meadows Jantz, 2000, 2016; Jellinghaus et al., 2018) Cílem této práce bylo sledování diachronních změn od raného novověku do současnosti včetně pohlavního dimorfismu.

## 2. Teoretický úvod

### 2.1 Pohlavní dimorfismus

Pohlavní dimorfismus zahrnuje veškeré rozdíly mezi dvěma pohlavími, samci a samicemi, jež jsou zřetelné napříč celou živočišnou říší včetně lidí. Pohlavně dimorfní rozdíly jsou viditelné co do velikosti, tvaru, barvy ale i chování jedinců. Geneticky rozlišujeme muže a ženy na základě přítomnosti či nepřítomnosti chromozomu Y. Ženy chromozom Y nemají, nachází se pouze u mužů. Na tomto chromozomu leží důležitý gen *SRY*, který je zodpovědný za determinaci a rozvoj mužského pohlaví. Konkrétně je zodpovědný za produkci hormonu testosteronu, který je nezbytný pro vývoj jak primárních pohlavních znaků spojených s reprodukcí (varlata, penis), tak i sekundárních pohlavních znaků, které se vyvíjejí až v období puberty (Bardin & Catterall, 1981; Quintana-Murci et al., 2001). Obě pohlaví se odlišují v typu působených hormonů, v čase jejich působení a v jejich hladinách. Výrazné pohlavní znaky jsou u člověka přítomné až v dospělosti, což souvisí s působením hormonů během pubertálního období. Obecně mají muži větší vzrůst, robustnější lebeční a obličejové rysy, větší zuby či mohutnější svalovou tkáň než ženy. Ženy naopak zase vlivem působení estrogenu více ukládají podkožní tuk, mají více vyvinuté prsní žlázy, širší pánev či menší tělesné ochlupení ve srovnání s muži (Frayner & Wolpoff, 1985; Plavcan, 2012). Na evoluční úrovni jsou pohlavně dimorfní znaky, často nazývané „sekundární reprodukční znaky“, považovány za důsledek pohlavního výběru, kde hrají zásadní roli v sociálních interakcích, výběru partnera a reprodukční zdatnosti (Darwin, 1871). Nezanedbatelné jsou i pohlavně specifické rozdíly v energetickém příjmu, výživě, složení těla či genetické výbavě (Kimmerle et al., 2008). Na vývoj pohlavních znaků mají tedy vliv nejen prenatální a postnatální hladiny hormonů, které kontrolují vývoj a růst kostí – testosteron, estrogen a progesteron; ale i například rychlost růstu jedince a působení vnějších faktorů jako prodělané nemoci, strava či socioekonomické faktory (Frayner & Wolpoff, 1985; Glucksmann, 1974; Suazo Galdames et al., 2009). Řada studií například prokázala snížení pohlavních rozdílů mezi muži a ženami v nepříznivých podmínkách nutričního stresu, a naopak zvýraznění pohlavních rozdílů při kvalitnější a dostupné stravě. U žen bylo pozorováno, že jsou nedostatečnou výživou ovlivněny méně než muži. Zároveň vykazují větší stabilitu pohlavně dimorfních znaků než muži to i při stejných nutričních deficitech jako muži. Tato stabilita pohlavně dimorfních

znaků je dána reprodukčními požadavky, působením hormonů, ukládáním většího množství podkožního tuku a celkovou menší velikostí těla (Frayer & Wolpoff, 1985; Nickens, 1976). Znaky pohlavního dimorfismu jsou tedy celkově výraznější, pokud jedinec žije v příznivých podmínkách s přístupem ke zdravotní péči a kvalitní výživě (Bejdová et al., 2018; Saini et al., 2011).

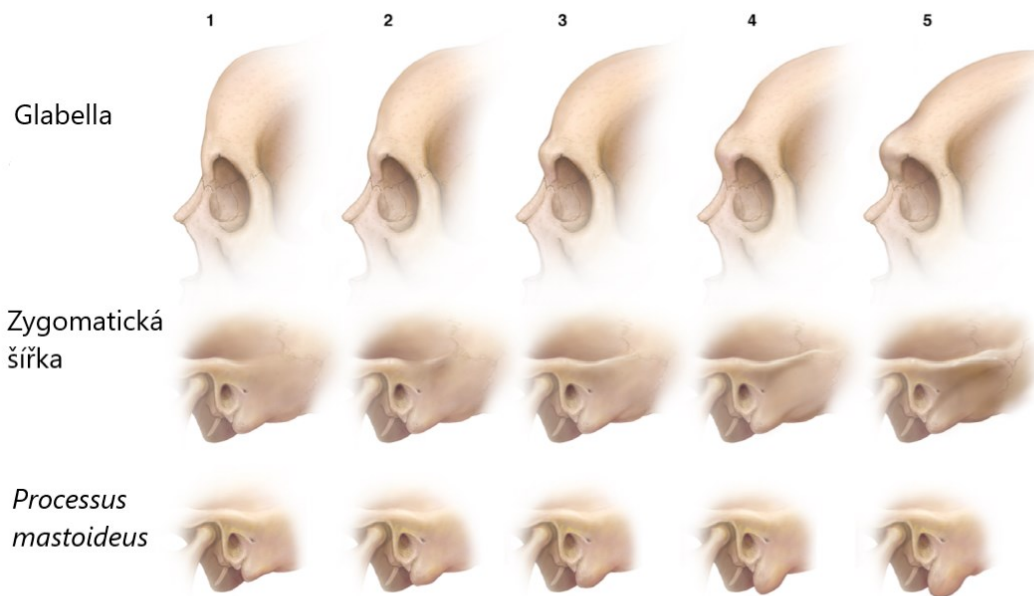
### **2.1.1 Odhad pohlaví a pohlavně dimorfní rozdíly**

Identifikace neznámých lidských ostatků je zásadní částí forenzní antropologie. Během forenzní a bioarcheologické analýzy jsou určovány základní kritéria, tzv. velká čtyřka, zahrnující odhad pohlaví, věku, výšky a populační afinity (Bruzek, 2002; Spradley & Jantz, 2011; Swetha & Thenmozhi, 2018; Walrath et al., 2004). Ne vždy jsou ale nalezeny kompletní a zachovalé kosterní pozůstatky, které ve vnějších podmínkách podléhají tafonomickým procesům, proto je vhodné použít takové metody na odhad pohlaví či určení populační afinity, které se dají aplikovat i na kosterní fragmenty. Dnes jsme sice již schopni odlišit mužské a ženské ostatky za pomoci DNA analýzy, stále ale máme spousty lidských pozůstatků, u kterých pohlaví identifikováno nebylo. Jedná se především o ostatky z masových hrobů či oběti genocidy, kdy není DNA analýza vzhledem k jejím vysokým nákladům preferována či se jedná o starověké ostatky s žádnou či velmi poškozenou DNA (Chovalopoulou et al., 2016). V těchto případech dochází k odhadu pohlaví na základě pohlavně dimorfních znaků nacházejících se na postkranialním skeletu a lebce (Bruzek, 2002; Spradley & Jantz, 2011).

Přesnost odhadu pohlaví se snižuje u nedospělých jedinců, kteří ještě nemají plně vyvinuté sekundární pohlavní znaky. Ty vznikají v důsledku působení hormonů v pubertálním věku (Ubelaker & Blau, 2009). Úspěšnost odhadu pohlaví je ovlivněna i populační variabilitou. U některých populací je vykazován výrazný pohlavní dimorfismus, zatímco u jiných pohlavní dimorfismus není příliš výrazný. Vzhledem k mezipopulačním rozdílům ve vykazování pohlavního dimorfismu je nezbytné znát pohlavní dimorfismus dané populace a zvolení správné metodiky, aby nedocházelo k chybné klasifikaci pohlaví (Ubelaker and Blau, 2009; Bejdová et al., 2013, 2018). Nezanedbatelný vliv na úspěšnost odhadu pohlaví má působení vnějších vlivů (dostupnost stravy, prodělané nemoci, rychlost růstu,...), které působí na kostru jedince v průběhu života. Toto je nutné zohlednit například v oblastech s vysokou mírou podvýživy. Při odhadu pohlaví může docházet k nesprávné klasifikaci pohlaví u muže, který byl vystaven nutričnímu stresu a u něhož mohlo pod tímto vlivem dojít k jisté feminizaci znaků na lebce. Naproti tomu u žen k tak výrazným změnám nedochází (Suazo Galdames et al., 2008).

Při odhadu pohlaví je nejpřesnějším ukazatelem pánev, kde se nejvíce projevuje pohlavní dimorfismus (Decker et al., 2011). Anatomie lidské pánve prošla v průběhu evoluce několika adaptacemi. První důležitá adaptace byla při přechodu na bipední lokomoci, která proběhla před zhruba 6-7 miliony lety. Zahrnovala masivní přetváření svalové i kosterní formy pánevního pletence a následné zvětšení velikosti mozku dospělých i novorozenců, ke kterému došlo zhruba před 2 miliony let (DeSilva & Rosenberg, 2017). Druhou zásadní změnou byla anatomická adaptace ženské pánve na porod (Bruzek, 2002; DeSilva & Rosenberg, 2017). V důsledku této změny kvůli reprodukčním požadavkům, je ženská pánev širší a nižší, s větším subpubickým úhlem a více dorzálně prominující *os sacrum*. Pánevní rozměry jsou u žen mediolaterálně a anteroposteriorně širší, čímž je porodní kanál prostornější. Naproti tomu je mužská pánev užší a vyšší (Fischer & Mitteroecker, 2015).

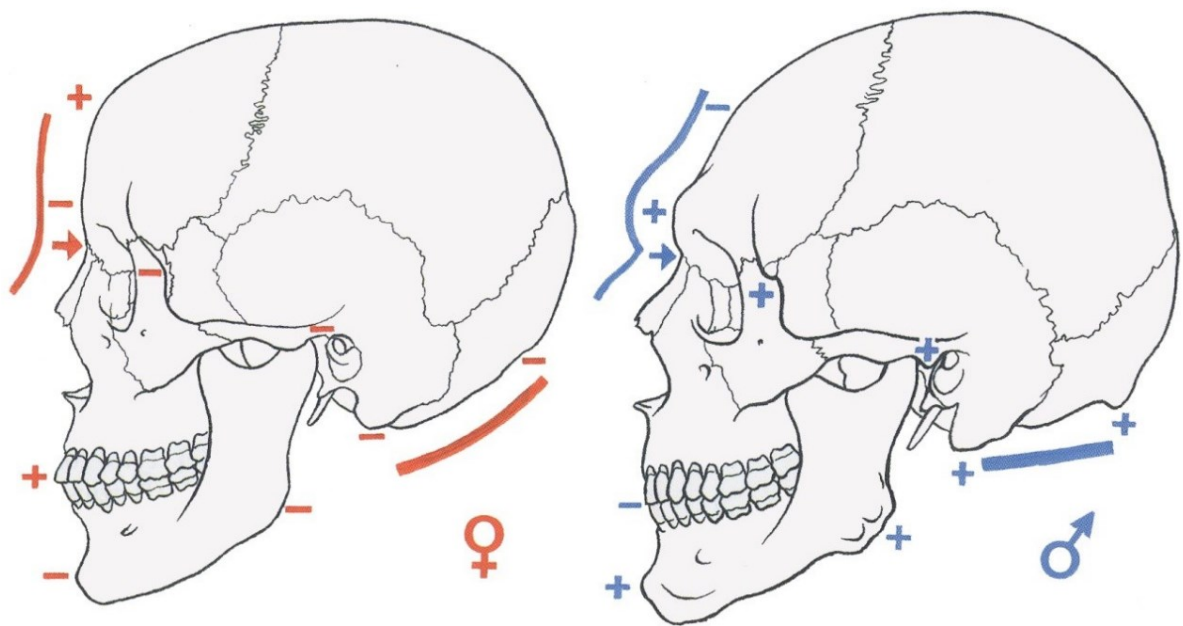
V případě, že jsou kosterní ostatky nekompletní a pánev není dostatečně zachovalá, je druhým nejlepším indikátorem pro odhad pohlaví lebka (Spradley & Jantz, 2011). Na lebce je přítomno několik morfologických znaků, dle kterých může být pohlaví odhadnuto. Celkově je mužská lebka větší, s robustnějšími rysy, zatímco lebka ženská je gracilnější a spíše kulatější. Tyto metrické rozdíly ovšem nejsou pro odhad pohlaví jedné zkoumané lebky dostatečné. Například lebka muže z asijské populace je velikostně více podobná lebce ženy z evropské populace, než lebce muže evropské populace (Byers, 2016). Pro odhad pohlaví jsou tedy důležitější spíše rozdíly tvarové. Mnohé studie ukazují, že se projevy pohlavního dimorfismu mohou lišit napříč geograficky i časově vzdálenými populacemi (Garvin et al., 2014; Musilová et al., 2019). Bylo vypracováno mnoho metod pro odhad pohlaví, které kombinují jednotlivá skóre hodnocených pohlavně dimorfních znaků. Jedná se o škálu na jejímž jednom konci jsou znaky mužské a na druhém konci znaky ženské. Tyto znaky se ovšem mohou překrývat a někteří jedinci mohou vykazovat skóre i pro opačné pohlaví (Dirkmaat, 2012; Langley et al., 2018) (viz. Obr. č. 1).



**Obrázek 1: Ukázka hodnocení pohlavně dimorfních znaků dle skóre 1) nejvíce ženský pohlavně dimorfní znak 5) nejvíce mužský pohlavně dimorfní znak (Langley et al., 2018)**

Mezi oblasti s pohlavně odlišnými tvarovými rozdíly na lebce patří: **nasofrontální přechod** (=oblast *glabella*) - v profilu je u mužů viditelný zlom a zářez v přechodu mezi *os frontale* a *os nasale*, zatímco u žen je tento přechod většinou plynulý. K nasofrontálnímu přechodu laterálně přiléhají *arcus supercilliales* – ty mohou u žen až zcela chybět nebo jsou málo zřetelné, zatímco u mužů jsou velmi výrazné a prominující (Čihák R., 2001; Langley et al., 2018) (viditelné na obrázku č. 2). Mužská lebka zároveň vykazuje relativně větší velikost nasofaryngeálního a orofaryngeálního prostoru (Rosas & Bastir, 2002), což může souviset s vyššími energetickými nároky (Enlow & Hans, 1996). *Tubera frontalia* – u žen je výraznější zakřivení čelní krajiny, u mužů je plynulejší. *Os zygomaticum* - její růst je podmíněn mohutností žvýkacích svalů, větších rozměrů dosahuje u mužů (Enlow & Hans, 1996; Monticelli & Graw, 2008) (viditelné na obrázku č. 2). *Os occipitale: protuberantia occipitalis externa* - oblast úponů krčních a šíjových svalů, u mužů je výrazně prominující. Celkově je oblast *lineae nuchales* u mužů drsnější a více prominující (Rogers, 2005). *Processus mastoideus* - u mužů je větší z důvodu mohutných svalových úponů. Při položení mužské lebky na podložku bez mandibuly, se lebka opírá o procc. mastoidei, zatímco ženská lebka se opírá o condyli occipitales (Čihák R., 2001; Langley et al., 2018) (viz Obr. 2). **Bradová krajina** – ženy

mají tuto oblast na mandibule více zaoblenou, muži více hranatou, *processus alveolares* – u žen viditelná mírná prognácie v oblasti zubních alveolů. *Linea temporalis* – výraznější u mužů (Čihák R., 2001) Příklad pohlavních rozdílů na lebce vyobrazen na Obr. č. 2.



**Obrázek 2: Pohlavně dimorfní rozdíly na lebce**

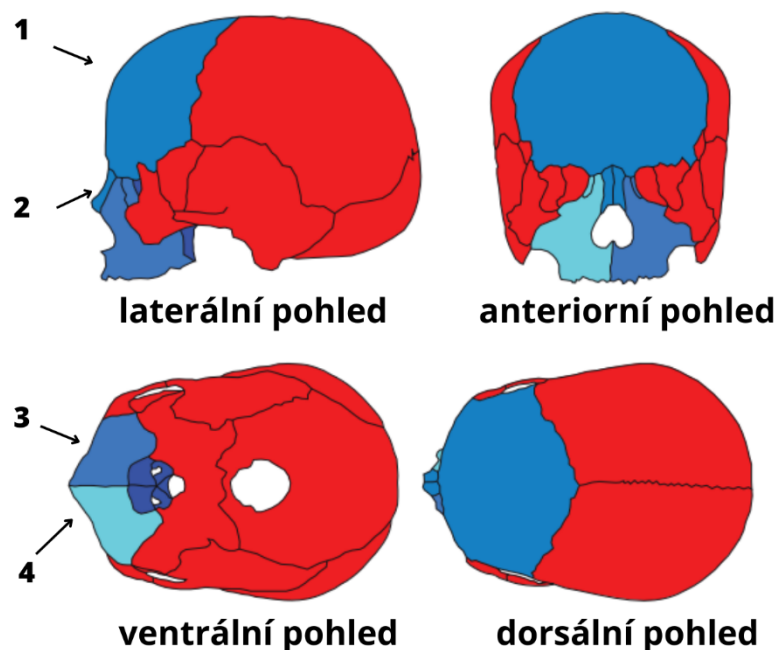
Znaménko (+) zobrazuje, že je hodnocený znak výraznější či více prominující. Znaménko (-) zobrazuje naopak znak méně výrazný či až potlačený (převzato z Čihák R., 2001).

## 2.2 Faktory ovlivňující morfologii lebky

Jak již bylo zmíněno, morfologie lebky je v základu podmíněna genetickými predispozicemi a finálně ovlivněna negenetickými vnějšími vlivy (Harvati & Weaver, 2006b). Můžeme tedy mluvit o multifaktoriální dědičnosti. Neboli, že morfologii lebky je sice geneticky daná, ale jedná se o dědičnost polygenní (čili působení více genů malého účinku) a tím nabývají endogenní i exogenní faktory většího významu při finálním ovlivnění morfologie lebky (Hallgrímsson et al., 2007).

### 2.2.1 Vnitřní vlivy a modularita lebky

Pro pochopení působení vnějších vlivů na morfologii lebky je nezbytné zahrnout i lebeční modularitu. Lebka je pravděpodobně nejkomplexnější část kostry a její tvar je zároveň podmíněn i funkcemi, které konkrétní oblasti lebky zastávají (Richardson, 1980). Lebku můžeme rozdělit na jednotlivé moduly nejen dle funkce, ale také dle vývojového původu, genetického působení aj (Martínez-Abadías et al., 2012). Kostí tvořící lebku slouží primárně k ochraně a podpoře měkkých tkání. Lebka vzniká a vyvíjí se jako funkční komplex tkání, mozku, mozkových obalů, svalů, jazyka, zubů a ústní, nosní či hltanové dutiny. Tvar lebky tak těsně odráží funkční požadavky těchto měkkých tkání v průběhu života (Moss & Young, 1960). Lidská lebka je složitý systém kostí, který vytváří ochranné pouzdro pro mozek, smyslové orgány, začátek trávicí trubice, atd. (Čihák R., 2001; Moss & Young, 1960). Ale právě složitost stavby lebky včetně dynamického kraniofaciálního vývoje je problematická v přesném určení vnitřních, genetických a vnějších, environmentálních faktorů, které se podílejí na její finální podobě. Lebku proto můžeme rozlišovat na dva hlavní oddíly: *neurocranium* (vytváří pouzdro kolem mozku) a *viscerocranium* (obličejová část). Neurokranium, které může být považováno za jeden celek, pak může být na základě vývojového původu rozděleno na lebeční klenbu a bázi. Obličejová část je složená ze čtyř modulů: frontonasální, čichový a levý a pravý modul horní čelisti (viz Obr. č. 3) (Esteve-Altava et al., 2013).



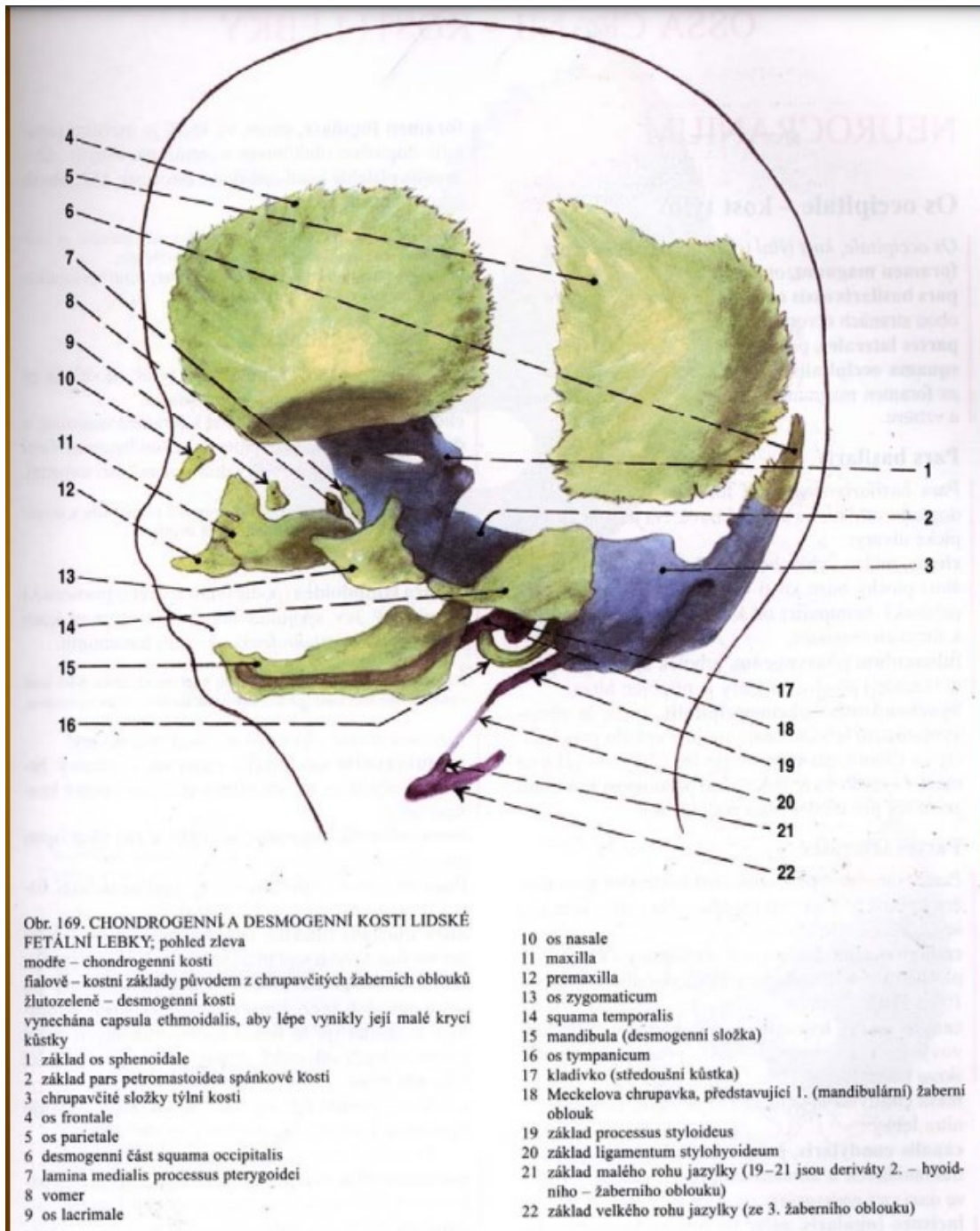
**Obrázek 3: Členění lebky dle modulů:** 1 – modul frontonasální, 2 – modul čichový, 3 a 4 – modul levé a pravé horní čelisti (převzato a upraveno dle Esteve-Altava et al., 2013)

Jiným členěním pak může být obličejová část lebky rozdělena na anteriorní a posteriorní modul. Anteriorní modul (= nasomaxilární komplex) je složen z horní čelisti, těla dolní čelisti, z lící a patrové kosti a z kostí uspořádaných kolem nosu (kost nosní, slzní, čichová, klínová a radličná). Posteriorní modul pak sestává z hltanové části ústního ústrojí a z ramen dolní čelisti. Tyto dva moduly jsou vůči sobě nezávislé. Důvodem nezávislosti může být odlišná rychlost vývoje mozkových laloků. Frontální mozkové laloky a přední lebeční jáma mají kratší postnatální vývoj než temporální mozkové laloky a střední lebeční jáma (Lieberman et al., 2000; Lieberman et al., 2001; Bastir and Rosas, 2005).

Z vývojového hlediska lze rozdělit lebku dle typu osifikace na *chondrocranium* (zakládající se chrupavčitě) a *desmocranium* (osifikující ve vazivu). Původně chondrogenní *neurocranium* nestačilo prudce rostoucímu objemu mozku, proto se na dorzální straně rozevřelo a chondrogenní kosti tvoří u definitivní lebky člověka už pouze spodinu lebeční, rostoucí enchondrální osifikací. Naproti tomu desmogenní *neurocranium*, tvořící klenbu lebeční, vzniká přímo z mezenchymu desmogenní osifikací. Desmogenní osifikací roste i obličejová část lebky (viz Obr. č. 4). Rozdělení dle mechanismu vývoje je významné, protože části vzniklé enchondrální osifikací, se jeví jako stabilnější, méně ovlivnitelné vnějšími faktory.



Zatímco růst desmogenní osifikací je ovlivněn růstem orgánů či mechanickými vlivy (Čihák R., 2001; Opperman, 2000; Wilkie & Morriss-Kay, 2001).



Obrázek 4: Ukázka chondrogenní a desmogenní osifikace lebky. Modrou barvou je znázorněna chondrogenní osifikace, žlutozelená barva představuje kosti vzniklé desmogenní osifikací (Čihák R., 2001)

Na jednotlivé moduly mají genetické a environmentální faktory různě silný vliv. Určité morfologické oblasti lebky reagují například na klima více než jiné. Předpokládá se, že obličejová část lebky je celkově nejcitlivější oblastí na vliv negenetických faktorů, protože hraje klíčovou roli při příjmu potravy a adaptaci na prostředí. Dále také proto, že růst obličeje probíhá více v postnatálním než v prenatalním období, kdy je vyvíjející se jedinec v relativně stálém prostředí (Siebert & Swindler, 2003). Naproti tomu tvar báze je více geneticky determinovaný. Předpokládá se, že je na rozdíl od jiných částí lebky stabilnější a vnějšími faktory ovlivňován nejméně (Harvati & Weaver, 2006b; Wood & Lieberman, 2001). Vlivy klimatických faktorů, které souvisejí s adaptivní selekcí jsou výraznější v obličejové části než na mozkovně (Evtsev et al., 2014; Harvati & Weaver, 2006b; Hubbe et al., 2009).

