UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA
KATEDRA ANTROPOLOGIE A GENETIKY ČLOVĚKA

CHARLES UNIVERSITY IN PRAGUE
FACULTY OF SCIENCE
DEPARTMENT OF ANTHROPOLOGY AND HUMAN GENETICS

Doktorský studijní program: Biomedicína
Ph.D. study program: Biomedicine

Autoreferát dizertační práce
Summary of the Ph.D. Thesis

Fenotypová variabilita skeletu:

asymetrie, pohlavní dimorfismus a jejich proměny v čase

Phenotype variability of the skeleton:

asymmetry, sexual dimorphism and their changes over time

Mgr. Lucie Bigoni

Školitel/Supervisor: RNDr. Jana Velemínská, PhD.

Praha 2012

Abstract

This doctoral thesis is submitted as science publications and conference presentations together with a theoretical introduction. It presents several points of view of the variability evaluation in the skull (and postcranial skeleton), with the accent on diachronic changes monitoring, asymmetry and sexual dimorphism.

This study concentrates on an analysis (using traditional and geometric morphometrics) of the size and shape of the skull, limb bones and face in the samples from the Czech Republic (Central Europe). The first one is photographic documentation of the Upper Palaeolithic skulls from Předmostí near Přerov (age 25,000–27,000 years). The second material is skulls and limb bones deriving from the Early Mediaeval settlement in Mikulčice (Great Moravia, 9th – 10th century). The third sample is from the 1930s in Prague, the so called Pachner collection. The last comparative sample are radiographs of the head and 3D surface models of faces of recent society.

A study of the skeletal asymmetry of populations (Bigoni et al., v recenzním řízení, 2005; Kujanová et al., 2008), its level and localization, enables us to compare behavioral patterns, living conditions, socioeconomic differences and variability within and between populations (here Mikulčice vs. Pachner collection). Directional asymmetry refers to the asymmetrical use of limbs or masticatory apparatus because of a preference for one side for some tasks. Fluctuating asymmetry reflects environmental stress and the ability of a population to react. The results confirmed the high biomechanical and environmental stress in the Pachner collection deriving from the lowest socioeconomic groups. Furthermore it refers to socioeconomic differences between different regions of the Mikulčice settlement and between sexes.

Sexual dimorphism of the shape was evaluated in the skull and face of the Czech adult population from 20th and 21st century (Bigoni et al., 2010 a; Velemínská et al., 2012). Skull sexual differences were not found in the skull as a whole, in the cranial base and the shape of the neurocranium, significant sexual dimorphism was noted in the regions of the midsagittal curve of the neurocranium, the upper face, orbits, nasal and palatal region. It was the most apparent in the shape of the upper face, in the zygomatic arches. Sexual dimorphism of the face is presented by the allometric relationship of this shape and size. Sexual dimorphism is the most manifested in the lower part of the face, especially the chin and also the cheeks. Sexual differences were also apparent in the forehead region, orbits, and eyebrow ridges, nose and mouth aperture, in general in length-width parameters.

Diachronic changes of the skull morphology were monitored over the time horizon Upper Palaeolit – Early Middle Ages – the early part of the 20th century – recent time (Velemínská et al., 2008, 2010; Bigoni et al., 2010 b). Interpopulation variability confirmed the tendency to the development of neurocranial globularity and the decrease of facial convexity. These changes were more expressive with the increasing time interval between populations.

Abstrakt

Tato dizertační práce je předkládána ve formě svazku odborných publikací a konferenčních příspěvků spolu s teoretickým úvodem. Prezentuje různé pohledy na hodnocení variability lebky (popř. postkraniálního skeletu), s důrazem na sledování diachronních změn, asymetrie a pohlavního dimorfismu.

Předkládaná práce se soustřeďuje na klasicky morfometrickou i geometricko-morfometrickou analýzu tvarových a velikostních charakteristik lebky, kostí končetin a obličeje u souborů pocházejích z populací žijících na území České republiky. Prvním souborem je fotografická dokumentace svrchně paleolitických lebek z Předmostí u Přerova (stáří 25-27 000 let). Druhý materiál představují lebky a kosti končetin pocházející z raně středověkého sídliště v Mikulčicích (období Velké Moravy, 9. – 10. století). Třetí soubor pochází z Prahy z 30. let 20. století, tzv. Pachnerova sbírka. Posledním, zejména srovnávacím vzorkem populace jsou RTG snímky lebek a 3D modely obličejů současné české populace.

Studium kosterní asymetrie populací (Bigoni et al., v revizním řízení, 2005; Kujanová et al., 2008), jejího stupně a lokalizace, umožňuje porovnávat různé modely chování, životní podmínky, socioekonomické rozdíly a variabilitu uvnitř a mezi populacemi (Mikulčice vs Pachnerova sbírka). Direkcionální asymetrie poukazuje na asymetrické používání končetin či žvýkacího aparátu v důsledku preference jedné strany pro dané úlohy. Fluktuační asymetrie odráží environmentální stres a schopnost populace na něj reagovat. Výsledky potvrzují vysoký biomechanický a environmentální stres u Pachnerovy kolekce pocházející z nejnižších socioekonomických vrstev. Dále poukazují na socioekonomické rozdíly mezi různými oblastmi Mikulčického sídliště a mezi pohlavími.

Pohlavní dimorfismus tvaru byl sledován na lebce a obličeji české dospělé populace 20. a 21. století (Bigoni et al., 2010 a; Velemínská et al., 2012). Pohlavní rozdíly lebky nebyly zaznamenány na lebce jako celku, na lebeční bazi a celkovém tvaru neurokrania, signifikantní pohlavní dimorfizmus byl zaznamenán v oblastech midsagitální křivky neurokrania, horního obličeje, regionu očnice, nosního otvoru a patra. Nejvýrazněji se projevoval ve tvaru horního obličeje, na jařmových obloucích. Pohlavní dimorfismus obličeje je dán alometrickým vztahem jeho tvaru a velikosti. Nejvýrazněji se pohlavní dimorfismus projevuje v oblasti dolní části obličeje, zejména brady a jařmových oblouků. Pohlavní rozdíly na obličeji jsou zřejmé i v oblasti čela, očnic a nadočnicových oblouků, nosu a nosního otvoru, rtů a v celkových délkošířkových parametrech.

Diachronní změny morfologie lebky byly sledovány v časovém horizontu svrchní paleolit – raný středověk – počátek 20. století – současnost (Velemínská et al., 2008, 2010; Bigoni et al., 2010 b). Interpopulační variabilita se v tomto případě projevila zejména jako trend k rozvoji neurokraniální globularity a snižování faciální konvexity. Tyto změny byly výraznější s rostoucí časovou vzdáleností populací.

Obsah

List of original papers
(in chronological order)

Publication A

Bigoni L., Žaloudková M., Velemínská J., Seichert V., Velemínský P. (2005) The occurrence of directional and fluctuating limb asymmetry in a recently identified collection of human bones. *Journal of the National Museum (Prague), Natural History Series* 174 (1-4): 129-147.

Publication B

Velemínská J., Brůžek J., Velemínský P., Bigoni L., Šefčáková A., Katina S. (2008) Variability of the Upper Palaeolithic skulls from Předmostí near Přerov (the Czech Republic): craniometric comparison with recent human standards. *HOMO - Journal of Comparative Human Biology* 59: 1-26.

Publication C

Kujanová M., Bigoni L., Velemínská J., Velemínský P. (2008) Limb bones asymmetry and stress in medieval and recent populations of Central Europe. *International Journal of Osteoarchaeology* 17: 1–16.

Publication D

Bigoni L., Velemínská J., Brůžek J. (2010): Three-dimensional geometric morphometric analysis of cranio-facial sexual dimorphism in a Central European sample of known sex. *HOMO - Journal of Comparative Human Biology* 61: 16-32.

Publication E

Velemínská J., Bigoni L., Krajíček V., Borský J., Šmahelová D., Cagáňová D., Peterka M. (2012): Surface facial modelling and allometry in relation to sexual dimorphism. *HOMO - Journal of Comparative Human Biology* 63: 81-93.

Publication F

Bigoni L., Krajíček V., Sládek V., Velemínský P., Velemínská J.: Skull shape asymmetry and the socioeconomic structure of Early Medieval Central European society (v recenzním řízení).

Conference presentations
(in chronological order)

Poster G

Velemínská J., Bigoni L., Krchová K., Velemínský P. (2009): Variability of the Early Medieval skulls from Mikulčice (Czech Republic) 3D geometric morphometric comparison with the recent population. Poster. *Iberian Symposium on Geometric Morphometrics.* Barcelona, 23.-25.7. 2009.

Poster H

Bigoni L., Velemínská J., Krchová K., Prokop J., Velemínský P. (2010): Craniofacial variability and diachronic changes from early medieval to recent period in central European population: 3D geometric morphometric comparison. *American Journal of Physical Anthropology* Suppl 141:27.

1 Introduction

An examination of human phenotype and genotype contributes to the study of human biological variability. Biological variability could be evaluated within a population, but diachronically or geographically distinct populations can also be compared. Despite the recent progress in extracting and sequencing fossil DNA, skeletal morphology still plays a key role in the study of populations' evolution, adaptation to local conditions and reconstructing the affinity of past and recent populations (Bruner et al., 2004; Betti et al., 2010).

The geographical distribution of phenotypic variability derives from our evolutionary history (Jobling et al., 2003; Relethford, 2009). Biological variability in a certain way correlates with geography both in the features because of the effect of natural selection and in features under neutral processes (Prugnolle et al., 2005; Relethford, 2009; Betti et al., 2010). Among the most important aspects of human variability is diversity within cranial morphology. The main force affecting the form of the human skull is the process of encephalisation (Lieberman et al., 2000; Bruner et al., 2003) and the unique erect human posture and bipedalism (Lieberman, 2011).

