

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Antropologie a genetika člověka

Studijní obor: Antropologie a genetika člověka



Mgr. Hana Brzobohatá

**Tvarová variabilita proximální a distální části lidské
kosti holenní**

Disertační práce

Školitel: RNDr. Jana Velemínská, Ph.D.

Praha, 2014

Prohlášení

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

V Praze, dne 24. 6. 2014

.....
Mgr. Hana Brzobohatá

Poděkování

Tuto práci vedla RNDr. Jana Velemínská, Ph.D., které jako první patří můj upřímný dík za odborné vedení, podporu, vstřícný přístup, čas a trpělivost po celou dobu mého doktorského studia. Pomocnou ruku při statistickém zpracování vždy ochotně podali RNDr. Václav Krajíček a Mgr. Ján Dupej, kterým jsem velmi vděčna.

RNDr. Petru Velemínskému, Ph.D. a RNDr. Petře Havelkové, Ph.D. z Antropologického oddělení Národního muzea děkuji za zpřístupnění raně středověkého materiálu z Mikulčic. Doc. MUDr. Ondřeji Naňkovi, Ph.D. z Anatomického ústavu 1. Lékařské fakulty UK děkuji za umožnění přístupu k osteologickému materiálu Pachnerovy sbírky.

Ing. Josefu Prokopovi a Ing. Zdeňku Horákovi, Ph.D. z ČVUT děkuji za neocenitelné rady a pomoc při zpracování výstupů počítačového tomografu a tvorbě povrchových modelů kostí žijící populace. Za konzultace týkající se archeologické problematiky patří můj dík PhDr. Lumíru Poláčkovi, CSc. z Archeologického ústavu AV ČR Brno.

Zvláštní dík za všestrannou podporu, pochopení a důvěru patří mé rodině, mým přátelům a kolegům z Archeologického ústavu AV ČR Kutná Hora a Katedry antropologie a genetiky člověka UK v Praze.

Za přečtení rukopisu a za věcné připomínky děkuji Janě Poupové.

Projekt „Kostra pohybového aparátu: tvar, funkce a sociální struktura“ vznikl díky finanční podpoře Grantové agentury Univerzity Karlovy (p. č. 6130/2012).

Obsah

ABSTRAKT	3
ABSTRACT.....	5
1. ÚVOD.....	7
1.1. Tvarová variabilita dlouhých kostí	9
1.1.1. Evoluční aspekty.....	11
1.1.2. Modelace a remodelace dlouhých kostí.....	15
1.2. Zdroje tvarové variability dlouhých kostí.....	21
1.2.1. Vliv pohlaví	22
1.2.2. Vliv dožitého věku.....	23
1.2.3. Vliv zátěže a subsistenční strategie	25
1.2.4. Vliv podnebí	28
1.2.5. Diachronní změny.....	29
1.3. Tvarové přístupy geometrické morfometrie	31
1.4. Využití 3D zobrazovacích metod v osteologii.....	35
1.5. Sociální struktura raně středověkých pohřebišť	37
1.5.1. Sociální stratifikace v archeologickém kontextu	37
1.5.2. Bioarcheologické studie velkomoravské populace z Mikulčic.....	39
2. CÍLE PRÁCE.....	42
3. MATERIÁL A METODA.....	44
3.1. Materiál.....	44
3.1.1. Raně středověký soubor.....	44
3.1.2. Pachnerova sbírka	45
3.1.3. Současná populace.....	46
3.2. Metoda	47
3.2.1. Akvizice povrchových modelů	47
3.2.2. Digitalizace význačných bodů	52
3.2.3. Stanovení intraobservační chyby	53
3.2.4. Tvarová analýza.....	54
4. VÝSLEDKY	60
4.1. Intraobservační chyba	60
4.2. Vliv pohlaví na variabilitu tvaru/formy proximální a distální části k. holenní.....	60

4.2.1. Analýza pohlavního dimorfismu raně středověkého souboru	60
4.2.2. Analýza pohlavního dimorfismu Pachnerovy sbírky.....	62
4.2.3. Analýza pohlavního dimorfismu současné populace.....	63
4.2.4. Analýza pohlavního dimorfismu spojeného souboru	65
4.3. Vliv dožitého věku na variabilitu tvaru a formy proximální a distální části kosti holenní	88
4.3.1. Analýza věkových změn u raně středověkého souboru.....	88
4.3.2. Analýza věkových změn u Pachnerovy sbírky	88
4.3.3. Analýza věkových změn u současné populace	90
4.3.4. Analýza věkových změn u spojeného souboru.....	90
4.4. Vliv sociálního statusu na variabilitu tvaru a formy proximální a distální části kosti holenní	105
4.4.1. Analýza vlivu sociálního statusu u raně středověkého souboru	105
4.5. Vliv pozice na časové ose na variabilitu tvaru a formy proximální a distální části tibie	107
4.5.1. Analýza rozdílů mezi r. středověkým souborem a Pachnerovou sbírkou... 107	
4.5.2. Analýza rozdílů mezi Pachnerovou sbírkou a současnou populací.....	108
5. DISKUSE.....	127
5.1. Pohlavní dimorfismus	127
5.2. Věkové změny	134
5.3. Vliv sociálního statusu v raném středověku	138
5.4. Diachronní trendy	141
6. ZÁVĚR	145
PŘEHLED POUŽITÉ LITERATURY	148
SEZNAM POUŽITÝCH ZKRATEK.....	178
SEZNAM TABULEK	179
SEZNAM OBRÁZKŮ.....	180
SEZNAM PŘÍLOH.....	182

ABSTRAKT

Cílem disertační práce bylo zachytit a popsat tvarovou variabilitu proximální a distální části lidské kosti holenní ve vztahu k pohlaví, dožitému věku, sociálnímu statusu a pozici na časové ose. Dílčí cíle lze řešit pouze v širším časovém intervalu, a tak byla variabilita tvaru a formy zkoumána nejprve v rámci populace historické (raný středověk), dvou novověkých (první polovina 20. století a současnost) a posléze i v tomto časovém rozpětí.

Vstupní data byla získána metodou optického skenování a výpočetní tomografie (CT), u souboru současné populace byly CT řezy použity pro vytvoření trojrozměrných povrchových modelů kostí. Pro kvantitativní analýzu tvaru, formy a velikostní složky jsme zvolili přístupy geometrické morfometrie v kombinaci s mnohazměrnými statistickými metodami. Postupně jsme testovali vliv pohlaví, věku a pozice na časové ose odděleně pro proximální a distální konfiguraci význačných bodů. U raně středověkého souboru bylo přihlédnuto k možné interakci biologických a sociálních jevů a byl testován i vliv sociálního postavení jedince na základě lokalizace hrobu v rámci mikulčické aglomerace.

Pohlavní dimorfismus proximální a distální tibie byl prokázán u vnějších lineárních rozměrů metodami tradičně morfometrickými (např. Steyn a Işcan, 1997; Šlaus et al., 2013), které vytvořily předpoklad pro dimorfismus formy a jeho populační specifitu. Kromě potvrzení tohoto předpokladu jsme pomocí landmarkových metod odhalili mezi pohlavími i rozdíly tvarové, a to u všech souborů a obou konfigurací s výjimkou distální části u souboru z 20. století. Rovněž projevy pohlavního dimorfismu tvaru se v čase mění a mezipopulační rozdíly lze sledovat i v odstupu necelého století (20. vs. 21. století). Prokázaný výrazný vliv alometrie indikuje, že zde sledujeme reakci na stupeň mechanické zátěže, která na tyto kosti působí.

Stárnutí jedince spojené s úbytkem kostní hmoty, změnami její mikroarchitektoniky, snížením úrovně aktivit a klesající schopností remodelace provází i změny průřezových charakteristik těla kosti holenní (např. Ruff a Hayes, 1983). Výsledky testování vlivu dožitého věku prokázaly, že s věkem se mění i tvar proximální části tibie, a to u všech tří souborů. Struktury v blízkosti proximální kloubní plochy se tedy mění ještě dříve, než se senescence kostry projeví ve své degenerativně produktivní podobě.

Mezi sociálními ranky společensky stratifikovaných populací minulosti lze na základě studií markerů zdravotního stavu, fyzické zátěže a nespécifického stresu předpokládat působení odlišných environmentálních a behaviorálních faktorů (Larsen, 1999). To bylo doloženo i u raně středověkého souboru z Mikulčic (např. Havelková et al., 2008), přesto se nepodařilo prokázat vztah mezi morfologickou variabilitou proximální a distální tibie a sociální stratifikací této konkrétní populace.

V návaznosti na studie dokládající pozitivní sekulární trend tělesné výšky či parametrů dlouhých kostí končetin v průběhu uplynulých staletí (např. Meadows Jantz a Jantz, 1999) jsme předpokládali, že zachytíme u proximální a distální tibie diachronní změny velikostní či tvarové. Tvarové difference mezi chronologicky vzdálenými i relativně blízkými skupinami byly velmi zřetelné a statisticky signifikantní. Způsob, jakým se změnil tvarové charakteristiky proximální části od raného středověku do 20. století, se nezměnil ani po tomto datu, a tak lze hovořit o trendu kontinuálním. Význam popsanych diachronních diferencí pak můžeme chápat jako adaptivní odpověď této partie kosti na měnící se podmínky environmentální a mechanické (nutrice, hygienické podmínky, snižování úrovně fyzických aktivit).

Přes obecně uznávanou silnou genetickou determinaci a fenotypickou stabilitu kloubních konců dlouhých kostí (Lieberman et al., 2001) jsme v tvarové variabilitě lidské kosti holenní identifikovali vlivy způsobující tvarové rozdíly pohlavní, věkové a diachronní. Výsledky lze shrnout do tvrzení, že tvarová variabilita proximální a distální části tibie daná příslušností k pohlaví je nejvyšší, o něco slabší vliv má pozice populační skupiny na časové ose. Nejméně určujícím faktorem je faktor dožitého věku jedince a vliv sociálního statusu na variabilitu koncových částí tibie nebyl prokázán.

ABSTRACT

The aim of this study was to detect and describe the trends in shape variability of proximal and distal human tibia related to sex, age, social status and time period. The variability of its shape and form was analysed first in an early medieval sample, then in two modern populations, an early 20th century sample and the contemporary Czech population. Finally, data from the whole studied time span were analysed.

The initial raw data were acquired by optical scanning and computed tomography (CT) scanning of the lower limbs; the three-dimensional bone surfaces of the contemporary tibias were segmented from the clinical CT scan sequences. Geometric morphometrics and multivariate statistical methods were applied to study the variations in shape and form quantitatively. Proximal and distal tibias were evaluated independently, and the potential influence of sex, age at death and time period were investigated. In the early medieval population, we also explored the relationship between tibial morphology and presumed social status derived from the respective grave location within the settlement.

Because traditional morphometric analysis revealed statistically significant sex differences in the parameters of both tibial extremities (e.g., Steyn and Işcan, 1997; Šlaus et al., 2013), we thus assumed the dimorphism of form including its population specificity. Apart from its confirmation, we surprisingly identified sex-related differences in shape concerning all the samples except the distal tibias of the 20th century Czech population. Moreover sex-based divergence varied among the analysed samples, and significant differences were identified even between chronologically close populations (20th vs. 21st century). The contribution of allometry that we detected in almost all dimorphic configurations revealed that the shape differences were due to the different mechanical loads acting on these bones.

Effects of aging include bone loss, microarchitecture changes, activity decrease and reduced bone remodelling. These phenomena are associated with changes in the diaphyseal cross-sectional geometry (Ruff and Hayes, 1983). In our study, significant differences were also identified between the age groups in the shape of the proximal tibia in all samples studied. Thus, morphological changes in the articular ends can be detected before obvious joint degeneration and the onset of osteoarthritis.

In the prehistoric and historic stratified populations, a higher prevalence of the non-specific stress indicators and the presence of skeletal markers of higher physical load indicate the impact of different environmental and behavioral factors (Larsen, 1999). This was also shown in the early medieval sample from Mikulčice (e.g., Havelková et al., 2008); however, neither of the tibial parts was affected by the presumed social status in that particular population.

Following up on the previous studies documenting a positive secular trend in body height or long bone length over the past centuries (e.g., Meadows Jantz and Jantz, 1999), we expected to find temporal shape and size changes in the proximal and distal tibia as well. Both the proximal and distal tibias showed pronounced and statistically significant differences between the groups from different time periods (even between the chronologically close samples). Moreover, changes in the proximal tibial morphology occurring since the Early Middle Ages to the 20th century continued to the present. This temporal trend can be interpreted as a reflection of the changing environmental conditions and physical load this part of the tibia has to withstand (in terms of nutrition, improvements in hygienic conditions and decreasing physical activities).

In spite of the generally accepted assumptions about strong genetic determination and phenotypic stability of the shape of the long bone extremities (Lieberman et al., 2001), the analyses of human tibia shape variability revealed factors causing sex, age and diachronic differences. The results show that the most influential factor affecting proximal and distal tibial morphology is the sex of the individual followed by chronological age of the sample. The least influential factor is the age at death. The effect of social status on tibial shape was not shown.

1. ÚVOD

Předložená práce navazuje na bioarcheologické studie Slovanů zasazené do časového horizontu od raného středověku po současnost (např. Kujanová et al., 2008a), které jsou nově obohacovány i o přístupy geometricko-morfometrické (Bejdová et al., 2013; Bigoni et al., 2013).

Studium tvarových charakteristik kostí je založeno na předpokladu, že jde o znaky funkčně relevantní a jejich morfologie je plně optimalizována (Churchill, 2005). V morfologii dlouhých kostí končetin se sčítají faktory genetické, environmentální a behaviorální (Bridges et al., 2000). Určité tvarové rysy jsou geneticky determinovány, ale jiné se vyvinou jen v odpovídajícím mechanickém prostředí (Lanyon, 1980).

Kostní tkáň je dynamická jednotka schopná vnímat mechanickou zátěž a reagovat na ni. Vztah mezi mechanickou zátěží a strukturou kosti zformuloval J. Wolff už v 19. století do tzv. zákona transformace kosti. Podle něj jsou zevní tvar, vnitřní struktura a funkční zatížení kosti ve vzájemné harmonii (Wolff, 1892, citováno dle Huijskes, 2000). Ve stejné době popsal W. Roux (1881, citováno dle Huijskes, 2000) adaptaci kosti jako následek kvantitativního seberegulačního mechanismu. K popisu vztahu mezi mechanickou zátěží a strukturou kosti je dnes přednostně používán termín „funkční adaptace kosti“ (Ruff et al., 2006a).

Komponenty kostry dolní končetiny patří v rámci lidského skeletu mezi nejvíce namáhané. Jejich nepřetržitá zátěž během lokomoce a většiny denních aktivit je evidentní a tato mechanická stimulace ovlivňuje nejen distribuci a organizaci kostní hmoty, ale i tvar těla kosti (Ruff et al., 2006a). Vliv pravidelné a namáhavé aktivity horní i dolní končetiny na tvar těla dlouhých kostí byl prokázán u recentních populací ve studiích sportujících jedinců (např. Shaw a Stock, 2009a,b). Z biomechanických parametrů průřezů těl dlouhých kostí je odvozován způsob mobility i manipulativní chování populací minulosti (Stock a Pfeiffer, 2001, 2004; Holt, 2003; Ruff, 2005; Sládek et al., 2006a,b; Stock, 2006; Marchi, 2008; Shaw a Stock, 2013).

Kromě extrapolace *in vivo* zátěže podle průřezové morfologie jsou dlouhé kosti dolní končetiny studovány i z hlediska dlouhodobých klimatických adaptací. Jejich velikost, robusticita a tvar jsou tedy výrazně ovlivněny i ekogeograficky podmíněnou

tělesnou proporcionalitou (Trinkaus a Ruff, 1999; Pearson, 2000b; Frelat a Mitteroecker, 2011).

Oblasti kloubů a s nimi souvisejících částí ležících mimo artikulace reflektují aktivity minulých a současných populací rovněž, ale pouze ve smyslu degenerativně produktivních změn nebo existence přídatných facet (Larsen, 1999). Plasticita kloubních hlavic a jamek je časově limitována dětstvím a dospíváním (Eckstein et al., 2002; Hellier a Jeffery, 2006) a od okamžiku dokončení maturace skeletu už dochází k strukturálním adaptacím jen v partiích těla (Ruff et al., 1991).

Pochybnosti o neměnnosti tvaru kloubních konců dlouhých kostí dolní končetiny dospělých jedinců přinesla studie Stevens a Viðarsdóttir (2008) dokládající tvarovou variabilitu danou dožitým věkem. Lze ji interpretovat jako snahu kosti o zachování mechanické integrity navzdory celkovému úbytku trámčiny. Ve světle těchto nálezů nelze vyloučit ani variabilitu danou rozdílným mechanickým prostředím a odlišnými životními podmínkami. Jako modelový kosterní element pro testování této hypotézy byla zvolena kost holenní, u níž lze očekávat užší vazby v souvislosti se zátěží než u kosti stehenní (Stock, 2006).

Výsledky předložené práce týkající se pohlavního dimorfismu proximální a distální části jsou příspěvkem k problematice forenzní antropologie a pohlavní diagnostiky fragmentárního kosterního materiálu. Zvláštní důraz byl proto kladen na odlišnosti vzorců pohlavního dimorfismu u tří studovaných souborů, rychlost diachronních změn a z toho vyplývající problematiku reliability používání dokumentovaných kosterních kolekcí jako referenčních sbírek ve forenzní praxi.

Klinické využití můžeme předpokládat u výsledků analýz pohlavního dimorfismu současné české populace, a to zejména u části proximální. Zde je intenzivně diskutována otázka nutnosti použití pohlavně specifických náhrad kolenního kloubu (např. Dargel et al., 2011). Kromě popisu a interpretace tvarových diferencí a detekce zdrojů variability v morfologii proximální a distální části tibie vznikla i databáze jejích povrchových modelů, tedy materiál pro případné návazné výzkumy metrické, morfometrické i biomechanické.