Morfologie lebky je nejdříve adaptovaná na úrovni jedince, dle prostředí a vystaveným vlivům. Některé morfologické znaky lebky totiž také mohou odrážet prodělaná onemocnění či rozdílné přizpůsobení se klimatu. Různé epigenetické varianty zase mohou odrážet průběh embryonálního vývoje (Carolineberry & Berry, 1967). Pokud dochází k trvalejšímu vystavení některého z vnějších faktorů (např. klima), dochází k zabudování adaptace na úrovni populace změnou genetického kódu. K trvalé změně dochází za pomoci evolučních mechanismů jako jsou mutace, genetický tok, genetický drift a mikroevoluční změny způsobené přírodním výběrem. Výše uvedené mechanismy diverzifikovaly lidské populace a formovali jejich fenotypové znaky (Pilloud et al., 2017; Roseman & Weaver, 2007; Smith, 2011; von Cramon-Taubadel, 2014). Vzhledem k rozličné variabilitě lebky je pak odhad původu považován za jeden z nejtěžších úkolů při antropologické analýze. Studium morfologie lebky proto může přinést i poznatky důležité například pro rekonstrukci evolučních vztahů či historii celých populací (Harvati & Weaver, 2006b). Znalost morfologie lebky je důležitá při srovnávání populací, které pocházejí z rozdílných etnických, geografických či stravovacích prostředí. Pro forenzní vědy je nezbytné určení populační afinity kvůli identifikaci lidských pozůstatků (Blumenfeld, 2000). Tvar lebky může být ovlivněn samozřejmě i uměle. Například kulturními a módními aspekty, jako je používání kolébkové destičky či různá ovazování hlavy (Beals, 1972).

### **2.2.2 Klima a jeho vliv na morfologii lebky**

Klima je obecně považováno za jednu z nejdůležitějších selektivních sil působící na tvar i velikost lebky (Beals et al., 1984; Betti et al., 2009). Z klimatických vlivů jsou na lebku nejvíce uplatňovány přírodní podmínky jako sluneční záření, chladnější podnebí či tlak (Coon, 1955).

V extrémně chladných oblastech klima nejvíce ovlivňuje formu lebky a je zde viditelný tlak evolučních změn větší než jinde (Harvati & Weaver, 2006b). Okolní teplota je klimatickým faktorem, který tedy může ovlivňovat nejen celkovou velikost a tvar lebky, ale i menší části, jako je tvar nosu (Nowaczewska et al., 2011). Například populace žijící v chladnějších oblastech mají zvýšenou výšku *apertura piriformis* (Hubbe et al., 2009). Zároveň mají znatelně širší neurokranium, které tak odráží Bergmannovo termoregulační pravidlo (Beals, 1972). Toto pravidlo, aplikované na lebku, predikuje menší a užší lebeční klenbu u populací adaptovaných na teplejší klima. Naopak u populací adaptovaných na chladnější klima predikuje větší a širší lebeční klenbu, což vyplývá z potřeby efektivnějšího udržení tepla v hlavě a mozku (Beals et al., 1984; Katz et al., 2016). Ve střední části obličeje nejvíce na změny klimatu reaguje nosní dutina. To je způsobeno její funkcí ovlivňování teploty a vlhkosti vzduchu, který vstupuje do těla (Carey & Steegmann Jr, 1981). Oblast nosu může korelovat i s proměnnými srážek. Změny zde vykazuje šířka, v menší míře i výška a projekce nosu (Hubbe et al., 2009). Adaptací spojených s termoregulací nalézáme na lebce více. Například variabilitu kraniální kapacity u různých etnických skupin, žijících v různých geografických šířkách, můžeme částečně vysvětlit právě termoregulací (Beals et al., 1984; Kimmerle et al., 2008; Konigsberg et al., 2009).

### 2.2.3 Strava a její vliv na morfologii lebky

Strava je jedním ze zásadních exogenních aspektů ovlivňujících morfologii lebky. Přijímanou potravu je možné sledovat z hlediska kvantity, kvality, skupenství, a dalších faktorů, které mají vliv na celkové zdraví ale i morfologii. Z hlediska kvality může být posuzováno výživové složení stravy, tj. zda strava obsahuje veškeré potřebné látky v dostatečném množství, nezbytných pro správný vývoj a fungování těla. Z hlediska skupenství stravy je prokazatelný vliv tužší stravy na morfologii lebky z důvodu většího zatížení mastikačního aparátu (Noback & Harvati, 2015). Lebka je složitý, vzájemně se ovlivňující komplex kostí a svalů. Biomechanické síly, které vznikají při žvýkání, jsou považovány za primární stimul, který má vliv na kraniofaciální růst a vývoj. Žvýkací svaly jsou nejsilnějšími svaly na lidské lebce. Hrají primární roli při mechanické práci, která vyvíjí tlak a napětí na rostoucí kosti, přičemž všechny růstové zóny na tyto biomechanické síly reagují (Weijs & Hillen, 1986). Zdá se tedy, že existuje silné spojení mezi silou žvýkacích svalů a rozměry kraniofaciálního komplexu, a že změny v aktivitě žvýkacích svalů mohou měnit napětí aplikované na kosti lebky. To může ovlivňovat finální růst a morfologii kraniofaciálního komplexu (Kiliaridis, 2006). Pravděpodobně nejvíce jsou změnami v napětí či v zátěži

ovlivněny ty oblasti kostí, které jsou přímo zapojeny do mechanického zatížení, jako jsou například místa svalových úponů (Kubota et al., 1998). Bylo zjištěno, že mohutnost žvýkacích svalů je spojena s kraniofaciálními rozměry. Silnější svaly (konkrétně *m. masseter*) totiž mají tendenci negativně korelovat s přední výškou obličeje a délkou ramena dolní čelisti - jeho zkrácením dochází i ke snížení síly potřebné ke kousání. Zároveň silnější svaly pozitivně koreluje s intergoniální a bizygomatickou šířkou (Raadsheer et al., 1996).

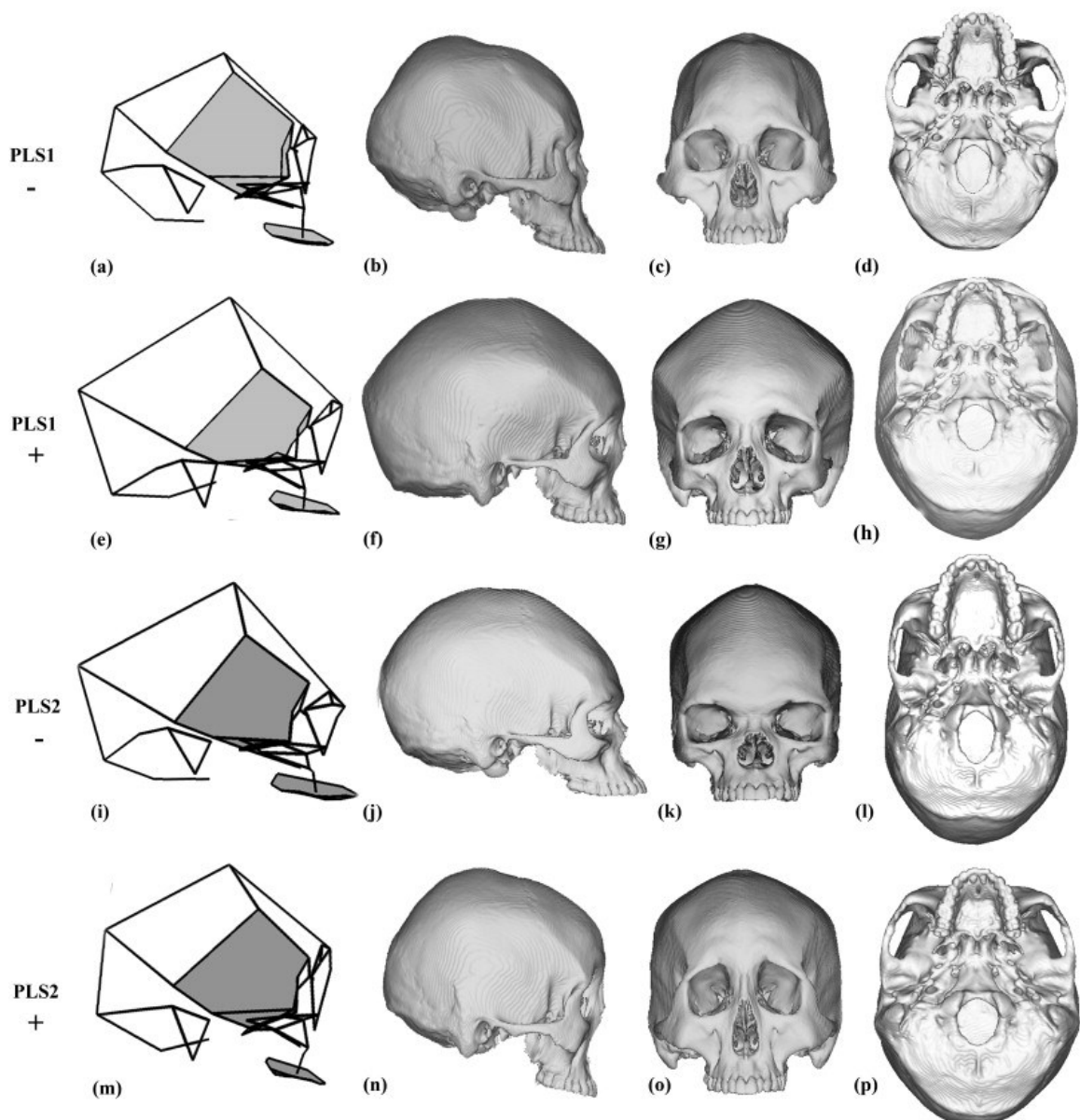
V průběhu historie došlo k obměnám subsistenčních strategií i změnám v úpravě zpracování potravy. Tepelné zpracování potravy se stalo jedním z hlavních způsobů úpravy potravy a byla hojně využívána již lovci a sběrači. Tepelná úprava potravin zahrnuje spousty výhod jako je zvýšení nutriční hodnoty, lepší stravitelnosti, inaktivace toxinů a parazitů či prodloužení trvanlivosti jídla. Zároveň je tepelně upravená strava měkčí, čímž klade menší energetické i časové nároky na její rozžvýkání (Agrawal et al., 1997; Paschetta et al., 2010; Wandsnider, 1997). I s přechodem na zemědělství došlo ke změnám ve složení i konzistenci potravy, což vedlo k ulehčení mechanických nároků na zpracování potravy. V důsledku konzumace měkčího jídla došlo k poklesu aktivity žvýkacích svalů. Následné omezení zatěžování kraniofaciálního skeletu vyvolalo redukci velikosti svalů i struktur lebky spojených s mastikační zátěží (González-José et al., 2005). Studie zkoumající populační skupiny před a po přechodu na zemědělství popisují signifikantní zmenšení lebečních struktur souvisejících se žvýkáním. Výsledky těchto studií popisují zkrácení *m.masseter* a *corpus mandibulae* nebo zmenšení mandibulární symfýzy (Carlson, 1976). Díky změnám v technologiích v přípravě potravy během posledních několika tisíc let, je zde předpoklad, že tyto technologie přispěly k celkově menší velikosti obličeje z důvodu menší zátěže žvýkacích svalů. Předpoklad, že ke zmenšení došlo vlivem vnějších vlivů, a nejsou pod genetickou kontrolou, potvrzují populace, které v relativně krátkém časovém období přešly na moderní stravu a jsou u nich pozorovány stejné morfologické adaptace (Corruccini, 1974; Lieberman et al., 2004). Změna stravy nejvíce přispívá k modifikaci alveolárních výběžků maxilárního a mandibulárního oblouku i patrové struktury (Beecher, et al. , 1983; Lieberman et al., 2004). Struktury na lebce, které jsou nejvíce ovlivněny mechanickým zpracováním potravy (*maxila, mandibula, os palatinum, os zygomaticum,..*) vykazují vyšší variabilitu než struktury, které jsou mechanickému zatížení vystaveny méně (lebeční klenba, *basiscranium*), z čehož plyne adaptační schopnost lebečních struktur na druh přijímané potravy (Von Cramon-Taubadel, 2009).

Mimo biomechanických sil působících při zpracování potravy má na morfologii lebky v souvislosti s potravou vliv i kvalita potravy. Ta by měla zahrnovat všechny důležité výživové

složky a pokrývat energetický příjem. Pokud jedinec prochází obdobím malnutrice, dochází v reakci na hladovění k hormonálním a fyziologickým změnám, ovlivňující růst kostí (Devlin, 2011). Následek malnutrice je vidět v chudších společnostech s nedostatečným přístupem ke kvalitní stravě, ale také u chorob souvisejících se stravou jako je celiakie, zánětlivé onemocnění střev či jiný hormonální nedostatek. Tyto faktory mohou mít za následek nedostatečné vyjádření růstového genetického potenciálu. V populacích s výrazným nutričním stresem nemusejí muži dosáhnout svého plného genetického růstového potenciálu jakého by dosáhli při nutričně bohaté a vyvážené stravě (Frayer & Wolpoff, 1985; Gray & Wolfe, 1980). Se změnou životního stylu (například změna prostředí, adopce podvyživených dětí nebo léčba nemocí), pak dochází u původně podvyživených jedinců k jednoznačnému růstu (Golden, 1994). Jedna z důležitých složek potravy mající vliv na růst a vývoj kostí jsou proteiny (González-José et al., 2005), které mohly v minulosti rozdělovat chudší sociální vrstvy od bohatších, které častěji konzumovaly maso. Studie ukazují, že deficit proteinů negativně ovlivňuje rychlost růstu jedince (Stini, 1969; Golden, 1994). Obecně vede strava s nedostatečným množstvím bílkovin k menším lebám (Sardi et al., 2006; Bigoni et al., 2013).

Nepochybně má subsistenční strategie vliv na tvar lebky. Rozdíly ve způsobu života mají za následek odlišné stravovací návyky a různé konzumované druhy potravin. Určení změn morfologie lebky v důsledku stravy ale může být nepřesné, protože je zde mimo dalších vlivů, nezanedbatelný i vliv klimatu. Klima úměrně souvisí s přijímanou potravou s ohledem na její dostupnost. S většími zeměpisnými šířkami totiž klesá konzumace rostlin v populacích lovců a sběračů. Růst a diverzita flóry se snižuje se zvyšující se zeměpisnou šířkou. Naopak podíl rybolovu se zvětšujícími se zeměpisnými šířkami roste (Cordain et al., 2000). Mezi změny nastalé po přechodu z potravní strategie lovců a sběračů na zemědělství patří posun začátku *musculus temporalis*, tvarové změny v *musculus masseter* či širší patro (Paschetta et al., 2010). Obecně se předpokládá, že strava, které zahrnuje tužší a tvrdší složky potravy, vyžaduje více mastikačního úsilí k jejich zpracování ve srovnání s jemnými a měkkými zemědělskými produkty, které mají vysoký podíl zpracovaných zrn (Carlson, 1976; Kohyama et al., 2004). U stravy vyžadující větší mechanickou sílu se očekávají adaptace v morfologii lebky, které zvýší a rozptýlí sílu skusu (Hylander, 1972; Noback & Harvati, 2015). Významná je zde velikost a trojrozměrné uspořádání žvýkacích svalů. U populací, u kterých převažuje lov či rybolov (obr. 5 A-D), je zřetelné užší a nižší *neurocranium*. Pro zpracování mechanicky odolnějších potravin je totiž zapotřebí větších a více anteriorně umístěných úponů žvýkacích svalů (*musculus temporalis* a *musculus masseter*) a naopak více posteriorně umístěn zubní oblouk, aby se zvýšila

síla žvýkacích svalů (Noback & Harvati, 2015). Oproti tomu populace závislé na zemědělství (obr. 5 E-H) vykazují širší *neurocranium* s tenčím a relativně kratším jařmovým obloukem a menšími úpony pro žvýkací svaly (Noback & Harvati, 2015). Při konzumaci tuhé stravy dochází ke zmenšení *angulus mandibulae* (úhel mezi tělem a ramenem dolní čelisti) a prodlužování *ramus mandibulae* (Gionhaku & Lowe, 1989). Při příjmu měkké stravy došlo naopak ke zvětšení *angulus mandibulae* (Frake & Goose, 1977; Moore et al., 1968). Na Obr. č. 5 jsou zobrazeny ještě rozdíly v morfologii lebky u populací sběračů a pastevců (obr. 5 I-P), kde dochází k tvarovým změnám se zvyšujícím se podílem sběru. (Noback & Harvati, 2015).



**Obrázek 5: Ukázka rozdílných morfologií lebky v závislosti na subsistenční strategii (Noback & Harvati, 2015)**

### **2.2.4 Další environmentální faktory ovlivňující morfologii lebky**

Kromě stravy či klimatu má na morfologii lebky vliv i socioekonomický status jedince. Socioekonomický status zahrnuje postavení jedince ve společnosti, jeho vzdělání, zaměstnání, příjem, přístup k lékařské péči, stravu apod. Na tyto environmentální faktory jakými jsou zdraví, hygiena, strava, urbanizace, apod, reaguje lidské tělo změnou morfologie, kterou někteří antropologové nazývají změnou sekulární. Tato změna vyplývá ze schopnosti organismu reagovat na environmentální podněty pomocí změn v morfologii (Weisensee & Jantz, 2011) a výraznost této změny závisí na stupni vývoje průmyslu či socioekonomických podmínkách. Například projevy sekulárního trendu v morfologii lebky u německé a americké populace mají sice stejný morfologický vzor, ale u německé populace nejsou změny, tak výrazné (Jellinghaus et al., 2018). Sekulární změna je tedy ukazatelem zdraví populace, která se mění v průběhu času (Tanner, 1992) či může ukazovat propojení mezi tělesným růstem a životním prostředím (Cole, 2000). Vysvětlením těchto změn v morfologii lebky může být rychlý rozvoj průmyslu a zavedení nových technologických inovací (průmyslová revoluce), kvalitní zdravotní péče a celkové zlepšení hygienických podmínek (Prazuck et al., 1988).

Podstatné morfologické změny na lebce mohou být také vyvolány různými epidemiemi nemocí (mor, neštovice, cholera, tuberkulóza), rozdílnou délkou života v raném novověku a dnes, či rozdíly ve venkovských a městských podmínkách (Angel, 1976). Environmentální vlivy nezanechávají změny v důsledku zlepšení životních podmínek pouze na morfologii lebky, ale na celém skeletu. Nejvýraznějším viditelným projevem je vzrůst tělesné výšky, pozorovaný na mnoha populacích po celém světě (Cole, 2003). Z minulosti máme důkazy o nižší tělesné výšce např. z dob Koloniální Ameriky, ze které máme zachované menší velikosti oblečení, nábytku či domů (Angel, 1976). Dalším příkladem může být Nizozemí, kde nejdříve docházelo k pozitivnímu růstu tělesné výšky, ale v průběhu 18. století se začala výška naopak snižovat. Ke snižování výšky docházelo v důsledku chudé sklizně a vysokým cenám obilí, což zapříčinilo chudobu a nedostatečnou výživu dětí (Floud et al., 1990; Komlos, 1985).

Vliv výše uvedených faktorů na morfologii lebky je jedním z nejvíce diskutovaných témat mezi antropology. Lebka je ale ovlivněna i již zmíněnou populační specifitou či klimatem, což se odráží i na expresi sekulární změny.

### **2.2.5 Mezipopulační variabilita**

Mezipopulační variabilita je dána kombinací různých environmentálních a genetických faktorů. Studie, zabývající se mezipopulační variabilitou naznačují, že rozdíly mezi populacemi

jsou výraznější než například rozdíly mezi pohlavím v rámci hodnocených populací (Bejdová et al., 2013; Musilová et al., 2019). V předchozích kapitolách byly shrnuty vnitřní i vnější faktory, které mají prokazatelný vliv na morfologii lebky. Proto můžeme pozorovat specifickou morfologii lebky u populací adaptovaných na určité klimatické podmínky (Např. Beals, 1972; Beals et al., 1984; Harvati & Weaver, 2006; Konigsberg et al., 2009) subsistenční strategii, či stravu (Např. Corruccini, 1974; Cordain et al., 2000; Lieberman et al., 2004; Von Cramon-Taubadel, 2009; Noback and Harvati, 2015).

Více studií pak prokázalo vliv socioekonomického statusu na morfologii lebky - jako dělicí parametr mezi vrstvami obyvatel se ukazuje kvalita přijímané stravy či celkový zdravotní stav. Nízko bílkovinná strava či dokonce malnutrice často souvisí se socioekonomickým statutem a má prokazatelně negativní vliv na morfologii lebky (Např. Gray and Wolfe, 1980; Devlin, 2011; Bigoni et al., 2013).

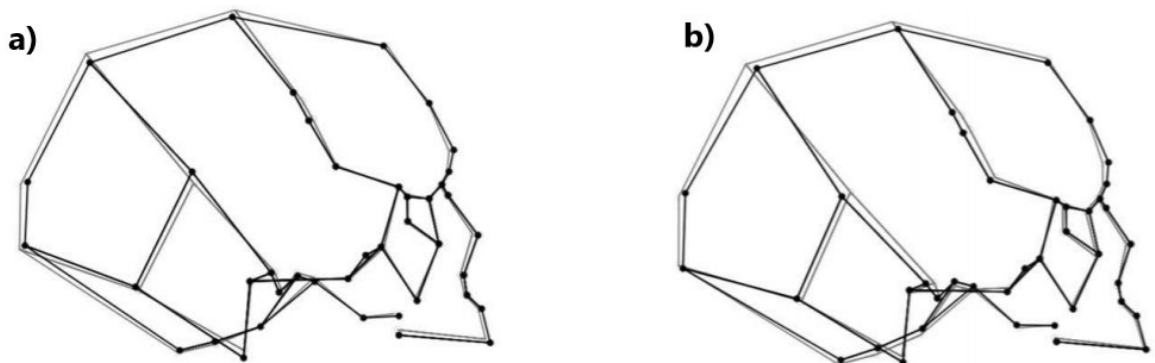
Mezipopulační variabilita byla studovaná již v několika studiích, které studovaly časově vzdálené populace (Bejdová et al., 2013; Buretić-Tomljanović et al., 2006; Goose, 1962, 1981; Jantz & Meadows Jantz, 2000). Obecně se dá o změnách v morfologii lebky v čase říci, že dochází postupně k redukci bizygomatické a bimaxilární šířky (Goose, 1981), zvětšení *angulus mandibulae* (Frake & Goose, 1977) či zúžení patra (Goose, 1962). Větší mandibulární úhel souvisí s přechodem na měkčí stravu a je důsledkem snížení svalového napětí potřebného ke konzumaci potravy (Frake & Goose, 1977; Goose, 1981; Seddon, 1984).

Jak bylo v předchozí kapitole zmíněno, morfologie lebky je ovlivněna i tzv. sekulárním trendem. Jsou to změny, které nastaly po zkvalitnění životních podmínek populace. U těchto populací bylo pozorováno zvýšení a zúžení lebeční klenby. Zároveň dochází k prodlužování a mírnému zužování v obličejové části (Jantz & Meadows Jantz, 2000). Tato změna morfologie byla pozorována například u chorvatské či portugalské populace, u které byla vyzorována zmenšující se šířka lebky u obou pohlaví a prodlužující se růst obličejové části lebky (Buretić-Tomljanović et al., 2006; Weisensee & Jantz, 2011) (viz Obr. č. 6). U německé či americké populace je zase pozorována zvyšující se a zužující se lebeční klenba s delší lebeční bází (Jantz & Meadows Jantz, 2000; Jellinghaus et al., 2018).

Změna morfologie lebky v důsledku zkvalitnění životních podmínek, ale nemůže být přičítána pouze přechodu z tuhé stravy na měkčí. Mnohé studie dokazují, že tuhost stravy ovlivňuje spíše jen obličejovou část lebky, která je z důvodu měkčí stravy vystavena menšímu žvýkacímu stresu. Jantz Meadows a Jantz (2000) pak ve své studii zjistili, že více je sekulárními změnami ovlivněna lebeční klenba než obličejová část, která je více ovlivněna mastikací. Řada



studií se shodne, že na vliv změny morfologie lebky má vliv spíše kvalita potravy a její nutriční hodnoty (Weisensee & Jantz, 2011). Jako například studie Angela (1982), zabývající se velikostí lebeční klenby v závislosti na velikosti lebeční báze. Ve své studii argumentuje citlivostí lebeční báze na nutriční stres, kdy není lebeční báze při nutričním stresu schopna nést hmotnost mozku, což vede k oploštění báze a rozšiřování lebeční klenby. V další studii Miller a Corsellis (1977) zastávají teorii, že na velikost lebeční klenby má vliv velikost mozku, který se v důsledku kvalitní výživy a zdraví zvětšuje.



**Obrázek 6: Ukázka změny morfologie lebky u portugalské populace**

*Porovnání lebek z počátku 19. století a lebek recentních a) změny na mužské lebce, b) změny na ženské lebce. Černé zobrazení znázorňuje morfologii z počátku 19. století, šedá barva znázorňuje recentní populaci (Weisensee & Jantz, 2011)*

### 3. Charakteristika populačního vzorku raného novověku

Populační soubor z období raného novověku, tj. z 16. - 18. století, pochází z města Opavy, které náleží ke starým sídelním územím. Středověké osídlení Opavy se utvářelo pravděpodobně ve 12. století na obchodní cestě z Moravy do Polska. Zároveň byla tato cesta součástí „Jantarové stezky“ spojující Jadran s Baltem. Byla zde tedy značná migrace a heterogenita obyvatelstva. Během 16. století pak byla Opava silně zasažena reformací a probíhaly zde ostré náboženské konflikty. Během třicetileté války pak bylo město obsazené Dány i Švédy. Po skončení třicetileté války se na složení obyvatelstva začal projevovat vliv habsburské monarchie. Národnostní složení města se postupně měnilo ve prospěch německého obyvatelstva. Dle typu a umístění hřbitova, kde byli jedinci z raně novověkého souboru pochováni, je předpokládáno, že se jedná o obyvatelstvo spíše středních společenských vrstev, městské obyvatelstvo. Společnost v raném novověku byla strukturovaná a každá vrstva měla své povinnosti a výsady. Společenský status byl připisován již při narození a ženy neměly stejná práva a příležitosti jako muži. Sociální status ovlivňoval oblékání, stravu, vzdělávací a profesní příležitosti, i sociální návyky (Mitchell, 2009). V období raného novověku byly především nižší vrstvy vystaveny mnoha negativním vlivům. V tomto období ještě zdaleka nebyla důsledně dodržována hygiena či nebyl přístup ke kvalitní lékařské péči. Vzhledem k časté malnutrici u těchto sociálních vrstev pak v kombinaci s nedostatečnou hygienou, migrací i urbanizací, docházelo k častým nákazám – epidemie moru, tyfu, pravých neštovic či úplavice. V 17. století pak mimo čtyř větších morových vln probíhala i třicetiletá válka, během níž došlo k ještě většímu zhoršení životních podmínek. Obyvatelstvo bylo vystaveno hladomoru či konzumovalo zkažené potraviny, které vyvolávaly onemocnění zažívacího traktu (Bramanti et al., 2018; Hlaváčková & Svobodný, 2004; Munck, 2002).

Po nepříznivém období během 17. století, ale nastalo období rychlých technologických pokroků, které provázely průmyslovou revoluci - vynález parní energie, intenzifikace zemědělství (umožněna kvalitnějšími hnojivy) či střídání plodin a zavádění krmných plodin. Všechny tyto kroky umožnily celoroční dostupnost živočišných produktů a zajistily přístup ke kvalitnější a výživnější stravě (Clark, K., Casella, 2009; Roberts & Cox, 2007). Intenzifikace zemědělství spolu s rostoucím obchodem s cukrem a dalším zbožím vedly k celkovým změnám ve stravování (Rando et al., 2014). Předindustriální stravu lze obecně považovat za relativně hrubou, i když primární prvky, které ji tvoří,

jakými jsou chléb a pivo, nejsou tak odlišné od moderního stravování. Naopak postindustrializovaná lidská strava je výrazně měkčí a rafinovanější než tradiční zemědělská strava, a proto velmi málo přispívá k opotřebování zubů (Kaifu et al., 2003; Reinhardt A. G., 1983). To je primárně důsledek pokroku v oblasti technologického zpracování potravin, který účinně zbavuje potraviny veškerých abrazivních částic či vláknitého obsahu (Mays, 2002).