Environmental factors have an important impact on the shape of the face, whereas the cranial vault and base are relatively stable, with a high degree of heredity (González - José et al., 2005; Stynder et al., 2007). It is not really clear to what extent variability is given by neutral processes or natural selection in connection e.g. with the climate, but it is well known that neutral processes have by far a greater impact on human skull shaping than climate (Betti et al., 2010). Mastication has an important influence on skull growth (Carlson and Van Gerven, 1977; Lieberman, 2011). A negative environmental effect, such as nutritional stress, leads to a reduction of the skull size and changes its shape (Larsen, 2002; Ruff, 2002; Stynder et al., 2007).

Cranial features hold information applicable to the reconstruction of population history, the study of gene flow and genetic affinity (Relethford, 2004; Roseman and Weaver, 2004). The distribution of the cranial traits is an approach to the distribution of genetic features – 81% of the diversity occurs within local populations, only 6% variability exists between them and 13% among regions (Relethford, 2002; Rosenberg et al., 2002). Phenotypic variability reaches, similar to the genotypic one, the highest values in Africa and decreases with increasing distance from Africa (Relethford, 2002; Hanihara, 2008; Betti et al., 2010).

Other important parts of intra- and inter-population variability are diachronic changes of the skull morphology, skeletal asymmetry and sexual dimorphism, which are the main topics of the submitted publications.

We concentrated on directional and fluctuating asymmetry in the variability of bilateral features. Directional asymmetry (DA) is the bilateral variation in the sample, when one side is consistently different from the other in conformation or size (Palmer, 1994; Klingenberg et al., 2002). In the human skeleton the most expressive examples are the longest and more robust right upper and left lower limb due to the asymmetrical use of limbs in connection with handedness and functional laterality (Čuk et al., 2001). Localization and the level of DA of limb bones is connected with specific activities reflecting subsistence adaptation and the socioeconomic structure of the population, including inter-population and inter sexual differences (Trinkaus et al., 1994; Stock and Pfeiffer, 2001; Auerbach and Ruff, 2006; Weiss, 2009; Özener, 2010; Sparacello et al., 2011). Craniofacial DA is influenced by biomechanical loading during mastication, which is connected with subsistence adaptation and behavior (Carlson and Van Gerven, 1977; Ferrario et al., 1997; Moreira et al., 2008; Gomes et al., 2011).

Fluctuating asymmetry (FA) are slight irregular variations between the corresponding part of the right and left side in the sample, without direction. It is assumed to be a measure of developmental stability, the health and fitness of the organisms effected by environmental stress (Albert and Greene, 1999; Palmer and Strobeck, 2003; Klingenberg et al., 2010). FA reflects the living conditions and variability of a population, it is related to its socioeconomic structure (Kimmerle and Jantz, 2001; Willmore et al., 2005). FA reaches different values in different morphological regions (DeLeon, 2007; DeLeon and Richtsmeier, 2009).

Skeletal sexual dimorphism is a basic for sex determination of unknown human remains (Graham, 2006; Brinkmann, 2007; Cattaneo, 2007). The main contribution of geometric morphometrics lies in eliminating subjectivity from the evaluation of shape and the possibility of an objective proposal of categories for non-metric standards of sexual dimorphic traits and using semi-landmarks in the curve assessment (Perez et al., 2006; Pretorius et al., 2006; Bilfeld et al., 2012; Franklin et al., 2012). Sexual differences in the cranium are evidently associated with the physical constitution and energy requirements (Rosas and Bastir, 2002). Examples include facial prognathism, the relative bizygomatic width, the degree of glabella development, the profile of the forehead, the development of the mastoid processes, and the shape of the occipital region (Franklin et al., 2006a; Hennessy et al., 2002).

Sexual dimorphism of the shape and form of the face is already present in the early prenatal period (Fink et al., 2005), but it does not develop fully until the period of pubertal growth and adolescence (Rosas and Bastir, 2002; Bulygina et al., 2006; Enlow and Hans, 2008). Sexual dimorphism is evident both in the size and shape of the face (Hennessy et al., 2002; Evison et al., 2010). The relationship of the size and shape is allometric (Rosas and Bastir, 2002; Schaefer and Bookstein, 2009; Weisensee and Jantz, 2011; Nikita, 2012).

Aa analysis of craniofacial variability could indicate the genetic relations between different populations, it helps to clarify the evolution of populations and their adaptation to local conditions (Brace et al., 2006; Betti et al., 2010). The skull of an anatomical modern human typically showed development of neurocranial globularity and decreased facial convexity (Martínez‐Abadías et al., 2006; Lieberman, 2011).

In the submitted publications variability was evaluated in diachronic populations with the same geographical origin from Bohemia and Moravia. The first sample is photographic documentation of Upper Paleolithic skulls from Předmostí near Přerov (age 25-27 kya). The second sample is unique archeological material from the Early Medieval population from the Mikulčice settlement. Mikulčice is considered to be one of the most important centres of Great Moravia, the first historically documented Slavic state, from the 9th and 10th centuries. The third sample consists of identified skeletons from the Pachner Collection, from the 1930s. The recent population is represented by a set of roentgenograms of the skull and 3D surface models of the face from the end of 20th and beginning of 21st century. Classic and geometric morphometrics methods were used with other multivariate statistics for the analysis.

The aim of publications using skeletal asymmetry (of the skull and limb bones) is to determine DA and FA, their localization and level, considering sexes. The topic was the monitoring of differences in asymmetry expression between Early Medieval and recent populations in connection with different living conditions and also within the Medieval population in terms of socioeconomic differences (Bigoni et al., v recenzním řízení, 2005; Kujanová et al., 2008).

The main topic of the study of sexual dimorphism of the skull was to analyze sexual differences of the skull in an identified series and to verify whether sex can be determined using the shape characteristics of the cranium and geometric morphometrics and to locate the regions of the cranium where sexual dimorphism was most pronounced (Bigoni et al., 2010 a). The aim of the sexual dimorphism study of the face was to analyse the relation between the size and shape variability of the sexual traits using 3D surface models of the face of the recent Czech population and simultaneously to visualize differences between the average female and male face (Velemínská et al., 2012).

The purpose of the submitted biological variability of the skull studies was to monitor diachronic changes and variability in the size and shape of skulls within Central Europe since the Upper Paleolithic, Early Middle Ages until today with the accent on the most typical cranial evolutionary changes of Homo sapiens, which are the development of neurocranial globularity and decreased facial convexity (Velemínská et al., 2008, 2010; Bigoni et al., 2010 b).

2 Presentation of the papers

Publication A
Bigoni L., Žaloudková M., Velemínská J., Seichert V., Velemínský P. (2005) The occurrence of directional and fluctuating limb asymmetry in a recently identified collection of human bones. *Journal of the National Museum (Prague), Natural History Series* 174 (1-4): 129-147.

This study is based on the metric processing of, in particular, the long bones of the upper and lower limbs of a rare, identified collection of bones originating in the first half of the 20th century (143 males and 157 females). It concentrates on the study of fluctuating asymmetry (FA), antisymmetry, directional (DA) and cross asymmetry in the length parameters of the upper and lower limbs. The presence of antisymmetry has not been recorded in this assemblage. For the lower limbs, FA was found to occur more frequently than DA. The size of the FA reached negligible values given the size of the indicators (method after Palmer and Strobeck, 1986). Limb DA occurred more often, and with greater absolute differences, among women than among men; in all of the assessed bones it was more common in the upper limbs than the lower, in the majority of cases in favour of the right side. The most pronounced DA appeared in the humerus, with all dimensions showing significant differences between sides. The lengths of the forearm bones were also highly asymmetrical, while DA was apparent least often in the scapula. The clavicle is shorter and more robust on the right side. In the lower limbs significant differences were only noted in the femur, while DA was not found in the crural bones. Femur DA occurred in most cases favouring the left side, and only in some epiphyseal dimensions the right side was greater. More pronounced DA in the lower limbs was manifest in the diaphyseal and epiphyseal dimensions than in length parameters. The presence of cross asymmetry was not universally confirmed, this occurring only among men (with longer right or left humerus), in the lengths of the fibula and tibia.

Publication B
Velemínská J., Brůžek J., Velemínský P., Bigoni L., Šefčáková A., Katina S. (2008) Variability of the Upper Palaeolithic skulls from Předmostí near Přerov (the Czech Republic): craniometric comparison with recent human standards. *HOMO - Journal of Comparative Human Biology* 59: 1-26.

One of the largest skeletal series of the Upper Palaeolithic period from Předmostí was destroyed during the Second World War, but the study of this material continues up to the present. The discovery of Matiegka's original photographic documentation on glass plates (Velemínská et al., 2004) gives an opportunity to perform a new and detailed craniometric analysis of five adult skulls in their lateral projection.

The craniometric data were analysed using specialised Craniometrics software, and the analysis included morphological and dimensional comparisons with current Central European norms. The aim of the study was not only to monitor the skull shape as a whole, but predominantly, to evaluate the size and shape of various parts of the splanchnocranium.

The Upper Palaeolithic skulls are significantly longer, and male skulls are also higher than the current norms. The crania of anatomically modern humans are characterised by two general structural features: mid-lower facial retraction and neurocranial globularity. The height of the face of the Palaeolithic skulls corresponds to that of the current Central European population. The face has a markedly longer mandibular body (3–4 SD), while female mandibular rami are shorter. The skulls are further characterised by a smaller gonial angle, the increased steepness of the mandibular ramus, and the greater angle of the chin. These changes in the size and shape associated with anterior rotation of the face produce a strong protrusion of both jaws, but the sagittal inter-maxillary relationships remain unchanged. The observed facial morphology is similar to the Czech Upper Palaeolithic skulls from Dolní Věstonice.

This study confirms the main diachronic changes between skulls of Upper Palaeolithic and present-day human populations.

Publication C

Kujanová M., Bigoni L., Velemínská J., Velemínský P. (2008) Limb bones asymmetry and stress in medieval and recent populations of Central Europe. *International Journal of Osteoarchaeology* 17: 1–16.