Text práce je rozdělen do 6 kapitol, v Úvodu jsou shrnuty dosavadní poznatky týkající se tvarové variability lidské kosti holenní. Úvod zahrnuje i podkapitoly o využití 3D zobrazovacích metod v osteologii a shrnutí metodických postupů geometrické morfometrie. Protože je v předložené práci u jednoho ze souborů

zohledněn i vliv sociálního statusu, věnuje se závěrečná podkapitola problematice reflexe sociální stratifikace na raně středověkých pohřebištích. Teoretická východiska jsou zrekapitulována i v druhé kapitole, kde jsou formulovány Cíle práce.

V kapitole třetí (Materiál a metoda) jsou představeny soubory použité pro testování vyslovených předpokladů, specifikovány způsoby, jakými byly získány povrchové modely kostí holenních a následně i vstupní data analýz, spolu s výčtem a popisem zvolených statistických metod.

V kapitole Výsledky jsou uvedeny v tabulkové a grafické podobě výsledky tvarových analýz. Zvolili jsme členění na podkapitoly dle analyzovaného zdroje variability, kterým bylo postupně pohlaví, dožitý věk jedince, sociální status a vliv pozice na časové ose (třetí z uvedených faktorů byl zohledněn pouze u souboru raně středověkého datování).

V kapitole Diskuse jsou popsány a vyhodnoceny identifikované tvarové rozdíly mezi skupinami rozdělenými na základě výše zmíněných charakteristik. Jejich vliv je podrobněji diskutován a srovnáván s výstupy studií tradičně i geometricko-morfometrických. Výsledky diskriminační analýzy na základě pohlaví jsou diskutovány i s ohledem na eventuelní aplikace 3D landmarkových dat a metod ve forenzní pohlavní diagnostice fragmentárního kosterního materiálu.

V Závěru jsou shrnuty nejdůležitější poznatky, které byly ve studii získány.

1.1. Tvarová variabilita dlouhých kostí

Tvar je současně s velikostí klíčovou vlastností, na základě které identifikujeme objekty biologické i jiné podstaty. Je neoddelitelnou součástí živých bytostí a patří mezi fenomény, které je určitě lehčí pochopit, než definovat. U živého organismu povstává ze součinnosti množství faktorů biochemických, genetických, fyziologických a fyzikálních (Markoš, 1997). S výjimkou základních geometrických těles je tvar velmi těžko uchopitelný. Po dlouhou dobu byla tvarová stránka organismů jedinou dostupnou úrovní zkoumání a morfologie vědou do velké míry založenou na zkušenosti vědce (Neustupa, 2006). Analýza tvaru je v centru zájmu širokého spektra vědních disciplín, kromě biologie i medicíny, archeologie, geografie, geologie a dalších, v jejichž praxi existuje potřeba různé tvary komparovat, objektivně každý z nich postihnout a nějakým způsobem vyjádřit vzdálenost mezi nimi (Dryden a Mardia, 1999).

Objev nukleových kyselin a rozvoj dynamičtějších biochemicky zaměřených věd sice ve dvacátém století morfologii jako takovou zastínil, v současné době však v biologii pozorujeme nespornou renesanci tvarových přístupů (Neustupa, 2006). Děje se tak díky relativně nově etablovanému oboru – geometrické morfometrii, rychle se rozvíjející od konce 70. a počátku 80. let. Její metody se velmi rychle zabydlely nejen v zoologii, botanice a lékařství, ale především v antropologii, která na tomto poli dnes už bezpochyby dominuje (Bookstein et al., 2004).

Přesto nelze opominout ani význam morfometrie tradiční, která spočívá v přímém měření sledovaného objektu či struktury s využitím klasických měřicích nástrojů. Vedle výhody jednoduchosti měření a menších finančních nákladů je její předností především celosvětová standardizace bodů, měř a indexů (Martin a Saller, 1959). Tento jednotný systém definovaných absolutních i relativních parametrů umožňuje snadnou komparaci výsledků.

Morfometrie geometrická využívá pro tvarovou analýzu virtuální prostředí (Slice, 2005). V antropologii se uplatňuje zejména při řešení otázek evoluční a taxonomické povahy a díky ní je možné stanovit, zda tvarové rozdíly fosilních nálezů překračují rámec vnitrodruhové variability a zda je či není nutné odlišit daný taxon na základě jeho fenetické afinity (Bacon, 2000; Delson et al., 2001; Lague, 2002; Lockwood et al., 2002; Landis a Karnick, 2006; Gunz a Harvati, 2007; Harvati et al., 2007). Kromě toho se moderní morfometrické metody uplatňují i v problematice pohlavního dimorfismu pánve a lebky, kde eliminují původní obtíže s kvantifikací a interobservační chybou (Pretorius et al., 2006; González et al., 2007; Betti et al., 2013). Četné jsou i jejich aplikace klinické, při sledování tvarových změn během růstu, vlivem nemoci či v souvislostech s jinými proměnnými (pohlaví, vybrané charakteristiky prostředí) (Richtsmeier et al., 1998; Zelditch et al., 2004; Velemínská et al., 2006; Bejdová et al., 2012).

Zatímco výzkum tvarových diferencí lebek může odhalit míru jejich podobnosti a eventuální biologické příbuznosti, v případě postkraniálního skeletu tvar jednotlivých kostí (zvláště dlouhých) vypovídá i o podmínkách prostředí a zátěži, která je formovala. Jednotlivé anatomické rysy dlouhých kostí jsou již během vývoje modifikovány tak, aby optimálně distribuovaná kostní hmota zajišťovala mechanickou odolnost. Mechanická zátěž, zprostředkovaná vyvíjejícími se svaly, je základním předpokladem správného vývoje kostry už v době fetální a pravděpodobně i embryonální.

Zde začínající proces modelace a remodelace pak pokračuje bez přerušení po celý život jedince (Carter a Beaupré, 2001).

Snaha o exaktní postižení tvarových rozdílů je nedílnou součástí antropologie už od jejích počátků. I rutinně používané tradičně morfometrické metody (rozměry, indexy a úhly) tyto diference reflektují a nelze je na tomto místě nezmínit (např. sledování platymerie a platyknemie, tj. oploštění diafýzy femuru, resp. tibie) (např. Lovejoy et al., 1976). Studií srovnávajících dlouhé kosti dolních končetin u skupin různého věku, mužů a žen nebo u populací s předpokládanou různou úrovní fyzické aktivity (s podobným zaměřením jako předložená práce) je velké množství, jejich úhel pohledu je však převážně biomechanický. Vysoce frekventovaným tématem je mobilita, změna subsistenční strategie, s ní související snížení/zvýšení mechanické zátěže a následné změny průřezu těla dlouhé kosti (Ruff et al., 1984; Bridges, 1989, 1991; Bridges et al., 2000; Stock a Pfeiffer, 2001; Sládek et al., 2006a,b; Sparacello a Marchi, 2008). Důležitým zjištěním je, že zachytitelné rozdíly v morfologii kosti způsobují nejen změny velmi radikální (jako je změna ve způsobu obživy), ale i jakékoli výraznější posuny v socioekonomické sféře (Maggiano et al., 2008). Pohlavní dimorfismus je obecně zřetelnější v populacích s vyšší mobilitou (Wescott, 2006).

Výzkum jednotlivých komponent postkraniálního skeletu a jejich morfologie v posledních desetiletích prokázal vliv environmentálních i genetických faktorů. Jsou rysy, které vypovídají více o biomechanickém prostředí, a jiné, které v sobě nesou informaci o evoluční historii studované populace (Ruff et al. 1991; Pearson 2000a,b; Lieberman et al., 2001; Pearson a Lieberman, 2004).

1.1.1. Evoluční aspekty

V rámci evoluce kostry obratlovců je jedním z nejvíce fascinujících jevů zjevně evolučně získaná senzitivita kostní tkáně vůči mechanickým stimulům (Carter a Beaupré, 2001). Samotná rezistence vůči frakturám nebyla evoluční výhodou ve srovnání s dynamickou a seberegulující kostrou, která neustále přestavuje svou hmotu i architektoniku podle převažující zátěže. Kostí jsou pak dostatečně, ale ne přehnaně silné ve snaze maximalizovat odolnost při využití minimálního množství hmoty (Skerry, 2008). Evoluce probíhala směrem co nejlépe a co nejrychleji distribuovat mineralizovaný materiál k místům mechanických zátěží, které způsobují

deformace kostí během každodenních maximálních svalových zatížení. Tento vývoj probíhal v každém novém druhu v souladu s novými posturálními evolučními požadavky a stejně tak probíhá i v každém individuu (Ferretti et al., 2000).

V morfologii tibie je obsažena informace o její fylogenetické historii, způsobu lokomoce a substrátové preferenci hominoidů, protože tibie je elementem přenášejícím tělesnou hmotnost z kondylů femuru do chodidla (Ruff, 2002). Větší pozornost je však věnována evoluci kosti stehenní ve snaze nalézt souvislosti mezi morfologií a lokomočními kategoriemi hominoidů a homininů (Tardieu, 1994, 1999; Lague, 2002; Lovejoy et al., 2002; Harmon, 2007, 2009). Fragmentárnost a relativně nízký počet fosilií obecně ztěžují mezidruhová srovnávání a ne u všech znaků existuje konsensus ohledně významu morfologických vzorců z hlediska bipedální lokomoce (Ward, 2002).

Funkční vlivy a genetické faktory během ontogeneze i evoluce sledovala např. Tardieu (1999), která zkoumala dva femorální a jeden z tibiálních rysů u plodů a novorozenců ještě před vzpřímením, zátěží a osvojením chůze. Na kosti holenní šlo konkrétně o utváření inzerce laterálního menisku a to, zda se tento rys fixuje už v rané ontogenezi nebo v závislosti na změně lokomočního chování (nikoli genomu). V evoluci hominidů došlo ke změně jednoduchého úponu laterálního menisku (*Australopithecus afarensis*) na dvojitý (*Homo sp.*). Dvojitá inzerce omezuje pohyblivost menisku na tibiálním plateau, čímž indikuje schopnost plné extenze kolenního kloubu a přechod od bipedie příležitostné k obligátní. Menisky se během extenze pohybují anteriorně a tento pohyb je, pokud je extenze častá, druhým úponem omezen. Dvojitá inzerce menisku je patrná už u plodů i dvouměsíčních embryí, tedy bez souvislosti s lokomočním chováním (Tardieu, 1999).

Na rozdíl od opic má lidský kolenní kloub řadu rysů stabilizujících ho v plně natažené pozici. Také tibie a fibula jsou celkově méně zakřivené než odpovídající kosti opic a obě kloubní plochy tibie jsou více kolmé k její mechanické ose. Navíc je stabilnější i kotník, jehož pohyb je možný jen v sagitálním antero-posteriorním směru. Rozdíly proximální partie tibie souvisí s rozdíly mechaniky kolenního kloubu. Morfologie distální části femuru a proximální části tibie je důležitým indikátorem lokomočního typu vymřelých druhů hominidů. Důležitou roli při stabilizaci hrají měkké tkáně (vazy, svaly a menisky) vyrovnávající inkongruenci zúčastněných kloubních ploch. Tibiální kondyly jsou ploché, zatímco femorální zaoblené a jejich disartikulaci de facto nebrání žádné kostní struktury (Aiello a Dean, 2002).

Pokud se zaměříme na poměr velikosti laterálního vs. mediálního tibiálního kondylu, zjistíme, že u člověka tvoří laterální kondyl 92 % plochy mediálního (tj. kondyly jsou téměř stejné). U velkých opic je mediální kondyl mnohem větší a daný poměr činí 84 %. Je to odrazem přenosu váhy v dolní končetině a podobného poměru velikostí kondylů femorálních. Tvar laterálního kondylu u lidí může v sagitální rovině varírovat od lehce konkávního, přes plochý, až ke konvexnímu. Opičí laterální kondyl je více konvexní (Aiello a Dean, 2002; Organ a Ward, 2006).

Dalším sledovaným rysem je retroverze tibiálního plateau, úhlu který jeho rovina svírá s podélnou osou kosti nebo případně s osou mechanickou (linie mezi středem mediálního kondylu a středem dolní kloubní plochy). Výraznější retroverzi nacházíme u lidských plodů, což souvisí s flexí jejich kolenních kloubů, a u dospělých často sedících v podřepu - zvláště pokud tak činili i v období růstu, kdy podle Heuter – Volkmannova zákona tenze urychluje epifyzární růst a tlak, např. v zadní části epifýzy, jej naopak retarduje (Arkin a Katz, 1956; Aiello a Dean, 2002). Podle Trinkause (1975) však retroverze tibie ne vždy koreluje s dalšími rysy indikujícími squatting (zaoblený laterální tibiální kondyl) a tento autor ji spojuje také s vysokým stupněm zátěže/mobility. Více zaúhlená plateau mají i primáti pohybující se s flektovanými koleny. Přesto to neznamena, že některé tvarově podobné fosilie hominidů nutně indikují podobný typ lokomoce na ne zcela natažených končetinách (Aiello a Dean, 2002).

Liší se i topografie svalových úponů a inzercí. Rozdíly byly popsány i ve tvaru laterálního kondylu. Ten prominuje u opic více do strany, zatímco u člověka je přechod kontury obou kondylů do diafýzy plynulejší. Zakřivení *margo anterior* je u člověka v horní polovině laterálně konkávní, v dolní polovině laterálně konvexní, zatímco tělo kosti holenní afrických opic je laterálně konkávní v celém svém průběhu. Tvar průřezu středem kosti nabývá u člověka mnoha tvarů od rovnostranného trojúhelníku po mandlovitý ovál, její přední hrana je však vždy zřetelná. U afrických opic tomu tak není a průřez tělem tibie tvoří ovál více či méně protažený (Aiello a Dean, 2002).

V rámci lidského druhu je tibie variabilní i ve svém předozadním oploštění, jehož míru vyjadřuje *index cnemicus*. Podle výzkumu Lovejoye et al. (1976) jsou platyknemní tibie ve srovnání s euryknemními odolnější vůči předozadnímu ohybovému napětí, a to na úkor odolnosti vůči napětí ohybovému (medio-laterálnímu). Kromě toho mají platyknemní tibie i vyšší odolnost vůči zkrutu. Tento rys je typický

pro prehistorické lovecko-sběračské populace a v rámci populací recentních pro přírodní národy typu Ainů (Japonsko), Veddů (Indie) a severoamerických Indiánů (Martin a Saller, 1959, citováno dle Aiello a Dean, 2002). Autoři se domnívají, že je důsledkem přizpůsobení vysoce mobilnímu způsobu života a nerovnému terénu (rychlá chůze a běh je zdrojem předozadního ohybového napětí a nerovný terén původcem napětí torzního) (Lovejoy et al., 1976).

Dolní (tibiotalární) kloubní plocha reflektuje rozdíly v bipední/kvadrupední lokomoci. U lidí je orientována kolmo k podélné ose kosti, u afrických opic však inklinuje laterálně. Dolní kloubní plocha je oproti horní u člověka ve výraznější torzi a opět se jedná o adaptaci k bipední chůzi. Medio-laterální osy proximální a distální kloubní plochy spolu svírají u lidoopů úhel -10° (Aiello a Dean, 2002), u člověka při narození $+5^{\circ}$, v dospělosti však okolo $+20^{\circ}$ (18 - 47°) (Kristiansen et al., 2001).

Na anteriorní ploše distální části tibie se mohou nacházet akcesorní kloubní plošky vznikající při dlouhodobé pozici v dřepu (zvláště v dětství) a artikulující s podobnými ploškami na kosti hlezenní. Vznikají při hyperdorsiflexi nohy a jsou proměnlivé co do tvaru i velikosti. Někdy jsou velmi výrazné, jindy mají formu lehkého zvednutí okraje kloubní plochy. V souvislosti s častou hyperdorsiflexí nohy při šplhání se tyto facety vyskytují i u lidoopů a opic (Thomson, 1889, citováno dle Aiello a Dean, 2002).

Lidé mají ve srovnání s opicemi relativně silnější tibie (komparováno s fibulou). Výsledky studií ukazují, že při kotníku v neutrální pozici nese tibie asi 94 % a fibula pouze 6 % celkové zátěže kladené na dolní končetinu (Marchi, 2007).

Pokud se týká nálezů fosilií, kostí dolních končetin je mezi nimi překvapivě málo. Morfologie tibie australopitéků je ještě mozaikou znaků opic a lidí, přičemž lidské znaky jsou lokalizovány distálně. Distální kloubní plocha je kolmá k podélné ose kosti a indikuje bipedii. Její lehce posteriorní inklinace u skeletu AL 288-1 (Lucy) je podobná opičím kostem a je možné, že odráží vyšší podíl arboreální lokomoce tohoto konkrétního jedince (Aiello a Dean, 2002).

Tvar laterálního tibiálního kondylu u australopitéků mezi jednotlivými fosiliemi varíruje a reflektuje funkční rozdíly kolenních kloubů. Konvexní antero-posteriorní křivka *Australopithecus africanus* je interpretována jako indikátor více „šimpanzí“ lokomoce než je tomu u *A. afarensis*, kde je tato křivka plošší (Organ a Ward, 2006). Podle Latimera et al. (1987) je to odpověď na zvýšenou transartikulární zátěž spojenou

s vyšší hmotností. S rostoucí celkovou velikostí se klouby zplošťují, a to jak v rámci jednoho druhu, tak mezi nimi (Latimer et al., 1987). Podle této hypotézy rozdíly mezi fosiliemi homininů reflektují spíše rozdíly velikostní než funkční. Výsledky měření Organa a Warda (2006) nepotvrzují hypotézu, že by se *A. africanus* a *A. afarensis* lišili v tibiální topologii a potvrzena nebyla ani hypotéza oplošťování kloubních povrchů s rostoucí transartikulární zátěží (Organ a Ward, 2006).