## 4. Cíle práce a hypotézy

Cílem diplomové práce je porovnání morfologie lebky dvou časově vzdálených populací žijících na historicky stejném území se zaměřením na faktory ovlivňující její morfologii. Hodnoceny budou mezi sebou populační vzorky, které jsou od sebe časově vzdáleny cca 500 let - raně novověké (16.-18. století) a recentní populační vzorky (21. století). Lebka bude analyzována z hlediska variability a průměrné formy a tvaru lebky s ohledem na pohlavní dimorfismus za pomoci geometrické morfometrie.

### CÍLE PRÁCE

- 1) **Zhodnotit a porovnat variabilitu morfologie lebky u raně novověké a recentní populace**
- 2) **Zhodnotit a porovnat pohlavní dimorfismus lebky u raně novověké a recentní populace**
- 3) **Zjistit diachronní změny morfologie lebky**

### HYPOTÉZY

- 1) Předpokládáme diachronní změny lebky mezi raně novověkou a recentní populací. V důsledku zkvalitnění životních podmínek bude lebeční klenba relativně vyšší a užší u recentní populace, zároveň bude relativně užší i její obličejová část.
- 2) Pohlavně dimorfní znaky budou přítomny u obou hodnocených populací, rozdílná bude míra projevu pohlavního dimorfismu.

## 5. Materiál

Materiálem pro tuto diplomovou práci byly lebky raně novověké a recentní české populace. Z analýzy bylo vyjmuto hodnocení dolní čelisti. V práci je hodnocen sloučený soubor čítající 174 jedinců. Hodnocený soubor raně novověké populace čítá 37 jedinců v odhadovaném věku 20-60 let, 22 mužů a 15 žen (viz Tab. 1). Tito jedinci pocházejí z tzv. Nového hřbitova, kde byli pohřbeni mezi 16. – 18. století obyvatelé Opavy a přilehlých obcí. Hřbitov se nachází v místě dnešního pivovaru na severozápadním okraji historického jádra Opavy. Za nejstarší známý letopočet dokládající existenci hřbitova bylo možné označit rok 1588. Vzhledem k umístění a typu hřbitova lze předpokládat, že zde byli pohřbívání zástupci střední třídy, převážně městské obyvatelstvo (Kovacik & Zezula, 2009; Kozák, 2009; Zezula et al., 2010). U každého vzorku bylo odhadnuto pohlaví pomocí Brůžkovy vizuální metody (Bruzek, 2002), která poskytuje přesnost odhadu až 98 % při použití celé kyčelní kosti. Do studie byli zařazeni pouze ti jedinci, u kterých byla dobrá zachovalost lebky a nebyla na nich shledána žádná patologie, která by mohla ovlivnit konečné výsledky. Soubor s recentní populací zastupují pacienti nemocnice Motol a nemocnice Na Homolce, kteří byli narození mezi lety 1945-1991. Tento soubor čítá 137 jedinců ve věku 20-69 let, 57 žen a 80 mužů (viz Tab. 1). Jedná se o pacienty bez patologických změn, které by měly vliv na morfologii lebky. Ze souboru byli vyřazeni jedinci nad 69 let, jednak z důvodu atrofických změn a také kvůli sjednocení věkového zastoupení obou populací.

**Tabulka 1: Zastoupení jedinců v jednotlivých populacích**

<b>Populace</b>	<b>Ženy</b>	<b>Muži</b>	<b>Celkem</b>
<b>Raně novověká</b>	15	22	37
<b>Recentní</b>	57	80	137

## 6. Metody

Raně novověké lebky i recentní pacienti byli snímání/pomocí počítačové tomografie Somatom Sensation 16 (Siemens, Erlangen, Německo) na radiodiagnostické klinice v nemocnici Na Homolce v Praze. Snímky byly anonymizovány a uloženy ve formátu DICOM (*digital imaging and communications in medicine*), ve kterém se uchovávají radiologická objemová data.

### 6.1 Úprava dat

Digitalizované CT skeny byly následně zmenšeny a upraveny v 3D programech Amira 5.3.3., kde byly převedeny na trojúhelníkovou síť virtuálního modelu lebky a byly ořezány nepotřebné části (v případě této práce se jednalo o ořezání destičky a části dolní čelisti), a v programu Meshlab v2016.12, kde byly ořezány všechny nehodnocené části lebky (dolní čelist a částečně *proc. alveolaris maxillaris* – dolní čelist byla z analýzy vyřazena z důvodu vysoké variability a časté absence zubů), byly zadělány případné volné prostory („díry“ vzniklé při ořezávání) v 3D modelu a nakonec došlo k redukci trojúhelníkové sítě (decimaci) na cca 100 000 trojúhelníků. Takto upravený materiál byl přenesen do programu Morphome3cs II, kde byl statisticky zpracován. Na modely lebek bylo rovnoměrně nanášeno osm zvolených landmarků (viz Tab. 2, Obr. č. 7), orientačních bodů, které se používají k definování a zaznamenávání vzdálenosti, úhlů, křivek a souřadnic pro kvantitativní morfologické srovnání skupin s výslednou analýzou biologického tvaru (Bookstein, 1991). Původně určený landmark Mastoidale (= párový kranio-metrický bod na vrcholu *proc. mastoideus*) byl z důvodu nedokonalého zachování raně novověkých lebek změněn na *fossa mandibularis*, bod ve středu *fossa mandibularis ossis temporalis*, která byla kompletně zachována u všech analyzovaných lebek. Landmarky byly nanášeny s průměrnou chybou 0,56 mm dle metody von Cramon-Taubadel *et al.* (2007). Jejich umístění slouží pouze k rigidní registraci modelů na sebe, a proto chyba nanášení není podstatná pro další analýzy (Obr. č. 8).

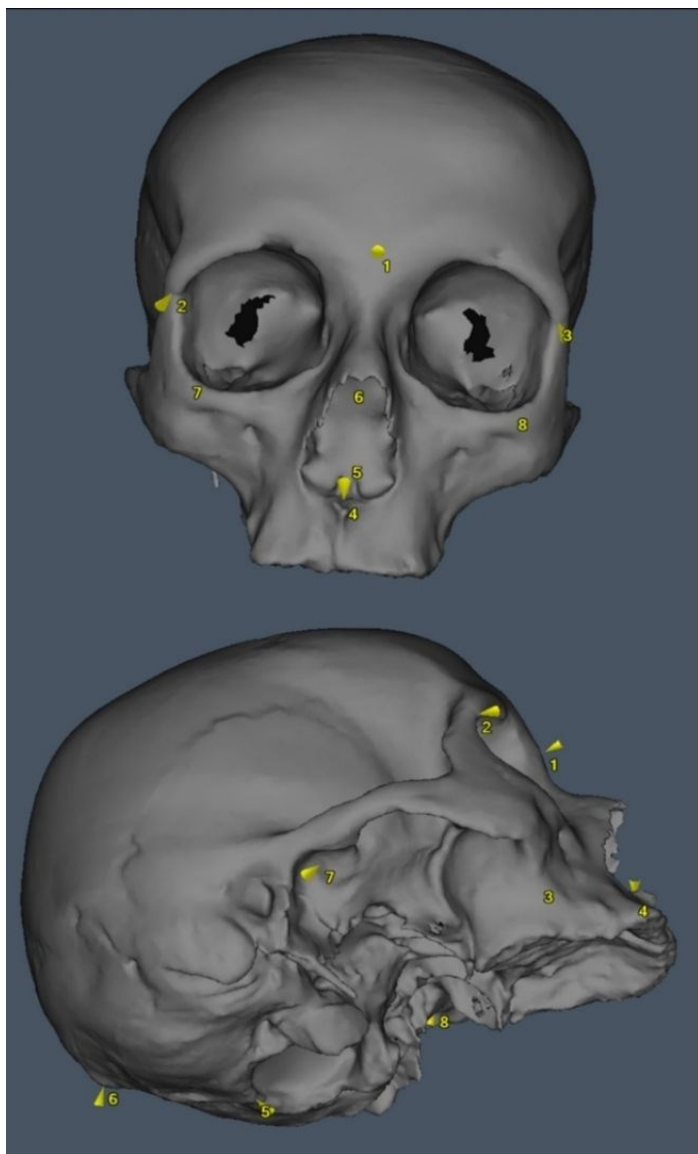
**Tabulka 2: Vybrané landmarky a jejich definice**

Landmarky	Definice landmarku
Glabella	Kranio-metrický bod ležící na dolním okraji čelní kosti nad nosním kořenem mezi nadočnicovými oblouky. Nachází se v průsečíku střední lebeční roviny a spojnice horního okraje nadočnicových oblouků.

---

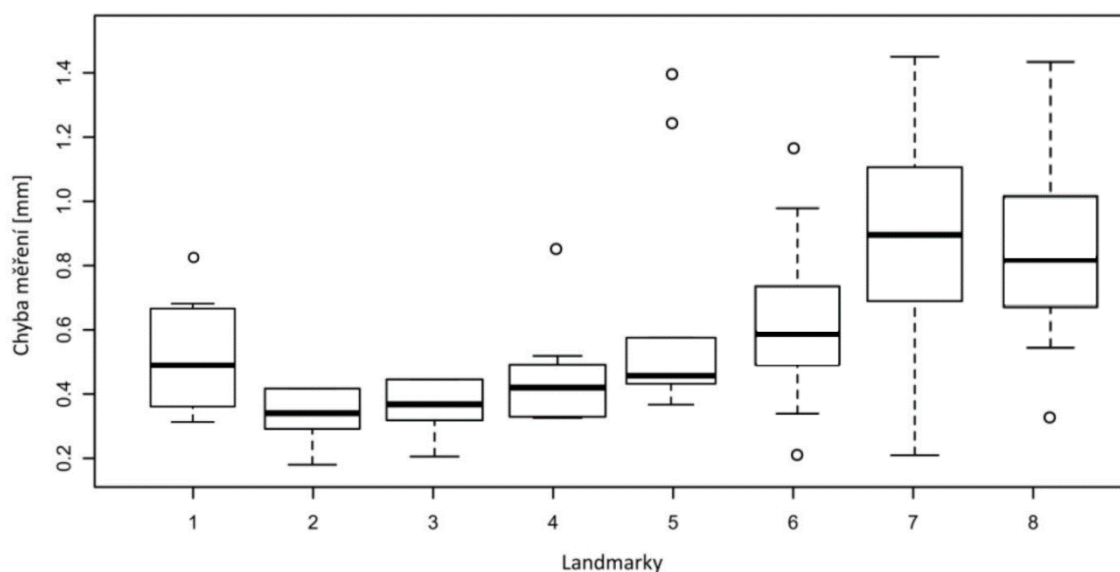
Frontomalare orbitale dx, sn	Párový kranio­metrický bod ležící na vnějším okraji očnice v místě průtnutí se <i>sutura frontozygomatica</i>
Nasospinale	Kranio­metrický bod ležící ve střední čáře na dolním okraji <i>apertura piriformis</i> .
Opisthion	Kranio­metrický bod ležící na průsečíku mediální roviny se zadním okrajem <i>foramen magnum</i> .
Inion	Kranio­metrický bod ležící na průsečíku mediální roviny s <i>linea nuchae superiores</i> .
Fossa mandibularis dx, sn	Párový bod ležící ve středu <i>fossa mandibularis ossis temporalis</i> .

---



1. Glabella
2. Frontomalare orbitale dx
3. Frontomalare orbitale sn
4. Nasospinale
5. Opisthion
6. Inion
7. Fossa mandibularis dx
8. Fossa mandibularis sn

**Obrázek 7: Umístění zvolených landmarků**



**Obrázek 8: Grafické znázornění chyby při nanášení landmarků v krabicovém grafu.**

V Morphome3cs také došlo k odstranění vnitřních povrchů (endokrania), které program provádí automaticky pomocí nastaveného algoritmu. Okolo lebky byla zkonstruována virtuální krychle, jejíž délka strany odpovídá stonásobku vzdálenosti dvou nejvzdálenějších bodů vybrané lebky. Na střed této virtuální krychle bylo zarovnáno geometrické těžiště lebky a na samotné krychli se poté vydefinovala množina 26 bodů – 8 vrcholů krychle, 6 středů stěn a 12 středů hran. Vnější povrch lebky byl zkonstruován na základě viditelnosti trojúhelníků z těchto bodů. Pokud trojúhelníky viditelné nebyly z alespoň dvou bodů, došlo k jejich odstranění. Tímto algoritmem došlo k odstranění vnitřních povrchů, které nebyly viditelné pod vnějším povrchem (exokranium) (Musilová et al., 2016).

Dalším krokem v analýze v programu Morphome3cs II, bylo využití metody CPD-DCA, neboli *Coherent point drift – Dense correspondence analysis*, pomocí které došlo k zarovnání modelů lebek na sebe a dosažení jejich homologie. Na modely byla nejprve aplikována generalizovaná Procrustovská analýza (GPA), pomocí které jsou na sebe modely lebek rigidně zarovnané, podle 8 námi předem umístěných landmarků. Poté byl spuštěn algoritmus CPD – DCA, který nerigidní registraci (nerigidní registrace se dá popsat jako elastická transformace, kdy dochází k ohýbání modelů) kompenzuje deformaci mezi studovanými trojúhelníkovými sítěmi lebky a templátovou základní sítí. Dle zvoleného templátu byly identifikovány chybějící vrcholy trojúhelníkové sítě, ta je následně deformovaná odpovídajícím dopočtem povrchu. Na základě blízkosti bodů, jsou po registraci přiřazeny



homologní vrcholy trojúhelníkové sítě. Body s neidentifikovanými korespondujícími variantami jsou ze sítě vyřazeny. Tímto přístupem bylo dosaženo povrchů s homologicickou topologií. Následně byla znovu provedena GPA korespondujících bodů sítě. Se zarovnáním lebek byl zároveň proveden dopočet u poškozených části povrchu (Dupej et al., 2015; Musilová et al., 2016)

## 6.2 Statistická analýza

### 6.2.1 Dvouvýběrový t-test

Dvouvýběrový t-test se používá pro porovnání středních hodnot dvou nezávislých výběrů. Předpokladem pro test je normální rozdělení v obou výběrech. Normální rozdělení lze graficky vyjádřit Gaussovou křivkou. Normalita byla ověřena pomocí Shapirova-Wilkova testu. V této práci je dvouvýběrový t-test použit pro porovnání modelu lebky raně novověké a recentní populace a stanovení signifikantních rozdílů. Tento test ověřuje nulovou hypotézu, kdy se střední hodnoty dvou nezávislých výběrů statisticky neliší. Test byl použit na všechny povrchové body trojúhelníkové sítě modelů lebek, díky čemuž bylo možné vizualizovat míru signifikance konkrétních povrchových bodů trojúhelníkové sítě modelů při porovnávání dvou populačních souborů (Pezzullo, 2013; Zvára & Štěpán, 2006).

### 6.2.2 Analýza hlavních komponent

Analýza hlavních komponent (PCA = *Principal component analysis*) je statistická metoda, při které dochází k redukci dimenzionality dat na menší počet komponent. Jedná se o multivariační analýzu, pomocí které dochází k vyextrahování důležitých informací ze souboru, ke sledování variability a ke zjednodušení vzájemných znaků. Hlavní komponenty jsou kombinací původních proměnných a popisují variabilitu sledovaných znaků. První hlavní komponenta představuje lineární závislost, zachycující největší rozptyl souboru a vysvětlující největší procento variability. Každá další komponenta pak popisuje menší část variability nezávisle na komponentě předchozí (Abdi & Williams, 2010; Hotelling, 1933; Mitteroecker & Gunz, 2009).

Procentuální příspěvky jednotlivých hlavních komponent jsou graficky znázorněné pomocí suťového grafu a o počtu nejrelevantnějších hlavních komponent, přispívajících

k celkové variabilitě souboru, rozhoduje dělicí kritérium, tzv. „*broken stick*“ viditelné v grafu jako dělicí čára. Komponenty nacházející se nad touto čarou ovlivňují variabilitu souboru nejvíce. Naopak komponenty nacházející se pod ní přispívají k variabilitě malým příspěvkem. Graficky je variabilita hlavních komponent u hodnocených souborů zobrazena pomocí konfidenčních elips v bodovém grafu, kde jsou obvykle zobrazeny první 2-3 hlavní komponenty. Elipsy vymezují oblast, kde se pravděpodobně nachází jedinec vybrané skupiny (Haruštiaková et al., 2012).

### **6.2.3 MANOVA (Multivariate analysis of variance)**

Je statistická metoda rozšiřující analýzu rozptylu ANOVA (Analysis of variance). Analyzuje závislost dvou a více náhodných veličin na hodnotě znaku, který vymezuje hodnocený soubor do skupin. Předpokladem úspěšného testu je normální rozdělení souboru a totožný rozptyl ve všech skupinách. Proto byl před testem použit Shapirov – Wilkov test normality s hladinou významnosti 0,05. MANOVOU se ověřuje nulová hypotéza, kdy se testují rozptyly hodnot náhodné veličiny, zda je stejná u všech skupin zkoumaného souboru (French et al., 2008).

## 7. Výsledky

Výsledky jsou rozděleny do 3 základních kapitol. V první části je hodnocena variabilita lebky obou populačních souborů pomocí analýzy hlavních komponent (PCA), která byla zpracována v programu Morphome3cs. Jsou zde zhodnoceny výsledné příspěvky jednotlivých hlavních komponent k celkové variabilitě lebky z hlediska formy i tvaru. Dále jsou populační soubory srovnány v rámci vybraných relevantních hlavních komponent.

V druhé části je hodnocen pohlavní dimorfismus studovaných populací. Analýza byla provedena pomocí vizualizace barevných map na modely průměrných lebek. Ze vzniklé barevné škály lze odvodit průměrnou vzdálenost v daném místě modelu mezi průměrnými hodnotami u porovnávaných skupin. V analýze jsou zahrnuty barevné mapy zobrazující hodnocení tvaru i formy. U hodnocení tvaru je zanedbána velikost, uvedené hodnoty jsou pouze relativní. U hodnocení formy jsou rozdíly zaznamenány v milimetrech. Dalším výstupem jsou mapy signifikance, na jejichž povrchu jsou barevnou škálou zobrazeny p-hodnoty per vertex t-testu.

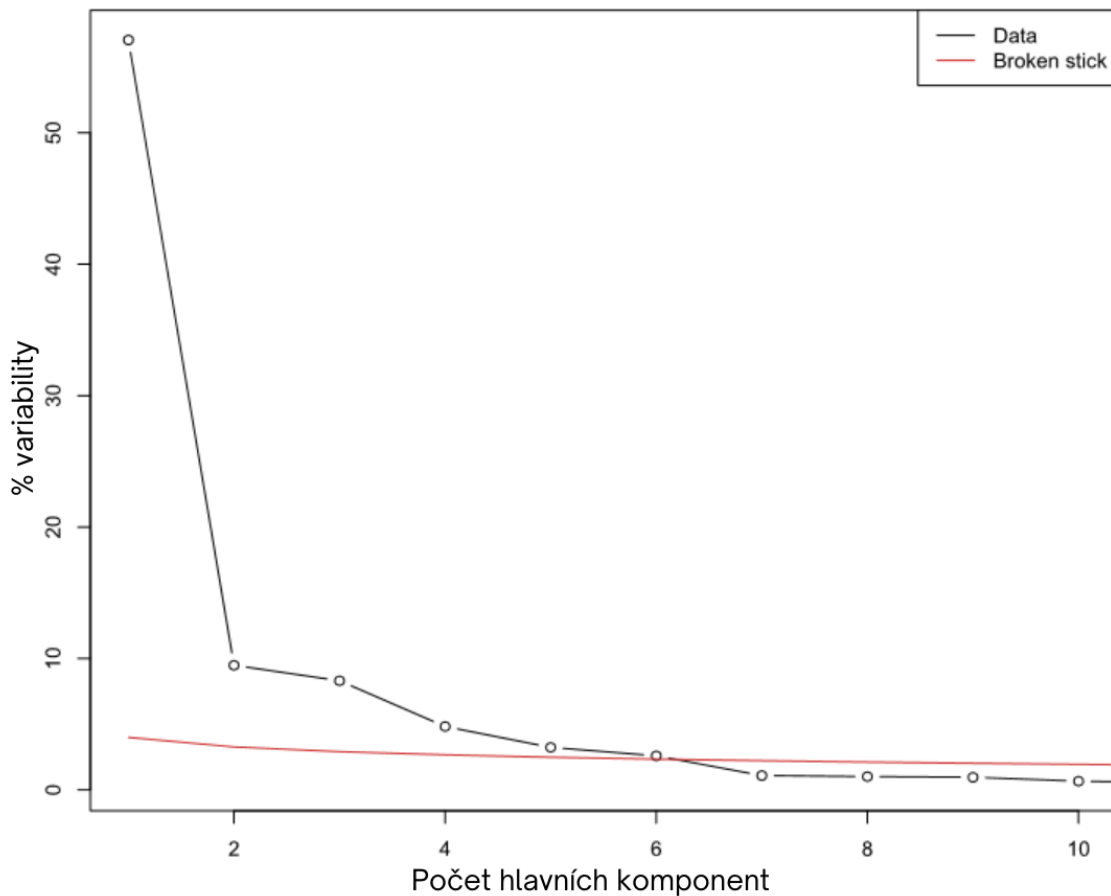
V poslední kapitole jsou sledovány diachronní změny v morfologii lebky u raně novověké a recentní populace. Analýza byla provedena pomocí barevných map a statistického testu MANOVA.

### 7.1 Sledování variability morfologie lebek raně novověké a recentní populace

V následující kapitole jsou shrnuty výsledky analýzy hlavních komponent (PCA), použité k popisu variability morfologie lebky dvou populačních souborů. Výsledné příspěvky hlavních komponent jsou vizualizované zvláště pro formu i tvar. Výsledkem je procentuální příspěvek jednotlivých hlavních komponent na celkové variabilitě souboru. Relevantní komponenty, vyhrazené pomocí kritéria brokenstick, jsou zanesené v tabulkách. Vztah hlavních komponent je zobrazen pomocí konfidenčních elips pro vizualizaci variability vybraných skupin. Dále jsou vizualizované vlivy vybraných komponent na morfologii lebky.

### 7.1.1 Variabilita formy lebky raně novověké a recentní populace

V této kapitole jsou prezentovány výsledky analýzy hlavních komponent z hlediska formy, tj. kombinace velikosti a tvaru. V naší analýze formy nese významný podíl prvních 6 hlavních komponent, ležících nad kritériem *broken stick* (obr. 9). Dohromady tyto relevantní komponenty přispívají k variabilitě lebky až 85,5 %. V tabulce č. 3 jsou zaneseny jednotlivé procentuální příspěvky šesti hlavních komponent přispívajících k variabilitě lebky.

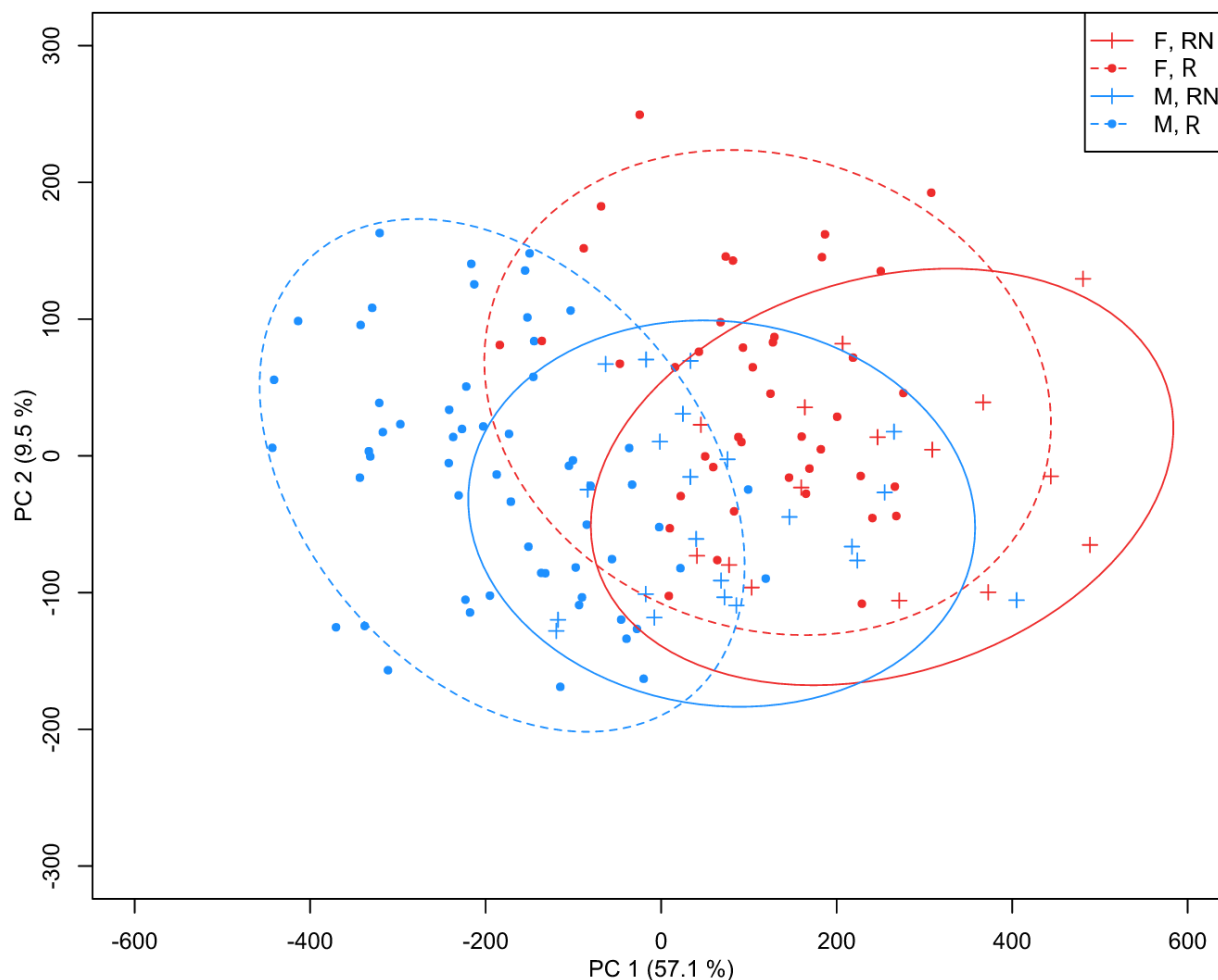


**Obrázek 9:** Zobrazení prvních deseti hlavních komponent ovlivňující variabilitu formy lebky. Podstatné hlavní komponenty jsou zobrazeny nad kritériem *broken stick*.