Monitoring the degree of asymmetry in different parts of the human body can contribute to population studies, as it may be connected indirectly with the social structure, living conditions, and also with biomechanical stress affecting the person. Analysis of asymmetry may also assess preferential use of the right or left of the body during specific activities. This study is based on the measurements of bones of the upper and lower limbs of skeletons derived from the remarkable medieval cemeteries of Mikulčice-Kostelisko (78 male, 132 female) and Prušánky (66 male, 69 female) (9th–12th centuries AD), and a series of skeletons representing a recent population from Bohemia (143 male, 157 female). The objective was to assess directional asymmetry (DA), fluctuating asymmetry (FA) and antisymmetry (AS) of the dimensions of the evaluated bones, and to use these data to compare the characteristics of the medieval and recent populations. DA was recorded in most dimensions. In the upper limb, the humerus exhibited the greatest expression of asymmetry, and, with the exception of the clavicle, DA was always more pronounced on the right side. Conversely, DA was less prevalent in the lower limb bones. It was more pronounced on the transverse, sagittal and circumferential dimensions of the diaphyses and epiphyses than on the length, and in most cases it was on the left side. The FA values were very low, and almost negligible in relation to the size. Nevertheless, FA was markedly more frequent on the lower than on the upper limb. In contrast to the medieval population, the recent population had higher FA and DA values. Thus, we propose that people from this medieval population were subjected to lower developmental stress than the recent sample.

Publication D

Bigoni L., Velemínská J., Brůžek J. (2010): Three-dimensional geometric morphometric analysis of cranio-facial sexual dimorphism in a Central European sample of known sex. *HOMO - Journal of Comparative Human Biology* 61: 16-32.

This article presents an approach for estimating the sexual dimorphism of adult crania using three-dimensional geometric morphometric methods. The study sample consisted of 139 crania of known sex (73 males and 66 females) belonging to persons who lived during the first half of the 20th century in Bohemia. The three-dimensional co-ordinates of 82 ecto-cranial landmarks and 39 semi-landmarks covering the midsagittal curve of the cranial vault were digitised using a MicroScribe G2X contact digitiser. The purposes of the investigation were to define the regions of the cranium where sexual dimorphism is most pronounced and to investigate the effectiveness of this method for determining sex from the shape of the cranium. The results demonstrate that it is better to analyse apportionable parts of the cranium rather than the cranium as a whole. Significant sexual differences (significance was determined using multivariate analysis of variance) were noted in the shape of the midsagittal curve of the vault, upper face, the region of the nose, orbits, and palate. No differences were recorded either in the shape of the cranium as a whole or in the regions of the base and the neurocranium. The greatest accuracy in determining sex was found in the region of the upper face (100% of study subjects correctly classified) and the midsagittal curve of the vault (99% of study subjects correctly classified).

Publication E

Velemínská J., Bigoni L., Krajíček V., Borský J., Šmahelová D., Cagáňová D., Peterka M. (2012): Surface facial modelling and allometry in relation to sexual dimorphism. *HOMO - Journal of Comparative Human Biology* 63: 81-93.

Sexual dimorphism is responsible for a substantial part of human facial variability, the study of which is essential for many scientific fields ranging from evolution to special biomedical topics. Our aim was to analyse the relationship between size variability and shape facial variability of sexual traits in the young adult Central European population and to construct average surface models of adult males and females. The method of geometric morphometrics allowed not only the identification of dimorphic traits, but also the evaluation of static allometry and the visualisation of sexual facial differences.

Facial variability in the studied sample was characterised by a strong relationship between facial size and shape of sexual dimorphic traits. Large size of face was associated with facial elongation and vice versa. Regarding shape sexual dimorphic traits, a wide, vaulted and high forehead in combination with a narrow and gracile lower face were typical for females. Variability in shape dimorphic traits was smaller in females compared to males. For female classification, shape sexual dimorphic traits are more important, while for males the stronger association is with face size.

Males generally had a closer inter-orbital distance and a deeper position of the eyes in relation to the facial plane, a larger and wider straight nose and nostrils, and more massive lower face. Using pseudo-colour maps to provide a detailed schematic representation of the geometrical differences between the sexes, we attempted to clarify the reasons underlying the development of such differences.

Publication F

Bigoni L., Krajíček V., Sládek V., Velemínský P., Velemínská J.: Skull shape asymmetry and the socioeconomic structure of Early Medieval Central European society (v recenzním řízení).

The socioeconomic structure of the Early Medieval society from Mikulčice settlement (Czech Republic) was studied on the basis of an evaluation of the fluctuating and directional asymmetry of skulls. Two distinct inhabited regions, castle and sub-castle, were compared. Fluctuating asymmetry is used as a bioindicator of environmental stress, which is thought to have been different in the Mikulčice castle and sub-castle regions. Directional asymmetry indicates biomechanical loading, and it was expected that it would reflect different subsistence patterns. The material consisted of 129 crania from what are assumed to be a higher socioeconomic class (Mikulčice castle) and 71 crania from the middle and lower socioeconomic classes (Mikulčice sub-castle). As a comparative sample, 138 crania from the lowest socioeconomic groups (Pachner Collection) were used. The three-dimensional coordinates of 68 landmarks were digitized and analyzed using geometric morphometrics. In terms of directional asymmetry, the highest values were recorded in the sub-castle sample and confirmed their lower socioeconomic position, with a grittier and low-protein diet, as compared to castle. The lowest directional asymmetry values were found in the Pachner Collection, with an assumed more liquid diet. In terms of fluctuating asymmetry, distinctive differences between the sexes were found. In males, no differences were depicted between castle and sub-castle, and the lowest fluctuating asymmetry values were recorded. In females, significantly higher values of fluctuating asymmetry were found surprisingly in castle, conformable to the most stressed Pachner Collection. We expect that fluctuating asymmetry reflects the more variable castle females, in consequence of patrilocality.

Poster G

Velemínská J., Bigoni L., Krchová K., Velemínský P.: Variability of the Early Medieval skulls from Mikulčice (Czech Republic) 3D geometric morphometric comparison with the recent population. Poster. *Iberian Symposium on Geometric Morphometrics.* Barcelona, 23.-25.7. 2009.

This study presents an approach for evaluating the variability and diachronic changes of adult skulls using three-dimensional geometric morphometric methods. The study sample consisted of 173 medieval and 136 identified skulls from the first half of the 20th century. The three-dimensional coordinates of 43 ectocranial landmarks and 39 semi-landmarks covering the midsagittal curve of the cranial vault were digitized using a MicroScribe G2X contact digitizer. The set of coordinates were submitted to multivariate (MANOVA) and geometric morphometric methods (GPA, shape PCA and TPS).

The purpose of this study was to monitor diachronic variability in the shape of skulls within the territory of Central Europe from the Early Middle Age until the present. We posed the question whether we can prove that the most typical evolutionary changes of anatomically modern man, the development of neurocranial globularity and decreased facial convexity (Lieberman et al., 2002; Velemínská et al., 2008), can be observed in the medieval-current period. Our argument is based not only on detailed craniometric analysis of the skull as a whole but also on the shape microevolution of the various facial parts of the skull.

The medieval skulls were significantly longer and narrower, in combination with wider faces and foreheads. Their marked facial convexity is produced by a strong protrusion of the upper jaw. Height relations of the faces in the medieval skulls are similar to those in the current Central European population. This observed facial morphology is much less pronounced but similar to the Czech Upper Paleolithic skulls from Předmostí and Dolní Věstonice.

Poster H

Bigoni L., Velemínská J., Krchová K., Prokop J., Velemínský P. (2010): Craniofacial variability and diachronic changes from early medieval to recent period in central European population: 3D geometric morphometric comparison. *American Journal of Physical Anthropology* Suppl 141:27.

The purpose of this study was to monitor diachronic variability in the shape of skulls within the territory of Central Europe from the Early Middle Age to the present. We posed the question whether we can prove that the most typical evolutionary changes of anatomically modern humans, the development of neurocranial globularity and decreased facial convexity, can be observed in the medieval-current period. Our argument is based on detailed craniometric analysis of the skull as a whole, but also on the microevolutionary morphology of the various facial parts of the skull.

The study sample consisted of 185 medieval and 133 identified skulls from the first half of the 20th century. The three-dimensional coordinates of 10 midline and 15 bilateral ectocranial landmarks were digitized using a MicroScribe G2X contact digitizer. The set of coordinates was submitted to multivariate (MANOVA) and geometric morphometric methods (GPA, shape PCA and TPS).

Over the period from the Middle Ages to recent times the neurocranium shortened and widened and, together with the face and forehead, became narrower. Marked facial flattening is produced by a strong retrusion of the upper jaw. Orbits in recent skulls are more rounded, and the orbit aperture is positioned in a slightly sagittal direction. The nasal aperture is relatively narrower, and the nasal bones are more prominent. The palate is deeper in recent skulls in the region of the os palatinum, but the anterior part is flatter. This observed facial morphology is much less pronounced but similar to the Czech Upper Paleolithic skulls from Předmostí and Dolní Věstonice.

3 Conclusion

The dissertation concerns several aspects of phenotypic variability in diachronically distinct populations from the Czech Republic. In the submitted publications (Bigoni et al., 2005, 2010 a; Kujanová et al., 2008; Velemínská et al., 2008, 2012), conference presentations (Velemínská et al., 2010; Bigoni et al., 2010 b) and publication under review (Bigoni et al.) we drew the following conclusions.

Skeletal bilateral asymmetry estimation of past populations is an important indicator of their living style, conditions, mechanical and environmental stress and socioeconomic differences between and among these populations. It is a considerable part of the evaluation of skeletal variability in the given area.

Asymmetric use of limbs and masticatory apparatus - because of a preference for one side for some actions – is expressed by directional asymmetry (DA) of the skeletal material. The DA contribution to skeletal variability decreased with increasing symmetrical use of the body parts. Limb bones DA have higher values in populations with higher biomechanical loading, in connection with nutritional and other non-specific environmental stress. The DA of the skull reflects the different diet of different socioeconomic groups.

Skeletal fluctuating asymmetry (FA) reflects environmental stress affecting the population groups as a consequence of different social and economic position; it is an indicator of population variability. FA increases with the impact of the negative effect of the environment, different morphological traits reflect these negative effects differently. It indicates the assumed distinct socioeconomic situation of males and females in the Middle Ages.