Morfologie fragmentárních nálezů z okruhu *Homo habilis* a *Homo erectus* je už převážně lidská, tibiotalární plocha je kolmá k podélné ose a zakřivení diafýzy se v polovině těla mění (Pontzer et al., 2010). Tibie neandertálců jsou výrazně robustní stavby s hypertrofovanými distálními částmi zajišťujícími stabilitu a s průřezem středu diafýzy mandlovitého obrysu. Tibiální tuberozita prominuje více dopředu (kvadriceps byl silnější) a kondyly jsou položeny více vzadu ve vztahu k ose diafýzy, než je tomu u moderních lidí (Aiello a Dean, 2002).

1.1.2. Modelace a remodelace dlouhých kostí

Úzký vztah mezi tvarem a funkcí není možná nikde jinde v živočišné říši více zřejmý než u svalově kosterního systému. Ve směru své dlouhé osy snese kost holenní statické zatížení až 1350 kg (Čihák, 2001). Odolnost kosti není vlastnost získaná automaticky pomocí naprogramovaných morfogenetických mechanismů, udržovaná výživou a insolací a systémově řízená endokrino-metabolickými regulátory homeostázy minerálů v organismu, jak by se mohlo předpokládat. Skelety obratlovců, včetně *Homo sapiens*, se během evoluce staly rezistentními vůči deformacím a frakturám a adaptovaly se na požadavky svého mechanického prostředí. Při každodenní činnosti v interakci s prostředím jsou kosti namáhány složitým a různě intenzivním zatížením. To pak vyvolává tlak, tah, ohyb, smyk a kroucení, případně jejich kombinace. Vývoj vedl k optimalizaci mechanické kvality směrově orientovaného mineralizovaného kolagenu, který kosti tvoří, a k jeho speciální prostorové distribuci (Ferretti, 1998). Kost musí být tvořena minimální kvantitou dobrého materiálu, optimálně distribuovaného pro svou obvyklou funkční zátěž (Wainwright et al., 1976). Její odolnost je pak determinována množstvím kostní hmoty, jejími materiálovými vlastnostmi, velikostí a prostorovou distribucí (Ferretti, 1998).

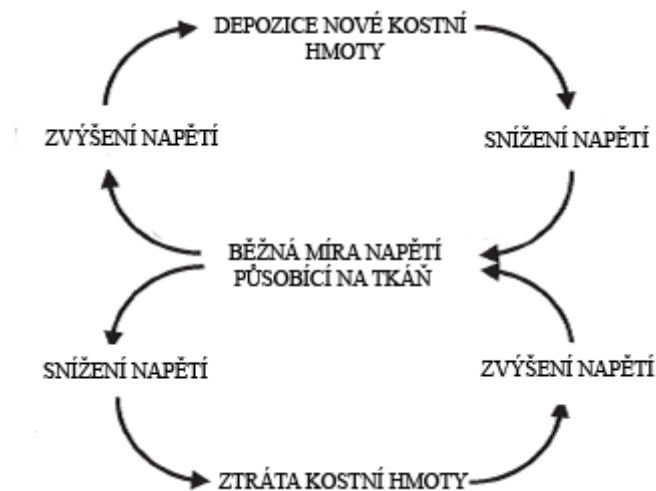
V posledních desetiletích bylo výrazně podkryto genetické pozadí vývoje kostry, jejíž morfologie je výsledkem řízené exprese genů tzv. homeobox sekvence a lokální interakce tkání. Navzdory nepopiratelnému pokroku v odhalování genů a jejich produktů zúčastněných v kostním metabolismu je způsob, jakým dospělá kost získává svůj konečný tvar, stále ještě předmětem spekulací (Lovejoy et al., 2002). Míra heritability je doložena pouze u vrcholu kostní hmoty, kde podle studií dvojčat a rodin činí 50 - 85 %. Zbývající podíl variability ovlivňují faktory epigenetické jako je výživa a fyzická zátěž (Pocock et al., 1987).

Výsledkem biologických procesů je prostorová organizace, velikost, tvar a histomorfologická charakteristika 206 kostí dospělého jedince (Carter a Beaupré, 2001; Klika et al., 2010).

Svaly a vazy působí na modelaci kostí embrya ještě dříve, než dojde k prvním svalovým kontrakcím. Většina komponent kostry i svalstva je zformována přibližně mezi 5. až 7. týdnem prenatalním a v této době dochází i k prvním stahům svalových vláken. Už po 100 dnech prenatalního života sledujeme všechny typické pohyby popisované u novorozenců (De Vries et al., 1982) a tím, jak svalová soustava stále sílí a je čím dál aktivnější, ovlivňuje rostoucí a osifikující soustavu kosterní (*skeletogenesis in utero*). Novorozené děti s neuromuskulární dysfunkcí mají z důvodu slabších svalových kontrakcí *in utero* signifikantně menší rozměry diafýz a snížené množství kostní hmoty. Stupeň vyjádření těchto změn je pak úzce korelován se závažností svalového poškození (Rodríguez et al., 1988).

Normální tvar kosti se vyvine a přetrvá jen za předpokladu normální funkce. U lidí ani zvířat není fetální a novorozenecká kost miniaturovou té dospělé. I v případě tibie je finálního triangulárního průřezu proximální částí těla tibie, zakřivení a šířky kortikalis dosaženo až časem působením funkčních aktivit. Míra a způsob, jakým se to děje, a přesná role mechanických a nemechanických agens nejsou doposud zcela objasněny (Lanyon a Bourn, 1979). Většina odborníků se nicméně shoduje na modelu funkční adaptace kosti (Obr. 1). Morfologie kostí je ovlivněna jak vlivy genetickými, tak environmentálními (Ruff et al., 2006a). Stále roste i počet studií poukazujících na komplexitu těchto vztahů a míru uplatnění dalších faktorů (Pearson a Lieberman, 2004). Diskutována je validita experimentálních studií, přičemž byla nashromážděna i data, která koncept funkční adaptace kosti negují (Bertram a Swartz, 1991; Hamrick et al., 2000).

Adaptační mechanismy nejsou jednoduché a senzitivita kosti vůči stimulům závisí na mnoha vnějších a vnitřních faktorech. Identické mechanické prostředí tak může být vnímáno různě podle hladiny cirkulujících hormonů nebo nutričního stavu (Skerry, 2008). Kvůli komplexnosti remodelace experimentální výzkum pokračuje a přináší další důkazy o jejím ovlivnění mechanickou zátěží (Daly et al., 2004). Děje se tak různými metodami a na různých strukturálních úrovních, s cílem přesné determinace mechanických signálů a způsobu, jakým ovlivňují pojivové buňky. Je jisté, že kostní tkáň je vůči zátěži citlivá, ale je metodicky téměř nemožné odlišit (zejména *in vivo*, ale i v experimentálním režimu), na které podněty právě odpovídá (Klika et al., 2010). Přesto jsou např. průřezové charakteristiky zkoumané v rámci biomechanických studií stále považovány za spolehlivý ukazatel *in vivo* mechanické zátěže (Ruff et al., 2006a).



Obr. 1 Model funkční adaptace kosti. Převzato z Ruff et al. (2006a) podle Lanyon (1982).

Kost na zátěž reaguje procesem, ve kterém hrají důležitou roli kostní buňky, osteocyty a osteoblasty. Ty na základě mechanických podnětů z vnějšího prostředí přeloží informace na signál, jenž může potenciálně vyvolat určité reakce buď uvnitř buňky, nebo v buňce jiné. Jde o děj, který v sobě pravděpodobně zahrnuje několik více či méně známých mechanismů (Pearson a Lieberman, 2004). Prokázáno je rovněž, že susceptibilita kosti k zátěži je nejvyšší během dětství a dospívání. V celé řadě studií je demonstrován signifikantní rozdíl jak kostní denzity, tak geometrických vlastností

u normálně zatěžovaných rostoucích kostí ve srovnání s kostmi zatěžovanými extrémně (van der Meulen et al., 1993, 1996; Ruff et al., 1994; Daly et al., 2004).

Dětstvím a dospíváním je rovněž časově limitována plasticita kloubních facet, které se během ontogeneze přizpůsobují vůči rostoucí zátěži zvětšováním povrchu, změnou obrysu, zakřivení či orientace (Hellier a Jeffery, 2006). U proximální epifýzy tibie popsali Eckstein et al. (2002) funkční adaptace vůči mechanickým stimulům u sportujících vs. nespportujících dospívajících jedinců stejné tělesné stavby. U mužské části souboru triatlonistů popsali o 8,8 % větší povrch kloubních ploch ve srovnání s referenční skupinou, u žen byla signifikantně větší mediální část plochy (o 18,9 %). Od okamžiku dokončení maturace skeletu už dochází k adaptaci jen v partiích diafýz (Ruff et al., 1991).

Názory některých autorů na přírůstek kostní hmoty v dospělosti v souvislosti s fyzickou námahou jsou skeptické a obhajují spíše konzervaci než novou akvizici (Forwood a Burr, 1993). K nárůstu kostní hmoty dospělých je pravděpodobně nutná dlouhodobá a vysoká zátěž (Valdimarsson et al., 2005). Funkční adaptace kosti v dospělosti má zřejmě svá specifika. Není jasné, do jaké míry odráží její tvar zatížení působící na jedince během dospívání, a do jaké míry činnosti, které vykonával v dospělosti (Forwood a Burr, 1993).

Důležitým krokem bylo v současném výzkumu rozlišení termínů modelace a remodelace. V procesu modelace je determinován tvar, velikost a proporce dlouhých kostí pomocí modifikace směru a rychlosti růstu (Klika et al. 2010). Remodelace je fyziologická obměna zralé kostní tkáně, nahrazení starší tkáně novější, aniž by došlo k výrazné změně celkové velikosti (Lieberman a Friedlaender, 2005). Probíhá různě intenzivně po celý život a nahrazuje malé jednotky kostního materiálu odstraněné osteoklasty prostřednictvím osteoblastické depozice. To se děje jak peritrabekulárně (v Howshipových lakunách), subperiostálně a kortikoendostálně, tak přímo v Haversově systému kortikalis. První fází je resorpce, druhou novotvorba kolagenové matrice a její mineralizace. Je to trvalý stav charakterizovaný cyklickou aktivitou osteoklastů a osteoblastů, přičemž bilance hmoty v tomto procesu může být neutrální nebo negativní (Frost, 1987). Remodelace je základní vlastností kosti umožňující její adaptaci podle měnící se mechanické zátěže, tj. podle různých pozic a aktivit lidského těla. Biomechanickými vlivy rozumíme změny dominantních směrů deformací a napětí. K periodickým aktivizacím resorpce dochází i v případě, že se tyto vlivy neuplatňují.

Podle Parfitta (1984, 2002) dochází k iniciaci resorpce v nahodile distribuovaných lokalitách každých 10 vteřin. Při této přestavbě kostní hmota ubývá tam, kde je mechanická zátěž nízká a přibývá v místech, kde je naopak vysoká a opakovaná (Martin, 2000; Carter a Beaupré, 2001).

Otázkou je, jak vlastně kost odpovídá na mechanické stimuly na buněčné úrovni. Struktura dlouhých kostí byla studována celou řadou autorů, a to z nejrůznějších hledisek, různými metodami a na různých strukturálních úrovních (Petrtýl, 1999). Mechanotransdukce je proces konverze mechanického stimulu na buněčnou odpověď a může ji zprostředkovávat biochemický signál. Klíčovými buňkami jsou nepochybně osteocyty, které jsou zúčastněny jak v percepci (zachycují změny), tak v komunikaci (Duncan a Turner, 1995; Skerry, 2008). Buňky pojivové tkáně a jejich anabolická aktivita mohou reagovat na velké množství potenciálních mechanických signálů různé intenzity, doby trvání či frekvence. Modulací genové aktivity, formací kolagenu a matrix reagují na kompresi a tenzi např. i primitivní mesenchymální buňky izolované tkáňové kultury (Takahashi et al., 1998; Fujisawa et al., 1999). Deformace mohou dosud neobjasněnými mechanismy stimulovat nebo inhibovat a specificky orientovat uvolňování mediátorů osteocytů až k inaktivním osteoblastům. Hromadí se důkazy, že tyto buněčné mediátory přenášejí impulsy ve skeletech všech obratlovců podle velikosti habituálních minideformací kostní tkáně v důsledku mechanického užívání. Apoziční reakce probíhá teprve od určité prahové hodnoty deformace. V rozmezí 1500 – 2500 microstrains je kost stacionární a nereaguje. Teprve deformace nad 2500 microstrains (deformace o jednu miliontinu původní délky kosti) reakci spustí. Tento homeostatický systém, nazývaný kostní mechanostat, umožňuje autoregulaci. Mechanické faktory mají dominantní kontrolu biologických mechanismů. Nemechanická agens (hormony, vitamin D, nutriční růstové faktory, genetické vlivy) mohou podporovat nebo zabraňovat vlivu mechanických faktorů, ale nemohou je nahradit. Harold Frost definoval i minimální efektivní signál (MES), jenž rozděluje zatížení přijatelné od nadměrného a nevýznamné od významného (Frost, 1983, 1987).

Průkaz percepcie a signalizace deformací kostní tkáně osteocyty poskytl i Marotti (1996). Podle jeho teorie integrované syncytiální odpovědi tvoří buňky osteogenní rodiny jednotnou cytoplazmatickou síť a přenos signálů se děje dvěma mechanismy: elektrickým signálem (wiring) nebo objemovým přenosem (volume transmission), tj. konverzí a difuzí neuropeptidů, neurotransmiterů, hormonů apod. (Marotti, 1996).

Zcela nový pohled na osteoresorpci přináší v posledních letech koncept molekulární triády RANK/RANKL/OPG spouštějící osteoklastogenezi. Detailní poznání osteoprotegerinu a studium možných zásahů do osy RANKL-RANK je velmi důležité z hlediska terapie osteoporózy. Ve čtvrté až páté dekádě začíná resorpce převažovat nad osteoformací a další velmi dramatický pokles kostní hmoty nastává u žen postmenopauzálně s úbytkem estrogenu a vlivem dalších endokrinních faktorů (Simonet et al., 1997; Klika et al., 2010).

Podle komplexně pojaté teorie Petrtýlovy spěje remodelace kostní tkáně vždy ke stavu koincidence tří hlavních směrů: hlavního směru anizotropie, hlavního směru struktury (osteonů) a směru prvního dominantního napětí. Syntézou poznatků termodynamických, biomechanických a biochemických definuje tento autor remodelační procesy pomocí stechiometrických a kinematických rovnic (Petrtýl, 1999; Petrtýl a Danešová, 1999).

Kosti osob dlouhodobě upoutaných na lůžko, s dlouhodobě fixovanou končetinou, či pobývajících v beztlížném stavu jsou ohroženy zlomeninami pro nedostatečnou pevnost kostní tkáně, která vzniká vlivem zvýšené osteoklastické resorpce z inaktivity celkové nebo lokální (Kocián, 1996; Rittweger et al., 2006, 2010). Jedná se o dobře popsany jev doložený jak experimentálně (Nishimura et al., 1994; Warner et al., 2006), tak klinicky (Jorgensen et al., 2000; Eser et al., 2004; Frotzler et al., 2008). Tato ztráta může být tak markantní, že je spojená i s rizikem hyperkalcémie a nefrokalcinózy (Watanabe et al., 2004). Ztráta je nejdříve rychlá a na CT řezech viditelná i pouhým okem jako úbytek trabekulární kosti a ztenčení kortikalis. Posléze se tempo zpomaluje a v případě pacientů imobilizovaných po úrazu páteře bylo nového rovnovážného stavu dosaženo po cca 3 - 5 letech (Rittweger et al., 2010), ve shodě s konceptem minimální geneticky dané kostní hmoty/struktury, která perzistuje i při úplné absenci zátěže (Skerry, 2008).

Několik studií prokázalo, že absence zátěže vede u vyvíjejících se kostí nejen k deficitu kostní hmoty, ale i jejího longitudinálního zakřivení, ačkoli dosáhly své normální délky. Pokud se zakřivení vyvine jen v normálním režimu aktivity, můžeme předpokládat, že je funkční výhodou buď pro samotnou kost, nebo pro anatomické struktury, které ji obklopují (Lanyon, 1980; Biewener, 1983; Bertram a Biewener, 1988; Main a Biewener, 2004). Longitudinální zakřivení dlouhých kostí pravděpodobně snižuje ohybovou deformaci tím, že ji převede na axiální kompresi

a hypoteticky může usnadňovat i expanzi okolních svalových skupin (Lanyon et al., 1979; Lanyon, 1980; De Groot, 2008).

Druhý extrém, náročná fyzická aktivita, vede k hypertrofii kostní hmoty. Deformace, které intermitentní nadprahové zatěžování způsobuje, jsou oním stimulem, který vede k nárůstu kosti, což bylo experimentálně ověřeno na zvířecích modelech (Frost, 1987). Experimentální výzkum na laboratorních psech, prasatech a ovčích v 80. letech 20. století zahrnoval např. různě lokalizované osteotomie s následnou hypertrofií jiné části kostry končetiny. Další pokusy nechirurgické povahy byly prováděny na různě zatěžovaných skupinách zvířat (kde u více zatěžovaných došlo k endosteální apozici kosti) (Lanyon a Bourn, 1979; Lanyon et al., 1979; Lanyon, 1980, 1987; Lieberman a Pearson, 2001). Celou řadu důkazů poskytly i studie dlouhých kostí končetin sportovců (King et al., 1969; Haapasalo et al., 1996; Bass et al., 2002; Shaw a Stock, 2009a,b; Dériaz et al., 2010).