**Tabulka 3: Variabilita formy prvních šesti hlavních komponent**

Hlavní komponenta	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6
% variability	57,08	9,48	8,3	4,82	3,23	2,59

Vliv prvních dvou komponent je graficky znázorněn pomocí funkce *scatterplot* (Obrázek č. 10). V případě první komponenty PC1 je i přes značný překryv viditelný mírně větší posun mužů z obou populačních vzorků do záporných hodnot a posun žen do kladných hodnot. Více záporných hodnot pak vykazují recentní muži a více kladných hodnot dosahují raně novověké ženy. Při sledování rozdílů s ohledem na pohlavní dimorfismus vykazují větší variabilitu vzorky recentní populace než raně novověké. Naopak při srovnání vzorků recentních žen a raně novověkých mužů se variabilita v první komponentě značně překrývá, i když mírný posun u recentních žen do kladných hodnot je stále patrný. V druhé komponentě PC2 není rozložení jedinců tak výrazně odlišné a variabilita se zde značně překrývá. Mírně větší posun do kladných hodnot ukazuje recentní populace. Nejmenší variabilitu v druhé komponentě vyazuje vzorek mužů z raného novověku.

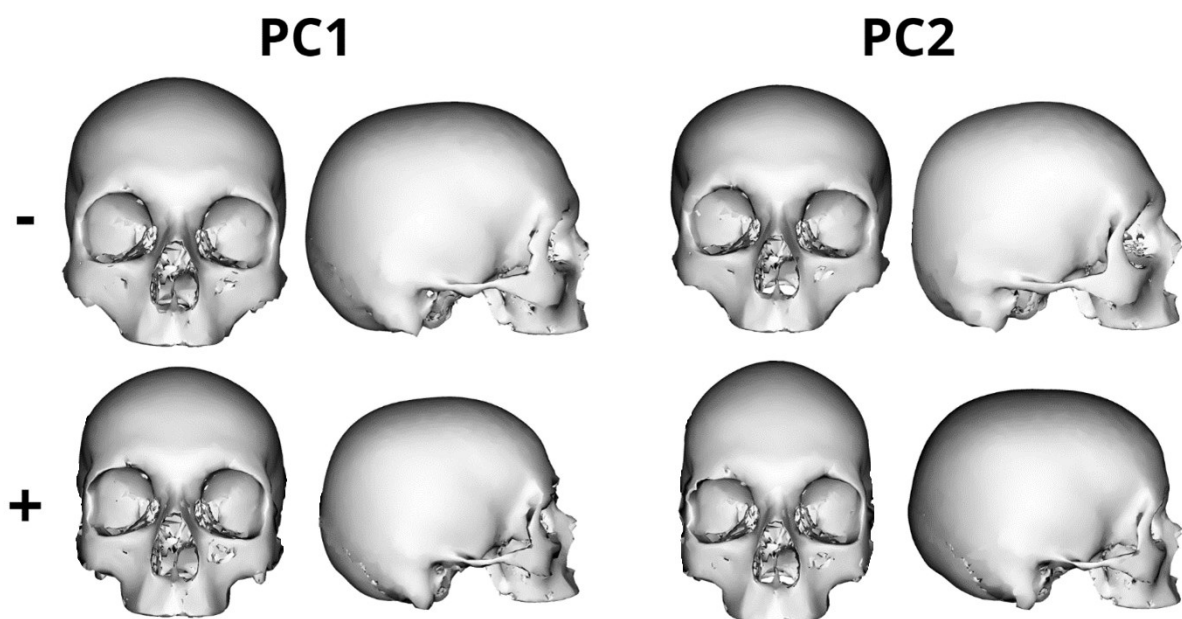


**Obrázek 10: Rozložení variability formy lebky prvních dvou hlavních komponent**

*PC1 - první hlavní komponenta; PC2 - druhá hlavní komponenta; F,RN - ženy raný novověk; F,R - ženy recent; M,RN - muži raný novověk; M,R - muži recent*

Obrázek č. 11 vizualizuje projev prvních dvou hlavních komponent u hodnocených populačních vzorků. První hlavní komponenta PC1 nejvíce přispívá k variabilitě formy (57,1 %). Nejzřetelnější znak vyjádřený první komponentou je velikost lebky. Lebka nabývá větších rozměrů se zápornějšími hodnotami, a naopak menších rozměrů s kladnými hodnotami. Zároveň jsou lebky v záporných hodnotách PC1 charakterizovány spíše mužskými znaky, tj. lebka je nejen větší, ale zároveň vykazuje celkově robustnější obličejové rysy - výrazné nadočnicové oblouky, ostrý přechod u kořene nosu, robustnější jařmový oblouk; výraznější *proc. mastoideus* či oblast *protuberantia occipitalis externa*. Naopak lebky v kladných hodnotách jsou menší a gracilnější, spíše s ženskými znaky – nevýrazné nadočnicové oblouky, plynulý přechod u kořene nosu, alveolární prognacie či výraznější *tubera frontalia*.

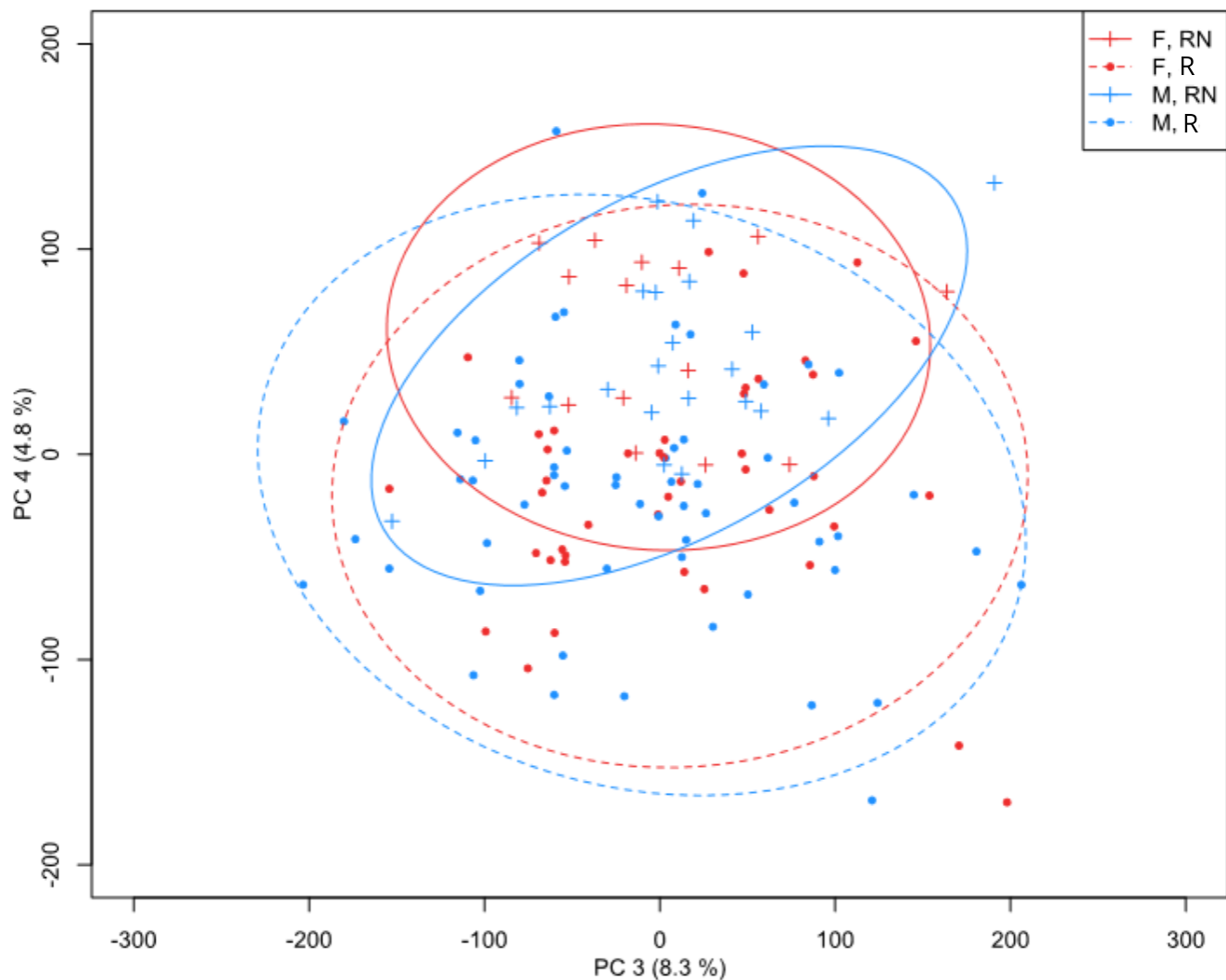
Druhá hlavní komponenta PC2 přispívá k variabilitě formy lebky méně (9,5 %). Z frontálního pohledu jsou zřetelné nejvíce rozdíly v šířce a výšce lebky. Lebky v záporných hodnotách jsou charakterizovány širší mozkovnou. Z laterálního pohledu je pak viditelné předozadní zkrácení lebky – tj. lebka je spíše brachycefalická. Zároveň jsou zřetelné některé mužské pohlavní rysy jako výrazné nadočnicové oblouky, *proc. mastoideus* či ostrý přechod kořene nosu. Kladné hodnoty PC2 naopak charakterizují užší dolichocefální lebky, z frontálního pohledu je viditelná i vyšší mozkovna. S těmito tvarovými znaky jsou dále spojeny některé spíše ženské pohlavní znaky – nevýrazné nadočnicové oblouky, kolmé čelo s výraznými *tubera frontalia* či méně robustní *proc. mastoideus*. Při zohlednění grafu z Obr. č. 10 je patrné, že recentní populace vykazuje větší velikostní rozměry lebky, především u recentních mužů. První hlavní komponenta přispívá k variabilitě lebky nejen velikostí, ale i projevem pohlavně dimorfních znaků. Z grafu lze vyčíst, že PC1 je zodpovědná především za variabilitu mezi pohlavím, kdy záporné hodnoty reprezentují více maskulinní lebky a kladné hodnoty více feminní lebky. Při porovnání populačních vzorků s ohledem na pohlavní dimorfismus je viditelný menší překryv u recentní populace – tj. pohlavní dimorfismus je u recentní populace výraznější. U raně novověké populace je viditelný větší překryv a menší rozdíly s ohledem na pohlavní dimorfismus. Nejmenší variabilitu pak vykazují v obou komponentách raně novověcí muži. Mírné rozdíly jsou patrné i u druhé hlavní komponenty, kde recentní populace vykazuje širší rozpětí kladných hodnot, reprezentujících vyšší a užší lebku.



**Obrázek 11: Vizualizace vlivu prvních dvou komponent na formu lebky.** *Modely lebek odpovídají v prvním řádku (-) nejvíce záporným hodnotám a v druhém řádku (+) nejvíce kladným hodnotám.*

Na obrázku č. 12 je graficky znázorněn vliv třetí a čtvrté hlavní komponenty pomocí funkce *scatterplot*. V případě třetí hlavní komponenty PC3 je značný výrazný překryv. Recentní populace pouze vykazuje širší rozpětí, a to v negativních i záporných hodnotách. V případě čtvrté hlavní komponenty PC4 je ovšem viditelné rozdělení dle populační afinity. I přes značný překryv, dosahuje recentní populace více záporných hodnot. Raně novověká populace pak dosahuje mírně větších kladných hodnot.





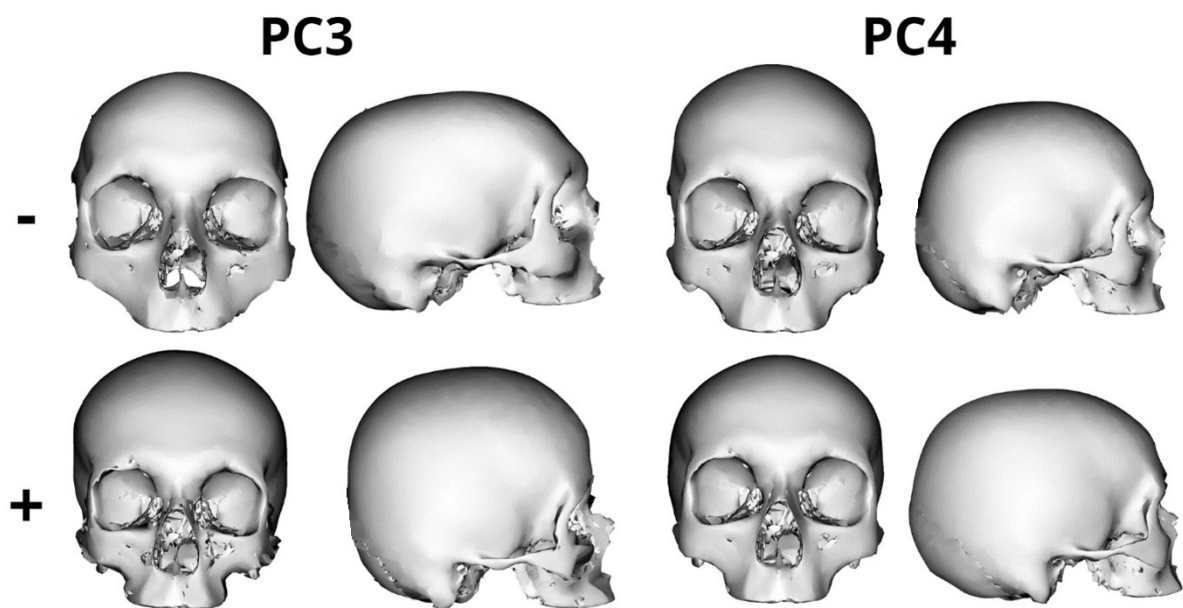
**Obrázek 12: Rozložení variability formy lebky třetí a čtvrté hlavní komponenty**

*PC3 – třetí hlavní komponenta; PC4 – čtvrtá hlavní komponenta; F,RN - ženy raný novověk; F,R - ženy recent; M,RN - muži raný novověk; M,R - muži recent*

Obr. č. 13 vizualizuje projev třetí a čtvrté hlavní komponenty u hodnocených populačních vzorků. Třetí hlavní komponenta PC3 přispívá k variabilitě formy 8,3 % a nejzřetelnější znak jejího projevu je ve výšce mozkovny. Lebky se zápornými hodnotami PC3 jsou charakterizovány dolichocefalní lebkou s nižší mozkovnou. Zároveň mají lebky s nejnižšími hodnotami komponenty relativně i větší obličejovou část s výraznými nadočnicovými oblouky či velkou bazygomatickou šířkou. Poměr šířky obličejové části je pak větší než poměr šířky mozkovny. Kladné hodnoty naopak charakterizují brachycefalické lebky s vyšší mozkovnou. Obličejová část je více gracilní a užší. Mozkovna je naopak širší a vyklenutější. Obličejová část je užší než mozkovna. Viditelná je i alveolární prognacie.

Čtvrtá hlavní komponenta PC4 přispívá k variabilitě formy lebky ještě menším dílem (4,8 %). Z laterálního pohledu jsou patrné rozdíly v délce a šířce mozkovny. Záporné hodnoty charakterizují spíše brachycefalické, užší a vyšší lebky. Z frontálního pohledu je viditelné

celkové zúžení v oblasti mozkovny i obličejové části. Kladné hodnoty čtvrté komponenty naopak charakterizují širší a nižší lebky, s více dozadu vyklenutou mozkovnou. Při zohlednění grafu na Obr. 12 je patrné, že u recentní populace převažují spíše záporné hodnoty PC4, tím pádem jsou lebky charakterizované vyšší a užší mozkovnou, s mírně gracilnější obličejovou částí a kratší mozkovnou. Více kladných hodnot naopak reprezentuje raně novověká populace s lebkami nižšími a širšími. Nicméně raně novověké populace se zároveň překrývá s recentní populací, která vykazuje širší rozpětí hodnot v PC4. Z grafu lze tedy vyčíst, že PC4 je zodpovědná především za variabilitu mezi populacemi.



**Obrázek 13: Vizualizace vlivu třetí a čtvrté hlavní komponent na formu lebky. Modely lebek odpovídají v prvním řádku (-) nejvíce záporným hodnotám a v druhém řádku (+) nejvíce kladným hodnotám.**

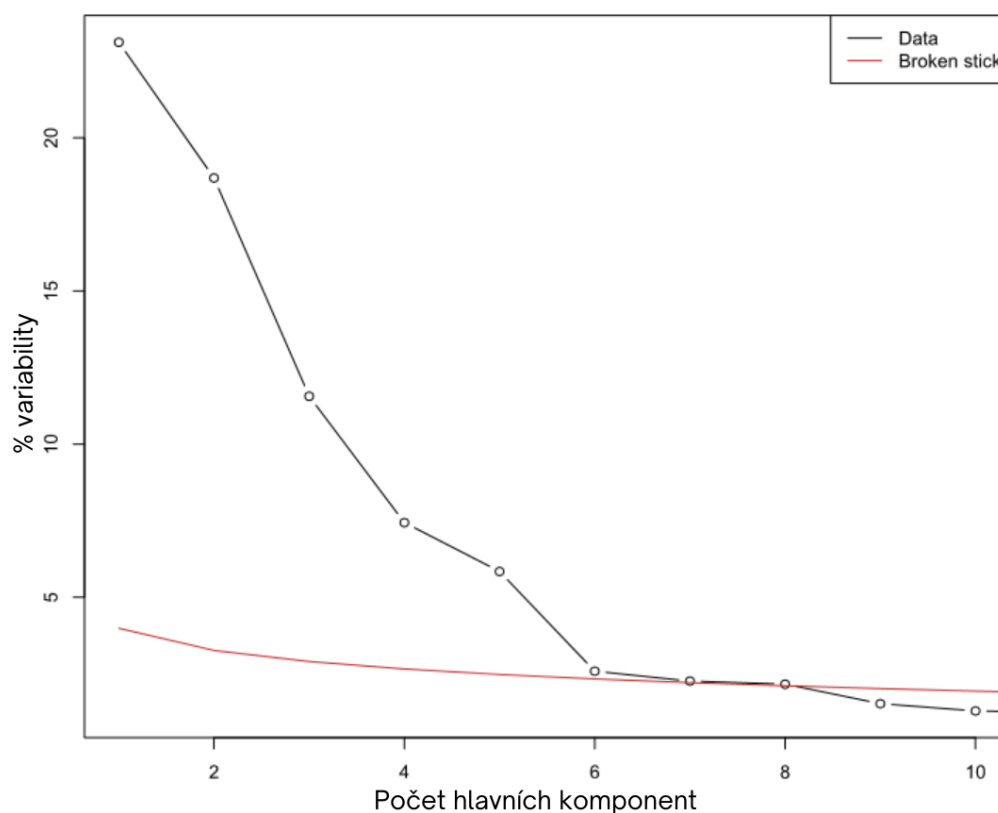
Numerické hodnoty hlavních komponent, získaných při PCA analýze formy, byly dále testované pomocí Shapiro-Wilkova testu normality se zvolenou hladinou významnosti 0,05. Předpokladem nulové hypotézy je, že hodnoty náhodných proměnných se mezi zvolenými kritérii statisticky významně neliší. V případě formy bylo vybráno šest hlavních komponent, které vykazují normalitu rozložení s příslušnými p-hodnotami (tabulka č.4)

Tabulka 4: Shapiro-Wilkův test normality skóre hlavních komponent - forma

Hlavní komponenta	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6
p-hodnota	0,2842	0,05027	0,2526	0,5041	0,819	0,3277

## 7.1.2 Variabilita tvaru lebky raně novověké a recentní populace

V této kapitole jsou prezentovány výsledky analýzy hlavních komponent z hlediska tvaru, tj. se zanedbáním velikosti. V naší analýze tvaru nese významný podíl prvních šesti hlavních komponent, ležících nad kritériem *broken stick* (obr. 14). Dohromady tyto relevantní komponenty přispívají k variabilitě lebky až 69,25 %. V tabulce č. 5 jsou zaneseny jednotlivé procentuální příspěvky šesti hlavních komponent přispívajících k variabilitě tvaru lebky.



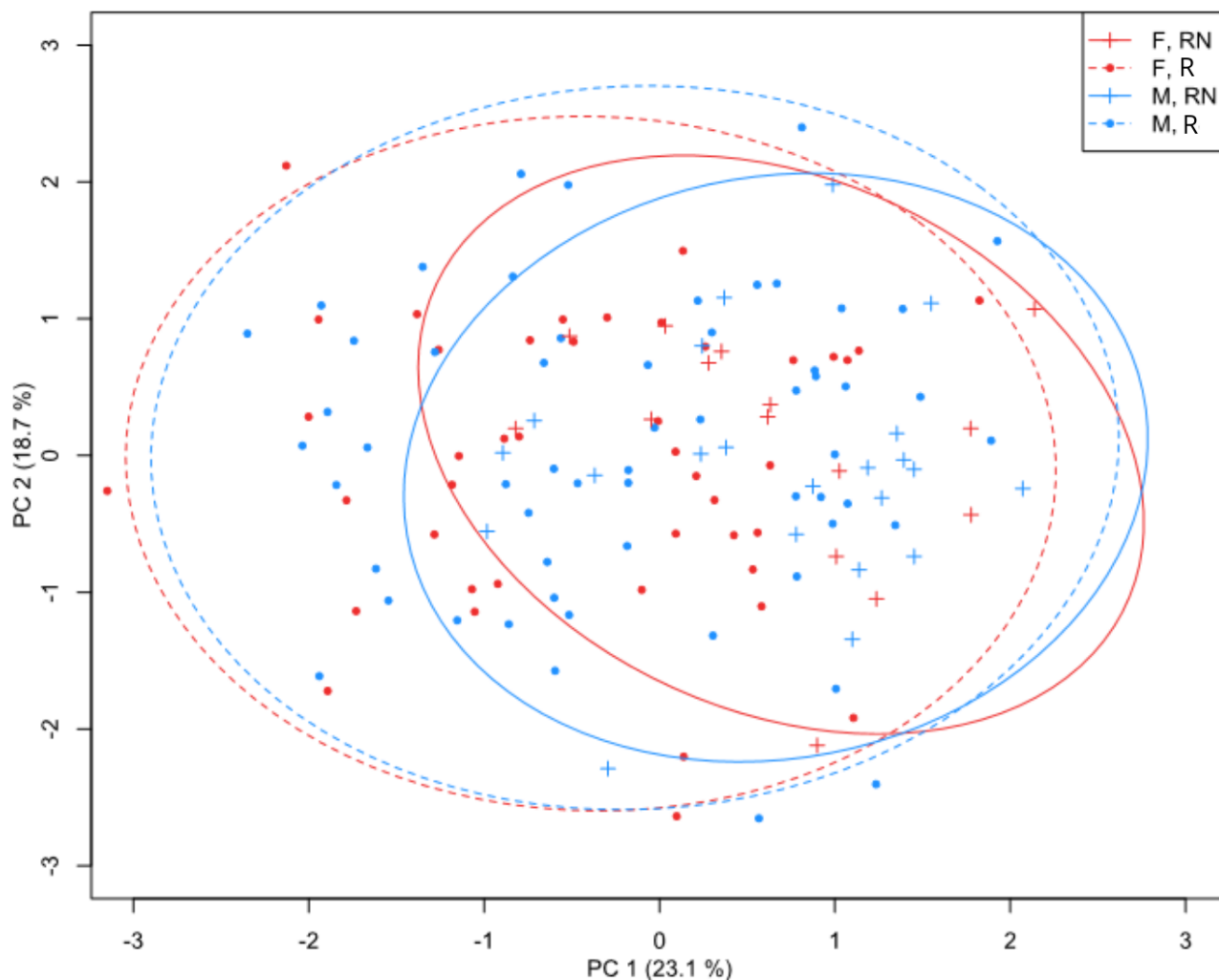
**Obrázek 14: Zobrazení prvních deseti hlavních komponent ovlivňující variabilitu tvaru lebky.**

*Podstatné hlavní komponenty jsou zobrazeny nad kritériem broken stick.*

**Tabulka 5: Variabilita tvaru prvních šesti hlavních komponent**

Hlavní komponenta	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6
% variability	23,12	18,69	11,57	7,44	5,84	2,59

Vliv prvních dvou komponent na tvar lebky je graficky znázorněn pomocí funkce *scatterplot* (obrázek č. 15). Na grafu lze vidět značný překryv ve druhé hlavní komponentě, kde všechny hodnocené skupiny dosahují téměř totožných hodnot. Recentní populace pouze vykazuje mírně větší variabilitu v záporných i kladných hodnotách. V první hlavní komponentě také dochází k výraznému překryvu, ovšem recentní populace vykazuje více záporných hodnot a je zde viditelné rozdělení dle populační afinity.