Craniofacial sexual dimorphism is a result of relationships between size and shape. The shape of the upper face and the shape of the midsagittal curve of the neurocranium are the best for determining the sex from the skull (without mandible). An analysis using geometric morphometrics revealed some partial sexual differences, which are hard to detect using metrical assessment and are too subjective during visual evaluating. These are the orientation of the orbits and the shape of the midsagittal curve of the neurocranium. The most expressed sexual dimorphism of the skull and face was detected in the lower face region, especially the chin and zygomatic arches. Facial sexual differences were also depicted in the forehead, orbits and eyebrow ridges, nose and nostrils, lips and total length-width parameters. The position of the eyes shows a stronger inter-sexual difference than the area of the glabella, the eyebrow ridges or the nasal ridge. Shape sexual differences were markedly after size elimination.

The analysis of shape and size changes of Upper Paleolithic, Early Medieval and recent skulls showed that inter-population variability is characterized by changes in the length of the neurocranium, the development of occipital area and facial flattening. Towards the present time the main change is the development of neurocranial globularity and decreased facial convexity. This tendency is accentuated over the time horizon Paleolithic-recent and less distinctive but similar over the time horizon Early Middle Ages-recent.

The results of the submitted studies confirmed that skeletal asymmetry and sexual dimorphism of the skull is one of the most important aspects of human phenotypic variability and that craniofacial variability is a considerable indicator of the changes of the human skeletal morphology over time and space.

4 Úvod

Ke studiu biologické variability člověka přispívá zkoumání fenotypu i genotypu člověka. Biologickou variabilitu lze sledovat v rámci jedné populace, ale je také možné porovnávat mezi sebou různé, časově či geograficky vzdálené, populace. Přes pokrok v extrahování a sekvenaci fosilní DNA hraje kosterní morfologie stále klíčovou roli při studiu evoluce populací, adaptací na lokální podmínky či pro rekonstrukci vzájemné příbuznosti dávných i současných populací (Bruner et al., 2004; Betti et al., 2010).

Geografické rozložení fenotypové variability je výsledkem naší evoluční historie (Jobling et al., 2003; Relethford, 2009). Biologická variabilita skutečně do jisté míry koreluje s geografií a to jak u znaků pod vlivem přírodního výběru, tak u znaků selektivně neutrálních (Prugnolle et al., 2005; Relethford, 2009; Betti et al., 2010). Mezi nejvýznamnější aspekty lidské variability patří rozmanitost v rámci kraniální morfologie. Hlavní silou řídící formování moderní lidské lebky jsou proces encefalizace (Lieberman et al., 2000; Bruner et al., 2003) a jedinečně lidský způsob vzpřímené polohy těla a bipedie (Lieberman, 2011).

Environmentální faktory mají významný vliv na tvar obličeje, zatímco lebeční klenba a zejména baze zůstávají relativně stabilní, s vysokým stupněm dědičnosti (González-José et al., 2005; Stynder et al., 2007). Ačkoliv předmětem výzkumu zůstává, do jaké míry je variabilita dána neutrálními procesy (genetickým driftem) či přírodním výběrem v souvislosti např. s klimatem, je zřejmé, že neutrální procesy mají mnohem větší vliv na formování lidské lebky než klima (Betti et al., 2010). Významný vliv na růst lebky má mastikace (Carlson and Van Gerven, 1977; Lieberman, 2011). Efekt negativního environmentálního vlivu, jako je např. nutriční stres, vede k redukci velikosti lebky a změně jejího tvaru (Larsen, 2002; Ruff, 2002; Stynder et al., 2007).

Kraniální znaky nesou informaci vhodnou k rekonstrukci historie populací, k výzkumu genového toku a genetické podobnosti (Relethford, 2004; Roseman and Weaver, 2004). Právě distribuce kraniálních znaků se blíží rozložení znaků genetických – 81% celkové variability se vyskytuje v rámci lokálních populací, pouze 6% variability existuje mezi lokálními populacemi a 13% mezi většími regiony (Relethford, 2002; Rosenberg et al., 2002). Fenotypová diverzita dosahuje, podobně jako genotypová, nejvyšších hodnot na africkém kontinentu a směrem od něj postupně klesá (Relethford, 2002; Hanihara, 2008; Betti et al., 2010).

Další významnou složkou intra- a interpopulační variability jsou také diachronní změny morfologie lebky, kosterní asymetrie a pohlavní dimorfismus, které jsou hlavním tématem předkládaných publikací.

Ve variabilitě bilaterálních znaků jsme se soustředili na asymetrii direkcionální a fluktuační. Direkcionální asymetrie (DA) je taková bilaterální odchylka v souboru jedinců, kdy jedna strana je konsistentně odlišná od druhé ve tvaru nebo velikosti (Palmer, 1994; Klingenberg et al., 2002). Na lidském skeletu je nejvýraznějším příkladem delší a robustnější pravá horní a levá dolní končetina a to z důvodu asymetrického používání končetin v souvislosti s jejich funkční lateralitou (Čuk et al., 2001). Lokalizace a stupeň DA kostí končetin souvisí se specifickými aktivitami odrážejícími subsistenční adaptaci a socioekonomickou strukturu dané populace včetně rozdílů mezi populacemi a intersexuálních rozdílů (Trinkaus et al., 1994; Stock and Pfeiffer, 2001; Auerbach and Ruff, 2006; Weiss, 2009; Özener, 2010; Sparacello et al., 2011). Kraniofaciální DA je výrazně ovlivněna biomechanickou námahou při žvýkání, která je spojována se subsistenční adaptací a přidruženým chováním (Carlson and Van Gerven, 1977; Ferrario et al., 1997; Moreira et al., 2008; Gomes et al., 2011).

Fluktuační asymetrie (FA) představuje nepatrné nepravidelné odchylky mezi korespondujícími částmi pravé a levé strany v souboru, a to bez směru. Je považována za měřítko vývojové stability, zdravotního stavu a zdatnosti organismů a na ně působícího environmentálního stresu (Albert and Greene, 1999; Palmer and Strobeck, 2003; Klingenberg et al., 2010). FA tak odráží životní podmínky a variabilitu populace, souvisí s její socioekonomickou strukturou (Kimmerle and Jantz, 2001; Willmore et al., 2005). FA dosahuje různých hodnot v rozdílných morfologických regionech (DeLeon, 2007; DeLeon and Richtsmeier, 2009).

Pohlavní dimorfismus na kostře je základem k určení pohlaví u neznámých lidských pozůstatků (Graham, 2006; Brinkmann, 2007; Cattaneo, 2007). Přínosem geometrické morfometrie při studiu pohlavního dimorfismu je mimo jiné eliminace subjektivity při hodnocení tvaru, možnost návrhu objektivních kategorií pro nemetrické pohlavně dimorfní znaky a možnost využití semilandmarků při hodnocení křivek (Perez et al., 2006; Pretorius et al., 2006; Bilfeld et al., 2012; Franklin et al., 2012). Pohlavní dimorfismus lebky je spojen i s fyzickou konstitucí a energetickými požadavky, což lze sledovat zejména v místech úponu svalů (Rosas and Bastir, 2002). Příkladem je faciální prognácie, relativní bizygomatická šíře, stupeň vývoje glabelly a bradavčitých výběžků, profil čela a okcipitální oblasti (Hennessy et al., 2002; Franklin et al., 2006).

Pohlavní dimorfismus obličeje je přítomen již v raném prenatálním období (Fink et al., 2005), plně se však rozvíjí vlivem odlišné mužské a ženské růstové trajektorie během puberty a dospívání (Rosas and Bastir, 2002; Bulygina et al., 2006; Enlow and Hans, 2008). Pohlavní dimorfismus je evidentní jak ve velikosti, tak i ve tvaru obličeje (Hennessy et al., 2002; Evison et al., 2010). Vzájemný vztah tvaru a velikosti je alometrický (Rosas and Bastir, 2002; Schaefer and Bookstein, 2009; Weisensee and Jantz, 2011; Nikita, 2012).

Analýza variability kraniofaciálních dimenzí může indikovat genetické vztahy mezi různými populacemi, pomáhá objasnit evoluci populací a jejich adaptací na lokální podmínky (Brace et al., 2006; Betti et al., 2010). Hlavní tvarové rozdíly lebek jsou soustředěny na vztahy v rámci délky lebeční klenby, vývoje okcipitální oblasti a oploštění obličeje, pro lebku anatomicky moderního člověka je typické zkrácení obličeje a neurokraniální globularita (Martínez-Abadías et al., 2006; Lieberman, 2011).

V předkládaných publikacích byla hodnocena variabilita u třech časově vzdálených populací se společným geografickým původem z území Čech a Moravy. První sledovaný soubor představuje fotografická dokumentace svrchně paleolitických lebek z Předmostí u Přerova, jejich stáří je odhadováno na 25 - 27 000 let. Druhou použitou kolekcí je unikátní archeologický materiál představující raně středověkou populaci z Mikulčic. Mikulčice jsou považovány za jedno z nejvýznamnějších center Velké Moravy, prvního historicky dokumentovaného slovanského státu, datovaného do 9. - 10. století. Třetí soubor je tvořen identifikovanými skelety vzácné Pachnerovy sbírky pocházejícími z 30. let 20. století. Současnou českou populaci představuje soubor RTG snímků lebky a 3D modelů obličeje z konce 20. a začátku 21. století. K analýzám byly využity metody klasické i geometrické morfometrie za použití moderních multivariačních technik.

Cílem publikací dotýkajících se kosterní asymetrie (lebky a kostí končetin) je stanovení rozsahu direkcionální a fluktuační asymetrie, jejich lokalizace a velikosti, s ohledem na pohlaví. Účelem bylo sledování rozdílů v expresi asymetrie mezi raně středověkou a recentní populací v souvislosti s rozdílnými životními podmínkami a také v rámci středověké populace z hlediska socioekonomických rozdílů (Bigoni et al., v recenzním řízení, 2005; Kujanová et al., 2008).