1.2. Zdroje tvarové variability dlouhých kostí

Komplexní povaha skeletální morfogeneze a remodelace, probíhající ve složitých interakcích genetických, behaviorálních a environmentálních faktorů, komplikuje i studium tvarové variability dlouhých kostí. Pro lepší porozumění vlivu environmentálních a behaviorálních faktorů na utváření kosti je nutný správný výběr souborů. Jako zdroje variability tvaru dlouhých kostí lze označit životní prostředí, kulturní systém a subsistenční strategii (Bridges et al., 2000).

Mezipopulační srovnání lidské kosti holenní se týkají jejího oploštění (platyknie), dorzálního sklonu horní kloubní plochy (retroverze), tvaru kondylů, úponu menisků, tibiální torze, pohlavního dimorfismu délkových, šířkových či obvodových parametrů, nepatologických kloubních modifikací či utváření muskuloskeletálních markerů (Lovejoy et al., 1976; Işcan a Miller-Shaivitz, 1984; Latimer et al., 1987; Steyn a Işcan, 1997; Larsen, 1999; González-Reimers et al., 2000; Carter a Beaupré, 2001; Weiss, 2004; Organ a Ward, 2006).

1.2.1. Vliv pohlaví

V obecné rovině je pohlavní dimorfismus chápán jako rozdíl v morfologii, fyziologii či chování mezi muži a ženami (Frayer a Wolpoff, 1985). Podílí se na něm faktory genetické, vývojové, fyziologické a evoluční povahy a jeho projevy se liší mezi populacemi pod vlivem faktorů environmentálních (Franklin et al., 2007; Plavcan, 2011). Estrogeny a androgeny způsobují pohlavní dimorfismus kostry a mají vliv na osteogenezi, jak bylo prokázáno v experimentálních studiích na zvířecích modelech i u lidí (Kim et al., 2003; Callewaert et al., 2010; Clarke a Khosla, 2010). Androgeny podporují periosteální, ale nikoliv endosteální formaci. Anabolický účinek testosteronu stimuluje růst svalové tkáně a ovlivňuje podobu reliéfu kosti v oblasti svalových úponů. Ve výsledku jsou samčí/mužské kosti větší, s větší dřevnou dutinou a výraznější svalovou modelací. Estrogen brání remodelaci a udržuje kostní hmotu jak mužů, tak žen (Riggs et al., 2002). Podle Frosta (1999a) snižuje estrogen hodnotu minimálního efektivního signálu, a výsledky dalších studií potvrzují, že tato stimulace osteoformace probíhá na endokortikálním povrchu kosti, nikoli periostálně. Pohlavní hormony obecně pak způsobují rozdíly mezi pohlavími v rychlosti skeletální maturace (Bass et al., 2002; Saxon a Turner, 2005).

Rozdíly mezi pohlavími byly u tibie doloženy biomechanicky (Ruff, 1987; Tommasini et al., 2007; Pomeroy a Zakrzewski, 2009), tradiční morfometrií (Holland, 1991; Steyn a Işcan, 1997; Šlaus a Tomičić, 2005) a nově i některými geometricko-morfometrickými studiemi (Stevens a Viðarsdóttir, 2008; Brzobohatá et al., v tisku a,b). Početné jsou i klinické studie popisující difference proximální kloubní části, přičemž je stále intenzivně diskutována klinická relevance jejich výsledků a nutnost vývoje pohlavně specifických náhrad kolenního kloubu (např. Hashemi et al., 2008; Cheng et al., 2009; Chen et al., 2011; Dargel et al., 2011; Mahfouz et al., 2012).

Obecně se pohlavní dimorfismus kostry projevuje ve velikosti, tvaru, robusticitě a svalové modelaci. Pohlaví však ovlivňuje i výskyt patologií (Frayer a Wolpoff, 1985; Tosi et al., 2005) a pohlavní rozdíly byly identifikovány už na úrovni tkáňové, ve struktuře trabekulární kosti a v obsahu kostních minerálů (např. Khodadadyan-Klostermann et al., 2004; Sode et al., 2010; Sherk et al., 2012). Mechanické vlastnosti na tkáňové úrovni zkoumali i Tommasini et al. (2007). Neidentifikovali žádné rozdíly mezi mužskými a ženskými vzorky z kosti holenní a podobný byl u jednotlivých pohlaví i trend degradace kvality tkáně s přibývajícím věkem. Vysvětlením vyšší

incidence fraktur u žen je podle těchto autorů relativně menší robusticita a s ní spojená vyšší akumulace fyzické zátěže u ženských tibií.

Stanovení pohlaví bylo u kosti holenní doposud založeno na metrických přístupech nebo na bázi posouzení robusticity a svalové modelace. Konvenční osteometrické postupy odhalily, že rozdíly jsou pro úspěšnou klasifikaci sice dostatečné (úspěšnost diskriminace od 82 do 98 %), ale populačně specifické. Šířkové a obvodové rozměry dlouhých kostí jsou obecně více pohlavně dimorfní než parametry délkové (Işcan a Miller-Shaivitz, 1984; Holland, 1991; Steyn a Işcan, 1997; González-Reimers et al., 2000; Hashemi et al., 2008; Dangar et al., 2012).

Mírou pohlavního dimorfismu lineárních rozměrů tibie se u souborů české provenience zabývala Šídová (2011). Nejméně pohlavně dimorfních proměnných nalezla u chronologicky nejstarších (pravěkých) populací, nejvíce pak u populace žijící v období raného středověku. V případě výraznějšího působení nepříznivých životních podmínek se pohlavní dimorfismus snižuje (Gray a Wolfe, 1980).

1.2.2. Vliv dožitého věku

Dalším faktorem ovlivňujícím tvar tibie je stárnutí jedince. S ním je spojen i úbytek kostní hmoty, změny mikroarchitektoniky, snížení úrovně aktivit a klesající schopnost remodelace s nevyhnutelným efektem na celkovou geometrii kosti (Ruff a Hayes, 1983; Caspersen et al., 2000; Norman et al., 2002). Proces stárnutí je komplexní povahy, probíhající rozdílným tempem u různých orgánů, jedinců i celých populací (Arking, 1998). U postkraniálního skeletu je pozornost zaměřena hlavně na dva jeho aspekty: na změny interní a externí architektury způsobené poklesem kostního minerálního obsahu a na incidenci degenerativních kloubních onemocnění (např. Ruff a Hayes, 1984; Aufderheide a Rodriguez-Martin, 1998). Výskyt osteoartrózy roste směrem k vyšším věkovým skupinám a silná je i korelace se subsistenčními strategiemi vyžadujícími těžkou, fyzicky namáhavou činnost (Larsen, 1999). Se zvyšujícím se věkem dochází i ke zvýraznění svalových inzercí (Weiss, 2004).

Známým fenoménem provázejícím senescenci kostry je zejména úbytek kostní hmoty nehledě na pohlaví, rasu, profesi, fyzickou aktivitu, dietní návyky a geografický původ (Parfitt, 1991, citováno dle Stevens a Viðarsdóttir, 2008). K této univerzální ztrátě přispívají především dva faktory: nedostatečnost remodelačního procesu,

a v druhé řadě postmenopauzální hormonální změny u žen, které v pozdějším věku tento deficit ještě akcentují (Marcus, 1987; Mays, 1996; Aufderheide a Rodriguez-Martin, 1998; Ahlborg et al., 2003; Brickley a Agarwal, 2003; Cho a Stout, 2003; Seeman, 2013). K úbytku kostní hmoty podle Manolagase a Parfitta (2010) významně přispívá i oxidativní stres, tj. nadbytek volných radikálů poškozujících buňky včetně osteoblastů. Kostní hmoty začíná ubývat u obou pohlaví již od třetího decenia, dlouho před tím, než se změní hladiny pohlavních hormonů. Pokles jejich hladin pak již započatý proces pouze akceleruje (Manolagas a Parfitt, 2010). Po 60. roce je u žen 2 - 3x vyšší incidence fraktur z důvodu osteoporózy ve srovnání s muži (Cummings a Melton, 2002). Nejnápadnějším symptomem osteoporózy je alterace trabekulárních vzorců v metafyzárních a epifyzárních částech a zvýšená náchylnost k frakturám. U žen je metabolismus kostní tkáně ovlivněn i těhotenstvím a laktací, ačkoli takto zaměřené studie neprokázaly přímý kauzální vztah mezi multiparitou a úbytkem kostní hmoty (Agarwal a Stuart-Macadam, 2003).

U mužů sice ekvivalent k tomuto jevu nenacházíme, ale i zde se obecně snižující hormonální produkce odráží ve ztenčování kortikalis a ústupu spongiózní kosti (Seeman, 2002). V průběhu života jedince klesá kostní minerální obsah, a ačkoli je jeho úbytek jevem univerzálním, jeho tempo je variabilní mezi pohlavími, interindividuálně, v různých časových obdobích i mezipopulačně. Jako stimulans kostní denzity a síly v dospělosti působí aktivity vyžadující nošení břemen (ovšem za předpokladu adekvátní nutrice) (Zanker a Cooke, 2004). Madsen et al. (1993) prokázali souvislost mezi denzitou kostní tkáně proximální tibie a dynamometricky měřenou silou svalu, který se zde upíná (kvadricepsu). Kromě vysoce signifikantní korelace těchto dvou parametrů prokázali i fakt, že je síla kvadricepsu lepším prediktorem kostní denzity než dožitý věk, tělesná výška a tělesná hmotnost. Vrchol svalové síly je kladen do třetího decenia, poté klesá a v 80 letech tvoří i méně než polovinu původní hodnoty (Aniansson et al., 1984; Frost, 1999b). Doložený pokles svalové síly v průběhu stárnutí je pravděpodobně spojen i se změnami kvality a množství subchondrální trámčiny, která bezprostředně sousedí s kloubními plochami (Frost, 1999b).

Obecně lze tedy shrnout, že kostní ztráty kolísají podle pohlaví, nutričního statusu, prostředí, reprodukční historie, subsistenční strategie a fyzických aktivit (Stevens a Viðarsdóttir, 2008). Ukázalo se také, že remodelace v rámci diafýzy je s postupujícím věkem nejmenší v nejdálších a nejproximálnějších úsecích diafýzy

femuru a tibie. Střední úseky těla kosti se jeví jako nejtvrdnější (Ruff a Hayes, 1983). Věkové změny průřezových charakteristik těla tibie popsali Ruff a Jones (1981) ve smyslu zmírnění asymetrie velikosti a tvaru u skupiny starších jedinců (v souvislosti s výraznějším úbytkem kosti u dominantní končetiny).

Ding et al. (2002) studovali i věkové změny třírozměrné mikrostruktury trámčiny tibiálních kondylů metodou mikro-tomografie. S věkem signifikantně stoupá stupeň anizotropie, naopak podíl kosti a objem trabekulů klesá. Tyto trendy jsou stejně výrazné u obou tibiálních kondylů. Pozorovaný nárůst anizotropie naznačuje existenci remodelačního mechanismu, při kterém dochází k reorientaci trabekulů u stárnoucí tibiální trámčiny (Ding et al., 2002).

Proximální část tibie je součástí největšího a nejzatíženějšího kloubu lidské kostry (Čihák, 2001; Bartoníček a Heřt, 2004). Komplikovaný je i jeho pohyb, chápaný jako mechanický kompromis mezi vysokými požadavky na mobilitu a zároveň stabilitu. Na morfologickou variabilitu obou komponent kolenního kloubu s rostoucím věkem se zaměřily autorky Stevens a Viðarsdóttir (2008). Výzkum byl zaměřen na odhalení míry tvarových změn během stárnutí a eventuálních mezipohlavních a mezipopulačních rozdílů. Výsledky ukazují, že statisticky významné rozdíly mezi věkovými skupinami existují, ale variabilita daná příslušností k pohlaví či geografickým původem je vyšší. Pomocí geometrické morfometrie se tak podařilo prokázat, že se první a málo nápadné příznaky stárnutí kolenního kloubu mohou postupně kumulovat po celá 2 až 3 decenia před zjevnou manifestací, např. osteoartrózy (Stevens a Viðarsdóttir, 2008).

1.2.3. Vliv zátěže a subsistenční strategie

Zátěž diafýz dlouhých kostí je úměrná tělesné hmotnosti (Ruff, 2000) a jejich robusticita je v alometrickém vztahu k tělesné velikosti (van der Meulen et al., 1993; Stock a Pfeiffer, 2004). Vztah mezi postkraniální robusticitou, mobilitou a převládajícími aktivitami není tak přímočarý, jak se původně předpokládalo (Stock, 2006). Při interpretaci robusticity a průřezových charakteristik těla konkrétní kosti nelze pominout ani její lokalizaci v rámci celé kostry. V případě končetin jsou totiž distálnější segmenty vystaveny vyššímu selektivnímu tlaku na optimalizaci struktury než jejich proximální ekvivalenty (Lieberman a Crompton, 1998; Stock, 2006). V koncové části těla musí být kost dostatečně silná (prevence fraktur) a zároveň i lehká z důvodu

minimalizace hmotnosti segmentu a energetických nároků na jeho pohyb. Elementy proximální si mohou dovolit větší podíl variability, která není ve vztahu k jeho funkční zátěži. V rámci končetiny je pak patrný proximo-distální gradient korelace robusticity a mobility a užší vazby lze v souvislosti se zátěží očekávat spíše u elementů distálních (Holliday a Ruff, 2001; Stock, 2006).

Velmi důležitým způsobem analýzy a interpretace kostní morfologie v kontextu mechanického prostředí je biomechanika. Biomechanika dlouhých kostí lidské kostry se zabývá vztahem mezi rozložením hutné kostní tkáně a mobilitou či manipulativním chováním minulých populací. Primární odpověď kosti na změnu zátěže je změna distribuce kostní tkáně a průřezových charakteristik těl dlouhých kostí. Průřezovou geometrii ovlivňuje nejen množství, ale i typ mechanické zátěže (kompresivní, tenzní, ohybová či torzní) (O'Neill a Ruff, 2004; Sládek et al., 2006a,b). Výsledky několika recentních studií zdůrazňují složitost extrapolace *in vivo* zátěže ze strukturálních vlastností diafýz (Lieberman et al., 2004; Pearson a Lieberman, 2004) a nabádají k obezřetnosti zvláště u rozsáhlých komparací mezi různými druhy. V rámci jednoho druhu a stejného muskuloskeletálního designu však difference průřezových charakteristik těl dlouhých kostí aproximací *in vivo* mechanické zátěže umožňují (Lieberman et al., 2004; Ruff et al., 2006a). Lieberman (1996) poukázal i na nejednoznačnost systémového vs. lokalizovaného vlivu zátěže na kostní tkáň. Např. silnější kortikalis byla po experimentální zátěži identifikována i u kostí neúčastníků se lokomoce (Lieberman, 1996). Nicméně, existuje mnoho dokladů klinických, experimentálních a bioarcheologických o lokalizovaném efektu mechanické zátěže na lidskou kostru (Haapasalo et al., 1996; Larsen, 1999; Rubin et al., 2001a,b; Holt et al., 2004) a lze říci, že průřezové charakteristiky behaviorální difference reflektují (Ruff et al., 2006a,b).

Při zpracování prehistorického a historického materiálu jsme omezeni jen na širší vymezení převládajících aktivit bez znalosti bližších detailů o překonávaných vzdálenostech a časových úsecích věnovaných konkrétním činnostem. Nízkou úroveň pohybové aktivity připisujeme populacím městským a střední aktivitu komunitám žijícím usudlým způsobem života odkázaným na intenzivní zemědělskou činnost. Musíme si být vědomi, že jde o generalizovaná tvrzení, která se nemusí týkat všech jedinců souboru. Vysoká aktivita je pak spojována s lovci-sběrači či migrujícími pastevcí (De Groote, 2008). Kostní tkáň je velmi senzitivní a obecně reflektuje jakékoli

posuny v nutrici, mobilitě a úrovni tělesné zátěže. Tvar závislý na funkci neustále se adaptující kosti je vlastně kumulativním záznamem životních podmínek (Larsen et al., 1995).

Ideálním východiskem pro interpretaci zátěže či mobility pomocí průřezových charakteristik by byla silná korelace k pohybové aktivitě a zároveň nízká k průměrné teplotě a environmentálním vlivům vůbec. Tento vztah lze podle Stocka (2006) nalézt u tibie a zejména femuru, jejichž tvar je považován za vysoce relevantní indikátor pozemní mobility.

Počet souborů, které umožňují verifikovat vztahy mezi aktivitou a jejími projevy na kostře, je velmi nízký. Dobře dokumentovány jsou např. změny robusticity horních končetin u populací využívajících potravní zdroje z moří nebo vodních ploch obecně (Stock a Pfeiffer, 2001, 2004; Weiss, 2003a; Stock, 2006; Shackelford, 2007). Opakovaná antero-posteriorní zátěž dolní končetiny v průběhu aktivit souvisejících se subsistenční strategií má za následek zesílení kosti holenní v antero-posteriorní rovině (Ruff, 1987; Larsen et al., 1995; Holt, 2003; Stock a Pfeiffer, 2004). Změny postkranální robusticity provázející přechod od lovectví-sběračství k zemědělství a usedlejšímu způsobu života se odrazily jak na vnějších (Ruff et al., 1984; Bridges et al., 2000), tak vnitřních dimenzích dlouhých kostí (Ruff, 1987; Brock a Ruff, 1988). Pro prehistorické lovecko-sběračské populace je charakteristická platyknemie, euryknemie převažuje v populaci recentní. Pravděpodobně se jedná o důsledek přizpůsobení vysoce mobilnímu způsobu života zahrnujícímu i běh vyvolávající předozadní ohybové napětí a pohyb v členitém terénu spojený s napětím torzním (Lovejoy et al., 1976).