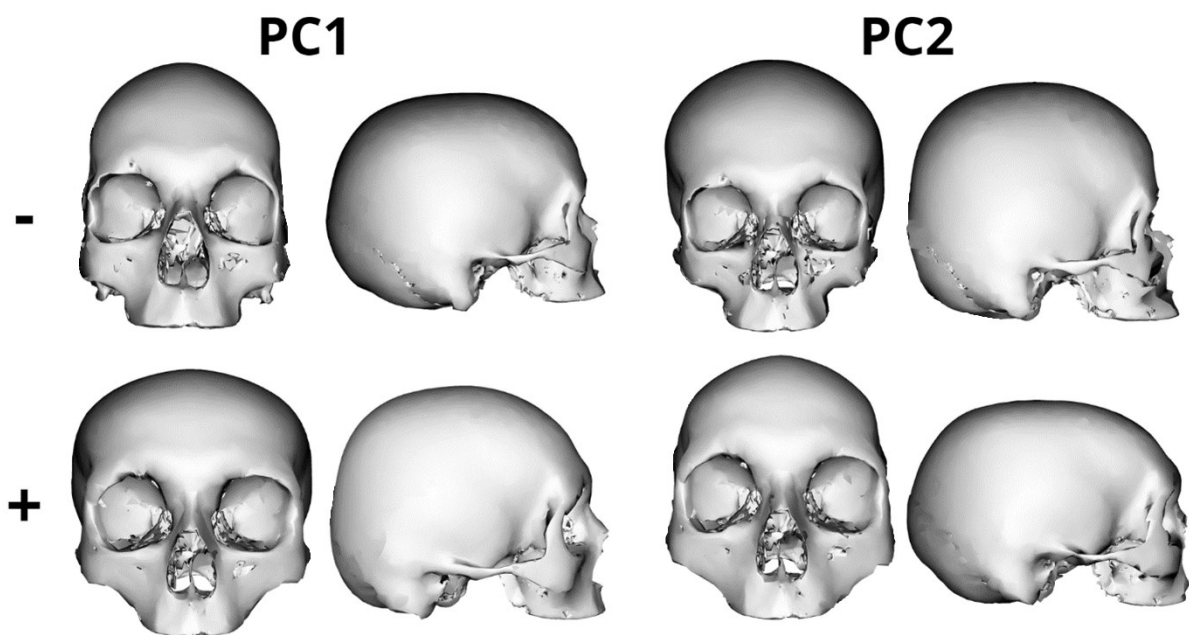


**Obrázek 15: Rozložení variability tvaru lebky prvních dvou hlavních komponent**

*PC1* - první hlavní komponenta; *PC2* - druhá hlavní komponenta; *F,RN* - ženy raný novověk; *F,R* - ženy recent; *M,RN* - muži raný novověk; *M,R* - muži recent

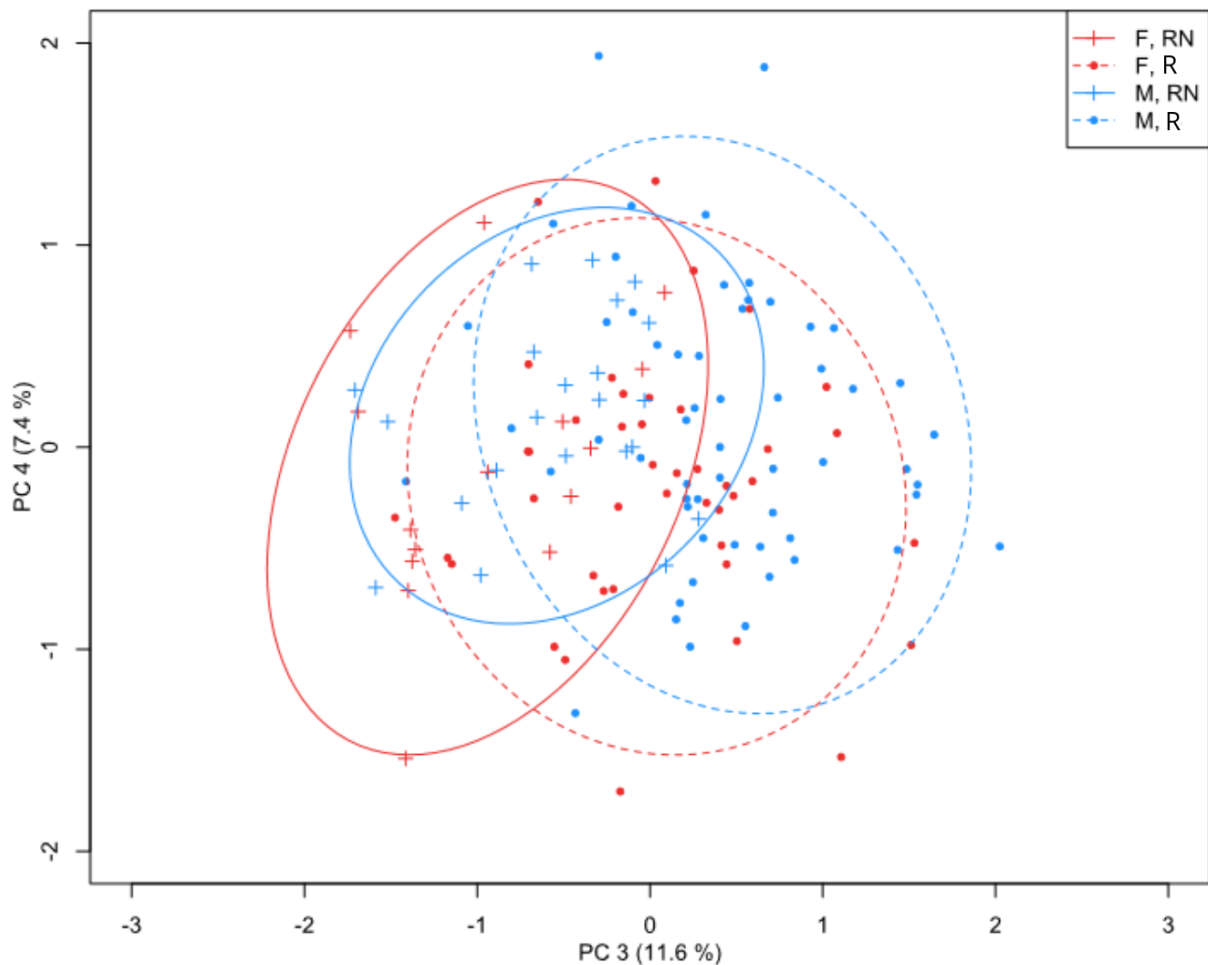
Obrázek č. 16 vizualizuje projev prvních dvou hlavních komponent u hodnocených populačních vzorků. První hlavní komponenta *PC1* nejvíce přispívá k variabilitě tvaru (23,1 %) a její projev je nejvíce zřetelný především v šířce mozkovny. Záporné hodnoty charakterizují užší lebky s mírným vyklenutím mozkovny v předozadním směru. Zároveň jsou patrná výraznější *tubera frontalia* a alveolární prognacie. *Proc. alveolaris maxillae* je širší. Z frontálního pohledu je patrný relativně větší poměr bizygomatické šířky než poměr šířky mozkovny a zároveň relativní zvýšení mozkovny. Kladné hodnoty naopak charakterizují široké, brachycefalické lebky. V obličejové části jsou zřetelné nadočnicové oblouky či užší *proc. alveolaris*. Pozorován je i výrazný *proc. mastoideus*.

Druhá hlavní komponenta PC2 přispívá k variabilitě méně (18,7 %) a její projev je zřetelný především ve výšce a délce mozkovny. Záporné hodnoty jsou reprezentovány předozadně kratší a vyšší mozkovnou. Z frontálního pohledu je zřetelné celkové vyklenutí mozkovny, kdy její šířka dosahuje větších rozměrů než šířka bizygomatická, tj. obličejová část je užší než mozkovna. Zároveň jsou viditelné i některé ženské znaky jako kolmé čelo s výraznými *tubera frontalia* či alveolární prognacie. V kladných hodnotách je mozkovna nižší a předozadně delší, obličejová část je robustnější, s výraznými nadočnicovými oblouky. Obličejová část je širší než mozkovna. Při zohlednění grafu z Obr. č. 15 je pak patrné, že recentní populace vykazuje více negativních hodnot PC1, tzn. že lebky recentní populace jsou relativně vyšší a užší, s prodlouženou mozkovnou a více kolmým čelem. Kladné hodnoty jsou naopak více reprezentovány raně novověkou populací s širokými a kratšími lebky.



**Obrázek 16: Vizualizace vlivu prvních dvou komponent na tvar lebky. Modely lebek odpovídají v prvním řádku (-) nejvíce záporným hodnotám a v druhém řádku (+) nejvíce kladným hodnotám.**

Na Obr. č. 17 je graficky znázorněn vliv třetí a čtvrté hlavní komponenty pomocí funkce *scatterplot*. V případě čtvrté hlavní komponenty PC4 není rozložení jedinců výrazně odlišné. Variabilita se výrazně překrývá. V případě třetí hlavní komponenty PC3 je ovšem viditelné rozdělení dle populační afinity. I přes značný překryv, vykazuje recentní populace více kladných hodnot a raně novověká populace spíše více záporných hodnot.



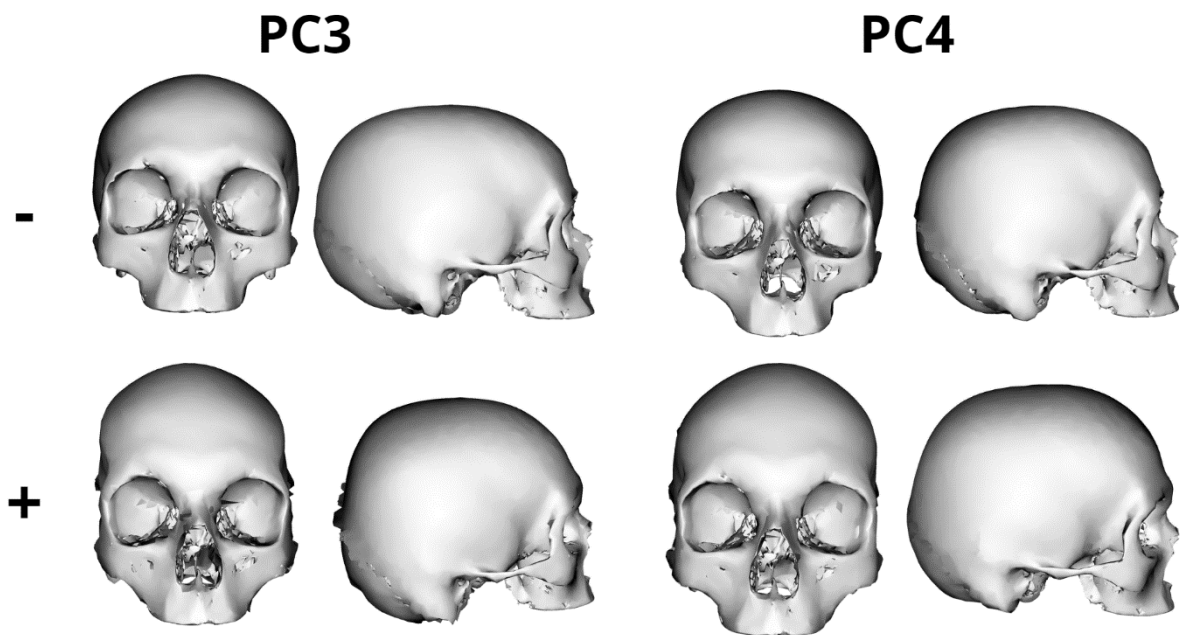
**Obrázek 17: Rozložení variability tvaru lebky třetí a čtvrté hlavní komponenty**

*PC3 – třetí hlavní komponenta; PC4 – čtvrtá hlavní komponenta; F,RN - ženy raný novověk; F,R - ženy recent; M,RN - muži raný novověk; M,R - muži recent*

Obrázek č. 18 vizualizuje reálný projev třetí a čtvrté hlavní komponenty u hodnocených populačních vzorků. Třetí hlavní komponenta PC3 přispívá k variabilitě tvaru 11,6 %, nejvíce se projevuje v předozadní délce. Záporné hodnoty PC3 jsou charakterizovány širšími a relativně nižšími, dolichocefalními lebkami. Obličejová část je relativně kratší a širší, s mohutnějším jařmovým obloukem. V kladných hodnotách je mozkovna naopak vyšší, užší a předozadně kratší.

Čtvrtá hlavní komponenta PC4 přispívá k variabilitě tvaru 7,4 %. Její projev je nejvíce zřetelný ve vyklenutí lebeční klenby v oblasti *os occipitale* a *os parietale*. Záporné hodnoty

jsou charakterizovány nižší a vyklenutější mozkovnou. Kladné hodnoty naopak charakterizují lebky s kratší a vyšší mozkovnou. Při zohlednění grafu na Obr. 17 je zřetelné, že lebky recentní populace, dosahující více kladných hodnot PC3, jsou charakterizovány relativně užší a vyšší lebkou, s předozadně kratší mozkovnou či vyvinutějšími *proc.mastoideus*. Naopak záporné hodnoty PC3 jsou reprezentovány raně novověkou populací s nižší a širší, předozadně prodlouženou lebkou. Je patrné, že i po odstranění faktoru velikosti má recentní populační vzorek relativně vyšší a užší lebku, a to v oblasti obličeje i mozkovny. Naopak raně novověká populace má lebku relativně nižší a širší, předozadně zkrácenou. Lebky raně novověkých žen dosahují více negativních hodnot než raně novověcí muži v PC4, které charakterizují lebky nízkou mozkovnou a kolmým čelem. PC1 (obr. č. 15 a 16) a PC3 jsou pak komponenty, u kterých je nejvíce zřetelná variabilita v tvaru lebky právě mezi populačními vzorky.



**Obrázek 18:** Vizualizace vlivu třetí a čtvrté hlavní komponenty na tvar lebky. *Modely lebek odpovídají v prvním řádku (-) nejvíce záporným hodnotám a v druhém řádku (+) nejvíce kladným hodnotám.*



Numerické hodnoty hlavních komponent, získaných při PCA analýze tvaru, byly dále testované pomocí Shapiro-Wilkova testu normality se zvolenou hladinou významnosti 0,05. Předpokladem nulové hypotézy je, že hodnoty náhodných proměnných se mezi zvolenými kritérii statisticky významně neliší. V případě tvaru bylo vybráno šest hlavních komponent, které vykazují normalitu rozložení s příslušnými p-hodnotami (tabulka č. 6)

**Tabulka 6: Shapiro-Wilkův test normality skóre hlavních komponent - tvar**

Hlavní komponenta	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6
<b>p-hodnota</b>	0,01471*	0,1649	0,2788	0,4598	0,4145	0,959

\*Normalitu zamítáme při hodnotě nižší než 0,05

## 7.2 Hodnocení pohlavního dimorfismu raně novověké a recentní populace

V této části výsledků je hodnocen pohlavní dimorfismus lebky mezi analyzovanými populačními vzorky, které byly vizualizované pomocí barevných map a map signifikance. Mapy byly vytvářené v programu Morphome3cs, kde byly hodnocené skupiny zkoumané z hlediska formy i tvaru, za pomoci analýzy „Compare groups“. Tato analýza umožňuje porovnání zvolených skupin vůči sobě a následnou vizualizaci rozdílů pomocí těchto barevných map.

Konečné výsledky jsou vizualizovány ve složených obrázcích, kde je vyobrazena forma i tvar. Model lebky je zobrazen ze 4 směrů (*norma facialis*, *norma lateralis*, *norma occipitalis* a *norma superior*), pro detailní vizualizaci pozorovaných rozdílů. U řádků A a B je hodnocena forma, řádky C a D hodnotí tvar. Barevná škála u řádku A, kde je analyzována forma, je uvedena v milimetrech, neboť je pomocí barevné vizualizace možné, odečíst průměrnou vzdálenost konkrétních oblastí mezi analyzovanými skupinami. U řádku C, kde je analyzován tvar, je barevná škála relativní (bezrozměrná), neboť je zde velikost zanedbaná.

Barevné mapy byly vytvořeny za pomoci nástroje „*Signed shell distance*“. Na těchto barevných mapách (tj. řádky A a C) je červenou barvou zobrazena oblast výraznější u první z porovnávaných skupin. Zelenou barvou jsou znázorněné oblasti s menšími rozdíly. Modrá barva naopak zobrazuje oblasti výraznější u druhé z porovnávaných skupin (u první skupiny oblasti nevýrazné). Na barevných mapách v této kapitole znázorňuje červená barva oblasti výraznější u mužů, modrá barva pak oblasti výraznější u žen.

K vizualizaci formy i tvaru jsou připojené i mapy signifikance, zobrazující statisticky významné rozdíly mezi porovnávanými skupinami. Barevná škála u map signifikance (řádky B a D) zobrazuje míru signifikance na základě p-hodnoty per vertex t-testu. Mapy signifikance slouží k ověření statistického testování a byly vytvořeny s pomocí nástroje „*Shell distance signifikance*“, který pracuje s p-hodnotami. Jednotlivé barvy tedy reprezentují příslušné p-hodnoty. Nejtmavší odstín modré barvy zobrazuje nejvíce signifikantní oblast, odpovídající p-hodnotám menším než 0,01. Světlejší odstín modré barvy odpovídá hodnotám větším než 0,01 ale zároveň menším než 0,05. Bílá barva značí p-hodnoty větší než 0,1 (= hladina významnosti) a značí nesignifikantní oblast.

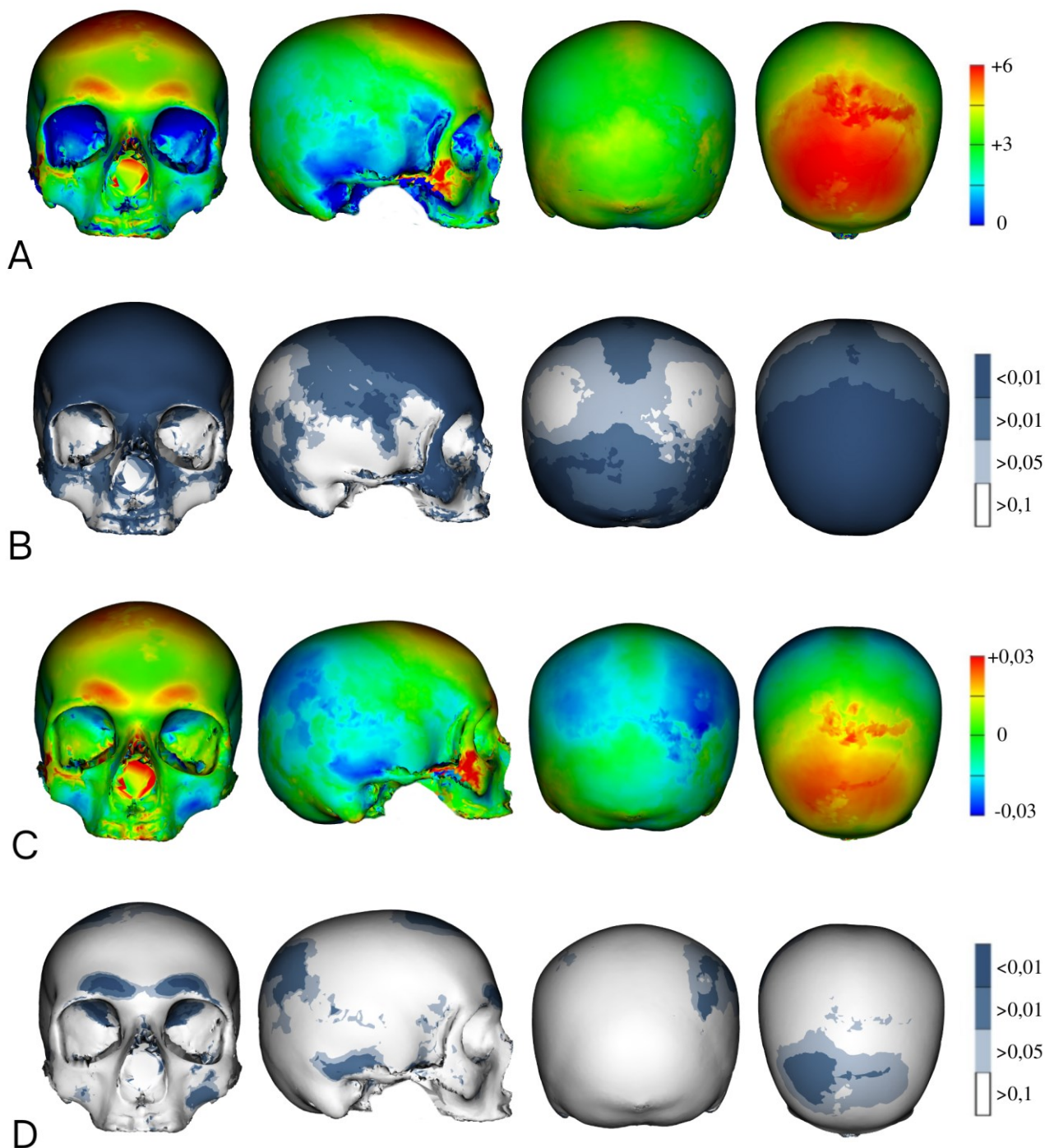
V poslední podkapitole je pak slovně zhodnocen pohlavní dimorfismus mezi populacemi na základě prezentovaných výsledků.

### 7.2.1. Pohlavní dimorfismus lebky raně novověké české populace

V první podkapitole je prezentována analýza pohlavního dimorfismu lebky raně novověké populace – 22 mužů a 15 žen.

Na Obr. č 19A a 19B jsou zobrazeny průměrné rozdíly formy lebky mezi pohlavím, včetně vizualizace jejich statisticky signifikantních rozdílů. Červenou barvou znázorněné oblasti (*arcus superciliaris*, *squama frontalis*, *arcus zygomaticus*) jsou u mužů výraznější až o 6 mm. Méně výrazné rozdíly (3mm) mezi pohlavím jsou zobrazeny zelenou barvou (*os occipitale*, *os parietale* a v obličejové části). Modrou barvou jsou pak znázorněny oblasti výraznější u žen (*squama ossis temporalis* a méně *processus alveolaris maxillae*). V analýze formy přispívá k rozdílům mezi pohlavím faktor velikosti, a proto jsou statisticky signifikantní rozdíly viditelné téměř po celém povrchu lebky. Nejvýznamnější rozdíly jsou v oblasti horní části obličeje (kolem očnic, *os zygomaticum*), *os frontale*, *squama occipitalis* či přední část *os parietale*.

V analýze tvaru (Obr. 19C a 19D) odpovídá mužská lebka analýze formy, s robustnějšími nadočnicovými oblouky a *squama frontalis*. Naopak u ženské lebky se více vyklenují laterální části kolem *tubera parietalia*, (*os parietale a pars squamosa ossis temporalis*). Signifikantní rozdíly ve tvaru nejsou po eliminaci faktoru velikosti, tak výrazné jako ve formě lebky. Významné rozdíly jsou patrné v oblasti nadočnicových oblouků, v oblasti *tuber parietale* a *squama frontalis*.



**Obrázek 19: Vizualizace pohlavního dimorfismu lebky raně novověké české populace**

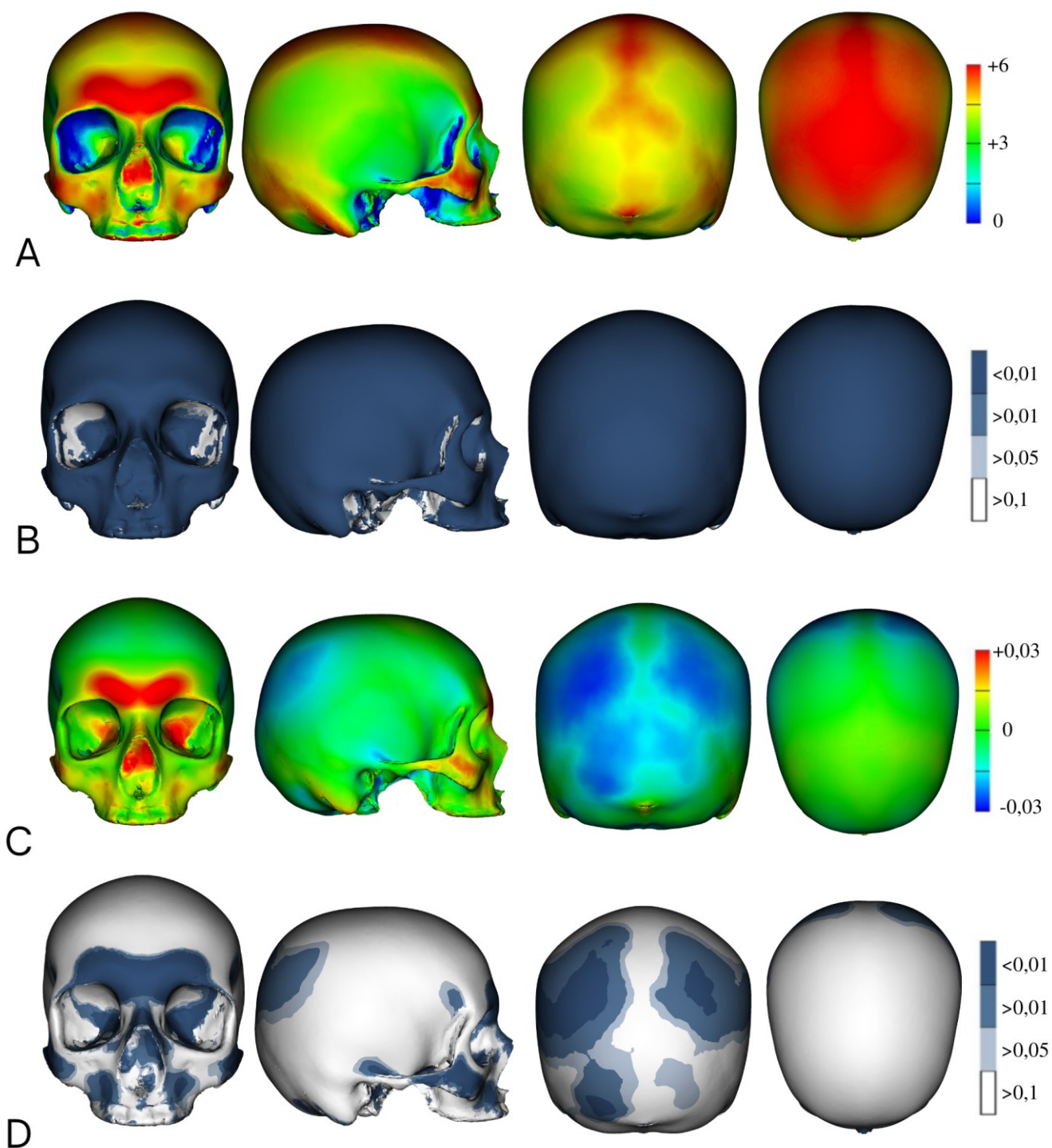
Pomocí barevných map (řádky A a C) a map signifikance (řádky B a D). Model lebky je v pořadí zleva doprava zobrazen z norma facialis, norma lateralis, norma occipitalis a norma superior. Řádky A a B odpovídají analýze formy, řádky C a D odpovídají analýze tvaru. Barevná škála u analýzy formy na řádce A je uvedena v milimetrech, barevná škála u analýzy tvaru na řádce C je relativní. Červená barva znázorňuje oblasti výraznější u mužů.

## 7.2.2 Pohlavní dimorfismus lebky recentní české populace

V další podkapitole je prezentována analýza pohlavního dimorfismu lebky recentní populace – 80 mužů a 57 žen.

Na Obr. č 20A a 20B jsou zobrazeny průměrné rozdíly formy lebky mezi pohlavím, včetně vizualizace jejich statisticky signifikantních rozdílů. Červenou barvou znázorněné oblasti u mužů (*arcus superciliaris*, *glabella os parietale*, *proc. mastoideus*, *protuberantia occipitalis externa* a *os zygomaticum*) jsou robustnější až o 6 mm. Oblasti s menšími rozdíly (laterální části *os parietale*, *os temporale* - mimo *proc. mastoideus*, a okolí nosních kostí) zobrazené zelenou barvou, jsou odlišné o zhruba 3 mm. Statisticky signifikantní rozdíly mezi pohlavím recentní populace jsou po celém povrchu lebky. Rozdíly jsou u formy dané především faktorem velikosti – mužské lebky jsou v průměru větší než ženské.

Při zanedbání faktoru velikosti se pak rozdíly ve tvaru lebky (Obr. 20C a 20D) u mužů recentní populace projevují výraznými nadočnicovými oblouky a glabelou, méně pak *os zygomaticum* a *processus mastoideus*. U žen je pak viditelná relativně vyklenutější zadní část lebky směrem od *tubera parietalia* k úrovni *protuberantia occipitalis externa*. Signifikantní rozdíly mezi pohlavím recentní populace jsou viditelné především v oblasti *arcus superciliaris os zygomaticum* a přechodu *os parietale* s *os occipitale*.



**Obrázek 20: Vizualizace pohlavního dimorfismu lebky recentní české populace pomocí barevných map (řádky A a C) a map signifikance (řádky B a D). Model lebky je v pořadí zleva doprava zobrazen norma facialis, norma lateralis, norma occipitalis a norma superior. Řádky A a B odpovídají analýze formy, řádky C a D odpovídají analýze tvaru. Barevná škála u analýzy formy na řádku A je uvedena v milimetrech, barevná škála u analýzy tvaru na řádku C je relativní. Červená barva znázorňuje oblasti výraznější u mužů.**

### 7.2.3. Hodnocení pohlavního dimorfismu lebky mezi sledovanými populacemi

V předchozích podkapitolách bylo prezentováno hodnocení pohlavního dimorfismu v morfologii lebky u každého populačního vzorku zvláště pomocí barevných map a map signifikance. Pohlavně dimorfní znaky byly pozorované u obou populací ve formě i tvaru lebky. Obě populace vykazují výrazné nadočnicové oblouky u mužských lebek. Na povrchu mozkovny je pak viditelné vyklenutí *squama frontalis* u tvaru i formy u raně novověkých mužských lebek. Naopak u recentních mužů je při analýze formy viditelné vyklenutí v oblasti *os parietale*, které pak při analýze tvaru viditelné není. Tato oblast je tedy výrazná spíše velikostně než tvarově. U ženských lebek obou populačních souborů je viditelné relativní vyklenutí mozkovny v její zadní části. Již na první pohled je ale patrný výraznější pohlavní dimorfismus u recentní populace, zejména v obličejové, parietální a nuchální oblasti. Signifikantní rozdíly ve formě lebky jsou u recentní populace takřka po celém povrchu, u raně novověké populace jsou signifikantní změny viditelné méně. I signifikantní změny v tvaru lebky (po zanedbání faktoru velikosti) jsou více zřetelné u recentní populace. Nejvíce tvarových změn je lokalizováno u obou populací v oblasti nadočnicových oblouků, *tuber parietale* a *squama frontalis*.