Publikace s tématem pohlavního dimorfismu lebky má za cíl analyzovat pohlavní rozdíly na lebce u identifikované série a ověřit použitelnost tvaru lebky a metod geometrické morfometrie k určení pohlaví a také lokalizovat oblasti lebky s nejvýraznějším tvarovým pohlavním dimorfismem (Bigoni et al., 2010 a). Předmětem studie zabývající se pohlavním dimorfismem obličeje je analýza vztahu mezi velikostní a tvarovou variabilitou pohlavních znaků obličeje pomocí 3D modelů obličejů současné české populace a zároveň odhalení a visualizace rozdílů průměrného mužského a ženského obličeje (Velemínská et al., 2012).

Ve studiích s tématem biologické variability lebky bylo naším cílem identifikovat diachronní změny a variabilitu velikosti a tvaru lebky středoevropské populace od svrchního paleolitu, přes raný středověk až po současnost s akcentem na nejtypičtější evoluční změny Homo sapiens, jako je rozvoj neurokraniální globularity a snižování faciální konvexity (Velemínská et al., 2008, 2009; Bigoni et al., 2010 b).

5 Prezentace předkládaných prací

Publikace A

Bigoni L., Žaloudková M., Velemínská J., Seichert V., Velemínský P. (2005) The occurrence of directional and fluctuating limb asymmetry in a recently identified collection of human bones. *Journal of the National Museum (Prague), Natural History Series* 174 (1-4): 129-147.

Tato studie je založena na metrickém zpracování dlouhých kostí horní a dolní končetiny vzácné identifikované kosterní sbírky pocházející z první poloviny 20. století (143 mužů a 157 žen). Soustřeďuje se na sledování fluktuační asymetrie (FA), antisymetrie, direkcionální (DA) a zkřížené asymetrie délkových parametrů horní a dolní končetiny. Přítomnost antisymetrie nebyla v souboru zaznamenána. Na dolní končetině byla FA častější než DA. FA však dosahovala minimálních hodnot, zejména vztažena k velikosti znaku (metoda dle Palmer and Strobeck, 1986). DA byla na končetinách častější, dosahovala větších absolutních rozdílů u žen než u mužů; zároveň byla častější na horní než na dolní končetině a to většinou ve prospěch pravé strany. Nejvýrazněji se DA projevila na kosti pažní, kde dosahovala signifikantních rozdílů mezi stranami u všech rozměrů. Rozměry kostí předloktí byly také vysoce asymetrické, nejméně častá byla DA na lopatce. Kost klíční byla kratší a robustnější na pravé straně. U dolní končetiny byly signifikantní stranové rozdíly zaznamenány pouze u kosti stehenní a to většinou ve prospěch levé strany, pouze rozměry epifyzárních částí byly větší na straně pravé. Na dolní končetině byla DA výraznější u rozměrů diafyzárních a epifyzárních než v délce kostí. Přítomnost zkřížené asymetrie nebyla obecně potvrzena, byla zaznamenána pouze u mužů (s delší pravou či levou kostí pažní) v délkách kosti holenní a lýtkové.

Publikace B

Velemínská J., Brůžek J., Velemínský P., Bigoni L., Šefčáková A., Katina S. (2008) Variability of the Upper Palaeolithic skulls from Předmostí near Přerov (the Czech Republic): craniometric comparison with recent human standards. *HOMO - Journal of Comparative Human Biology* 59: 1-26.

Jedna z největších sbírek skeletů svrchního paleolitu pocházející z Předmostí u Přerova byla zničena během 2. světové války, ale studium tohoto materiálu pokračuje do současnosti. Objevení Matiegkovy původní fotografické dokumentace v podobě skleněných negativů (Velemínská et al., 2004) umožňuje provést novou detailní kraniometrickou analýzu pěti dospělých lebek v laterální projekci.

Kraniometrická data byla analyzována za použití specializovaného softwaru Craniometrics, analýza zahrnovala morfologické a velikostní porovnání se současnými středoevropskými normami. Cílem práce nebylo pouze sledování tvaru lebky jako celku, ale zejména hodnocení velikosti a tvaru různých částí splanchnokrania.

Svrchně paleolitické lebky jsou signifikantně delší, mužské lebky jsou zároveň vyšší než současné normy. Lebky anatomicky moderních lidí jsou charakterizovány dvěmi hlavními strukturálními rysy: zkrácení středního a dolního obličeje a neurokraniální globularita. Výška obličeje paleolitických lebek odpovídá výšce současné středoevropské populace. Obličej má výrazně delší tělo mandibuly (3-4 SD), zatímco rameno mandibuly žen je kratší. Lebky jsou déle charakterizovány menším úhlem gonionu, rostoucí strmostí ramene mandibuly a větším úhlem brady. Tyto změny ve velikosti a tvaru spojené s anteriorotací obličeje vyúsťují v protruzi obou čelistí, přičemž sagitální mezičelistní vztahy zůstávají nezměněny. Popisovaná faciální morfologie je podobná českým svrchně paleolitickým lebkám z Dolních Věstonic.

Tato studie potvrzuje hlavní diachronní změny mezi lebkami svrchního paleolitu a současnou populací.

Publikace C

Kujanová M., Bigoni L., Velemínská J., Velemínský P. (2008) Limb bones asymmetry and stress in medieval and recent populations of Central Europe. *International Journal of Osteoarchaeology* 17: 1–16.

Ke studiu publikací může přispět zkoumání míry asymetrie, která může nepřímo souviset i se sociální strukturou společnosti, kvalitou životních podmínek a také s biomechanickou zátěží působící na jedince. Analýza asymetrie může také odhadnout preferenci pravé či levé strany těla ke specifickým činnostem. Tato studie je založena na metrickém zpracování kostí horní a dolní končetiny koster z velkomoravských pohřebišť Mikulčice-Kostelisko (78 mužů, 132 žen) a Prušánky (66 mužů, 69 žen) a série koster z Čech první poloviny 20. století (143 mužů, 157 žen). Cílem bylo sledování výskytu direkcionální (DA) a fluktuační (FA) asymetrie a antisymetrie (AS) u rozměrů hodnocených kostí a zároveň porovnání těchto charakteristik u středověké a recentní populace. DA byla pozorována u většiny dimenzí. U horní končetiny byla nejvýraznější na kosti pažní, a, s výjimkou kosti klíční, se vždy projevila ve prospěch pravé strany. Naopak, u kostí dolní končetiny byla DA méně častá a výraznější v transverzálních, sagitálních a obvodových rozměrech diafyzárních a epifyzárních částí než na délkových rozměrech; ve většině případů byla levostranná. Hodnoty FA byly velmi nízké, vztaženy k velikosti znaku téměř zanedbatelné. Nicméně, FA byla častější u dolní končetiny než u horní. Recentní populace se oproti velkomoravské vyznačovala vyššími hodnotami FA i DA. Předpokládáme tedy, že lidé této středověké populace byli vystaveni nižšímu vývojovému stresu než soubor recentní.

Publikace D

Bigoni L., Velemínská J., Brůžek J. (2010): Three-dimensional geometric morphometric analysis of cranio-facial sexual dimorphism in a Central European sample of known sex. *HOMO - Journal of Comparative Human Biology* 61: 16-32.

Tato publikace představuje příspěvek k odhadování pohlavního dimorfismu dospělé lebky za využití 3D geometricko-morfometrických metod. Studovaný soubor sestává ze 139 lebek známého pohlaví (73 mužů a 66 žen) pocházejících z Čech první poloviny 20. století. 3D koordináty 82 ektokraniálních landmarků a 39 semilandmarků podél mediánní křivky lebeční klenby byly snímány pomocí MicroScribe G2X skeneru. Cílem výzkumu bylo definovat oblasti lebky, kde je pohlavní dimorfismus nejvýraznější a ověřit využitelnost těchto metod při určování pohlaví na základě tvaru lebky. Výsledky ukazují, že je výhodnější analyzovat jednotlivé části lebky než lebku jako celek. Signifikantní pohlavní rozdíly (MANOVA) byly zaznamenány ve tvaru mediánní křivky neurokrania, tvaru horního obličeje, oblasti nosu, očnic a patra. Pohlavní rozdíly nebyly doloženy ve tvaru lebky jako celku ani v oblasti lebeční baze a klenby. Největší přesnosti určení pohlaví bylo dosaženo v oblasti horního obličeje (100% studovaných jedinců bylo klasifikováno správně) a u mediánní křivky neurokrania (99% správně klasifikováno).

Publikace E

Velemínská J., Bigoni L., Krajíček V., Borský J., Šmahelová D., Cagáňová D., Peterka M. (2012): Surface facial modelling and allometry in relation to sexual dimorphism. *HOMO - Journal of Comparative Human Biology* 63: 81-93.

Pohlavní dimorfismus je odpovědný za podstatnou část lidské faciální variability, jejíž studium je esenciální pro mnoho vědeckých odvětví zabývajících se tématy v šíři od evoluce až ke speciální biomedicíně. Naším cílem bylo analyzovat vztah mezi velikostní a tvarovou faciální variabilitou pohlavních znaků dospělé středoevropské populace a vytvoření průměrných povrchových modelů muže a ženy. Metody geometrické morfometrie dovolují nejen identifikaci dimorfních znaků, ale také hodnocení statické alometrie a visualizaci pohlavních rozdílů obličeje.

Variabilita obličeje studovaného souboru byla charakteristická pevnou vazbou mezi velikostními a tvarovými pohlavně dimorfními znaky. Rostoucí velikost obličeje byla spojena s jeho prodloužením a naopak. S ohledem na pohlavní rozdíly tvarových znaků, široké, klenuté a vysoké čelo v kombinaci s úzkým a gracilním dolním obličejem bylo typické pro ženy. Variabilita tvarových dimorfních znaků byla u žen menší než u mužů. Z hlediska klasifikace pohlaví jsou u žen významné tvarové znaky, pro muže je výraznější spojení s velikostí obličeje.

Obecně měli muži kratší interorbitální vzdálenost, hlubší pozici očí vůči rovině obličeje, větší a širší nos a nosní dírky, masivnější dolní obličej. Pomocí barevně kódovaných map, které poskytují detailní znázornění geometrických rozdílů mezi pohlavími, jsme se pokusili objasnit zásadní důvody pro rozvoj těchto rozdílů.