Podle Maggiano et al. (2008), zachytitelné změny ve struktuře kostí mohou způsobit nejen změny radikální (jako je např. změna subsistenční strategie), ale i jakékoli posuny v socioekonomické sféře. Studovaným souborem byli Mayové (Mexico) žijící v ekonomicky prosperujícím sídle se správní a obchodní funkcí. Autoři zkoumali kosti pažní a stehenní, jejichž průřezové charakteristiky opravdu indikují menší fyzickou zátěž a mobilitu obyvatel Xcambó s tím, jak narůstal správní a obchodní charakter tohoto sídla. Méně výrazný je i pohlavní dimorfismus (Maggiano et al., 2008). Rozdíly vnějších rozměrů a indexů lze doložit i v rámci podobné subsistenční strategie při změnách technologií zpracování nebo introdukci nových plodin (Bridges et al., 2000). Larsen (1990) popsal pokles robusticity postkranálního

skeletu a zhoršující se zdravotní stav domorodých populací vlivem stresových faktorů po příjezdu Evropanů k pobřeží Severní Ameriky.

V souvislosti s dlouhodobě vykonávanými činnostmi lze na dlouhých kostech studovat i patologické a nepatologické kloubní modifikace, mimokloubní (kortikální) defekty v podobě depresí, architektonické adaptace, hypertrofované svalové inzerce a entezopatie (Dutour, 1986; Lai a Lovell, 1992; Larsen, 1999; Burgess, 2000; Zumwalt et al., 2001; Weiss, 2003b, 2004, 2007; Rhodes a Knüsel, 2005; Villotte, 2006). Odpovědí na stupeň aktivity je i výraznější zakřivení těla kosti a změna lokalizace vrcholu křivky, jak prokázala ve své geometricko-morfometrické studii kosti stehenní De Groote et al. (2010).

1.2.4. Vliv podnebí

Ačkoliv mají mechanické stimuly na robusticitu kosti značný vliv, faktor podnebí se zdá být stejně, ne-li více, důležitý. Rozdíly proporcí či diafyzární robusticity u celého skeletu odráží dlouhodobé klimatické změny. Populace žijící v chladnějším podnebí mají nejrobustnější těla dlouhých kostí končetin, naopak u skupin z horkých oblastí jsou těla robustní méně (Pearson, 2000b). Rozdíly tvaru i velikosti jsou pak příčinou ekogeografických klinů (Pearson, 2000b; Weinstein, 2005; Stock, 2006), přičemž se jedná o adaptace fixované geneticky (Katzmarzyk a Leonard, 1998; Weaver, 2003).

Lidé žijící ve vysokých zeměpisných šířkách mají relativně kratší distální segmenty končetin a relativně větší klouby než lidé žijící v teplém podnebí (Ruff, 1994; Tilkens et al., 2007). Frelat a Mitteroecker (2011) detekovali i populačně specifické růstové trajektorie tibiálních a femorálních parametrů u africké a evropské populace. Divergence v postnatálním vývoji je zjevná od 10 let věku, kdy se u Evropanů vyvíjejí širší epifýzy a u Afričanů je pubertální spurt výraznější a nárůst do délky větší. Oba tyto jevy jsou pravděpodobně podmíněny jak genetickou, tak environmentální komponentou.

Tvar dlouhých kostí dolní končetiny je navíc ovlivněn i tvarem pánve, která je širší u populací adaptovaných na chlad (Weaver, 2003; Stock, 2006). U zcela recentních populací může být efekt klimatického pásma částečně snížen působením jiných environmentálních faktorů a nutrice (Bogin a Rios, 2003). Příčiny mezipopulačních

rozdílů v délce kostí a šířce kolenních kloubů mohou být i funkční – relativně delší dolní končetiny umožňují efektivnější chůzi a běh (Gill, 2001; Steudel-Numbers et al., 2007). Robustnější kosti jedinců z chladnějších oblastí mohou být důsledkem větší tělesné velikosti (Stock, 2006). Přímý vliv klimatu na průřezové charakteristiky prokázal Stock (2006) a na externí robusticitu Weaver (2003) a Stock (2006). Proximální segmenty končetin jsou více ovlivněny robusticitou těla (tj. klimatem) než jejich distální ekvivalenty (Ruff, 1994). Robusticita jak proximálních tak distálních segmentů končetin koreluje negativně s klimatem a pozitivně se stupněm mobility (Stock, 2006). U dolní končetiny je subtrochanterická robusticita silně negativně korelována s teplotou, v polovině těla femuru už je tento vztah slabší a u tibie už není signifikantní (Stock, 2006). Vyšší robusticitu diafýzy popisují u tibie středně pleistocénního datování Trinkaus et al. (1999). Její vyšší robusticitu ve srovnání s materiálem z pozdního pleistocénu vysvětlují jako přizpůsobení organismu ve snaze lepšího hospodaření s teplem v kontextu klimatických podmínek tohoto období.

Zakřivení kosti stehenní, loketní a vřetenní ve vztahu ke klimatickým adaptacím studovali pomocí geometricko-morfometrických metod De Groote et al. (2010). Jejich analýzy neprokázaly žádný vztah mezi nadmořskou výškou, zakřivením a pozicí vrcholu křivky u kosti stehenní. Zakřivení vřetenní a loketní kosti bylo podnebím ovlivněno ve smyslu výraznější křivky u jedinců z chladnějších oblastí. Distální segmenty u populací žijících v chladném podnebí jsou ve shodě s Bergmannovým a Allenovým pravidlem o velikosti těla a tělesných proporcích zkráceny (Bergmann, 1847; Allen, 1877, citováno dle De Groote et al., 2010). Jejich zakřivení je tedy konsekvencí těchto adaptací na chladné klima, která umožňuje zachování biomechanické funkce předloktí navzdory jeho zkracování.

1.2.5. Diachronní změny

Sekulární trend je termín pro dlouhodobou změnu sledovaných parametrů tělesného vývoje či zrání organismu v důsledku změn životních podmínek. Zejména v posledních dvou stoletích byly zaznamenány změny v tělesné výšce, nástupu puberty a pubertálního růstového spurtu. Doložený pozitivní sekulární trend tělesné výšky či kraniofaciálních rozměrů lze přisuzovat změnám životních podmínek spojených s industrializací, jako jsou změny výživy, zdravotního stavu či genetické skladby

s příznivým vlivem exogamie (Rebato, 2007). Konkrétně v českých zemích se tělesná výška v průběhu let 1870 až 1980 zvýšila téměř o 12 cm u mužů a u žen (v intervalu 1880 – 1980) došlo k navýšení o 9 cm (Vignerová et al., 2006).

V početné literatuře pojednávající o sekulárním trendu tělesné výšky však téměř chybí studie věnující se konkrétním dlouhým kostem či jejich proporcím. Výjimkou je např. práce zkoumající sekulární změny dlouhých kostí Afro a Euroapoameričanů od r. 1800 do r. 1970, kde autoři popisují výraznější diachronní změny u kostí dolních končetin ve srovnání s horními. V rámci jedné končetiny jsou pak více ovlivněny elementy distální než proximální (Meadows Jantz a Jantz, 1999). Další studie označené jako diachronní ve skutečnosti srovnávají populace s odlišným modelem subsistence (např. Wescott, 2006).

Švenkrťová (2010) prokázala existenci sekulárního trendu ve velikosti rozměrů femuru i v rámci jednoho, a sice 20. století. Došla k závěru, že diskriminační funkce vytvořené z dat české populace první poloviny 20. století nelze aplikovat na populaci současnou.

Jedinou prací, která systematicky hodnotí vnější rozměry dlouhých kostí dolních končetin u populací sídlících na našem území, je diplomová práce Šídové (2011). Velikost, tvar a proporce kostí hodnotila u populací datovaných od období pozdní doby kamenné až po 20. století, včetně dvou souborů studovaných i v rámci předložené studie (raný středověk, první polovina 20. století). Kromě časových změn vnějších lineárních rozměrů hodnotila i míru oploštění proximálních částí kostí a počet pohlavně dimorfních znaků. Trendy, které identifikovala, se týkají pouze ženské části souborů, kde pozorovala např. zvyšování hodnot největší šířky proximální epifýzy kosti holenní (T3, dle Martina a Sallera, 1959) od období laténu do raného středověku. Naopak o klesajícím trendu lze hovořit u rozměru T8 (největší průměr středu diafýzy), u kterého se křivka na konci sledovaného období mění a směrem k první polovině 20. století stoupá. Podobně je tomu u dalšího ze šířkových rozměrů (T9, transverzální průměr středu diafýzy), kde autorka popisuje klesající trend od období únětické kultury do raného středověku, kde se lomí a rozměr narůstá až do první pol. 20. století. Navzdory teoretickým předpokladům a prokázanému nárůstu tělesné výšky, autorka nepotvrdila obdobný trend u délkových parametrů tibie. Naopak u dvou kolekcí analyzovaných i v rámci této práce, potvrdila signifikantně vyšší hodnoty celkové délky tibie (T1), mediální délky (T1b) a největší šířky proximální epifýzy (T3) u raně

středověkých mužů a žen ve srovnání s muži a ženami původem z Pachnerovy sbírky. Zde je ovšem na místě zmínit, že životní podmínky druhého ze souborů byly s vysokou pravděpodobností špatné a jedinci do něj zařazení nereprezentují adekvátně populaci dané doby. Ve sledovaném časovém úseku se naopak zvyšují hodnoty knemického indexu, indikující vyšší podíl euryknemních tibií u novověké populace, a zvyšují se i hodnoty indexu průřezu středu diafýzy tibie (Šídová, 2011).

1.3. Tvarové přístupy geometrické morfometrie

Tvar je současně s velikostí klíčovou vlastností, na základě které identifikujeme objekty biologické i jiné podstaty. Nejjednodušší koncepce jeho vyjádření je založena na pojmech slovního popisu. Numerické vyjádření tvaru (ve smyslu objektivního měření) je jednoduché pouze tehdy, nabývá-li objekt základních geometrických tvarů jako je kruh, trojúhelník či elipsa. Kvantitativní popis tvaru nebo také morfometrii můžeme definovat jako převod vizuální informace do číselného vyjádření takové kontinuální proměnné, která konkrétnímu tvaru přiřadí vždy jedinečnou hodnotu či hodnoty na číselné ose (Urbanová a Králík, 2009). Podle základní definice geometrické morfometrie je tvar právě taková geometrická vlastnost, která je nezávislá na zvětšení daného objektu, jeho poloze a otočení v prostoru ve výchozím euklidovském prostoru, v němž byly zachyceny konfigurace význačných bodů (Slice, 2005).

Celé století byl tvar kosti ve fyzické antropologii hodnocen morfoskopicky nebo za pomoci rozměrů a úhlů měřených přímo na kostech. Díky jednoduchosti měření, finanční dostupnosti a především díky jednotnému systému bodů a parametrů (Martin a Saller, 1959) zůstávají metody tradiční morfometrie nadále důležitým nástrojem tvarové analýzy.

Tvary některých biologických struktur jsou však natolik komplikované, že je tradiční morfometrické metody nemohou postihnout v úplnosti. Navíc v rámci tradičních postupů nelze oddělit tu část variability, která připadá na rozdíly ve velikosti, od té, která je určena výhradně rozdíly ve tvaru (Zumwalt, 2005). Limity tradičního přístupu k analýze tvaru jsou natolik významné, že ani jednoduchost akvizice dat není schopná vyvážit ztráty a metodické mezery, které s sebou přináší (Urbanová a Králík, 2009).

Pro zachycení tvaru dlouhé kosti bylo v této studii použito metod tzv. geometrické morfometrie zabývající se variací, vývojem a klasifikací tvarů (Bookstein, 1991; Adams et al., 2004). Vedle molekulární biologie a genetiky je dnes jedním z nejrychleji se rozvíjejících metodických trendů v biologii. První geometricko-morfometrické postupy vyvinuté Boasem (1905) a Sneathem (1967) byly po dlouhé období ignorovány. K opravdové fúzi geometrie s biologií došlo až v 80. letech 20. století. Stalo se tak díky explozivnímu nárůstu ve schopnostech a v přístupnosti výpočetní techniky a ve snaze analyzovat biologický tvar bez ztráty jeho integrity, tedy lépe než disartikulované série lineárních a úhlových měř (Bookstein, 1982).

Geometrická morfometrie je soubor metod, kterými lze získávat, ošetřovat, analyzovat a zobrazovat tvarové proměnné. Jde o kombinaci technik geometrie, počítačové grafiky, biometriky a mnohorozměrné statistiky za účelem analýzy biologického tvaru (Bookstein, 1997). Její metody se v antropologii ujaly velmi rychle a tato dynamická interakce mezi fyzickou antropologií a vývojem statistiky pokračuje dodnes. Mnohé nové metody analýzy tvaru byly inspirovány právě antropology (Bookstein et al., 2004; Slice, 2005; Turley et al., 2011).

Analytické postupy byly vyvinuty více autory a jsou shrnuty např. v pracích O'Higinse (2000), Gunze et al. (2005), Zelditch et al. (2004) a Slice (2005). Matematické teorémy a biologické axiomy „nové“ morfometrie jsou už dnes dobře chápány a v mnoha oborech nadřazeny tradiční metodice založené na distancích a úhlech. Jejím základem jsou prostorové vztahy, její výhodou dokonalé odstínění vlivu velikosti, rotace a lokalizace objektu (Schaefer a Bookstein, 2009). Dalším významným přínosem geometrické morfometrie, pro který neexistuje ekvivalent v tradiční metodice, je široké spektrum pokročilých vizualizací tvarových změn (Urbanová a Králík, 2009). Parametry pro popis tvaru, které se v geometrické morfometrii označují jako tvarové proměnné, jsou relativně autonomními ukazateli tvaru. Na rozdíl od lineárních rozměrů nejsou vztahy tvarových proměnných natolik silné, aby se navzájem výrazněji ovlivňovaly. Univerzálním parametrem pro velikost je v geometrické morfometrii tzv. centroidová velikost. Centroid je geometrický střed objektu, bod, jehož souřadnice se rovnají průměrným souřadnicím všech význačných bodů, které jsme na objektu zaznamenali. Centroidovou velikost pak vypočteme jako druhou odmocninu sumy druhých mocnin vzdáleností jednotlivých význačných bodů objektu od centroidu konfigurace (Richtsmeier et al., 2002; O'Higgins a Jones, 2006).

Kvantitativní analýzu tvaru pomocí metod geometrické morfometrie lze strukturovat do tří základních fází: 1) sběr vstupních dat, 2) standardizace objektů v souladu s definicí tvaru a výpočet tvarových proměnných a 3) statistická analýza tvarových proměnných a zpětná vizualizace tvarových změn (Urbanová a Králík, 2009).

Vstupními daty tvarových analýz jsou kartézské souřadnice význačných bodů, x a y pro studium dvourozměrných objektů a x , y , a z pro objekty ve 3D prostoru. Geometricko-morfometrické metody postihují tvary a jejich rozdíly na základě vzájemných poloh těchto bodů. Soubor význačných bodů jednoho zkoumaného objektu se označuje jako konfigurace. Význačné body (landmarky) jsou přesně lokalizované body biologického tvaru, které mají obecně určitý vývojový, funkční, strukturální nebo evoluční význam. Jsou definovány tak, aby byly splněny podmínky jejich stálosti pozic, opakovatelnosti, vyváženého pokrytí povrchu objektu a homologie pozice na korespondujících geometrických strukturách různých jedinců, které reprezentují (Richtsmeier et al., 2002, 2005; Zelditch et al., 2004; Gunz et al., 2005; Slice, 2005). Pro lepší zhodnocení kvality význačných bodů a jejich relevance pro danou analýzu rozdělil Bookstein (1991) landmarky do tří kategorií (Tab. 1).

Tab. 1 Booksteinovy typy význačných bodů. Podle (Slice, 2005)

Typ I.	Význačné body, jejichž poloha v prostoru je jednoznačně vymezena. Obvykle jde o body nacházející se v místě styku tří struktur, středy nebo centroidy dostatečně malých anatomických útvarů a průsečíky linií s rovinami souměrnosti. Jejich homologie je zajištěna snadnou lokalizací na anatomické struktuře např. hrbolku.
Typ II.	Body definované z velké části geometricky jako maxima či minima zakřivení lokálních struktur, jejich počátek či konec, případně nejzazší body útvarů vzhledem k anatomickým osám. Body II. typu často leží v místech přímého působení biomechanických sil (svalových úponů a na výběžcích kostí).

Typ III.	Body, jejichž poloha je relativní, nezávisí pouze na lokální morfologii, ale je definována ve vztahu k jiné oblasti, případně jinému bodu.
----------	--

Přes uvedené výhody a nespornou deskriptivní sílu je validní odhad variace z landmarkových dat složitější, než se původně předpokládalo a i tyto metody mají jisté limitace. Při použití landmarků musíme brát v úvahu některá jejich omezení, díky nimž nejsou univerzálně použitelnou proměnnou morfometrických analýz. Hlavním nedostatkem je absence informace o oblastech ležících mezi nimi. Analyzujeme vzájemnou polohu landmarků a pouze pro ně jsou výsledky analýzy platné. Jakékoliv závěry týkající se oblastí, které leží mezi význačnými body, jsou pouze odhadem (Zollikofer et al., 1998; Richtsmeier et al., 2002). Ale jejich jiné aspekty (vývojová, evoluční a biomechanická korespondence landmarků v rámci druhu i mezi nimi, vysoká přesnost, a skutečnost, že z koordinát lze počítat i lineární vzdálenosti a úhly) z nich činí nenahraditelný nástroj biologických výzkumů (Lele a Richtsmeier, 1992, 2001).