## 7.3 Sledování diachronních změn v morfologii lebky

V této části výsledků jsou hodnoceny diachronní změny v morfologii lebky u analyzovaných populačních vzorků, vizualizované pomocí barevných map a map signifikance. Mapy byly vytvářené v programu Morphome3cs, kde byly hodnocené skupiny zkoumané z hlediska formy i tvaru, za pomoci analýzy „Compare groups“. Tato analýza umožňuje porovnání zvolených skupin vůči sobě a následnou vizualizaci rozdílů pomocí těchto barevných map.

Konečné výsledky jsou vizualizovány ve složených obrázcích, kde je vyobrazena forma i tvar. Model lebky je zobrazen ze 4 směrů (*norma facialis*, *norma lateralis*, *norma occipitalis* a *norma superior*), pro detailní vizualizaci pozorovaných rozdílů. U řádků A a B je hodnocena forma, řádky C a D hodnotí tvar. Barevná škála u řádku A, kde je analyzována forma, je uvedena

v milimetrech neboť je pomocí barevné vizualizace možné, odečíst průměrnou vzdálenost konkrétních oblastí mezi analyzovanými skupinami. U řádku C, kde je analyzován tvar, je barevná škála relativní (bezrozměrná), neboť je zde velikost zanedbaná.

Barevné mapy byly vytvořeny za pomoci nástroje „*Signed shell distance*“. Na těchto barevných mapách (tj. řádky A a C) je červenou barvou zobrazena oblast výraznější u první z porovnávaných skupin. Zelenou barvou jsou znázorněné oblasti s menšími rozdíly. Modrá barva naopak zobrazuje oblasti výraznější u druhé z porovnávaných skupin (u první skupiny oblasti nevýrazné).

K vizualizaci formy i tvaru jsou připojené i mapy signifikance, zobrazující statisticky významné rozdíly mezi porovnávanými skupinami. Barevná škála u map signifikance (řádky B a D) zobrazuje míru signifikance na základě p-hodnoty per vertex t-testu. Mapy signifikance slouží k ověření statistického testování a byly vytvořeny s pomocí nástroje „*Shell distance signifikance*“, který pracuje s p-hodnotami. Jednotlivé barvy tedy reprezentují příslušné p-hodnoty. Nejtmavší odstín modré barvy zobrazuje nejvíce signifikantní oblast, odpovídající p-hodnotám menším než 0,01. Světlejší odstín modré barvy odpovídá hodnotám větším než 0,01 ale zároveň menším než 0,05. Bílá barva značí p-hodnoty větší než 0,1 (= hladina významnosti) a značí nesignifikantní oblast.

Ve druhé části této kapitoly, byla testována signifikantnost rozdílů mezi populacemi pomocí statistického testu MANOVA / PERMANOVA, který využívá p - hodnoty z numerického výstupu PCA analýzy. Test byl proveden z hlediska formy i tvaru.



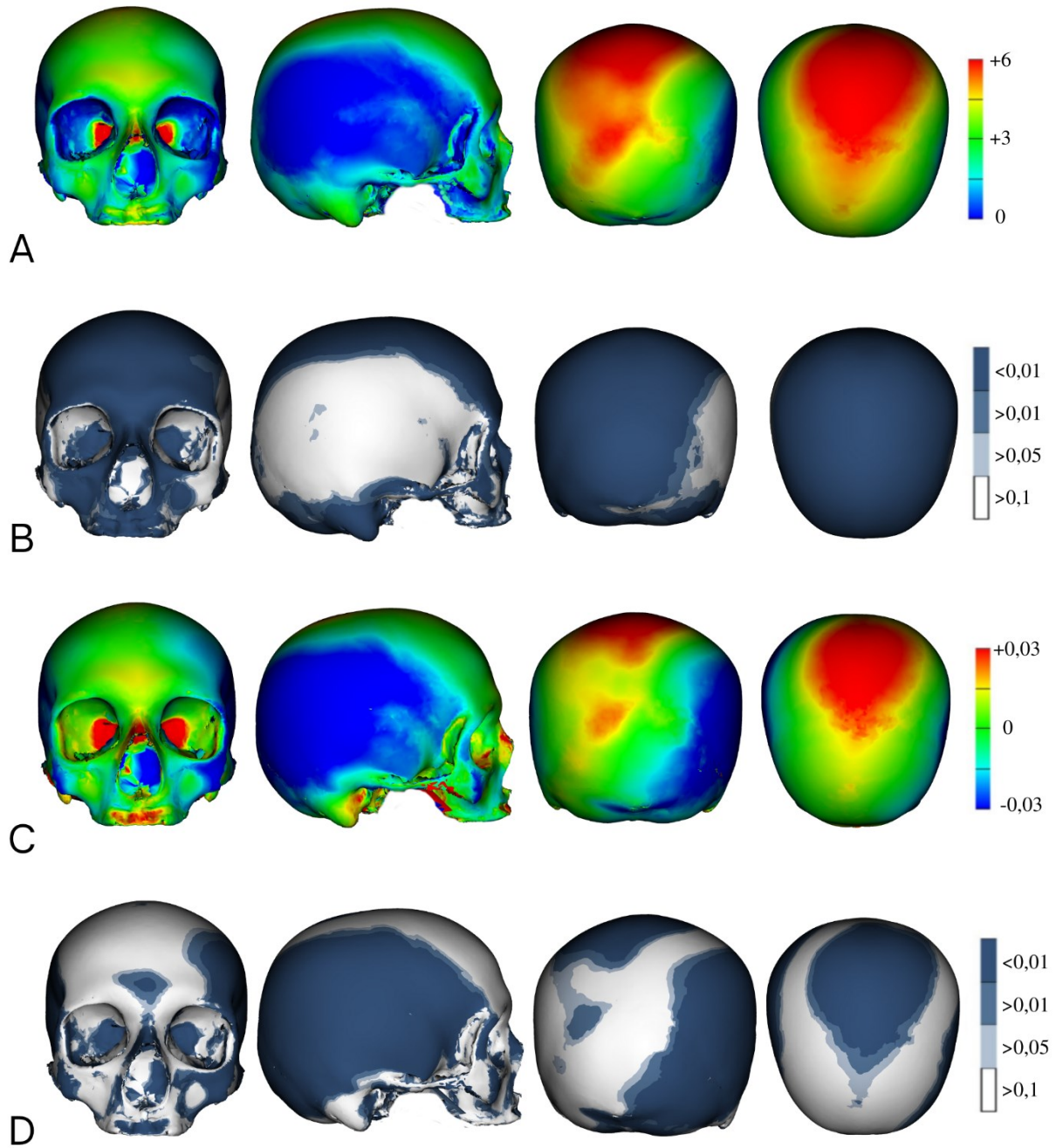
### 7.3.1 Diachronní změny v morfologii lebky u raně novověké a recentní populace

V této části byla porovnávána morfologie lebky populačních vzorků raně novověké a recentní populace, tj. dvou časově vzdálených populací. V analýze bylo zahrnuto 37 jedinců z raně novověkého populačního vzorku a 137 jedinců z recentního populačního vzorku.

Na Obr. 21A a 21B jsou zobrazeny mezipopulační rozdíly v analýze formy lebky včetně vizualizace jejich statisticky signifikantních rozdílů. Červenou barvou znázorněné oblasti (*os parietale*) jsou u recentní populace výraznější až o 6 mm. Méně významné rozdíly (3 mm) u recentní populace jsou vyznačené zelenou barvou (obličejová část, *os frontale*, *os occipitale* a *proc. mastoideus*). Naopak laterální části mozkovny a *os zygomaticum* jsou více prominující u raně novověké populace, zobrazeny modrou barvou. Signifikantní rozdíly mezi populacemi jsou zřetelné téměř po celém vnějším povrchu lebky (oblast obličeje, *os frontale*, *os occipitale*, *proc. mastoideus*).

Při zanedbání faktoru velikosti se pak rozdíly ve tvaru lebky (Obr. 21C a 21D) odlišují jen částečně oproti formě. Pokud se rozdíly v analýze formy a tvaru liší jen minimálně je zřejmé, že se lebky mezi populacemi neliší velikostí, ale spíše tvarovými rozdíly.

Dle Obr. 21 tedy recentní populace vykazuje relativně vyšší a vyklenutější mozkovnu v předozadním směru, včetně obličejové části, nejvíce pak v oblasti *os parietale*. Mozkovna i obličejová část je také relativně užší. Raně novověká populace naopak vykazuje relativní vyklenutí lebeční klenby na laterálních částech mozkovny. Signifikantní rozdíly v tvaru lebky jsou v oblasti glabely, *os parietale*, *os zygomaticum* a laterálních částí lebeční klenby.



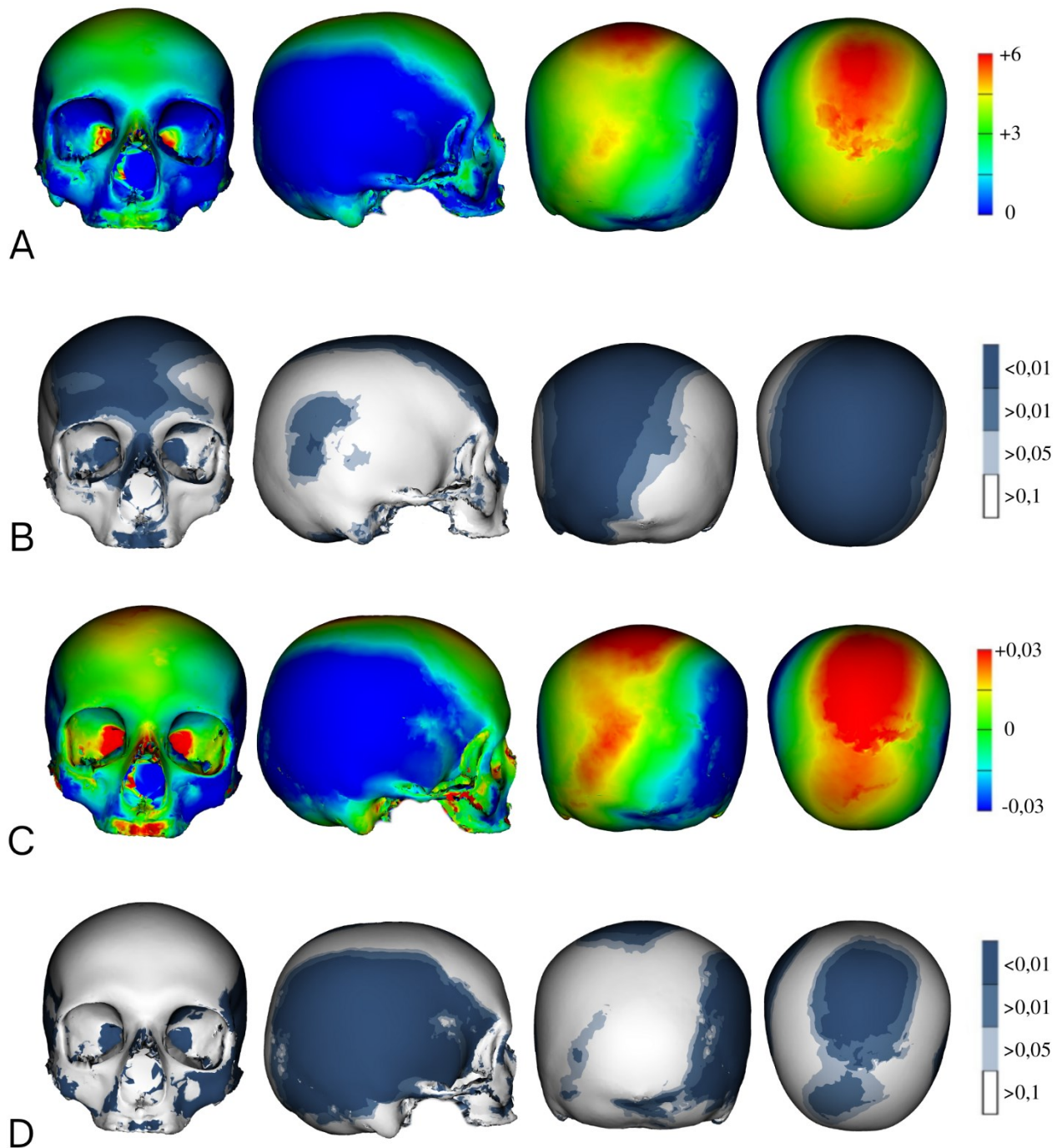
**Obrázek 21: Vizualizace rozdílů morfologie lebky populačních vzorků raně novověké a recentní české populace pomocí barevných map (řádky A a C) a map signifikance (řádky B a D). Model lebky je v pořadí zleva doprava zobrazen z norma facialis, norma lateralis, norma occipitalis a norma superior. Řádky A a B odpovídají analýze formy, řádky C a D odpovídají analýze tvaru. Barevná škála u analýzy formy na řádce A je uvedena v milimetrech, barevná škála u analýzy tvaru na řádce C je relativní. Červená barva znázorňuje oblasti výraznější u populačního vzorku recentní populace.**

### 7.3.2 Diachronní změny v morfologii lebky raně novověkých a recentních žen

V této části byly porovnávána mezipopulační rozdíly ženských lebek – 15 žen z raně novověkého populačního souboru a 57 žen z recentního populačního souboru.

Na Obr. 22A a 22B jsou zobrazeny mezipopulační rozdíly vzorku žen v analýze formy lebky včetně vizualizace jejich statisticky signifikantních rozdílů. Červenou barvou znázorněné oblasti (*os parietale*) jsou u recentních žen výraznější až o 6 mm. Méně významné rozdíly (3 mm) u recentních žen jsou vyznačené zelenou barvou (horní část obličeje, *proc. alveolaris*, *os frontale*, *os occipitale* a *proc. mastoideus*). Naopak laterální části mozkovny, spodní obličejová část jsou více prominující a robustnější u raně novověkých žen. Signifikantní rozdíly mezi populacemi z hlediska formy, jsou zřetelné v oblasti *os frontale*, *os parietale*, *os occipitale*, *proc. mastoideus* a *proc. alveolaris*.

Při zanedbání faktoru velikosti jsou pak rozdíly ve tvaru lebky (Obr. 22C a 22D) ve stejné oblasti jako analýza formy, což opět vypovídá o spíše tvarových než velikostních rozdílech. Recentní ženy mají relativně vyšší, užší a vyklenutější mozkovnu v předozadním směru, relativně více prominující horní část obličeje a *proc. alveolaris*. Zatímco ženy z raného novověku vykazují relativně vyklenutější *os zygomaticum* a laterální části lebky, zahrnující *os temporale*, *os parietale* a *facies temporalis ossis sphenoidalis*. Signifikantní rozdíly v tvaru lebky jsou zřetelné v laterální části mozkovny, *os parietale* a *os zygomaticum*.



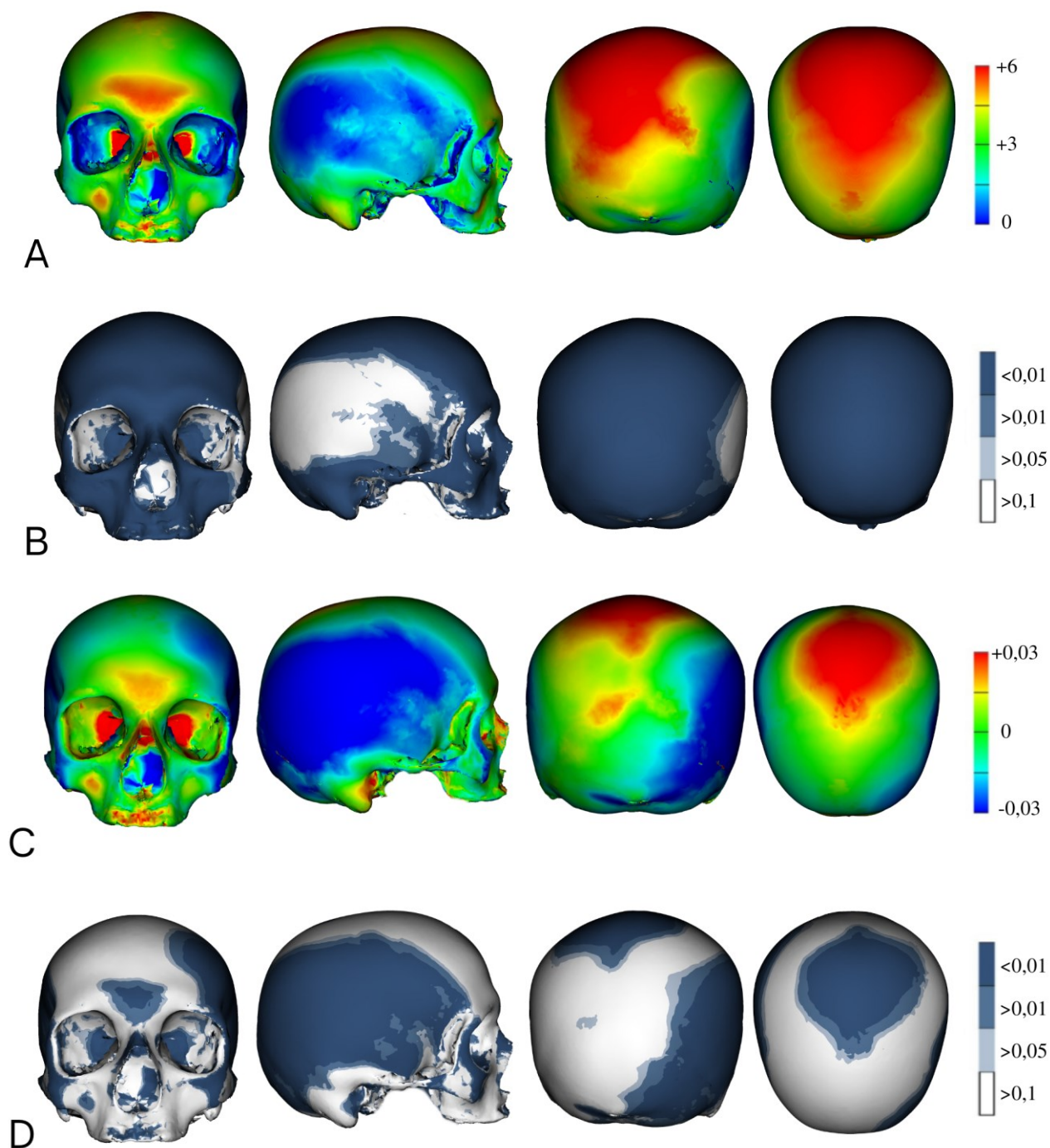
**Obrázek 22:** Vizualizace rozdílů morfologie lebky žen raně novověké a recentní české populace pomocí barevných map (řádky A a C) a map signifikance (řádky B a D). Model lebky je v pořadí zleva doprava zobrazen z norma facialis, norma lateralis, norma occipitalis a norma superior. Řádky A a B odpovídají analýze formy, řádky C a D odpovídají analýze tvaru. Barevná škála u analýzy formy na řádku A je uvedena v milimetrech, barevná škála u analýzy tvaru na řádku C je relativní. Červená barva znázorňuje oblasti výraznější u recentního vzorku žen.

### 7.3.3 Diachronní změny v morfologii lebky raně novověkých a recentních mužů

V této části byla porovnávána mezipopulační rozdíly mužských lebek – 22 mužů z raně novověkého populačního vzorku a 80 mužů z recentní populace.

Na Obr. 23A a 23B jsou zobrazeny mezipopulační rozdíly vzorku mužů v analýze formy včetně vizualizace jejich statisticky signifikantních rozdílů. Červenou barvou znázorněné oblasti (*os parietale* a *glabella*) jsou u recentních mužů výraznější až o 6 mm. Méně významné rozdíly (3 mm) u recentních mužů jsou vyznačené zelenou barvou (obličejová část, *os frontale*, *os occipitale* a *proc.mastoideus*). Naopak laterální části mozkovny a *os zygomaticum* jsou více prominující u raně novověkých mužů. Signifikantní rozdíly mužských lebek z hlediska formy, jsou signifikantní téměř po celém povrchu (mimo laterálních částí mozkovny).

Analýza tvaru lebky (Obr. 23C a 23D) ukazuje podobné rozdíly jako analýza formy, což ukazuje spíše na tvarové rozdíly než velikostní. Lebky recentních mužů mají vůči raně novověkým mužům relativně vyšší a vyklenutější mozkovnu v předozadním směru. Nejvýraznější prominenci pak vykazuje oblast mezi *tuber parietale*, méně pak oblast *arcus superciliaris* a anteriorní strana *proc.mastoideus*. Raně novověcí muži mají naopak relativně vyklenutější laterální části mozkovny. Signifikantní rozdíly tvaru mužských lebek jsou nejvýraznější na strukturách *os parietale* (oblast mezi *tuber parietale*), oblast glabely a laterální části lebky zahrnující *os temporale* a *facies temporalis ossis sphenoidalis*).



**Obrázek 23: Vizualizace rozdílů morfologie lebky mužů raně novověké a recentní české populace pomocí barevných map (řádky A a C) a map signifikance (řádky B a D). Model lebky je v pořadí zleva doprava zobrazen z norma facialis, norma lateralis, norma occipitalis a norma superior. Řádky A a B odpovídají analýze formy, řádky C a D odpovídají analýze tvaru. Barevná škála u analýzy formy na řádku A je uvedena v milimetrech, barevná škála u analýzy tvaru na řádku C je relativní. Červená barva znázorňuje oblasti výraznější u recentního vzorku mužů.**

### 7.3.4 Hodnocení diachronních změn morfologie lebky u sledovaných populací

V předchozích podkapitolách byly prezentovány mezipopulační rozdíly v morfologii lebky u raně novověkého a recentního populačního souboru pomocí barevných map a map signifikance. Lebky recentního populačního souboru mají vůči souboru z raného novověku užší, vyšší a vyklenutější mozkovnu a zároveň i méně robustní oblast *os zygomaticum* – tj. obličejová část je zde užší. Zároveň mají více prominující *proc. alveolaris*. Lebky raně novověkého populačního souboru mají naopak širší mozkovnu i robustnější lícní kosti. Při analýze mužských a ženských lebek můžeme říci, že mezipopulační variabilita si je u obou pohlaví vzájemně podobná. Mírné rozdíly jsou viditelné v oblasti splanchnokrania. Lebka raně novověkých žen má oproti recentním ženám více prominující a robustnější dolní oblast obličeje (*os zygomaticum*, *maxilla* – mimo *proc. alveolaris*), zatímco u mužských lebek je rozdíl v této oblasti minimální. Zvýšení lebeční klenby je u mužů zřetelné v celé horní oblasti *os parietale*, zatímco u žen se tyto rozdíly koncentrují do oblasti mezi *tuber parietale*. Rozdíl je viditelný i v projevu pohlavně dimorfních znaků, kdy jsou u recentních mužů viditelné prominující oblasti glabely a bradavkového výběžku, včetně celkově větší lebky. Zatímco u žen, není mezipopulační variabilita v pohlavně dimorfních znacích tak výrazná.

### 7.3.5 Signifikance diachronních změn raně novověké a recentní populace

Mapy signifikance vykazovaly významné rozdíly mezi populacemi. V této části byly pomocí testu MANOVA ověřované hodnoty významnosti dle vybraného dělicího kritéria.

V tabulce č. 5 je zanesen přesný výsledek p-hodnoty testu MANOVA pro formu. Výsledek p-hodnoty byl 0,021, při hladině významnosti 0,05. Tento výsledek potvrzuje, že rozdíly mezi populacemi ve formě lebky jsou signifikantní.

**Tabulka č. 7: p-hodnota testu MANOVA – forma**

<b>Dělicí kritérium</b>	<b>p-hodnota</b>
<b>Populační afinita</b>	0,02129*

\*statisticky významné na hladině 0,05

Při analýze tvaru zamítl Shapiro-Wilkův test normalitu u komponenty PC1, která vykazuje nižší hodnotu než 0,05. Z důvodu zamítnutí normality u hodnoty PC1 byl tedy pro tvar zvolen neparametrický test MANOVA = PERMANOVA. Přesná p-hodnota je vynesena v tabulce č. 8. Výsledek p-hodnoty pro tvar byl 0,021, při hladině významnosti 0,05. Tento výsledek potvrzuje, že rozdíly mezi populacemi v tvaru lebky jsou signifikantní.

**Tabulka č. 8: p-hodnota testu PERMANOVA - tvar**

<b>Dělicí kritérium</b>	<b>p-hodnota</b>
<b>Populace</b>	0,021*

\*statisticky významné na hladině 0,05



## 8. Diskuse

Předkládaná diplomová práce se zabývá morfologií lebky dvou populačních souborů a hodnotí variabilitu, pohlavní dimorfismus a diachronní změny pomocí 3D analýzy. Cílem práce tedy bylo sledovat u dvou časově vzdálených souborů variabilitu morfologie lebky, zhodnotit stupeň jejich pohlavního dimorfismu a sledovat diachronní změny. Populační vzorky, které byly v této práci analyzovány jsou od sebe časově vzdálené zhruba 500 let, a byly vystaveny odlišným environmentálním vlivům, které mají prokazatelný vliv na morfologii lebky.

Pro forenzní či bioarcheologické účely je důležitá identifikace ostatků, která využívá různé osteologické analýzy zahrnující morfoskopické (Walrath et al., 2004) i morfometrické (Walker, 2008) metody. Tyto metody ale zahrnují vizuální i metrická hodnocení, která mohou být silně ovlivněna subjektivními zkušenostmi vědce. Identifikaci také může komplikovat například různý stupeň pohlavního dimorfismu studované populace, či nedostatečně zachovalé ostatky. Stávající metody proto byly rozšířeny o nové technologie a vznikl obor virtuální antropologie, studující virtuální objekty (3D modely), s využitím nových nástrojů geometrické morfometrie (Abdel Fatah et al., 2014; Shui et al., 2017). Tento metodologický přístup přinesl spoustu benefitů do forenzních věd - přesnější analýzy, globální sdílení virtuálního materiálu či opakované studie (Krishan et al., 2016). Tato práce byla vypracována za pomoci geometrické morfometrie, kde vstupním materiálem byly CT snímky lebek hodnocených populací. Zvolená metoda umožnila provést detailní analýzy morfologie lebky s ohledem na populační afinitu a pohlaví.