Publikace F

Bigoni L., Krajíček V., Sládek V., Velemínský P., Velemínská J.: Skull shape asymmetry and the socioeconomic structure of Early Medieval Central European society (v recenzním řízení).

Socioekonomická struktura raně středověké společnosti sídliště Mikulčice (Česká republika) byla studována na základě hodnocení fluktuační a direkcionální asymetrie lebek. Porovnávány byly dva odlišné obydlené regiony, hrad a podhradí. Fluktuační asymetrie je používána jako bioindikátor environmentálního stresu, který je předpokládán nestejný na hradě a v podhradí Mikulčic. Direkcionální asymetrie indikuje biomechanickou zátěž, předpokládáme, že odráží některé znaky rozdílné subsistence. Materiál sestával ze 129 lebek z předpokládaných vyšších socioekonomických tříd (hrad) a 71 lebek středních a nižších tříd (podhradí). Jako srovnávací soubor bylo použito 138 lebek z nejnižších socioekonomických tříd (Pachnerova sbírka). Digitalizovány byly 3D koordináty 68 landmarků, které byly následně analyzovány pomocí metod geometrické morfometrie. Pokud jde o direkcionální asymetrii, nejvyšší hodnoty byly zaznamenány v souboru z podhradí a potvrdily tak jeho nižší socioekonomickou pozici s tužší a na proteiny chudší stravou v porovnání s hradem. Nejnižší hodnoty direkcionální asymetrie byly evidovány u Pachnerovy kolekce, kde předpokládáme více tekutou stravu. Z hlediska fluktuační asymetrie byly odhaleny výrazné rozdíly mezi pohlavími. U mužů nebyly nalezeny rozdíly mezi hradem a podhradím, přičemž fluktuační asymetrie zde dosahovala nejnižších hodnot. U žen byly překvapivě zaznamenány signifikantně vyšší hodnoty fluktuační asymetrie na hradě, a to dokonce hodnoty podobné těm u nejvíc stresované Pachnerovy kolekce. Předpokládáme, že zde fluktuační asymetrie odráží větší variabilitu žen z hradu jako následek patrilokality.

Poster G

Velemínská J., Bigoni L., Krchová K., Velemínský P.: Variability of the Early Medieval skulls from Mikulčice (Czech Republic) 3D geometric morphometric comparison with the recent population. Poster. *Iberian Symposium on Geometric Morphometrics.* Barcelona, 23.-25.7. 2009.

Tato studie představuje příspěvek k hodnocení variability a diachronních změn dospělých lebek pomocí 3D geometrické morfometrie. Studovaný soubor sestával ze 173 středověkých a 136 identifikovaných lebek z první poloviny 20. století. Pomocí MicroScribe G2X skeneru byly snímány 3D koordináty 43 ektokraniálních landmarků a 39 semilandmarků podél mediánní křivky neurokrania. Dále byly podrobeny analýze pomocí multivariačních a geometricko-morfometrických metod.

Cílem této studie bylo monitorování diachronní variability tvaru lebek z oblasti střední Evropy od raného středověku po současnost. Kladli jsme si otázku, zda lze odhalit nejtypičtější evoluční změny anatomicky moderního člověka – rozvoj neurokraniální globularity a snížení konvexity obličeje (Lieberman et al., 2002; Velemínská et al., 2008) - také v periodě středověk - současnost. Naše tvrzení je založeno nejen na detailní kraniometrické analýze lebky jako celku, ale také na tvarových mikroevolučních změnách různých částí lebky.

Středověké lebky byly signifikantně delší a užší v kombinaci se širším čelem a obličejem. Jejich výrazná faciální konvexita je dána silnou protruzí horní čelisti. Výškové vztahy obličeje středověkých lebek jsou obdobné jako u recentní středoevropské populace. Pozorovaná morfologie obličeje středověkých lebek je sice méně výrazná nicméně podobná jako morfologie českých svrchně paleolitických lebek z Předmostí u Přerova a Dolních Věstonic.

Poster H

Bigoni L., Velemínská J., Krchová K., Prokop J., Velemínský P. (2010): Craniofacial variability and diachronic changes from early medieval to recent period in central European population: 3D geometric morphometric comparison. *American Journal of Physical Anthropology* Suppl 141:27.

Cílem této studie bylo sledování diachronní variability tvaru lebky na území střední Evropy od raného středověku po současnost. Naší otázkou bylo, zda lze odhalit nejtypičtější evoluční změny anatomicky moderního člověka – rozvoj neurokraniální globularity a snížení konvexity obličeje - také v periodě středověk - současnost. Naše pozorování je založeno nejen na detailní kraniometrické analýze lebky jako celku, ale také na tvarových mikroevolučních změnách různých částí lebky.

Studovaný soubor představoval 185 středověkých a 133 identifikovaných lebek první poloviny 20. století. Pomocí MicroScribe G2X skeneru nasnímané 3D koordináty 10 nepárových a 15 párových ektokraniálních landmarků byly dále analyzovány pomocí multivariačních a geometricko-morfometrických metod.

Během období od středověku po současnost se neurokranium zkracuje a rozšiřuje, zatímco obličej a čelo se zužují. Výrazné oploštění obličeje je dáno retruzí horní čelisti. Očnice současných lebek jsou oválnější, okraje očnic jsou situovány více v sagitálním směru. Nosní otvor je relativně užší, nosní kůstky více prominují. Patro je u recentních lebek hlubší v zadní části a mělčí v části přední. Tyto pozorované změny morfologie jsou mírnější nicméně obdobné jako změny od svrchního paleolitu (lebky z Předmostí a Dolních Věstonic) po současnost.

6 Závěr

V předkládané dizertační práci jsme studiem několika aspektů biologické variability časově vzdálených populací pocházejících z území České republiky dospěli k následujícím závěrům. Závěry vychází z výsledků předkládaných publikací (Bigoni et al., 2005, 2010 a; Kujanová et al., 2008; Velemínská et al., 2008, 2012), příspěvků na konferencích (Velemínská et al., 2009; Bigoni et al., 2010 b) a publikace v recenzním řízení (Bigoni et al.).

Hodnocení kosterní bilaterální asymetrie minulých populací je významným ukazatelem jejich životního stylu, prostředí, mechanického a environmentálního stresu a socioekonomických rozdílů mezi zkoumanými populacemi a také v rámci těchto populací. Je významnou součástí hodnocení skeletální variability na daném území.

Asymetrické používání končetin či žvýkacího aparátu v důsledku preference jedné strany pro dané úlohy, bývá vyjádřeno direkcionální asymetrií kosterního materiálu. Její příspěvek k variabilitě skeletu je snížen symetrickou funkcí dané části těla. Direkcionální asymetrie kostí končetin dosahuje vyšších hodnot u populací se zvýšenou mechanickou zátěží, i v souvislosti s vyšším nutričním a jiným environmentálním stresem. Direkcionální asymetrie lebky odráží rozdílnou stravu různých socioekonomických skupin.

Fluktuační asymetrie skeletu odráží environmentální stres působící na populační skupiny v souvislosti s jejich rozdílným sociálním a ekonomickým postavením, je indikátorem variability populace. Fluktuační asymetrie roste vlivem negativních vlivů prostředí, různé morfologické znaky reagují na tento stres nestejně. Indikuje také pravděpodobnou rozdílnou socioekonomickou situaci žen a mužů raného středověku.

Kraniofaciální pohlavní dimorfismus je dán vzájemným vztahem tvaru a velikosti. Na lebce (bez mandibuly) nejlépe determinuje pohlaví tvar horního obličeje a tvar mozkovny analyzovaný na základě křivky v její mediánní rovině. Analýza tvaru metodami geometrické morfometrie odhalila některé dílčí pohlavní rozdíly, které je obtížné detekovat metricky, a jsou příliš subjektivní při visuálním hodnocení, jako je nestejná orientace očnic či celkový tvar mediánní křivky. Nejvýrazněji se pohlavní dimorfismus lebky a obličeje projevuje v oblasti dolní části obličeje, zejména brady a jařmových oblouků. Pohlavní rozdíly na obličeji jsou zřejmé i v oblasti čela, očnic a nadočnicových oblouků, nosu a nosního otvoru, rtů a v celkových délkošířkových parametrech. Pozice očí představuje silnější intersexuální rozdíl než glabella, nadočnicové oblouky či hřbet nosu. Tvarové pohlavní rozdíly jsou markantnější po odstranění velikosti znaku.

Analýza změn ve tvaru a velikosti svrchně paleolitických, raně středověkých a současných lebek ukázala, že interpopulační variabilita je charakterizována změnami v délce mozkovny, rozvoje okcipitální oblasti a oploštění obličeje. Směrem k současnosti dochází k rozvoji neurokraniální globularity a snižování faciální konvexity. Tento trend je výrazný v časovém horizontu svrchní paleolit – recent, a méně výrazný avšak obdobný v horizontu raný středověk - recent.

Výsledky předkládaných studií dokazují, že kosterní asymetrie a pohlavní dimorfismus lebky patří mezi důležité aspekty fenotypové variability člověka a že kraniofaciální variabilita je významným ukazatelem změn morfologie lidské kostry v čase a prostoru.