Příkladem využití geometrické morfometrie při řešení otázek evoluce člověka je práce Booksteina et al. (1999), ve které prokázal stabilitu morfologie anteriorní části mozku v období, kdy se lidské kognitivní kapacity zvětšovaly.

Četné jsou i aplikace klinické, při sledování tvarových změn během růstu, stárnutí, vlivem nemoci či v souvislostech s jinými proměnnými (pohlaví, vybrané charakteristiky prostředí, způsob léčby vrozených vývojových vad) (Zelditch et al., 2004; Velemínská et al., 2006; Gayzik et al., 2008; Bejdová et al., 2012). Hellier a Jeffery (2006) zaznamenali v průběhu ontogeneze změny tvaru a orientace kloubních facet.

Kromě toho se geometricko-morfometrické metody uplatňují i v problematice pohlavního dimorfismu pánve a lebky, kde eliminují obtíže s kvantifikací tvaru a interobservační chybou (Pretorius et al., 2006; González et al., 2007). Úspěšných aplikací za účelem pohlavní diagnostiky fragmentárního kosterního materiálu stále přibývá. Pohlavně specifické kombinace morfologických znaků odhalili pomocí geometrické morfometrie Kranjčič et al. (2009) ve studii proximální a distální části

humeru pracující s 2D daty a Scholtz et al. (2010) ve studii lopatky. Při dostatečné diskriminační síle by mohly být tvarové přístupy levnější a rychlejší alternativou k metodám molekulárně biologickým.

Ojedinelé geometricko-morfometrické práce vztahující se k regionům dlouhých kostí končetin jsou zahraniční provenience (Weaver, 2003; Stevens a Viðarsdóttir, 2008; Harmon, 2009; Holliday a Friedl, 2013). Semi-landmarkové metody byly použity pro vyhodnocení anteriorní křivky kosti stehenní a zakřivení kostí vřetenních a loketních neandertálců, svrchněpaleolitických a recentních populací (De Groote, 2011a,b). Kombinace laserového skenování protilehlých kloubních ploch a kovariance semi-landmarků umožnila analyzovat i složité vztahy recipročních tvarů ve studiích kongruence a přiřazení či nepřiřazení dvou artikulujících elementů jednomu jedinci (Wood et al., 1998; Harcourt-Smith et al., 2004, 2008).

Vztah mezi tvarem femuru a tělesnými proporcemi v různých klimatických pásmech testoval geometrickou morfometrií Weaver (2003). Typické znaky neandertálců (robustní proximální a distální část, silné tělo kosti kruhového průřezu a menší kolodíafyzární úhel) označuje jako morfologické konsekvence odlišných tělesných proporcí souvisejících s chladným podnebím.

Problematiku tvaru kosti holenní řešil pouze výzkum populací odlišného geografického původu se zaměřením na klimatické adaptace a ekogeograficky podmíněnou robusticitu (Frelat et al., 2009). V novější studii se pak stejná autorka zabývala tvarovou podobností tibií hominoidů v souvislosti se způsobem jejich lokomoce (Frelat et al., 2010, 2012). Stevens a Viðarsdóttir (2008) testovaly hypotézu, zda se věkové změny mikroarchitektoniky projeví na vnějším tvaru tibiální a femorální komponenty kolenního kloubu. Separaci věkových skupin a progresivní trend věkových změn tvaru na početném souboru skutečně prokázaly. Za nejvýraznější tvarový rozdíl označily změnu úhlu retroverze, který se s věkem zvětšuje.

1.4. Využití 3D zobrazovacích metod v osteologii

Digitalizovaná trojrozměrná data poskytují informace pro studium fenotypové variability nezávisle na způsobu, jakým byla získána (kontaktním digitizérem, laserovým či optickým skenerem, výpočetním tomografem nebo magnetickou rezonancí). Antropologie profituje z moderních inženýrských přístupů, technologií

a masívního rozvoje poznání v nebiologických vědách již více než dvě desetiletí. Za pokrok v 3D digitalizačním procesu vděčí inovačnímu potenciálu ve strojírenské výrobě a medicínském zobrazování (Recheis et al., 1999a,b; Friess, 2012).

Technologie založené na principu viditelného světla jsou aplikovány teprve v posledních letech a byly vyvinuty z analogové fotogrammetrie. Nejprve byly masívně využívány pro skenování živých osob v medicíně a ergonomii (např. Robinette a Daanen, 2005), ale brzy jejich potenciál začali využívat i paleoantropologové a osteologové obecně (Aiello et al., 1998; Reddy et al., 2002; Kullmer, 2008; Tocheri, 2009; Delson et al., 2011; Friess, 2012). Trojrozměrná data jsou dále používána pro morfometrické analýzy, archivaci, vizualizaci či jako vstupní data pro 3D tiskové technologie. Ty představují přesnější a šetrnější alternativu k tradičnímu způsobu pořizování kopií vzácných nálezů (Zollikofer a Ponce de León, 2005; Zollikofer et al., 2005). Kromě morfometrických analýz umožňují metody virtuální antropologie rovněž rekonstruovat chybějící části fosilií a korigovat jejich distorze a deformace (Conroy a Vannier, 1984, 1987; Kalvin et al., 1995; Zollikofer et al., 1995, 1998; Spoor et al., 2000; Subsol et al., 2002; Gunz et al., 2004). Nasnímané fragmenty mohou být virtuálně spojovány, přeskupovány, kompletovány a doplňovány o zrcadlově dotvořené chybějící části (Weber et al., 1998, 2001; Zollikofer et al., 1998; Weber, 2001).

Největší potenciál povrchového skenování spočívá v možnosti analýzy charakteristik velmi komplexních a jiným způsobem nedostupných, jako např. objemů, povrchů, reliéfů svalových úponů a křivek (např. Zumwalt, 2005; Friess, 2012). Ačkoli přesah do třetího rozměru dramaticky zvýšil možnosti kvalitativních a kvantitativních morfometrických analýz a fosilie jsou dnes celkem rutinně digitalizovány, přístup k těmto datům je bohužel stále limitován (Weber, 2001).

Medicínské a původně průmyslové technologie nejsou dvě proti sobě stojící alternativy, ale spíš komplementární způsoby získávání a archivování 3D modelů. Povrchové (optické a laserové) skenery nezobrazují dutiny, samotné skenování je časově náročné, ale významně je pak zkráceno následné zpracování dat a tvorba vlastního modelu (Brzobohatá et al., 2012; Friess, 2012). Pokud jde o vnější tvar kosti, jsou pro osteology první volbou.

Výpočetní tomografie zobrazují i vnitřní struktury a dutiny, jsou velmi rychlé v akvizici, ale časově náročné při zpracování dat. Standardní CT konzole již fungují i jako elektronické kalipery a umožňují lineární či úhlová měření. Pro segmentaci kostní

tkáně, tvorbu polygonálních modelů a objemová měření však musely být vyvinuty specializované programové nástroje. Struktury s předdefinovanou denzitou mohou být díky nim extrahovány z DICOM (Digital Imaging and Communications in Medicine) obrazové sekvence. Jejich hranice jsou determinovány pomocí nástroje prahování (thresholding), který takto izoluje biologicky relevantní struktury (Zollikofer et al. 1998). Tomografy nejsou mobilní a živé organismy zatěžují radiací (Mehta et al., 1997). U vzácných fosilií mohou být i destruktivní ve smyslu poškození deoxyribonukleové kyseliny. K masivnějšímu využití lékařských radiodiagnostických zobrazovacích metod a pokročilého zpracování CT dat došlo až po r. 1991, kdy byla v Alpách objevena mumie muže z pozdní doby kamenné, jehož kostra byla tímto způsobem rekonstruována (Recheis et al., 1999a,b).

Možnost využití obou typů modelů v jedné studii byla doložena v práci komparující 3D povrchové modely získané povrchovým skenováním s modely stejných kostí, které však vznikly pomocí metod rekonstrukce virtuální repliky ze sekvence jejich CT snímků (Brzobohatá et al., 2012). Celkově lze jejich shodu označit za uspokojivou a rozdíly za minimální. Průměrná odchylka na sebe registrovaných povrchových modelů činila 0,27 mm a byla tak svou hodnotou blízká rozlišení laserového skeneru. Další autoři zkoumali a potvrdili reliabilitu registrace landmarků na modely kostí generované z CT výstupů (Gelaide et al., 2008; Biwasaka et al., 2009; Victor et al., 2009; Franklin et al., 2013).

1.5. Sociální struktura raně středověkých pohřebišť

1.5.1. Sociální stratifikace v archeologickém kontextu

Při studiu lidského kosterního materiálu lze kombinovat aspekty biologických a společenských věd a díky tomuto transdisciplinárnímu přístupu lépe porozumět chování minulých populací. Bioarcheologie se snaží rovněž o kontextualizované a teoreticky sofistikované porozumění sociálním identitám. Její metodologie je čím dál propracovanější, přičemž využívá postupů a výsledků paleodemografie, paleopatologie, biodistanční analýzy, biogeochemie, izotopových analýz, tafonomie a terénní antropologie (Nagy a Hawkey, 1995; Capasso et al., 1999; Czermak et al., 2006; Knudson a Stojanowski, 2008; Strott et al., 2008). Identita může být jak osobní, tak

komunální, jak přisouzená, tak získaná, manipulovaná nebo předstíraná. Všechny formy sociální identity (pohlaví, věk, status, etnický původ či víra) jsou spojeny s určitými behaviorálními předpoklady (Knudson a Stojanowski, 2008).

Rozdíly v množství fyzické práce a nutrici pak ovlivňují mnohé aspekty růstu a zdravotního stavu v rámci sociálně stratifikované komunity (Robb et al., 2001; Jankauskas, 2003; Schweich a Knüsel, 2003). Sociální stratifikace je často, ale ne vždy, patrná v archeologickém kontextu, tj. v konstrukci nebo výbavě hrobu (Larsen, 1999). Usuzování na sociální status podle pohřební výbavy je problematické. Pohřební kontext může ovlivnit mnoho faktorů, které nemusí nutně souviset se společenskou pozicí zemřelého. Místo pohřbu a manifestace prestiže mohou být poznamenány i okolnostmi úmrtí. Některé rysy pohřebního kontextu se zase mohou vztahovat k jiným aspektům sociální struktury než je hierarchie moci. Jsou to např. etnicita, profese, víra, příbuzenské vztahy, pohlaví a věk v době smrti (Binford, 1971; Brown, 1995; Härke, 2000; Pechenkina a Delgado, 2006). Umístění hrobu či hrobky, jeho forma nebo orientace, uložení těla, počet, typ i kvalita předmětů a množství práce potřebné ke konstrukci hrobu mohou mít v různých kulturách různý význam. Status a prestiž se během života mohou měnit spolu s povoláním, sňatkem, velikostí rodiny apod. (Robb et al., 2001; Jankauskas, 2003).

Možnost nahlédnout do sociálního uspořádání populací raného středověku je omezena řadou faktorů. Uspořádání a výbava hrobů nepředstavuje přímý odraz reálné skutečnosti, ale odraz transformovaný. Nemáme také téměř žádnou možnost konfrontace s výpovědí písemných pramenů. Hrob fakticky nereflektuje přímo sociální status pohřbeného, ale odráží obraz, jaký o něm vytvářejí jeho pozůstalí (Tomková, 2006). V tendenci výrazné postmortální prezentace můžeme spatřovat odraz společnosti s dosud nestabilizovanými institucemi, kde je třeba při každé příležitosti okázalým způsobem demonstrovat dosažený, či vytoužený sociální status (Štefan, 2011). Tam, kde se sociální ranky začínají měnit v relativně uzavřené vrstvy a kde se vytváří stabilizované instituce, hrobová výbava ustupuje (Steuer, 1982).

Společensky níže postavení jsou vystaveni vyššímu biologickému stresu: malnutrici, vyšší nemocnosti, znečištění obydlí a vodních zdrojů a fyzicky náročné práci. Příslušníci elit prehistorických a historických populací byli podle některých studií vyšší, lépe živení a zdravější, než jejich níže postavení současníci (např. Haviland, 1967; Schoeninger, 1979; Powell, 1991). Zkoumaná populace by měla splňovat tyto tři

předpoklady. Musí být stratifikována do skupin, jejichž životní styl se signifikantně lišil ve smyslu nutriční, zdraví, aktivity a stresu. Za druhé, hroby příslušníků elity jsou zřetelně odlišeny (buď milodary, konstrukcí hrobu, či lokalizací v rámci nekropole). Nejvíce diskutována je premisa třetí: zdravotní stav a životní podmínky minulých populací mohou být odečteny z markerů kostry (Robb et al., 2001). Wood et al. (1992) definovali a prokázali tzv. osteologický paradox u populací decimovaných morbiditou či válečnictvím v mladším věku. Ty totiž budí dojem lepšího zdravotního stavu než populace dožívající se vyššího věku, s vyšší kumulací patologií. Kromě tělesné výšky, asymetrie dlouhých kostí končetin, hypoplázie zubní skloviny, hematogenních osteopatií a stop traumat je v bioarcheologii sledován i výskyt tibiální periostitidy (periostální depozice novotvořené kosti, v reakci na některá infekční agens nebo traumata) (Ortner a Putchar, 1981).

1.5.2. Bioarcheologické studie velkomoravské populace z Mikulčic

Slovanské blatné hradiště s atributy pevnosti v Mikulčicích je archeologicky zkoumáno od r. 1953. Velkomoravská etapa osídlení (800-950 n. l.) je zde prezentována mohutným opevněním knížecího hradu, dvanácti evidovanými kostelními stavbami s pohřebišti, doklady přítomnosti společenské elity, vyspělou řemeslnou výrobou, několika sídlištními areály a v neposlední řadě i velkým počtem nálezů, mezi nimiž vynikají předměty vysoké řemeslné úrovně z drahých kovů (Poulik, 1975; Poláček, 2001, 2008; Macháček, 2005; Poláček et al., 2006). Součástí sídelní aglomerace mocenského centra jsou tři pásma – hrad, podhradí a zemědělské zázemí (Poláček et al., 2007). Vlastní hrad (fortifikované jádro mikulčické aglomerace) má rozlohu přibližně 10 ha. Prominentní osoby byly pravděpodobně pohřbeny v blízkosti baziliky, o čemž svědčí i jejich pohřební výbava. Kromě šlechty, duchovenstva a vojska hrad obývali i řemeslníci a sloužící nezbytní pro chod pevnosti (Poláček et al., 2006; Poláček, 2008). Východiskem k dalším úvahám je archeologická lokalizace sídel a pohřbů vyšší společenské skupiny. Pozornost se tak již řadu desetiletí obrací ke dvěma nálezovým kategoriím, které spolu úzce souvisí: k sociálně vyhraněným stavebním objektům a bohatě vybaveným hrobům (Štefan, 2011).

Osídlení podhradí bylo soustředěno v souvislém pásu kolem opevněného jádra. Doklady řemeslné výroby v podhradí, zejména kovářské a kovolitecké produkce, svědčí

o existenci výrobních areálů. Přes celkově neagrární charakter osídlení je v prostoru podhradí zřejmý i určitý podíl zemědělské výroby, a to chovu hospodářských zvířat (Poláček et al., 2006; Poláček, 2008).

V Mikulčicích bylo odkryto 2500 hrobů a další tisíce pak v širším zázemí hradiště. Přítomnost sociální elity je v Mikulčicích doložena už samotným charakterem tohoto mocenského centra, kde mohutné fortifikace, palácová stavba, četné kostely a bohaté hroby dokládají soustředění politické moci. Dispozice, velikost a koncentrace sakrálních staveb a přítomnost bohatě vybavených hrobů nemá na našem území obdoby. Hroby a pohřebiště v sobě nepochybně informací o sociální struktuře společnosti nesou, ale reflektují i další (náboženské, kulturní a chronologické) vlivy, které jejich interpretaci komplikují (Poláček, 2008). Pro demonstraci vysokého sociálního statusu byla evidentně podstatná především přítomnost výbavy jízdního bojovníka, u žen pak nákladného stříbrného či zlatého šperku. Velká očekávání, která jsou často spojována s detailní sociální analýzou pohřebišť, však pravděpodobně poněkud přeceňují možnosti výpovědi tohoto druhu pramene. Poměrně výrazné rozdíly v hrobové výbavě sice obecně hovoří o značné majetkové diferenciaci, mezi sociální pozicí a podobou hrobové výbavy však jistě neexistuje přímá symetrie, která by umožnila, jak se domnívalo starší bádání, ostře vydělit majetkové a právní společenské vrstvy (Štefan, 2011). Rozdíly v hrobovém inventáři mezi mikulčickými pohřebišti i v rámci nich nereflektují pouze rozdíly společenské a majetkové, ale mohou odrážet i stupeň christianizace. Ta byla provázána postupným opouštěním zvyku ukládat do hrobu i hrobovou výbavu (Poláček, 2008; Štefan, 2011; Unger, 2011). Absence milodarů, šperků či atributů jízdních bojovníků v hrobech mladšího horizontu pak nesouvisí s nižším sociálním statutem zemřelého, ale s datováním a s pohřebními zvyklostmi své doby (Poláček, 2008). I v rámci jednoho pohřebiště se nepochybně nalézají hroby staršího a mladšího horizontu, kdy byl sociální status vyjadřován už pouze úpravou a velikostí hrobové jámy, případně její lokalizací v rámci nekropole (Poláček et al., 2007).

Socio-ekonomický aspekt zohlednili při hodnocení zdravotního stavu chrupu dospělé populace mikulčického podhradí vs. chudšího zemědělského zázemí Stránská et al. (2008). Zkoumali i rozdíly mezi hroby s bohatým a chudým inventářem. Potvrdili horší zubní zdraví u jedinců z chudších hrobů a při kategorizaci podle lokalizace rovněž u souboru jedinců pohřbených na vesnických pohřebištích.