Prvotním impulsem pro vypracování této diplomové práce byla studie doktorky Bejdové. Bejdová (2018) ve své studii hodnotila pohlavní dimorfismus horní části *splanchnocrania* u obdobných populačních vzorků, jaké jsou analyzovány i v této diplomové práci – raně novověké a recentní české populace. Její výsledky ukazují, že recentní populace v této studii vykazuje vyšší stupeň pohlavního dimorfismu, nicméně jsou stejné pohlavně dimorfní znaky přítomné u obou populací. Tento výsledek ukazuje, že pohlavně dimorfní znaky se nemění, ale že stupeň projevu pohlavního dimorfismu může odrážet vnější podmínky, kterým je jedinec vystaven – strava, prodělané nemoci, životní úroveň či klima. Vzhledem k výsledkům studie, která probíhala pouze na horní části *splanchnocrania*, vznikla tato práce, která studii rozšiřuje a sleduje pohlavní dimorfismus mezi těmito populacemi na celé lebce (mimo dolní čelisti). Nicméně zároveň existuje i

několik studií (Buretić-Tomljanović et al., 2006; Jantz & Meadows Jantz, 2000; Jellinghaus et al., 2018; Jonke et al., 2007; Manthey et al., 2017; Weisensee & Jantz, 2011), které, stejně jako tato práce, hodnotily časově vzdálené populace. U těchto sledovaných populací došlo k výraznému pozvednutí životní úrovně a zároveň ke specifickým změnám v morfologii lebky. Tyto studie i zmiňují působení tzv. sekulárního trendu, který se v antropologických studiích používá právě v souvislosti se změnou morfologie jako reakce organismu na vnější podmínky (Weisensee & Jantz, 2011). Populace, které byly studované v souvislosti s působením sekulárního trendu, odděluje období rozsáhlých změn, zejména v důsledku průmyslové revoluce, po které došlo k pozvednutí životní úrovně obyvatel (Lieberman et al., 2004; Prazuck et al., 1988). Předkládaná diplomová práce tedy, mimo pohlavního dimorfismu, hodnotí i mezipopulační variabilitu, a především diachronní rozdíly morfologie lebky u sledovaných, časově vzdálených populačních vzorků.

První porovnávaný populační vzorek v předkládané práci je soubor jedinců pocházející z Opavy z období raného novověku, tj. z 16. - 18. století. Jedná se o jedince ze střední vrstvy, pravděpodobně tedy městské obyvatelstvo. Vzhledem k původu populace tedy můžeme předpokládat, že jedinci pravděpodobně nebyly vystaveni silné podvýživě, nicméně vzhledem k tehdejší stravovací zvyklostem nemůžeme vyloučit nekvalitní stravu a malnutrici. Zároveň v tomto období ještě zdaleka nebyla důsledně dodržována hygiena či nebyl přístup ke kvalitní lékařské péči. V kombinaci s nedostatečnou hygienou, migrací i urbanizací, docházelo k častým nákazám – epidemie moru, tyfu, pravých neštovic či úplavice (Bramanti et al., 2018; Hlaváčková & Svobodný, 2004; Munck, 2002). Zároveň bylo období raného novověku poměrně nestabilní dobou zahrnující války či nestabilitu panovníků, ovládajících tehdejší území. Je třeba podotknout, že Opava, jakožto město sídlící při hranicích s Polskem, byla v raném novověku centrem obchodu s cestami spojující České země s Polskem, či Jadran s Baltem. Byla zde tedy značná migrace a heterogenita obyvatelstva. Je tedy pravděpodobné, že náš populační vzorek nebude zahrnovat pouze české jedince.

Druhý porovnávaný populační vzorek reprezentuje recentní českou populaci, využívající technologické vymoženosti současného moderního světa. Recentní populace oproti populaci raně novověké pravděpodobně netrpí malnutricí. S rozvojem průmyslu a rozsáhlou logistikou je dostupných mnoho nutričně bohatých potravin v dostatečném množství, včetně výživových doplňků. Vzhledem k průmyslovému zpracování je strava méně tuhá, čímž dochází i k menšímu zatěžování mastikačního aparátu. Jedinec z recentní

populace má oproti jedinci z raného novověku přístup ke kvalitní lékařské péči, lékům i vodě. Má možnost udržovat dostatečnou hygienu a vykonává, vzhledem k masivnímu používání strojů namísto lidské práce, fyzicky méně náročnou práci (Mays, 2002; Noback & Harvati, 2015; Prazuck et al., 1988). Vzhledem k příznivým podmínkám, působících na jedince ze současné populace, je předpokládán jejich vliv na morfologii lebky a na vyšší stupeň pohlavního dimorfismu, tak jak to i naznačují výsledky studie Bejdové i dalších (Bejdová et al., 2018; Jantz & Meadows Jantz, 2000; Weisensee & Jantz, 2011).

## 8.1 Mezipopulační variabilita

Nejprve byla sledována variabilita morfologie lebky u obou hodnocených populačních souborů. Větší variabilitu v morfologii lebky u formy i tvaru vykazovala recentní populace. Výraznější rozdíly pak byly sledovány v analýze formy, tj. tvar v kombinaci s velikostí. V analýze formy dosahovala recentní populace větších velikostních rozměrů lebky, především pak recentní muži. Menší lebky u raně novověké populace mohou být vysvětlené například nižším příjmem proteinů, neboť u populací s nedostatečným příjmem bílkovin byly celkově menší lebky pozorovány (Sardi et al., 2006; Bigoni et al., 2013).

Při sledování variability formy s ohledem na pohlavní dimorfismus byly pozorovány výrazné pohlavně dimorfní znaky u recentní populace a nízký překryv variability. Muži z recentní populace mají výrazně maskulinní lebky, zatímco ženy lebky feminní. Naproti tomu byl pozorován větší překryv mužů a žen u raně novověké populace, což značí menší rozdíly mezi pohlavím – pohlavní dimorfismus se mírně stírá. Nejnižší variabilita pak byla pozorována u mužů raného novověku, kteří se zároveň výrazně překrývají s recentními ženami. S ohledem na fakt, že lebky recentních žen mají výrazné ženské pohlavní znaky, tak vykazují mužské lebky raného novověku mírně feminní znaky – menší lebka s ženskými rysy. Mírnou feminizaci lebky raně novověkých mužů by mohla vysvětlovat například nedostatečná výživa či nepříznivé životní podmínky, při kterých dochází ke snížení pohlavního dimorfismu, především u mužů (Devlin, 2011; Gray & Wolfe, 1980; Suazo Galdames et al., 2008).

Výraznější rozdíly byly pozorované mezi populacemi než mezi pohlavím. Nejvyšší variabilita byla pozorována ve výšce a šířce mozkovny. Lebky raně novověké populace jsou

menší a mají spíše dolichocefalní, nižší a širší mozkovnu. Obličejová část je především v oblasti *os zygomaticum* širší. Naopak lebky recentní populace jsou větší, s mírně kratší, vyšší a užší mozkovnou. Zároveň je užší i obličejová část.

V analýze tvaru, tj. po zanedbání faktoru velikosti byly v morfologii lebky pozorovány menší rozdíly. Byl pozorován výraznější překryv variability, tj. nižší variabilita v morfologii. Raně novověká populace se víceméně vždy překrývala s recentní populací. Zde ovšem nelze vyloučit, že je výrazný překryv dán nižším počtem jedinců z této populace. Větší rozdíly morfologie v tvaru lebky byly opět pozorovány mezi populacemi než mezi pohlavím, což je v souladu i s jinými studii (Např. Bejdová et al., 2013; Musilová et al., 2019). Vliv na rozdílnost populací má například jejich geografické umístění a klimatické podmínky (Např. Beals, 1972; Harvati & Weaver, 2006) či subsistenční strategie a strava (Např. Cordain et al., 2000; Lieberman et al., 2004; Noback & Harvati, 2015).

Mezipopulační variabilita tvaru lebky s ohledem na pohlavní dimorfismus byla po odstranění faktoru velikosti velmi nízká, což značí, že pohlavní rozdíly jsou především dány velikostí. Naopak hodnocení variability tvaru mezi populacemi vykazuje stejný morfologický vzorec i při zanedbání velikosti, což značí, že rozdíly mezi populacemi jsou spíše tvarové. Tj. raně novověká populace vykazuje širší a nižší *neurocranium* a širší a robustnější obličejovou část. Robustnější obličejová část je obecně pozorována u minulých populací. Například ve studii porovnávací rozdíly morfologie lebky jedinců mezi třináctým a dvacátým stoletím měli středověcí jedinci více prominující obličejovou část a menší lebeční klenbu než jedinci dvacátého století (Rock et al., 2006). I studie Luthera (1993) porovnávací anglickou středověkou a recentní populaci ukazovala více prominující maxilu u populace středověké, pravděpodobně z důvodu odlišného stravování. Zároveň byla sledována vyšší obličejová část u recentní populace. Jedním z důvodů robustnější obličejové části je vliv vyšší mastikační zátěže dané tužší stravou (González-José et al., 2005).

Recentní populace pak vykazuje užší a vyšší *neurocranium*, užší a méně robustnější obličejovou část. Tato morfologie byla popsána již u více recentních populacích po celém světě, u kterých došlo ke zvýšení životních podmínek. Např. u portugalské (Weisensee & Jantz, 2011), americké (Jantz & Meadows Jantz, 2000, 2016) či německé (Jellinghaus et al., 2018). Námi hodnocené recentní lebky pak mají spíše brachycefalický tvar mozkovny, stejně jako ve studii Musilové (2019), která ve své studii hodnotila také recentní českou populaci.

## 8.2 Pohlavní dimorfismus

Pohlavní dimorfismus byl v práci hodnocen zvlášť u raně novověkého souboru a u recentního souboru. Pohlavní dimorfismus byl při analýze formy lebky rozeznán u obou populací. Velikost byl jeden z nejvýraznějších rozdílů mezi populacemi, kdy hlavní komponenta, zodpovídající za faktor velikosti, představovala až 57% příspěvek k variabilitě souboru. Větší velikosti lebky dosahovali muži, což je popsáno již v mnoha studiích jako jeden ze základních pohlavních rozdílů (Byers, 2016; Frayer & Wolpoff, 1985; Larsen, 2003; Musilová et al., 2016). Ve formě lebky je pak u obou populací signifikantní rozdíl téměř po celém povrchu exokrania.

Z barevných map lze vyčíst, že lebky mužů z obou populací vykazují celkovou větší robustnost, nejvíce v oblastech nadočnicových oblouků a oblasti klenby lebeční, která je především v oblasti *squama frontalis* u obou populací, více vyklenutá. Lebky recentních mužů navíc ve formě vykazují i výraznější prominenci v nuchální i mastoidální oblasti či větší bizygomatickou šířku. Při hodnocení tvaru (odečtení velikosti) pak u lebek mužů zůstává více prominující především oblast nadočnicových oblouků, stejně jako například ve studii Garvina a Ruffa (2012). U lebek žen je pak v tvaru viditelné relativní vyklenutí laterálních částí mozkovny v oblasti *tubera parietalia* oproti mužům, což ženským lebkám udává spíše kulatější tvar lebky. Námi vizualizované znaky odpovídají dimorfním znakům uvedených již v několika studiích (Např. Abdel Fatah et al., 2014; Byers, 2016; Frayer & Wolpoff, 1985; Langley et al., 2018; Musilová et al., 2016).

Výrazným rozdílem v pohlavním dimorfismu mezi populacemi je míra jeho projevu. Pozorován je nižší stupeň pohlavního dimorfismu u raně novověké populace. Ke stejným výsledkům dospěla i doktorka Bejdová (2018) na jejíž studii tato práce částečně navazuje. Nižší projev dimorfismu na lebce raně novověkých mužů je nejvíce viditelný v oblasti *os zygomaticum*, *processus mastoideus* a *arcus superciliaris*, a to v hodnocení formy i tvaru. Při porovnání ženských lebek z obou populací velké rozdíly nenacházíme, což by podporovalo tezi o větší stabilitě pohlavně dimorfních znaků u žen z důvodu větší hormonální kontroly (Frayer & Wolpoff, 1985; Nickens, 1976). Na nižší stupeň dimorfismu mohou mít vliv nepříznivé podmínky, kterým byli jedinci v raném novověku vystaveni. Rozdíly v pohlavně dimorfních znacích mezi lebkami mužů a žen z raně novověkého vzorku nejsou tak výrazné, jako rozdíly pozorované u recentní populace, která není

vystavena negativním vlivům jako podvýživa či nedostatečná lékařská péče. Je prokázáno, že nedostatečná výživa u mužů vede ke snížení znaků pohlavního dimorfismu a k určité feminizaci morfologie lebky. Naopak v případě příznivých podmínek jaké má současná populace, může být více uplatněn genetický potenciál (Devlin, 2011; Gray & Wolfe, 1980; Suazo Galdames et al., 2008). Například studie zabývající se populací z raně středověkých Mikulčic (Rieger, 2019; Thon, 2020) vykazují vyšší stupeň pohlavního dimorfismu u obyvatel hradu. Obyvatelé hradu měli kvalitnější životní podmínky a konzumovali i více živočišných proteinů (Kaupová et al., 2018). Nebo studie Bejdové (2013), která sledovala pohlavní dimorfismus dolní čelisti u populace střední Evropy za posledních 1200 let (raný středověk, vrcholný středověk, raný novověk a recentní populace). Předpoklad studie byl, že se změny v morfologii lebky vyskytují synchronně s podstatnými změnami v subsistenci a vývojem populace (Jantz & Meadows Jantz, 2000; Jonke et al., 2007). Ve své studii prokázala, že s časem dochází k postupnému zvyšování pohlavního dimorfismu, který tedy nejvíce vykazuje recentní populace. Výrazného pohlavního dimorfismu u recentní populace dosáhla ve své studii i Musilová (2019), která porovnávala recentní českou a francouzskou populaci, tedy populace žijící v příznivých životních podmínkách. Naše výsledky jsou v souladu s výše uvedenými studiemi. Nicméně i přesto, že nejsou u raně novověké populace pohlavně dimorfní znaky tak výrazné jako u současné populace, stále je pohlavní dimorfismus zřetelný. Tyto výsledky tak potvrzují naši hypotézu, která předpokládá, že pohlavně dimorfní znaky se nemění, ale vlivem působení environmentálních faktorů může být ovlivněna jejich míra a může dojít k různému stupni pohlavního dimorfismu u různých populací. Je ovšem třeba podotknout, že vzorek z raného novověku čítal, z důvodu nedokonalé zachovalosti, nižší počet jedinců a mohlo by tedy dojít i k mírnému zkreslení výsledků v míře pohlavního dimorfismu.

### 8.3 Diachronní změny

Hlavním cílem práce bylo zhodnotit diachronní rozdíly v morfologii lebky mezi populačními vzorky. Tato část zahrnovala analýzu tří skupin – hodnocení celých populačních souborů, a pak hodnocení samostatných žen a samostatných mužů z populačních souborů. U všech hodnocených skupin byl viditelný trend zužování a zvyšování se lebeční klenby bez ohledu na pohlaví. Na detailních barevných mapách byly z

hlediska formy pozorovány signifikantní rozdíly po téměř celém povrchu lebky, vyjma laterálních částí lebeční klenby. U analýzy žen z obou populačních vzorků, nebyly zaznamenány signifikantní rozdíly v obličejové části, i přes to, že byla pozorována výraznější prominence spodní části obličeje ve prospěch raně novověkých žen. Robustnější obličejová část by mohla souviset s tužší přijímanou stravou. Změna stravy na měkčí přispívá například k modifikaci alveolárních výběžků maxilárního i mandibulárního oblouku, patrové struktury (Beecher et al., 1983; Lieberman et al., 2004) či redukci bizygomatické a bimaxilární šířky (Goose, 1981). I přesto ale analýza žen z obou populací vykazuje stejný trend, jako obě další analýzy hodnotící mezipopulační rozdíly - výrazné rozdíly v oblasti lebeční klenby v předozadním směru. Z hlediska formy i tvaru je tedy lebeční klenba relativně vyšší a více vyklenutá v předozadním směru. Zároveň dochází k relativnímu zužování se *neurocrania* a obličejové části v oblasti *processus temporalis osis zygomatici* a mírnému zvyšování se obličejové části v odpovědi na zvyšující se lebeční klenbu. Změny v lebeční klenbě jsou výraznější než změny v obličejové části. Ke stejným výsledkům, konkrétně k méně výraznějším změnám v obličejové části, dospěli ve své studii i Jantz Meadows a Jantz (2000), kteří studovali vliv sekulárního trendu na amerických jedincích z 19.-20. století. Pomocí analýzy PCA, kde vyšel stejný morfologický vzorec jako u barevných map, a testu MANOVA byly zjištěny statisticky významné rozdíly mezi populacemi vzhledem k formě i tvaru.

Výše uvedené výsledky tak podporují naši hypotézu, kdy bylo předpokládáno relativní zvýšení a zúžení lebeční klenby, a zároveň zúžení obličejové části. Stejných výsledků dosáhla řada studií zabývajících se sekulárním trendem u sledovaných populací po celém světě - tedy, že vlivem kvalitnějších životních podmínek, jakou jsou vyšší socioekonomický status, kvalitní strava či lékařská péče dochází ke změnám v morfologii lebky (Např. Buretić-Tomljanović et al., 2006; Jonke et al., 2007; Weisensee and Jantz, 2011; Manthey et al., 2017). Několik studií se snažilo najít vysvětlení, proč recentní populace vykazují takovou morfologii. Dříve se předpokládalo, že za změnu morfologie lebky může přechod z tuhé stravy na měkčí, nicméně mnohé studie dokazují, že tuhost stravy ovlivňuje spíše jen obličejovou část lebky, která je z důvodu měkčí stravy vystavena menšímu žvýkacímu stresu. Jantz Meadows a Jantz (2000) ve své studii zjistili, že je lebeční klenba více ovlivněna sekulárními změnami než mastikací, vzhledem ke svalovým úponům, a že na změnu morfologie lebky má vliv spíše kvalita potravy a její nutriční hodnoty. Ve své studii argumentují, že na lebeční klenbě, konkrétně v šijové oblasti a na *processus*

*mastoideus*, a dále pak v obličeji v oblasti glabely, jsou místa úponů svalů, které se přímo neúčastní procesu žvýkání. Tímto vyloučili, že by na změnu morfologie lebeční klenby měla přímo vliv tuhost stravy a její mechanické zpracování. Jako například studie Angela (1982), který se ve své studii zabýval velikostí lebeční báze. Angel argumentoval citlivostí báze na nutriční stres, která v důsledku podvýživa není schopna nést hmotnost mozku. V důsledku toho dochází k pozastavení růstu a jejímu oploštění, které vede k rozšiřování lebeční klenby pod tlakem mozku. Angel tedy vidí silnou korelaci mezi výškou lebeční báze, výživou a zdravím. Nicméně například Miller a Corsellis (1977) zastávají teorii, že na velikost lebeční klenby má vliv velikost mozku, který se v důsledku kvalitní výživy a zdraví zvětšuje. Studie Smitha (2009) pak ukazuje, že lebeční klenba není tak geneticky podmíněná a stabilní, a proto může více podléhat environmentálním faktorům. Výsledky Smithovi studie jsou ale odlišné od výsledků studií Harvati & Weaver (2006a, 2006b), kteří nacházeli významnou korelaci mezi morfologií lebky a molekulární vzdáleností. Odlišné výsledky nicméně Smith vysvětluje jiným umístěním orientačních bodů a upozorňuje na důležitost zvolení bodů, a že ne všechny aspekty morfologie lebky jsou informativní.

Na morfologii lebky tedy působí mnoho aspektů, které se překrývají, a tudíž může být složité rozpoznat, který konkrétní faktor finální morfologii lebky ovlivňuje. Nejpravděpodobnější se jeví kombinace vícero faktorů. S ohledem na naše zkoumané populační vzorky by neměl být vynechán ani faktor klimatu, jelikož v raném novověku bylo z důvodu malé doby ledové jiné podnebí než dnes. V chladnějších oblastech je lebka adaptovaná na chladné počasí větší velikostí a širší lebeční klenbou z důvodu efektivnějšího udržení tepla v hlavě i mozku. Oproti tomu v teplejších oblastech je lebka spíše užší a vyšší (Beals, 1972; Beals et al., 1984; Katz et al., 2016). Recentní populace je oproti populaci raně novověké vystavena spíše trendu oteplování. Tento předpoklad by tedy souhlasil s našimi výsledky, kdy při teplejším počasí dochází k relativnímu zužování a zvyšování se lebeční klenby. Raně novověká populace měla naopak širší lebeční klenbu, která tak mohla být i adaptací na chladnější klima. V našich výsledcích, ale zároveň vychází větší velikost lebky u recentní populace. Jek je výše uvedeno, větší velikost by tedy měla být v případě chladného klimatu vykazována spíše u raně novověkého populačního souboru. Nicméně jak již bylo uvedeno výše, menší lebky mohou být z důvodu nedostatečného příjmu bílkovin. Pokud by tomu tak skutečně bylo, naznačovalo by to souvislost, že faktor výživy by byl zásadnější než faktor klimatu. Případně, že chladné období v malé době ledové nebylo dostatečně silným faktorem ke změně morfologie lebky.



Výsledky práce doplňují obdobné studie, které se zabývaly morfologií lebky časově vzdálených populací, u kterých došlo ke zvýšení životní úrovně. Recentní populace, žijící v příznivých podmínkách vykazuje vyšší variabilitu i výraznější pohlavní dimorfismus. Lebky mají vyšší a užší mozkovnu i užší obličejovou část. S ohledem na původ raně novověké populace, zase lze předpokládat, že snížení projevu pohlavního dimorfismu je v důsledku malnutrice a působení nepříznivých životních podmínek. Raně novověká populace také vykazuje nižší variabilitu. Lebky mají nižší a širší mozkovnu a robustnější obličejovou část. Výsledky analýzy pohlavního dimorfismu potvrzují jeho stabilitu.

Vliv na morfologii lebky má prokazatelně kvalita stravy a zlepšení životních podmínek. Tuhost a konzistence stravy má pravděpodobně vliv pouze na obličejovou část. Naše výsledky by mohly naznačovat, že zúžení obličejové v oblasti *processus temporalis ossis zygomatici* je zapříčiněno nižší mastikační zátěží. Naproti tomu na morfologii lebeční klenby bude mít větší vliv výrazné zlepšení životních podmínek, přístup k lékařské péči (jedinec není vysílen nemocí) a kvalitní a dostatečná strava, pravděpodobně s přispěním faktoru klimatu.

## 9. Závěr

Předkládaná diplomová práce se věnovala mezipopulačním rozdílům a pohlavnímu dimorfismu morfologie lebky dvou časově vzdálených populací, které byly vystaveny odlišným environmentálním vlivům. Variabilita i pohlavní dimorfismus byly hodnocené v tvaru i formě vnějšího povrchu lebky pomocí geometrické morfometrie.

Na základě výsledků dospěla diplomová práce k těmto závěrům:

- Lebky raného novověku vykazují menší variabilitu, jsou menší a robustnější. Raně novověké lebky jsou nižší, s širší mozkovnou i obličejovou částí, která je zároveň mírně robustnější. Recentní lebky naopak vykazují vyšší variabilitu, jsou větší a gracilnější. Oproti raně novověkým lebkám jsou vyšší, s užší mozkovnou i obličejovou částí. Variabilita je celkově větší mezi populacemi než uvnitř populace, kde jsou výrazné překryvy.
- Pohlavní dimorfismus byl prokázán u obou populačních souborů. Rozdíly mezi pohlavími byly výrazné při analýze formy – velikost má na rozdíly mezi lebkami mužů a žen vliv. Větší velikost lebky a struktur byla pozorovaná u mužů obou populací. Nejvíce pohlavně dimorfními oblastmi jsou *glabella*, *arcus superciliaris*, *processus mastoideus*, *os zygomaticum*, *protuberantia occipitalis externa* a *tubera parietalia*.
- **Naše hypotéza ohledně přítomnosti pohlavně dimorfních znaků u obou hodnocených populací tedy byla potvrzena. Zároveň byla potvrzena i předpokládaná rozdílnost míry projevu pohlavního dimorfismu - stupeň a projev pohlavního dimorfismu se mezipopulačně liší.**
- Raně novověká populace vykazuje nižší stupeň pohlavního dimorfismu než recentní populace. Při analýze tvaru (zanedbání velikosti) byly pohlavně dimorfní znaky zřetelné pouze v oblasti nadočnicových výběžků a u *tubera parietalia* a *squama frontalis*. Nižší pohlavní dimorfismus může být pravděpodobně způsoben nepříznivými životními podmínkami raně novověké populace, kdy nedošlo k dostatečnému naplnění genetického potenciálu.

- Rozdíly v morfologii lebky byly výraznější mezi populacemi než mezi pohlavím.
- Mezipopulační rozdíly v morfologii lebky jsou nejvíce pozorované ve výšce a šířce mozkovny. Raně novověké lebky mají globulárnější tvar lebky – širokou a nízkou mozkovnu, a širší obličejovou část s robustnější *os zygomaticum*. Naopak recentní lebky mají užší splachnokraniem i mozkovnu, která je zároveň vyšší. Takováto morfologie lebky byla pozorována u více populací, u kterých došlo k významnému pozvednutí životní úrovně. **Těmito výsledky byla potvrzena naše hypotéza, která předpokládala vyšší a užší lebeční klenbu zároveň s užším splachnokraniem u recentní populace v důsledku zkvalitnění životních podmínek.**

## 10. Seznam literatury

- Abdel Fatah, E. E., Shirley, N. R., Jantz, R. L., & Mahfouz, M. R. (2014). Improving sex estimation from crania using a novel three-dimensional quantitative method. *Journal of Forensic Sciences*, 59(3), 590–600.
- Abdi, H., & Williams, L. J. (2010). Principal component analysis. *WIREs Computational Statistics*, 2(4), 433–459.
- Agrawal, K. R., Lucas, P. W., Prinz, J. F., & Bruce, I. C. (1997). Mechanical properties of foods responsible for resisting food breakdown in the human mouth. *Archives of Oral Biology*, 42(1), 1–9.
- Angel, J. L. (1976). Colonial to modern skeletal change in the U.S.A. *American Journal of Physical Anthropology*, 45(3), 723–735.
- Angel, J. L. (1982). A new measure of growth efficiency: skull base height. *American Journal of Physical Anthropology*, 58(3), 297–305.
- Bardin, C. W., & Catterall, J. F. (1981). Testosterone: a major determinant of extragenital sexual dimorphism. *Science*, 211(4488), 1285–1294.
- Bastir, M., & Rosas, A. (2005). Hierarchical nature of morphological integration and modularity in the human posterior face. *American Journal of Physical Anthropology*, 128(1), 26–34.
- Beals, K. L. (1972). Head form and climatic stress. *American Journal of Physical Anthropology*, 37(1), 85–92.
- Beals, K. L., Smith, C. L., & Dodd, S. M. (1983). Climate and the evolution of brachycephalization. *American Journal of Physical Anthropology*, 62(4), 425–437.
- Beals, K. L., Smith, C. L., Dodd, S. M., Angel, J. L., Armstrong, E., Blumenberg, B., Girgis, F. G., Turkel, S., Gibson, K. R., Henneberg, M., Menk, R., Morimoto, I., Sokal, R. R., & Trinkaus, E. (1984). Brain size, cranial morphology, climate, and time machines [and comments and reply]. *Current Anthropology*, 25(3), 301–330.
- Beecher, R. M., Corruccini, R. S., & Freeman, M. (1983). Craniofacial correlates of dietary consistency in a nonhuman primate. *Journal of Craniofacial Genetics and Developmental Biology*, 3(2), 193–202.
- Bejdová, Š., Dupej, J., Krajíček, V., Velemínská, J., & Velemínský, P. (2018). Stability of upper face sexual dimorphism in central European populations (Czech Republic) during the modern age. *International Journal of Legal Medicine*, 132(1), 321–330.
- Bejdová, Š., Krajíček, V., Velemínská, J., Horák, M., & Velemínský, P. (2013). Changes in the sexual dimorphism of the human mandible during the last 1200 years in Central Europe. *Homo*, 64(6), 437–453.
- Berry, A. C. (1974). The use of non-metrical variations of the cranium in the study of Scandinavian population movements. *American Journal of Physical Anthropology*, 40(3), 345–358.
- Betti, L., Balloux, F., Amos, W., Hanihara, T., & Manica, A. (2009). Distance from Africa, not climate, explains within-population phenotypic diversity in humans. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1658), 809–814.