Curriculum Vitae of Lucie Bigoni

Born on February 15, 1980 in Příbram
Adress: Příbramská 50, Dobříš, 263 01
Telephone: +420 774 333 186
e-mail: lucfia@volny.cz

Scientific degree:

M.Sc. (2004) Didactics of Chemistry and Biology, Faculty of Science, Charles University in Prague

Education:

since 2004 Ph.D. study at the Department of Anthropology and Human Gentics, Faculty of Science, Charles University in Prague

1998 – 2004 M.Sc. study in Didactics of Chemistry and Biology, Faculty of Science, Charles University in Prague (M.Sc. Thesis: „Asymmetry of the long bones of lower limb in Great-Moravian and recent populations“ defended at the Department of Anthropology and Human Gentics)

Other education and training:

2006 Vienna MorphoFest- Geometric morphometrics, Department of Anthropology, University of Vienna, Vienna, Austria

2005 Geometric morphometrics, Department of Anthropology and Human Genetics, Faculty of Science, Charles University in Prague

2003 Archeological and anthropological practice in Mikulčice, Department of Anthropology and Human Genetics, Faculty of Science, Charles University in Prague; Institute of Archeology, Academy of Sciences in Brno

Work experience:

2007 – 2011 Assistant – anthropologist; Methods of digitalization and analyzing of three-dimensional data using geometric morphometric, Department of Anthropology and Human Genetics, Faculty of Science, Charles University in Prague

Grant projects (member of the team):

2007-2009 The biological variability, health and social stratification of the early medieval population of Great Moravia: microevolutionary changes (GAČR - 206/07/0699)

2005 - 2011 Antropology of communication and human adaptation (MSM – 0048620802)

2004 - 2006 Variability of the Upper Paleolithic Population from Předmostí near Přerov: Taphonomy, Paleoanthropology, Paleoauxology (GAČR - 206/04/1498)

2004 - 2006 Application of new methods of the graphic analysis in osteology (GAUK - 270/2004/B-BIO/PrF)

Conferences:

2010 Bigoni L., Velemínská J., Krchová K., Prokop J., Velemínský P. Craniofacial Variability and Diachronic Changes from the Early Maedieval to the Recent Period in the Central European Population. Poster. *79th Annual Meeting American Association of Physical Antropologists*. Albuquerque, USA, 14.-17.4. 2010.

2009 Velemínská J., Bigoni L., Krchová K., Velemínský P. Variability of the Early Medieval Skulls From Mikulčice (Czech Republic) 3D Geometric Morphometric Comparison with the Recent Population. Poster. *Iberian Symposium on Geometric Morphometrics.* Barcelona, 23.-25.7. 2009.

2007 Velemínská J., Velemínský P., Bigoni L. Kraniometrická analýza velkomoravské populace z Mikulčic: RTG studie. Prezentace. *Antropologické dni v Budmericiach*, Slovensko, 30.9. – 2.10. 2007.

2007 Bigoni L., Velemínská J., Brůžek J. Shape analysis and sexual dimorphism of the skull in a recent sample of known sex from Central Europe - a geometric morphometrics approach (Analyse de la forme et du dimorphisme sexuel de crânes de sexe connu dans une série actuelle d'Europe centrale : une analyse en morphométrie géométrique). Poster. *1832es Journées Scientifiques de la Société d'Anthropologie de Paris (SAP)*, Paris, France, 17.-19.1. 2007.

2006 Bigoni L., Velemínská J., Brůžek J. Tvarová analýza pohlavního dimorfismu recentních českých lebek známého pohlaví. Prezentace. *13. antropologiecké dny „člověk – téma věčně živé“, 7. ročník mezinárodních konferencí. Diagnostika pohybového systému*, Olomouc, 28.-29.8. 2006.

2006 Velemínská J., Bigoni L., Velemínský P., Brůžek J., Šefčáková A. Geometric Morphometrics 3D analysis of the Upper Palaeolithic skulls from Předmostí near Přerov (Czech Republic). Poster. *2nd International Congress of Anthropology Human Evolution and Population Bio-Diversity in SE Europe*, Athens, Greece, 5.-10.6. 2006.

2006 Bigoni L., Velemínská J., Brůžek J. 3D geometric morphometric analysis of sexual dimorphism of recent Central European skulls of known sex. Poster. *2nd International Congress of Anthropology Human Evolution and Population Bio-Diversity in SE Europe*, Athens, Greece, 5.-10.6. 2006.

2005 **Bigoni L.**, Žaloudková M., Velemínská J., Velemínský P., Seichert V. Srovnání asymetrie pohybového aparátu u velkomoravské a recentní populace. Poster. *Antropologické dni*, Smolenice, Slovensko, 14.-15.11. 2005.

2005 Bigoni L., Velemínská J., Trefný P. Metodika zpracování 3D obrazu snímaného pomocí laserového a kontaktního scanneru. Prezentace. *Antropologické dni*, Smolenice, Slovensko, 14.-15.11. 2005

2005 Bigoni L., Velemínská J., Trefný P. Možnosti využití 3D zobrazovacích metod v osteologii. Prezentace. *3. Memoriál prof. J. Matiegky a prof. J. Malého*, Praha – Mělník, 22.-23.9. 2005.

Publications:

Bigoni L., Žaloudková M., Velemínská J., Seichert V., Velemínský P. (2005) The occurrence of directional and fluctuating limb asymmetry in a recently identified collection of human bones. *Journal of the National Museum (Prague), Natural History Series* 174 (1-4): 129-147.

Velemínský P., Dobisíková M., Stránská P., Likovský J., Zikán V., Stloukal M., Zítková P., Žaloudková M., Fialová L., Poláček L. (2005) Locomotory Apparatus and Health Status of the Early Medieval Population in Great Moravia (Czech Republic). *American Journal of Physical Anthropologists, 74th. Annual Meeting Issue*, Suppl. 40, 212-213.

Bigoni L., Velemínská J., Trefný P. (2006) Možnosti využití 3D zobrazovacích metod v osteologii. Application of 3D Imaging Methods in Osteology. *Antropologie ve sjednocené Evropě, Sborník HMČ UK* 5, 53-58.

Vlček, E., Druga, R., Šmahel, Z., Bigoni, L., Velemínská J. (2006) The skull of Wolfgang Amadeus Mozart predicates of his death. *Acta Chir Plast.* 48, 4:133-140.

Kujanová M., Bigoni L., Velemínská J., Velemínský P. (2008) Limb Bones Asymmetry and Stress in Medieval and Recent Populations of Central Europe. *International Journal of Osteoarchaeology* 17: 1–16. (IF = 0.663)

Velemínská J., Velemínský P., Bigoni L. (2007) Pohlavní dimorfismus lebek velkomoravské populace z Mikulčic: Geometrická morfometrie versus klasická morfometrie. *Slovenská Antropológia* 10 (2): 92-97.

Velemínská J., Brůžek J., Velemínský P., Bigoni L., Šefčáková A., Katina S. (2008) Variability of the Upper Palaeolithic skulls from Předmostí near Přerov (the Czech Republic): Craniometric Comparison with Recent Human Standards. *HOMO - Journal of Comparative Human Biology* 59: 1-26. (IF = 0.517)

Žaloudková M., Bigoni L., Velemínský P., Velemínská J. (2008) Skeletal asymmetry of locomotor apparatus at Great Moravian population. *In: Velemínský P., Poláček L. (Eds.) Studien zum Burgwall von Mikulčice, VIII, Spisy AÚ AV ČR Brno* 27.

Velemínská J., Velemínský P., Bigoni L., Jantač M. (2008). Craniometric analysis of the Mikulčice' centre inhabitants: X-ray films study. *In: Velemínský P., Poláček L. (Eds.) Studien zum Burgwall von Mikulčice, VIII, Spisy AÚ AV ČR Brno* 27.

Bigoni L., Velemínská J., Brůžek J. (2010): Three-dimensional geometric morphometric analysis of cranio-facial sexual dimorphism in a Central European sample of known sex. *HOMO - Journal of Comparative Human Biology* 61: 16-32. (IF = 0.517)

Bigoni L., Velemínská J., Krchová K., Prokop J., Velemínský P.(2010): Craniofacial variability and diachronic changes from early medieval to recent period in central European population: 3D geometric morphometric comparison. *American Journal of Physical Anthropology* Suppl 141:27.

Velemínská J., Bigoni L., Krajíček V., Borský J., Šmahelová D., Cagáňová D., Peterka M. (2012): Surface facial modelling and allometry in relation to sexual dimorphism. *HOMO - Journal of Comparative Human Biology* 63: 81-93. (IF = 0.517)

Reference

Albert AM, and Greene DL. 1999. Bilateral asymmetry in skeletal growth and maturation as an indicator of environmental stress. Am J Phys Anthropol 110:341–349.

Auerbach BM, and Ruff CB. 2006. Limb bone bilateral asymmetry: variability and commonality among modern humans. J Hum Evol 50:203–218.

Betti L, Balloux F, Hanihara T, and Manica A. 2010. The relative role of drift and selection in shaping the human skull. Am J Phys Anthropol 141:76–82.

Bigoni L, Krajíček V, Sládek V, Velemínský P, and Velemínská J. v recenzním řízení. Skull shape asymmetry and the socioeconomic structure of Early Medieval Central European society.

Bigoni L, Velemínská J, and Brůžek J. 2010a. Three-dimensional geometric morphometric analysis of cranio-facial sexual dimorphism in a Central European sample of known sex. Homo 61:16–32.

Bigoni L, Velemínská J, Krchová K, Prokop J, and Velemínský P. 2010b. Craniofacial variability and diachronic changes from early medieval to recent period in central European population: 3D geometric morphometric comparison. Am J Phys Anthropol Suppl 141:27.

Bigoni L, Žaloudková M, Velemínská J, Velemínský P, and Seichert V. 2005. The occurrence of directional and fluctuating limb asymmetry in a recently identified collection of human bones. J Natl Mus Nat Hist Ser 174:129–147.

Bilfeld MF, Dedouit F, Rousseau H, Sans N, Braga J, Rougé D, and Telmon N. 2012. Human coxal bone sexual dimorphism and multislice computed tomography: geometric morphometric analysis of 65 adults. J Forensic Sci 57:578–588.

Brace CL, Seguchi N, Quintyn CB, Fox SC, Nelson AR, Manolis SK, and Qifeng P. 2006. The questionable contribution of the Neolithic and the Bronze Age to European craniofacial form. PNAS 103:242–247.

Brinkmann B. 2007. Forensic anthropology. Int J Legal Med 121:431–432.

Bruner E, Manzi G, and Arsuaga JL. 2003. Encephalization and allometric trajectories in the genus Homo: Evidence from the Neandertal and modern lineages. Proc Natl Acad Sci U S A 100:15335–15340.

Bruner E, Saracino B, Ricci F, Tafuri M, Passarello P, and Manzi G. 2004. Midsagittal Cranial Shape Variation in the Genus Homo by Geometric Morphometrics. Coll Antropol 28:99–112.