Havelková et al. (2011) analyzovala na dlouhých kostech končetin výskyt entezopatií fibrokartilaginózních úponů u jedinců žijících v různých životních podmínkách: v prostředí mikulčického hradu ve srovnání s jeho zázemím obydlím převážně zemědělci. Předpoklady vycházející z archeologického kontextu byly potvrzeny pouze u mužské části souboru. Ženy obývající v 9. století mikulčický hrad nepatřily zřejmě k privilegované vrstvě a je u nich manifestována vyšší fyzická zátěž dolních končetin. V úvahu je třeba brát i životní podmínky hradu situovaného uprostřed ostrova v odlesněné krajině, kde lze u žen předpokládat nutnost pravidelného zásobování dřevem na topení a vaření (Havelková et al., 2011).

Dobisíková et al. (2008) komparovala tělesnou výšku jedinců z areálu hradu, z podhradí i ze širšího zázemí akropole. Nenalezla žádné signifikantní rozdíly v tělesné výšce mezi těmito soubory u mužů ani u žen, ačkoli u sociálně nejvýše postavené skupiny bylo doloženo vyšší procento v kategorii vysokých jedinců (patrné zvláště u žen). Nejmenší počet vysokých jedinců byl nalezen u kosterního materiálu z podhradí, nikoli ze zemědělského zázemí.

Souvislost mezi počtem Harrisových linií dlouhých kostí končetin a výbavou hrobu či lokalizací v rámci aglomerace (hrad vs. podhradí) nebyla prokázána ve studii Havelkové et al. (2008). Žádné signifikantní rozdíly nepřinesla ani analýza výskytu hypoplázie zubní skloviny u souboru nedospělých členěného na základě lokalizace nekropole (Trefný a Velemínský, 2008). Sociální korelát na základě hrobové výbavy nebyl odhalen ani ve studii obsahu stopových prvků v anorganické části kosti (Smrčka et al., 2008a). Aplikace progresivnějších izotopových metod však již jisté rozdíly ve výživě prokázala: strava osob pohřbených s bohatou výbavou obsahovala více živočišných proteinů a C₄ rostlin (Smrčka et al., 2008b).

Životní podmínky mikulčického hradu, intenzita a druh zde vykonávaných fyzických aktivit se tedy patrně diametrálně lišily od podmínek a aktivit obyvatel jeho bezprostředního zázemí. Lze tedy předpokládat, že se odlišné socio-ekonomické podmínky odrazily i v zastoupení tvarových rozdílů kloubních konců kosti holenní.

2. CÍLE PRÁCE

Teoretická východiska a cíle předložené disertační práce lze shrnout do následujících bodů:

1. Pohlavní dimorfismus proximální a distální části tibie byl prokázán u vnějších lineárních rozměrů metodami tradičně morfometrickými (např. Steyn a Işcan, 1997; Šlaus et al., 2013), které vytvořily základ pro formulaci předpokladu výraznějšího pohlavního dimorfismu formy v porovnání s tvarem. Kromě jeho potvrzení či vyvrácení bylo prvním dílčím cílem potvrdit či vyvrátit existenci pohlavního dimorfismu tvaru proximální a distální části kosti holenní. Současně byly testovány možnosti geometrické morfometrie v diskriminaci pohlaví podle tvaru či formy kloubních konců kosti holenní.
2. Tradičně morfometrické studie upozornily i na populační specifitu velikostního pohlavního dimorfismu (Steyn a Işcan, 1997; Šlaus et al., 2013). V případě prokazaného dimorfismu ve tvaru či formě bylo dalším cílem analyzovat jeho míru a projevy v časovém úseku raný středověk – současnost v kontextu vlivů působících na zkoumané populace.
3. U pohlavně dimorfních struktur jsme oddělili velikostní složku variability a zkoumali podíl alometrie na jejich pohlavním dimorfismu.
4. S postupujícím věkem jsou v kostní tkáni doloženy změny mikrostrukturálních vlastností a snížení obsahu minerálů (Seeman, 2013; Turunen et al., 2013). Tyto změny provází u stárnoucí tibiální trámčiny i nárůst anizotropie, naznačující existenci remodelačního mechanismu, při kterém dochází k reorientaci trabekulů (Ding et al., 2002). S věkem se mění i způsob chůze a klesá svalová síla i zátěž na dolní končetiny kladená (Winter et al., 1990). Doložený pokles svalové síly je pravděpodobně spojen i se změnami kvality a množství subchondrální trámčiny (Frost, 1999b). Autorky Stevens a Viðarsdóttir (2008) pomocí geometricko-morfometrických metod identifikovaly věkové změny tvaru distální části femuru a proximální části tibie dospělých jedinců. V dalším kroku bylo naším cílem potvrdit či vyvrátit existenci věkových změn tvaru proximální části tibie a zodpovědět na otázku, zda s věkem dochází i k modifikaci vnějšího tvaru části distální.
5. Ze srovnání sociálních skupin prehistorických a historických společností vyplývá, že společensky níže postavení jedinci mohou být vystaveni vyššímu biologickému

stresu ve smyslu malnutrice, vyšší prevalence chorob, horších hygienických podmínek a vyšší tělesné zátěže (Robb et al., 2001). U dlouhých kostí končetin jsou doloženy i změny průřezových charakteristik reflektující posuny v socioekonomické sféře (Maggiano et al., 2008). Společensky stratifikovanou komunitou je nesporně i raně středověký soubor z velkomoravských Mikulčic, u kterého jsme proto testovali vliv sociálního statusu (a předpokládané rozdílné fyzické zátěže v dětství a dospívání) na tvarové charakteristiky proximální a distální tibie.

6. Ve výsledcích mezipopulačních testování bylo možné vzhledem k doloženému pozitivnímu sekulárnímu trendu tělesné výšky a parametrů dlouhých kostí končetin (Meadows Jantz a Jantz, 1999) očekávat i nové poznatky týkající se mikroevolučních změn kosti holenní za posledních dvanáct století. Naším posledním cílem bylo potvrdit či vyvrátit existenci diachronních změn ve tvaru či formě proximální a distální části tibie.

3. MATERIÁL A METODA

3.1. Materiál

Variabilita tvaru a formy proximální a distální části tibie byla zkoumána v rámci populace historické (raný středověk), populace z první poloviny 20. století (Pachnerova sbírka) a poté u populace současné. Do prvních dvou souborů byly zahrnuty jen nepoškozené tibie dospělých jedinců bez zjevných patologických změn, u nichž bylo možné určit základní demografické charakteristiky (dožitý věk a pohlaví). Soubor reprezentující současnou českou populaci byl získán z anonymizovaných výstupů CT vyšetření, přičemž byly opět vyloučeny tibie se zjevnými patologiemi včetně degenerativně produktivních změn.

3.1.1. Raně středověký soubor

Nezbytná kritéria dobré zachovalosti a reflexe sociální stratifikace splňuje osteologický soubor z hradiště v Mikulčicích datovaný do 9. – 10. století, reprezentující raně středověké obyvatelstvo střední Evropy. Většina z 2500 jedinců zde byla pohřbena v období trvání Velkomoravské říše, která vznikla v první třetině 9. století. Kosterní materiál pochází z různých pohřebišť mikulčické aglomerace, u kterých se předpokládá různý sociálně ekonomický status. První soubor je z areálu hradu, kde byla pravděpodobně pohřbena nobilita, duchovenstvo, vojsko a lidé podílející se na chodu fortifikace, konkrétně z pohřebišť u I. - IV., XI. a XII. kostela (42 jedinců, z toho 23 mužů a 19 žen). Druhá skupina je tvořena 23 jedinci pohřbenými v podhradí (12 mužů a 11 žen), a sice na pohřebišti IX. kostela, v Kostelisku a Klášteřisku (Tab. 2).

Údaje o dožitém věku a pohlaví byly převzaty z prací Stloukala a Vyhnánka (1976, 1998), Stloukala (1981), Stloukala a Hanákové (1985) a nálezových zpráv archivu Antropologického oddělení Národního muzea v Praze. Antropologický rozbor byl proveden standardními morfoskopickými a metrickými metodami. Pro určení pohlaví byla užita metoda založená na vyhodnocení tvarových charakteristik pánevních kostí (Brůžek, 2002), odhad dožitého věku byl proveden podle metodiky Ferembacha et al. (1979), Buikstry a Ubelakera (1994) a Schmitt et al. (2002). Vzhledem k prokázané asymetrii kostí dolní končetiny byly do studie zahrnuty pouze kosti levé strany

(Kujanová et al., 2008a,b). Veškerý lidský kosterní materiál z této lokality je uložen v depozitáři Antropologického oddělení Národního muzea v Praze.

Tab. 2 Složení souboru raně středověkého datování (N - počet, M - muži, Ž - ženy)

Pohřebiště	Celkem			Adultus			Maturus		
	N	M	Ž	N	M	Ž	N	M	Ž
Hrad	42	23	19	14	6	8	28	17	11
Podhradí	23	12	11	14	5	9	9	7	2

3.1.2. Pachnerova sbírka

Kromě kosterního materiálu pocházejícího z archeologických výzkumů bylo do studie zahrnuto i 60 kostí holenních z Pachnerovy sbírky. Tato unikátní anatomická kolekce čítá více než 300 postkraniálních skeletů včetně dokumentace (jméno, věk, rok úmrtí, tělesná výška, případně diagnóza či profese) a reprezentuje nižší společenské vrstvy české populace 30. let 20. století (Pachner, 1937). Pro účely této studie byly naskenovány tibie 31 mužů (od 35 do 87 let, průměrný věk 54,3 let) a 30 žen (od 20 do 72 let, průměrný věk činí 43,7 let) (Tab. 3). Kolekce vznikla primárně za účelem studia pohlavního dimorfismu a v tomto smyslu je skutečně intenzivně zkoumána jak metodami z oblasti morfometrie tradiční (např. Černý a Komenda, 1986), tak nově i geometrické (Bigoni et al., 2010). V současnosti je deponována v Anatomickém ústavu 1. lékařské fakulty Univerzity Karlovy a na Katedře antropologie a genetiky člověka Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy v Praze.

Tab. 3 Složení souboru z první poloviny 20. století (Pachnerova sbírka)

	ADULTUS 20-40 let	MATURUS 40-60 let	SENILIS 60 a více	CELKEM
MUŽI	1	18	12	31
ŽENY	10	12	8	30

3.1.3. Současná populace

Povrchové modely byly získány z anonymizovaných výstupů CT angiografického vyšetření 57 pacientů Radiodiagnostické kliniky Fakultní nemocnice Královské Vinohrady (30 mužů od 31 do 68 let, průměrný věk mužů byl 56,1 let, a 27 žen od 33 do 91 let, průměrný věk žen byl 69,3 let) (Tab. 4).

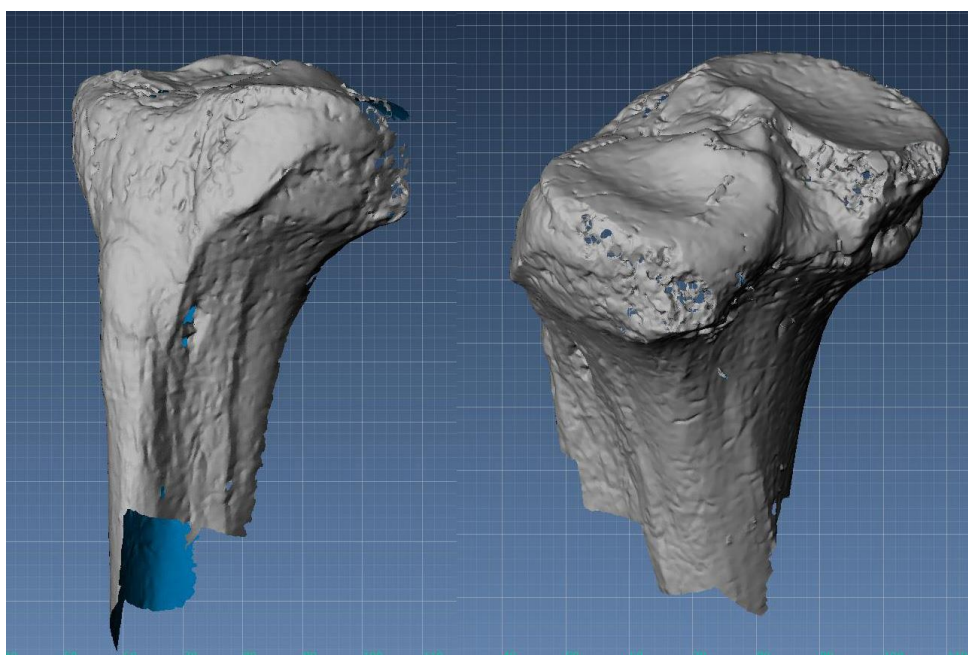
Tab. 4 Složení souboru reprezentujícího současnou českou populaci

	ADULTUS 20-40 let	MATURUS 40-60 let	SENILIS 60 a více	CELKEM
MUŽI	2	14	14	30
ŽENY	1	3	23	27

3.2. Metoda

3.2.1. Akvizice povrchových modelů

Pro získání povrchových modelů tibií raně středověkého datování a Pachnerovy sbírky byl použit optický skener smartSCAN 3D HE (Breuckmann GmbH, Německo) s kamerou 1,4 Mpix, čočkou FOV M-600 pro zorné pole o velikosti 600 mm a rozlišením 360 μm . Tento topometrický systém pracuje na bázi strukturovaného světla a je vybaven otočným stolem pro umístění snímaného předmětu. Vlastní digitalizace probíhá jako projekce série různých vertikálně pruhovaných vzorů z projektoru na digitalizovaný předmět a snímání jejich deformací oběma kamerami přístroje. Vzniklé linie na předmětu poté reprezentují křivky povrchu a při znalosti polohy kamery vůči zdroji projekce je lze přepočítat na prostorový obraz předmětu (Obr. 2). Průběžně se zobrazení přepočítává na zobrazení naskenované plochy, kdy je každý sken barevně odlišen (jednotlivé skeny se musí vzájemně překrývat).



Obr. 2 Povrch proximální části kosti holenní zachycený optickým skenerem v pohledu frontolaterálním (vlevo) a dorsolaterálním (vpravo).

Pro zachycení detailů byla kost umístěna na rotující stolek a postupně fixována modelovací hmotou ve čtyřech různých polohách: kolmo ke stolku proximální částí

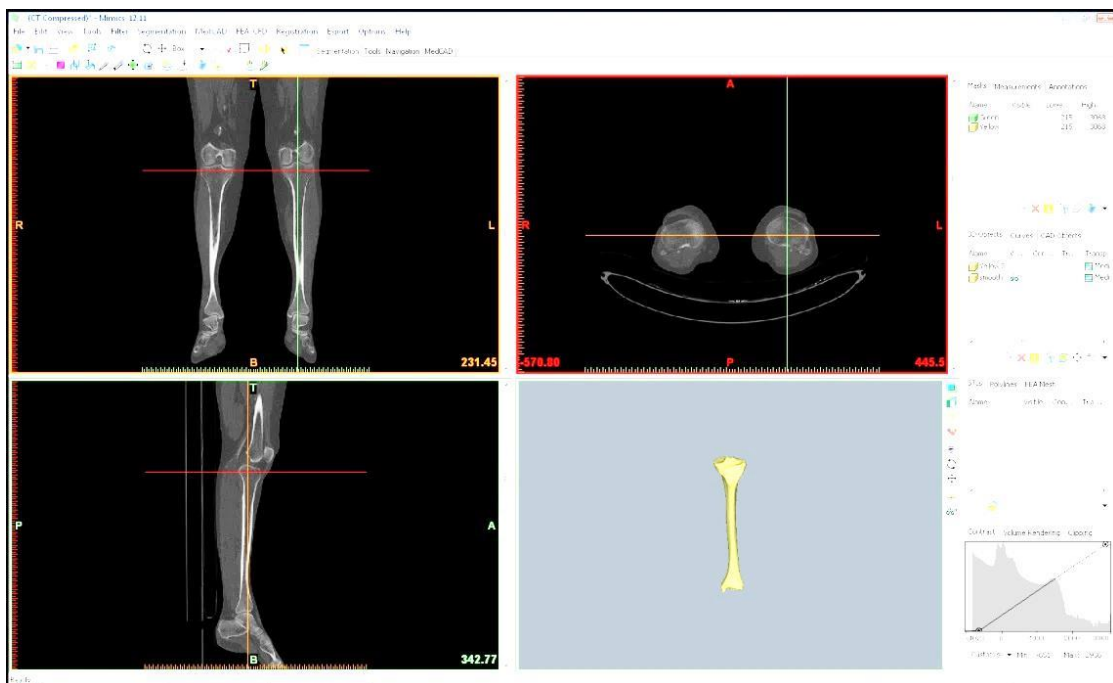
nahoru, kolmo ke stolku distální částí nahoru, v šikmé poloze s proximálním koncem směřujícím ke snímajícím kamerám a v šikmé poloze s distální kloubní plochou obrácenou ke kamerám. V každé ze čtyř popsaných poloh bylo postupným otáčením rotačního stolku sejmuto 8 skenů, které byly sloučeny v jeden sken zobrazující ozářenou plochu otáčející se tibie v dané poloze. Poté byly manuálně sloučeny skeny zobrazující horní a dolní polovinu těla kosti a k výslednému produktu připojeny skeny zobrazující obě kloubní plochy a jejich bezprostřední okolí. Koordinaci snímání, zarovnání a slučování získaných dat do finálního datového objektu zajišťoval software Optocat 2007 (Breuckmann GmbH, Německo). Mrak bodů byl renderován do podoby viditelného/měřitelného objektu a konvertován do sítě složené z polygonů v počtu 270 - 420 tisíc. Výsledný model (Obr. 3) byl exportován a archivován ve formátu .stl (stereolithography, formát 3D tiskáren, polygonální optimalizovaná síť).