- Bigoni, L., Krajiček, V., Sládek, V., Velemínský, P., & Velemínská, J. (2013). Skull shape asymmetry and the socioeconomic structure of an early medieval central European society. *American Journal of Physical Anthropology*, 150(3), 349–364.
- Blumenfeld, J. (2000). Racial identification in the skull and teeth. *The University of Western Ontario Journal of Anthropology*, 8(1).
- Bookstein, F. L. (1991). *Morphometric tools for landmark data: Geometry and biology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bramanti, B., Zedda, N., Rinaldo, N., & Gualdi-Russo, E. (2018). A critical review of anthropological studies on skeletons from European plague pits of different epochs. *Scientific Reports 2018*, 8(1), 1–12.
- Brázdil, R. (1996). Reconstructions of past climate from historical sources in the Czech lands. *Climatic Variations and Forcing Mechanisms of the Last 2000 Years*, 409–431.
- Brázdil, R., & Dobrovolný, P. (2010). Historical climate in central Europe during the last 500 years. In *The Polish Climate in the European Context: An Historical Overview* (pp. 41–70).
- Bruzek, J. (2002). A method for visual determination of sex, using the human hip bone. *American Journal of Physical Anthropology*, 117(2), 157–168.
- Buretić-Tomljanović, A., Ostojić, S., & Kapović, M. (2006). Secular change of craniofacial measures in Croatian younger adults. *American Journal of Human Biology*, 18(5), 668–675.
- Byers, S. N. (2016). *Introduction to forensic anthropology*. Routledge.
- Carey, J. W., & Steegmann Jr, A. T. (1981). Human nasal protrusion, latitude, and climate. *American Journal of Physical Anthropology*, 56(3), 313–319.
- Carlson, D. S. (1976). Temporal variation in prehistoric Nubian crania. *American Journal of Physical Anthropology*, 45(3), 467–484.
- Carolineberry, A., & Berry, R. J. (1967). Epigenetic variation in the human cranium. *Journal of Anatomy*, 101(Pt 2), 361–379.
- Chovalopoulou, M. E., Valakos, E. D., & Manolis, S. K. (2016). Sex determination by three-dimensional geometric morphometrics of craniofacial form. *Anthropologischer Anzeiger*, 73(3), 195–206.
- Čihák R. (2001). *Anatomie I*. Grada.
- Clark, K., Casella, E. (2009). The workshop of the world: The industrial revolution. In *The Archaeology of Britain*.
- Cole, T. J. (2000). Secular trends in growth. *Proceedings of the Nutrition Society*, 59(02), 317–324.
- Cole, T. J. (2003). The secular trend in human physical growth: a biological view. *Economics & Human Biology*, 1(2), 161–168.
- Coon, C. S. (1955). Some problems of human variability and natural selection in climate and culture. *The American Naturalist*, 89(848), 257–279.
- Cordain, L., Miller, J. B., Eaton, S. B., Mann, N., Holt, S. H., & Speth, J. D. (2000). Plant-animal subsistence ratios and macronutrient energy estimations in worldwide hunter-gatherer diets. *The American Journal of Clinical Nutrition*, 71(3), 682–692.

- Corruccini, R. S. (1974). An examination of the meaning of cranial discrete traits for human skeletal biological studies. *American Journal of Physical Anthropology*, 40(3), 425–445.
- Darwin, C. (1871). *The descent of man and selection in relation to sex*. Cambridge University Press.
- Decker, S. J., Davy-Jow, S. L., Ford, J. M., & Hilbelink, D. R. (2011). Virtual determination of sex: Metric and nonmetric traits of the adult pelvis from 3D computed tomography models. *Journal of Forensic Sciences*, 56(5), 1107–1114.
- DeSilva, J. M., & Rosenberg, K. R. (2017). Anatomy, development, and function of the human pelvis. *The Anatomical Record*, 300(4), 628–632.
- Devlin, M. J. (2011). Why does starvation make bones fat? *American Journal of Human Biology*, 23(5), 577–585.
- Dirkmaat, D. (2012). A Companion to forensic anthropology. *A Companion to Forensic Anthropology*, 1–716.
- Dupej, J., Krajiček, V., & Pelikán, J. (2015). Low-rank matrix approximations for Coherent point drift. *Pattern Recognition Letters*, 52, 53–58.
- Enlow, D. H., & Hans, M. G. (1996). *Essentials of facial growth*. WB Saunders Company.
- Esteve-Altava, B., Marugán-Lobón, J., Botella, H., Bastir, M., & Rasskin-Gutman, D. (2013). Grist for Riedl's mill: A network model perspective on the integration and modularity of the human skull. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 320(8), 489–500.
- Evteev, A., Cardini, A. L., Morozova, I., & O'Higgins, P. (2014). Extreme climate, rather than population history, explains mid-facial morphology of Northern Asians. *American Journal of Physical Anthropology*, 153(3), 449–462.
- Fischer, B., & Mitteroecker, P. (2015). Covariation between human pelvis shape, stature, and head size alleviates the obstetric dilemma. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(18), 5655–5660.
- Floud, R., Wachter, K., & Gregory, A. (1990). *Height, health and history: Nutritional status in the United Kingdom, 1750-1980*. Cambridge University Press.
- Frake, S. E., & Goose, D. H. (1977). A comparison between mediaeval and modern British mandibles. *Archives of Oral Biology*, 22(1), 55–57.
- Frazer, D. W., & Wolpoff, M. H. (1985). *Sexual dimorphism*. Annual Review of Anthropology.
- French, A., Macedo, M., Poulsen, J., Waterson, T., & Yu, A. (2008). *Multivariate analysis of variance (MANOVA)*.
- Garvin, H. M., & Ruff, C. B. (2012). Sexual dimorphism in skeletal browridge and chin morphologies determined using a new quantitative method. *American Journal of Physical Anthropology*, 147(4), 661–670.
- Garvin, H. M., Sholts, S. B., & Mosca, L. A. (2014). Sexual dimorphism in human cranial trait scores: Effects of population, age, and body size. *American Journal of Physical Anthropology*, 154(2), 259–269.
- Gionhaku, N., & Lowe, A. A. (1989). Relationship between jaw muscle volume and craniofacial form. *Journal of Dental Research*, 68(5), 805–809.

- Glucksmann, A. (1974). Sexual dimorphism in mammals. *Biological Reviews*, 49(4), 423–475.
- Golden M.H.N. (1994). Is complete catch-up possible for stunted malnourished children? *European Journal of Clinical Nutrition*, 48(1), 58–71.
- González-José, R., Ramírez-Rozzi, F., Sardi, M., Martínez-Abadías, N., Hernández, M., & Pucciarelli, H. M. (2005). Functional-cranial approach to the influence of economic strategy on skull morphology. *American Journal of Physical Anthropology*, 128(4), 757–771.
- Goose, D. H. (1962). Reduction of palate size in modern populations. *Archives of Oral Biology*, 7(3), 343-IN21.
- Goose, D. H. (1981). Changes in human face breadth since the mediaeval period in Britain. *Archives of Oral Biology*, 26(9), 757–758.
- Gray, J. P., & Wolfe, L. D. (1980). Height and sexual dimorphism of stature among human societies. *American Journal of Physical Anthropology*, 53(3), 441–456.
- Hallgrímsson, B., Lieberman, D. E., Liu, W., Ford-Hutchinson, A. F., & Jirik, F. R. (2007). Epigenetic interactions and the structure of phenotypic variation in the cranium. *Evolution & Development*, 9(1), 76–91.
- Haruštiaková D., Jarkovský J., Littnerová S., & Dušek L. (2012). *Vícerozměrné statistické metody v biologii* (Institut biostatistiky a analýz (ed.)). Akademické nakladatelství CERM, sro Brno.
- Harvati, K., & Weaver, T. D. (2006a). Reliability of cranial morphology in reconstructing Neanderthal phylogeny. In J.-J. Hublin, K. Harvati, & T. Harrison (Eds.), *Neanderthals Revisited: New Approaches and Perspectives* (pp. 239–254). Springer Netherlands.
- Harvati, K., & Weaver, T. D. (2006b). Human cranial anatomy and the differential preservation of population history and climate signatures. *The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology*, 288(12), 1225–1233.
- Hlaváčková, & Svobodný. (2004). *Dějiny lékařství v českých zemích*. Praha.
- Hotelling, H. (1933). Analysis of a complex of statistical variables into principal components. *Journal of Educational Psychology*, 24(6), 417–441.
- Hubbe, M., Hanihara, T., & Harvati, K. (2009). Climate signatures in the morphological differentiation of worldwide modern human populations. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, 292(11), 1720–1733.
- Hylander, W. (1972). The adaptive significance of eskimo craniofacial morphology. *World Anthropology*.
- Jantz, R. L., & Meadows Jantz, L. (2000). Secular change in craniofacial morphology. *American Journal of Human Biology*, 12(3), 327–338.
- Jantz, R. L., & Meadows Jantz, L. (2016). The remarkable change in euro-american cranial shape and size. *Human Biology*, 88(1), 56–64.
- Jellinghaus, K., Hoeland, K., Hachmann, C., Prescher, A., Bohnert, M., & Jantz, R. (2018). Cranial secular change from the nineteenth to the twentieth century in modern German individuals compared to modern Euro-American individuals. *International Journal of Legal Medicine*, 132(5), 1477–1484.
- Jonke, E., Prossinger, H., Bookstein, F. L., Schaefer, K., Bernhard, M., & Freudenthaler, J.

- W. (2007). Secular trends in the facial skull from the 19th century to the present, analyzed with geometric morphometrics. *American Journal of Orthodontics and Dentofacial Orthopedics*, 132(1), 63–70.
- Kaifu, Y., Kasai, K., Townsend, G. C., & Richards, L. C. (2003). Tooth wear and the “design” of the human dentition: A perspective from evolutionary medicine. *American Journal of Physical Anthropology*, 122(S37), 47–61.
- Katz, D. C., Grote, M. N., & Weaver, T. D. (2016). A mixed model for the relationship between climate and human cranial form. *American Journal of Physical Anthropology*, 160(4), 593–603.
- Kaupová, S., Velemínský, P., Herrscher, E., Sládek, V., Macháček, J., Poláček, L., & Brůžek, J. (2018). Diet in transitory society: isotopic analysis of medieval population of Central Europe (ninth–eleventh century AD, Czech Republic). *Archaeological and Anthropological Sciences*, 10(4), 923–942.
- Kiliaridis, S. (2006). The importance of masticatory muscle function in dentofacial growth. *Seminars in Orthodontics*, 12(2), 110–119.
- Kimmerle, E. H., Ross, A., & Slice, D. (2008). Sexual dimorphism in America: Geometric morphometric analysis of the craniofacial region. *Journal of Forensic Sciences*, 53(1), 54–57.
- Kohyama, K., Hatakeyama, E., Sasaki, T., Dan, H., Azuma, T., & Karita, K. (2004). Effects of sample hardness on human chewing force: A model study using silicone rubber. *Archives of Oral Biology*, 49(10), 805–816.
- Komlos, J. (1985). Stature and nutrition in the Habsburg Monarchy: The Standard of living and economic development in the eighteenth century. *The American Historical Review*, 90(5), 1149–1161.
- Konigsberg, L. W., Algee-Hewitt, B. F. B., & Steadman, D. W. (2009). Estimation and evidence in forensic anthropology: Sex and race. *American Journal of Physical Anthropology*, 139(1), 77–90.
- Kovacik, & Zezula. (2009). Opava - pivovar (horní dvůr). Zjišťovací archeologický výzkum v místě stavebního záměru OSC Breda a Weinstein (akce 73/08). *Archive of National Heritage Institute*.
- Kozák. (2009). Dějiny tzv. Nového hřbitova. Příspěvek k raně novověké topografii města Opavy. *Sborník Národního Památkového Ústavu v Ostravě*.
- Krishan, K., Chatterjee, P. M., Kanchan, T., Kaur, S., Baryah, N., & Singh, R. K. (2016). A review of sex estimation techniques during examination of skeletal remains in forensic anthropology casework. *Forensic Science International*, 261, 165.e – 1.
- Kubota, M., Nakano, H., Sanjo, I., Satoh, K., Sanjo, T., Kamegai, T., & Ishikawa, F. (1998). Maxillofacial morphology and masseter muscle thickness in adults. *European Journal of Orthodontics*, 20(5), 535–542.
- Langley, N. R., Dudzik, B., & Cloutier, A. (2018). A decision tree for nonmetric sex assessment from the skull. *Journal of Forensic Sciences*, 63(1), 31–37.
- Larsen, C. S. (2003). Equality for the sexes in human evolution? Early hominid sexual dimorphism and implications for mating systems and social behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(16), 9103–9104.
- Lieberman, D. E., Krovitz, G. E., Yates, F. W., Devlin, M., & St. Claire, M. (2004). Effects of



- food processing on masticatory strain and craniofacial growth in a retrognathic face. *Journal of Human Evolution*, 46(6), 655–677.
- Lieberman, D. E., McCarthy, R. C., Hiiemae, K. M., & Palmer, J. B. (2001). Ontogeny of postnatal hyoid and larynx descent in humans. *Archives of Oral Biology*, 46(2), 117–128.
- Lieberman, D. E., Ross, C. F., & Ravosa, M. J. (2000). The primate cranial base: ontogeny, function, and integration. *American Journal of Physical Anthropology*, 113(S31), 117–169.
- Luther, F. (1993). A cephalometric comparison of medieval skulls with a modern population. *European Journal of Orthodontics*, 15(4), 315–325.
- Manthey, L., Jantz, R. L., Bohnert, M., & Jellinghaus, K. (2017). Secular change of sexually dimorphic cranial variables in Euro-Americans and Germans. *International Journal of Legal Medicine*, 131(4), 1113–1118.
- Martínez-Abadías, N., Esparza, M., Sjøvold, T., González-José, R., Santos, M., Hernández, M., & Klingenberg, C. P. (2012). Pervasive genetic integration directs the evolution of human skull shape. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 66(4), 1010–1023.
- Mays, S. (2002). The relationship between molar wear and age in an early 19th century AD archaeological human skeletal series of documented age at death. *Journal of Archaeological Science*, 29(8), 861–871.
- Miller, A. K. H., & Corsellis, J. A. N. (1977). Evidence for a secular increase in human brain weight during the past century. *Annals of Human Biology*, 4(3), 253–257.
- Mitchell, S. (2009). *Daily life in Victorian England*. Greenwood Press.
- Mitteroecker, P., & Gunz, P. (2009). Advances in geometric morphometrics. *Evolutionary Biology*, 36(2), 235–247.
- Monticelli, F., & Graw, M. (2008). Investigation on the reliability of determining sex from the human os zygomaticum. *Forensic Science, Medicine, and Pathology*, 4(3), 181–186.
- Moore, W. J., Lavelle, C. L. ., & Spence, T. F. (1968). Changes in the size and shape of the human mandible in Britain. *British Dental Journal*, 125(4), 163–169.
- Moss, M. L., & Young, R. W. (1960). A functional approach to craniology. *American Journal of Physical Anthropology*, 18(4), 281–292.
- Munck, T. (2002). *Evropa sedmnáctého století*. Praha.
- Musilová, B., Dupej, J., Brůžek, J., Bejdová, Š., & Velemínská, J. (2019). Sex and ancestry related differences between two Central European populations determined using exocranial meshes. *Forensic Science International*, 297, 364–369.
- Musilová, B., Dupej, J., Velemínská, J., Chaumoitre, K., & Bruzek, J. (2016). Exocranial surfaces for sex assessment of the human cranium. *Forensic Science International*, 269, 70–77.
- Nickens, P. R. (1976). Stature reduction as an adaptive response to food production in mesoamerica. *Journal of Archaeological Science*, 3(1), 31–41.
- Noback, M. L., & Harvati, K. (2015). The contribution of subsistence to global human cranial variation. *Journal of Human Evolution*, 80, 34–50.
- Nowaczewska, W., Dabrowski, P., & Kuźmiński, Ł. (2011). Morphological adaptation to

- climate in modern *Homo sapiens* crania: the importance of basicranial breadth. *Collegium Antropologicum*, 35(3), 625–636.
- Opperman, L. A. (2000). Cranial sutures as intramembranous bone growth sites. *Developmental Dynamics: An Official Publication of the American Association of Anatomists*, 219(4), 472–485.
- Paschetta, C., de Azevedo, S., Castillo, L., Martínez-Abadías, N., Hernández, M., Lieberman, D. E., & González-José, R. (2010). The influence of masticatory loading on craniofacial morphology: A test case across technological transitions in the Ohio valley. *American Journal of Physical Anthropology*, 141(2), 297–314.
- Pezzullo, J. C. (2013). *Biostatistics for dummies*. 390.
- Pilloud, M. A., Maier, C., Scott, G. R., & Hefner, J. T. (2017). Advances in cranial macromorphoscopic trait and dental morphology analysis for ancestry estimation. In *New Perspectives in Forensic Human Skeletal Identification* (pp. 23–34). Academic Press.
- Plavcan, J. M. (2012). Sexual size dimorphism, canine dimorphism, and male-male competition in primates. *Human Nature*, 23(1), 45–67.
- Prazuck, T., Fisch, A., Pichard, E., & Sidibe, Y. (1988). Lack of secular change in male adult stature in rural Mali (West Africa). *American Journal of Physical Anthropology*, 75(4), 471–475.
- Quintana-Murci, L., Krausz, C., & McElreavey, K. (2001). The human Y chromosome: function, evolution and disease. *Forensic Science International*, 118(2–3), 169–181.
- Raadsheer, M. C., Kiliaridis, S., Van Eijden, T. M. G. J., Van Ginkel, F. C., & Prahl-Andersen, B. (1996). Masseter muscle thickness in growing individuals and its relation to facial morphology. *Archives of Oral Biology*, 41(4), 323–332.
- Rando, C., Hillson, S., & Antoine, D. (2014). Changes in mandibular dimensions during the mediaeval to post-mediaeval transition in London: A possible response to decreased masticatory load. *Archives of Oral Biology*, 59(1), 73–81.
- Reinhardt A. G. (1983). Attrition and the edge-to-edge bite: An anthropological study. *The Angle Orthodontist*, 53(2), 167–164.
- Richardson, E. R. (1980). Racial differences in dimensional traits of the human face. *The Angle Orthodontist*, 50(4), 301–311.
- Rieger, V. (2019). *Pohlavní dimorfismus a morfologie lebky s ohledem na sociální strukturu velkomoravského pohřebiště Mikulčice*.
- Roberts, C. A., & Cox, M. (2007). The impact of economic intensification and social complexity on human health in Britain from 6000 BP (Neolithic) and the introduction of farming to the mid-nineteenth century AD. *University Press of Florida*, Pp. 149-163.
- Rock, W. P., Sabieha, A. M., & Evans, R. I. W. (2006). A cephalometric comparison of skulls from the fourteenth, sixteenth and twentieth centuries. *British Dental Journal*, 200(1), 33–37.
- Rogers, T. L. (2005). Determining the sex of human remains through cranial morphology. *Journal of Forensic Sciences*, 50(3), 1–8.
- Rosas, A., & Bastir, M. (2002). Thin-plate spline analysis of allometry and sexual dimorphism in the human craniofacial complex. *American Journal of Physical Anthropology*, 117(3), 236–245.

- Roseman, C. C., & Weaver, T. D. (2007). Molecules versus morphology? Not for the human cranium. *BioEssays*, 29(12), 1185–1188.
- Saini, V., Srivastava, R., Shamal, S. N., Singh, T. B., Pandey, A. K., & Tripathi, S. K. (2011). Sex determination using mandibular ramus flexure: A preliminary study on Indian population. *Journal of Forensic and Legal Medicine*, 18(5), 208–212.
- Sardi, M. L., Novellino, P. S., & Pucciarelli, H. M. (2006). Craniofacial morphology in the Argentine Center-West: Consequences of the transition to food production. *American Journal of Physical Anthropology*, 130(3), 333–343.
- Seddon, R. P. (1984). A cephalometric study of the Romano-British. *The European Journal of Orthodontics*, 6(1), 303–312.
- Shui, W., Zhou, M., Maddock, S., He, T., Wang, X., & Deng, Q. (2017). A PCA-Based method for determining craniofacial relationship and sexual dimorphism of facial shapes. *Computers in Biology and Medicine*, 90, 33–49.
- Siebert, J. R., & Swindler, D. R. (2003). Evolutionary changes in the midface and mandible: Establishing the primate form. *Understanding Craniofacial Anomalies*, 343–378.
- Smith, H. F. (2009). Which cranial regions reflect molecular distances reliably in humans? Evidence from three-dimensional morphology. *American Journal of Human Biology*, 21(1), 36–47.
- Smith, H. F. (2011). The role of genetic drift in shaping modern human cranial evolution: A test using microevolutionary modeling. *International Journal of Evolutionary Biology*, 2011, 1–11.
- Spradley, M. K., & Jantz, R. L. (2011). Sex estimation in forensic anthropology: Skull versus postcranial elements. *Journal of Forensic Sciences*, 56(2), 289–296.
- Stini, W. A. (1969). Nutritional stress and growth: Sex difference in adaptive response. *American Journal of Physical Anthropology*, 31(3), 417–426.
- Stini, W. A. (1975). Adaptive strategies of human populations under nutritional stress. *Physiological and Morphological Adaptation and Evolution*, 387–407.
- Suazo Galdames, I. C., Zavando Matamala, D. A., & Smith, R. L. (2008). Evaluating accuracy and precision in morphologic traits for sexual dimorphism in malnutrition human skull: a comparative study. *International Journal of Morphology*, 26(4), 877–881.
- Suazo Galdames, I. C., Zavando Matamala, D. A., & Smith, R. L. (2009). Determinación del sexo en mandíbulas en el primer año de vida mediante una aproximación cuantitativa. *International Journal of Morphology*, 27(1), 113–116.
- Swetha, I., & Thenmozhi, M. . (2018). Determining the sex of an individual using different morphological parameters of the skull. In *Drug Invention Today* | (Vol. 10).
- Tanner, J. M. (1992). Growth as a measure of the nutritional and hygienic status of a population. *Hormone Research*, 38(1), 106–115.
- Thon, T. (2020). *Morfologie dolní čelisti s ohledem na demografickou strukturu raně středověkého pohřebiště Mikulčice*.
- Ubelaker, H. D., & Blau, S. (2009). *Handbook of Forensic Archaeology and Anthropology*.
- von Cramon-Taubadel, N. (2014). Evolutionary insights into global patterns of human cranial diversity: Population history, climatic and dietary effects. *Journal of Anthropological Sciences*, 92, 43–77.

- Von Cramon-Taubadel, N. (2009). Congruence of individual cranial bone morphology and neutral molecular affinity patterns in modern humans. *American Journal of Physical Anthropology*, 140(2), 205–215.
- von Cramon-Taubadel, N., Frazier, B. C., & Lahr, M. M. (2007). The problem of assessing landmark error in geometric morphometrics: Theory, methods, and modifications. *American Journal of Physical Anthropology*, 134(1), 24–35.
- Walker, P. L. (2008). Sexing skulls using discriminant function analysis of visually assessed traits. *American Journal of Physical Anthropology*, 136(1), 39–50.
- Walrath, D. E., Turner, P., & Bruzek, J. (2004). Reliability test of the visual assessment of cranial traits for sex determination. *American Journal of Physical Anthropology*, 125(2), 132–137.
- Wandsnider, L. (1997). The roasted and the boiled: Food composition and heat treatment with special emphasis on pit-hearth cooking. *Journal of Anthropological Archaeology*, 16(1), 1–48.
- Weijjs, W. A., & Hillen, B. (1986). Correlations between the cross-sectional area of the jaw muscles and craniofacial size and shape. *American Journal of Physical Anthropology*, 70(4), 423–431.
- Weisensee, K. E., & Jantz, R. L. (2011). Secular changes in craniofacial morphology of the portuguese using geometric morphometrics. *American Journal of Physical Anthropology*, 145(4), 548–559.
- Wilkie, A. O. M., & Morriss-Kay, G. M. (2001). Genetics of craniofacial development and malformation. *Nature Reviews Genetics* 2001, 2(6), 458–468.
- Wood, B., & Lieberman, D. E. (2001). Craniodental variation in *Paranthropus boisei*: A developmental and functional perspective. *American Journal of Physical Anthropology*, 116(1), 13–25.
- Zezula, Kozák, Pankowská, & Plaštiaková. (2010). Opava. Areál pivovaru (tzv. horní dvůr), p. č. 128/7, 128/8. Zjišťovací výzkum. *Archive of National Heritage Institute (NPÚ – ÚOP)*.
- Zvára, K., & Štěpán, J. (2006). *Pravděpodobnost a matematická statistika*.

## 11. Seznam obrázků

- 1) Ukázka hodnocení pohlavně dimorfních znaků
- 2) Pohlavně dimorfní znaky na lebce
- 3) Modularita lebky
- 4) Ukázka chondrogenní a desmogenní osifikace lebky
- 5) Morfologie lebky v závislosti na subsistenční strategii
- 6) Morfologie lebky portugalské populace
- 7) Rozložení landmarků
- 8) Chyba měření
- 9) Brokenstick forma
- 10) Rozložení variability formy lebky prvních dvou komponent
- 11) Vizualizace vlivu prvních dvou komponent na formu lebky
- 12) Rozložení variability formy lebky třetí a čtvrté komponenty
- 13) Vizualizace vlivu třetí a čtvrté komponenty na formu lebky
- 14) Brokenstick tvar
- 15) Rozložení variability tvaru lebky prvních dvou komponent
- 16) Vizualizace vlivu prvních dvou komponent na tvar lebky
- 17) Rozložení variability tvaru lebky třetí a čtvrté komponenty
- 18) Vizualizace vlivu třetí a čtvrté komponenty na tvar lebky
- 19) Barevná mapa – pohlavní dimorfismus raně novověké populace
- 20) Barevná mapa – pohlavní dimorfismus recentní populace
- 21) Barevná mapa – diachronní změny v morfologii lebky populačních vzorků
- 22) Barevná mapa – diachronní změny v morfologii lebky populačních vzorků - ženy
- 23) Barevná mapa – diachronní změny v morfologii lebky populačních vzorků - muži

## 12. Seznam tabulek

- 1) Materiál
- 2) Landmarky
- 3) PCA forma
- 4) P-hodnoty forma
- 5) PCA tvar
- 6) P-hodnoty tvar
- 7) MANOVA forma
- 8) PERMANOVA tvar