Bulygina E, Mitteroecker P, and Aiello L. 2006. Ontogeny of facial dimorphism and patterns of individual development within one human population. Am J Phys Anthropol 131:432–443.

Carlson DS, and Van Gerven DP. 1977. Masticatory function and post‐pleistocene evolution in Nubia. Am J Phys Anthropol 46:495–506.

Cattaneo C. 2007. Forensic anthropology: developments of a classical discipline in the new millennium. Forensic Sci Int 165:185–193.

Čuk T, Leben-Seljak P, and Štefančič M. 2001. Lateral asymmetry of human long bones. Variability and Evolution 9:19–32.

DeLeon VB, and Richtsmeier JT. 2009. Fluctuating asymmetry and developmental instability in sagittal craniosynostosis. Cleft Palate Craniofac J 46:187–196.

DeLeon VB. 2007. Fluctuating asymmetry and stress in a medieval Nubian population. Am J Phys Anthropol 132:520–534.

Enlow DH, and Hans MG. 2008. Essentials of facial growth. Second edition. Philadelphia: W.B. Saunders.

Evison M, Dryden I, Fieller N, Mallett X, Morecroft L, Schofield D, and Bruegge RV. 2010. Key parameters of face shape variation in 3D in a large sample. J Forensic Sci 55:159–162.

Ferrario VF, Sforza C, Miani Jr. A, and Sigurtà D. 1997. Asymmetry of normal mandibular condylar shape. Cells Tissues Organs 158:266–273.

Fink B, Grammer K, Mitteroecker P, Gunz P, Schaefer K, Bookstein FL, and Manning JT. 2005. Second to fourth digit ratio and face shape. Proc Biol Sci 272:1995–2001.

Franklin D, Cardini A, Flavel A, and Kuliukas A. 2012. The application of traditional and geometric morphometric analyses for forensic quantification of sexual dimorphism: preliminary investigations in a Western Australian population. Int J Legal Med:1–10.

Franklin D, Freedman L, Milne N, and Oxnard CE. 2006. A geometric morphometric study of sexual dimorphism in the crania of indigenous southern Africans. S Afr J Sci 102:229–238.

Gomes SGF, Custodio W, Faot F, Cury AADB, and Garcia RCMR. 2011. Chewing side, bite force symmetry, and occlusal contact area of subjects with different facial vertical patterns. Braz Oral Res 25:446–452.

González-José R, Ramírez-Rozzi F, Sardi M, Martínez-Abadías N, Hernández M, and Pucciarelli HM. 2005. Functional-cranial approach to the influence of economic strategy on skull morphology. Am J Phys Anthropol 128:757–771.

Graham E. 2006. Sex determination. Forensic Sci Med Pathol 2:283–286.

Hanihara T. 2008. Morphological variation of major human populations based on nonmetric dental traits. Am J Phys Anthropol 136:169–182.

Hennessy RJ, Kinsella A, and Waddington JL. 2002. 3D laser surface scanning and geometric morphometric analysis of craniofacial shape as an index of cerebro-craniofacial morphogenesis: initial application to sexual dimorphism. Biol Psychiatry 51:507–514.

Jobling MA, Hurles M, and Tyler-Smith C. 2003. Human Evolutionary Genetics: Origins, Peoples and Disease. 1st ed. New York: Garland Science.

Kimmerle E, and Jantz R. 2001. An innovative method for estimating fluctuating asymmetry calculated from 3D cranial and facial coordinates. Am J Phys Anthropol Suppl 114:89–90.

Klingenberg CP, Barluenga M, and Meyer A. 2002. Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry. Evolution 56:1909–1920.

Klingenberg CP, Wetherill L, Rogers J, Moore E, Ward R, Autti-Rämö I, Fagerlund Å, Jacobson SW, Robinson LK, Hoyme HE, et al. 2010. Prenatal alcohol exposure alters the patterns of facial asymmetry. Alcohol 44:649–657.

Kujanová M, Bigoni L, Velemínská J, and Velemínský P. 2008. Limb bones asymmetry and stress in medieval and recent populations of Central Europe. Int J Osteoarchaeol 18:476–491.

Larsen CS. 2002. Bioarchaeology: The Lives and Lifestyles of Past People. J Archaeol Res 10:119–166.

Lieberman DE, McBratney BM, and Krovitz G. 2002. The evolution and development of cranial form in Homo sapiens. Proc Natl Acad Sci U S A 99:1134–1139.

Lieberman DE, Pearson OM, and Mowbray KM. 2000. Basicranial influence on overall cranial shape. J Hum Evol 38:291–315.

Lieberman DE. 2011. The evolution of the human head. Cambridge, Massachusetts: The Belknap Press of Harvard University Press.

Martínez-Abadías N, González-José R, González-Martín A, Van der Molen S, Talavera A, Hernández P, and Hernández M. 2006. Phenotypic evolution of human craniofacial morphology after admixture: a geometric morphometrics approach. Am J Phys Anthropol 129:387–398.

Moreira RS, Sgrott EA, Stuker H, Alonso LG, and Smith RL. 2008. Palatal asymmetry during development: an anatomical study. Clin Anat 21:398–404.

Nikita E. 2012. Age-associated variation and sexual dimorphism in adult cranial morphology: implications in anthropological studies. Int J Osteoarchaeol [Internet]. Available from: http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/oa.2241/abstract

Özener B. 2010. Fluctuating and directional asymmetry in young human males: Effect of heavy working condition and socioeconomic status. Am J Phys Anthropol 143:112–120.

Palmer AR, and Strobeck C. 1986. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns. Annu Rev Ecol Syst 17:391–421.

Palmer AR, and Strobeck C. 2003. Fluctuating asymmetry analyses revisited. In: Polak M, editor. Developmental instability: causes and consequences. New York: Oxford University Press. p 279–319.

Palmer AR. 1994. Fluctuating asymmetry analyses: a primer. In: Markow T, editor. Developmental instability: its origins and evolutionary implications. Dodrecht, the Netherlands: Kluwer. p 335–364.

Perez SI, Bernal V, and Gonzalez PN. 2006. Differences between sliding semi-landmark methods in geometric morphometrics, with an application to human craniofacial and dental variation. J Anat 208:769–784.

Pretorius E, Steyn M, and Scholtz Y. 2006. Investigation into the usability of geometric morphometric analysis in assessment of sexual dimorphism. Am J Phys Anthropol 129:64–70.

Prugnolle F, Manica A, and Balloux F. 2005. Geography predicts neutral genetic diversity of human populations. Curr Biol 15:159–160.

Relethford JH. 2002. Apportionment of global human genetic diversity based on craniometrics and skin color. Am J Phys Anthropol 118:393–398.

Relethford JH. 2004. Boas and beyond: Migration and craniometric variation. Am J Hum Biol 16:379–386.

Relethford JH. 2009. Race and global patterns of phenotypic variation. Am J Phys Anthropol 139:16–22.

Rosas A, and Bastir M. 2002. Thin‐plate spline analysis of allometry and sexual dimorphism in the human craniofacial complex. Am J Phys Anthropol 117:236–245.

Roseman CC, and Weaver TD. 2004. Multivariate apportionment of global human craniometric diversity. Am J Phys Anthropol 125:257–263.

Rosenberg NA, Pritchard JK, Weber JL, Cann HM, Kidd KK, Zhivotovsky LA, and Feldman MW. 2002. Genetic Structure of Human Populations. Science 298:2381–2385.

Ruff C. 2002. Variation in human body size and shape. Annu Rev Anthropol 31:211–232.

Schaefer K, and Bookstein FL. 2009. Does geometric morphometrics serve the needs of plasticity research? J Bioscience 34:589–599.

Sparacello VS, Pearson OM, Coppa A, and Marchi D. 2011. Changes in skeletal robusticity in an iron age agropastoral group: the samnites from the Alfedena necropolis (Abruzzo, Central Italy). Am J Phys Anthropol 144:119–130.

Stock, and Pfeiffer S. 2001. Linking structural variability in long bone diaphyses to habitual behaviors: foragers from the southern African Later Stone Age and the Andaman Islands. Am J Phys Anthropol 115:337–348.

Stynder DD, Ackermann RR, and Sealy JC. 2007. Craniofacial variation and population continuity during the South African Holocene. Am J Phys Anthropol 134:489–500.

Trinkaus E, Churchill SE, and Ruff CB. 1994. Postcranial robusticity in Homo. II: Humeral bilateral asymmetry and bone plasticity. Am J Phys Anthropol 93:1–34.

Velemínská J, Bigoni L, Krajíček V, Borský J, Šmahelová D, Cagáňová V, and Peterka M. 2012. Surface facial modelling and allometry in relation to sexual dimorphism. Homo 63:81–93.

Velemínská J, Bigoni L, Krchová K, and Velemínský P. 2009. Variability of the early medieval skulls from Mikulčice (Czech Republic) 3D geometric morphometric comparison with the recent population. In: Poster. Iberian Symposium on Geometric Morphometrics. Barcelona, 23.-25.7. 2009.

Velemínská J, Brůžek J, Velemínský P, Bigoni L, Šefčáková A, and Katina S. 2008. Variability of the Upper Palaeolithic skulls from Předmostí near Přerov (Czech Republic): Craniometric comparison with recent human standards. Homo 59:1–26.

Velemínská J, Brůžek J, Velemínský P, Šefčáková A, and Katina S. 2004. The use of recently re-discovered glass plate photodocumentation of those human fossil finds from Předmostí u Přerova destroyed during World War II. J Natl Mus Nat Hist Ser 173:129–132.

Weisensee KE, and Jantz RL. 2011. Secular changes in craniofacial morphology of the portuguese using geometric morphometrics. Am J Phys Anthropol 145:548–559.

Weiss E. 2009. Sex differences in humeral bilateral asymmetry in two hunter - gatherer populations: California Amerinds and British Columbian Amerinds. Am J Phys Anthropol 140:19–24.

Willmore KE, Klingenberg CP, and Hallgrímsson B. 2005. The relationship between fluctuating asymmetry and environmental variance in rhesus macaque skulls. Evolution 59:898–909.