Obr. 3 Finální datový objekt vytvořený z výstupů optického skeneru, tibie je zachycena v pohledu frontálním (vlevo), laterálním (uprostřed) a dorsálním (vpravo).

Rekonstrukce 3D modelů holenních kostí žijících jedinců byla provedena ze sérií CT snímků dolní končetiny v programu Mimics (Materialise, Leuven, Belgie) (Obr. 4). Zdrojová data byla získána při angiografickém vyšetření indikovaných

pacientů pomocí výp očetního tomografu Siemens Definition AS+ (Siemens, Erlangen, Německo) na pracovišti Radiodiagnostické kliniky Fakultní nemocnice Královské Vinohrady. Síla řezu činila 0,5 mm, nastavení lampy 120 kV a 51,6 mAs, rozlišení řezu 512 x 512 pixelů v 12-bitové hloubce šedi, což jsou parametry standardního nastavení při angiografickém vyšetření. Všechny snímky ve standardním datovém a komunikačním formátu pro přenos radiologických obrazů mezi počítači (DICOM) byly před předáním autorce práce pracovníky kliniky anonymizovány. Software Mimics umožňuje výběr zájmové oblasti importovaných DICOM dat, jejich multiplanární zobrazení, segmentaci tkání a orgánů prostým prahováním, přímé zobrazení objemových dat (volume rendering) a tvorbu polygonálního modelu segmentované oblasti.



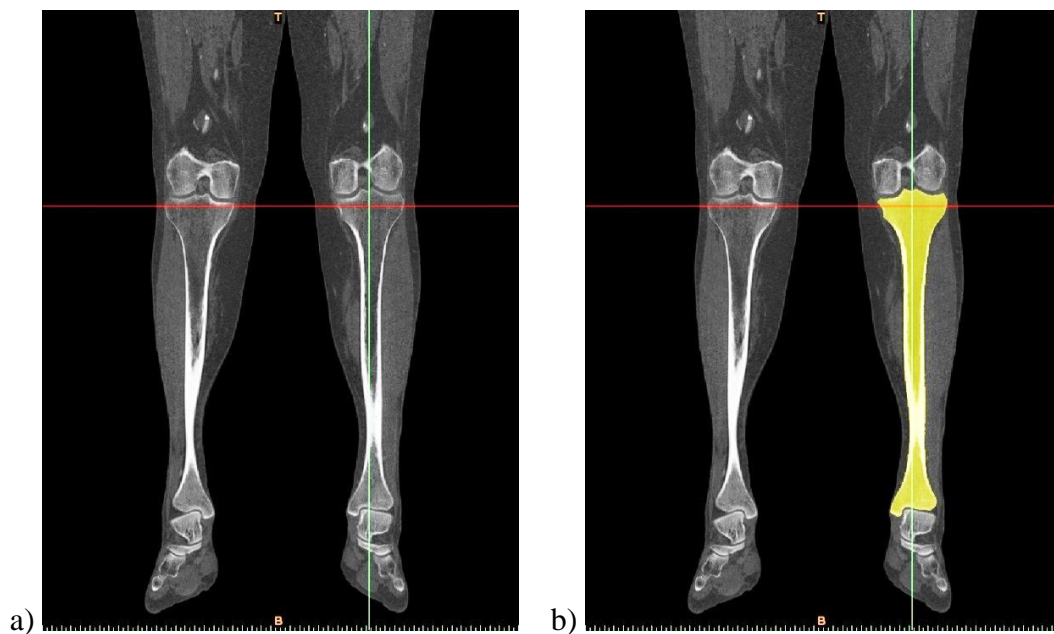
Obr. 4 Ukázka prostředí programu segmentačního editoru.

Výstupem vyšetření zobrazovacími modalitami typu CT jsou snímky v mnoha paralelních vrstvách s rovnoměrnými rozestupy, tj. řezy snímkovanou částí těla pacienta. Na nich jsou zobrazeny všechny snímané tkáně, přičemž každá tkáň má jinou hustotu. Hustota tkání odpovídá hodnotě stupně šedé (GV, gray value), ve které jsou realizovány všechny snímky pořízené výpočetním tomografem. Ačkoli se velikost

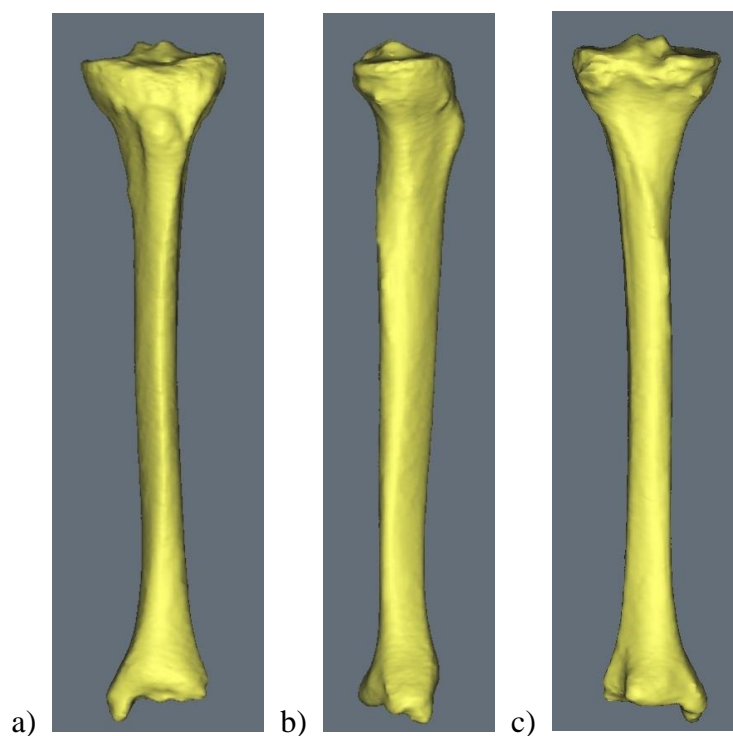
výsledného obrazu udává v pixelech, ve skutečnosti nevyšetřujeme plochu, ale objem a získaná tomografická vrstva má určitou tloušťku složenou z kvádrů. Prvkem objemu je zde voxel (volume matrix element). Densita tkání je tak měřena v jednotlivých objemech a tyto objemy jsou stavebními kameny následné rekonstrukce. Na jednotlivých vrstvách (tomogramech) zobrazují stupně šedi průměrnou absorpci záření v určitém voxelu. Z proměření jedné vrstvy vznikne několik set tisíc dat, ze kterých počítač zpracuje matematickými operacemi absorpční profily tak, aby z nich vyplynuly konkrétní absorpční hodnoty jednotlivých voxelů. Absorpční koeficienty jsou vyjádřeny denzitními jednotkami (HU, Hounsfield Unit), které vyjadřují stupeň absorpce záření v jednotlivých tkáních vztažené k absorpci rentgenového záření ve vodě. Během digitálního převodu jsou pak k vypočteným absorpčním koeficientům přiřazeny odpovídající stupně šedi a z jejich souboru se utváří obraz celé plochy tomogramu (Eliáš et al., 1998; Válek et al., 1998).

Při vlastní rekonstrukci jednotlivých orgánů se využívá hustota a rozsah GV odpovídající konkrétnímu orgánu či tkáni. Podle míry intervence uživatele lze segmentace rozdělit na automatické, poloautomatické a manuální. Segmentace byla prováděna v segmentačním editoru, označením voxelů některým ze segmentačních nástrojů (magická hůlka, štětec, laso) a jeho přiřazením do příslušného materiálu (zde ke kostní tkáni). Defaultně jsou vybrané oblasti označeny žlutou barvou vymezující všechny voxely s odstínem šedi v definovaném rozsahu (Obr. 5b).

Na všechny oblasti snímku, ve kterých je specifikovaný rozsah GV odpovídající dané struktuře, byla semiautomaticky aplikována maska, která jednoznačně specifikovala hranice dané struktury na snímku (Obr. 5a,b). Tento postup byl realizován na všech snímcích, čímž vznikla série ohraničených, ale prozatím dvourozměrných, oblastí. Výsledná 3D rekonstrukce celé holenní kosti vznikla automatickým spojením všech 2D oblastí a jejich pokrytím povrchovou sítí (Obr. 6). Přesnost výsledné rekonstrukce je závislá na rozlišení jednotlivých snímků, velikosti pixelu a vzdálenosti jednotlivých řezů od sebe. Obrazová DICOM data byla archivována v digitální podobě v systémech PACS (Picture Archiving and Communications System).



Obr. 5 a) CT snímek frontálního řezu dolní končetinou, b) ukázka segmentace a vytvoření masky modelu levé tibie (žlutě).

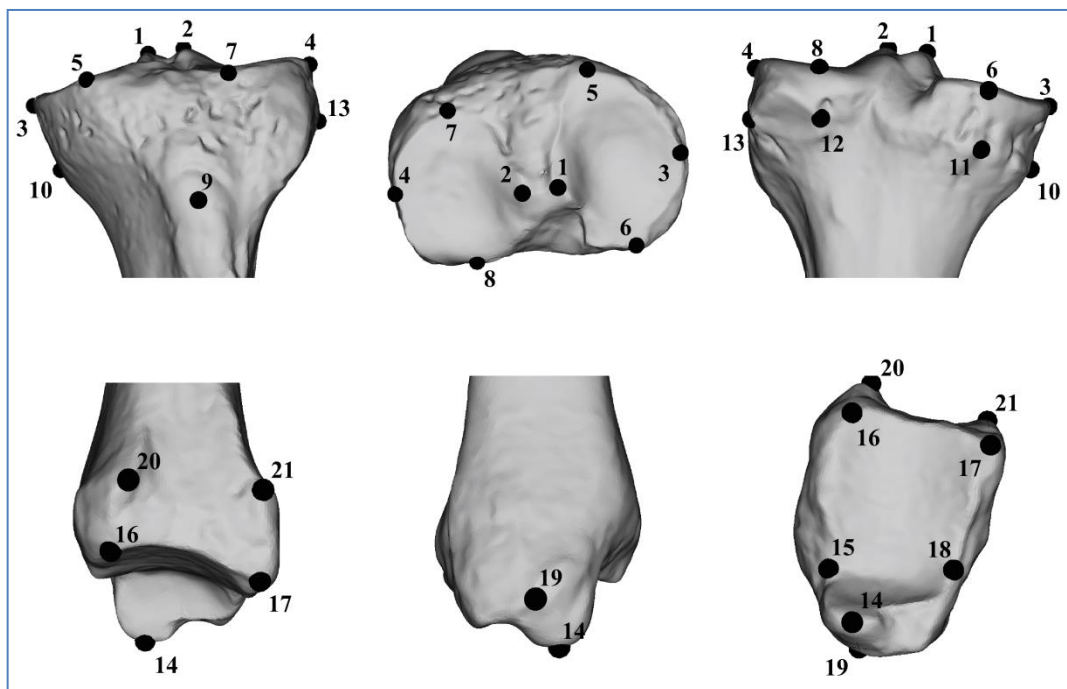


Obr. 6 Výsledná rekonstrukce 3D modelu kosti holenní v pohledu frontálním (a), mediálním (b) a dorsálním (c).

3.2.2. Digitalizace význačných bodů

Souřadnice význačných bodů byly digitalizovány na povrchovém modelu kosti holenní. Model kosti ve formátu .stl byl importován do prostředí programu Morphome3cs (v. 2.0, 2013), kde byly pomocí nástrojů 3D landmark editoru na jeho povrch nanесeny landmarky dle níže uvedených definicí (Obr. 7, Tab. 5). Na vnějším povrchu kloubních konců byly vtypovány dvě konfigurace význačných bodů, a to proximální (pokrytá body 1 až 13) a distální (body 14 až 21) (Tab. 5). V obou konfiguracích jde převážně o landmarky II. a III. typu dle Booksteinova dělení (Bookstein, 1991), lokalizované jako maxima zakřivení určitých struktur či nejzazší body ve vztahu k anatomickým osám.

Vybrané tibie byly digitalizovány v náhodném pořadí, posloupnost digitalizace význačných bodů odpovídala sledu landmarků v Tab. 5.



Obr. 7 Rozmístění landmarků na proximální a distální části kosti holenní. Horní řada znázorňuje část proximální při pohledu zepředu, shora a zezadu, dolní řada pak laterální, mediální a spodní pohled na část distální.

Tab. 5 Seznam digitalizovaných landmarků a jejich zařazení dle Booksteinovy klasifikace (Bookstein, 1991)

Landmark	Typ	Definice
1	I	nejvyšší bod <i>tuberculum intercondylare mediale</i>
2	I	nejvyšší bod <i>tuberculum intercondylare laterale</i>
3	III	nejvíce mediálně ležící bod <i>facies articularis superior</i>
4	III	nejvíce laterálně ležící bod <i>facies articularis superior</i>
5	II	nejvíce anteriorně ležící bod mediální facety horní kloubní plochy
6	II	nejvíce posteriorně ležící bod mediální facety horní kloubní plochy
7	II	nejvíce anteriorně ležící bod laterální facety horní kloubní plochy
8	II	nejvíce posteriorně ležící bod laterální facety horní kloubní plochy
9	III	střed oválné struktury <i>tuberositas tibiae</i>
10	III	bod na přechodu mediálního kondylu a těla kosti (svisle pod bodem 3)
11	III	bod na přechodu mediálního kondylu a těla kosti (svisle pod bodem 6)
12	I	bod, kde se dolní okraj laterálního kondylu stýká s fibulární facetou
13	III	bod na přechodu laterálního kondylu a těla kosti (svisle pod bodem 4)
14	III	bod ležící nejvíce distálně na <i>malleolus medialis</i>
15	II	bod ležící v předním mediálním rohu <i>facies articularis inferior</i>
16	II	bod ležící v předním laterálním rohu <i>facies articularis inferior</i>
17	II	bod ležící v zadním laterálním rohu <i>facies articularis inferior</i>
18	II	bod ležící v zadním mediálním rohu <i>facies articularis inferior</i>
19	II	nejvíce mediálně ležící bod vnitřního kotníku
20	II	nejvíce vpředu a laterálně ležící bod nad <i>incisura fibularis</i>
21	II	nejvíce vzadu a laterálně ležící bod nad <i>incisura fibularis</i>

3.2.3. Stanovení intraobservační chyby

Stejně jako v tradiční, tak i v geometrické morfometrii je kladen důraz na chybu a spolehlivost měření, resp. nanášení landmarků na objekt nebo jeho virtuální trojrozměrný model. Pro vyhodnocení chyby digitalizace byl na základě zkušeností a rešerše doposud publikovaných prací zvolen postup, v jehož výsledcích je obsažena

informace o přesnosti umístování jednotlivých landmarků. Chyba spojená s jedním hypoteticky problémovým landmarkem tak není rozprostřena v rámci celé konfigurace.

Landmarky byly nanášeny na pět náhodně vybraných polygonálních modelů pětikrát za sebou, přičemž jednotlivé digitalizace téže konfigurace dělil minimálně jednodenní odstup. Poté byly vypočteny rozdíly v umístění jednotlivých bodů během první až páté digitalizace podle vzorce (von Cramon-Taubadel et al., 2007):

$$\sigma = \sqrt{\sum_{i=1}^N ((x_i - \bar{x})^2 + (y_i - \bar{y})^2 + (z_i - \bar{z})^2) / 3N}$$

kde i je pořadové číslo digitalizace, N počet digitalizací, x_i , y_i a z_i reprezentují kartézské souřadnice i -té digitalizace a \bar{x} , \bar{y} a \bar{z} jsou průměrné kartézské souřadnice landmarku všech N měření. Intraobservační chyba digitalizace jednotlivých landmarků byla tedy vyhodnocena jako směrodatná odchylka mezi opakovanými odečty pro každý landmark zvlášť.

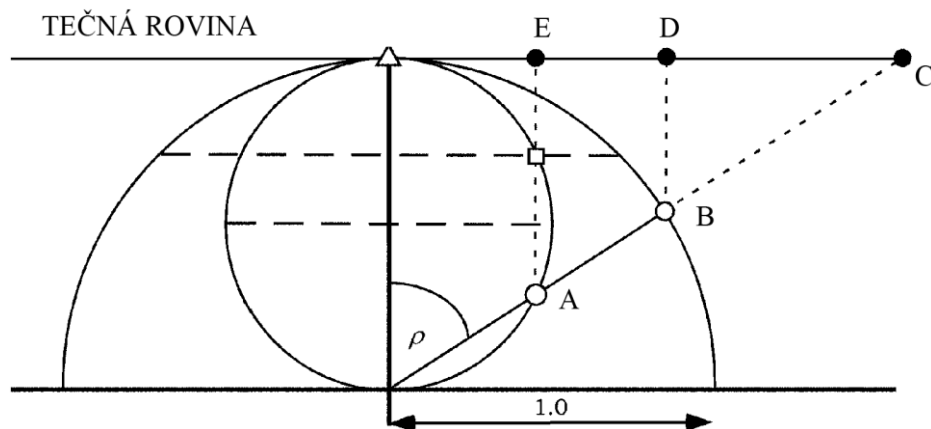
3.2.4. Tvarová analýza

3.2.4.1. Superimpoziční postup

Prvním krokem posouzení variability tvaru a formy kosti holenní bylo odstínění vlivu netvarových proměnných – velikosti, orientace a polohy objektu pro analýzu tvaru a druhých dvou zmíněných pro analýzu formy (Bookstein, 1991; O’Higgins, 2000; Adams et al., 2004; Slice, 2005). Pro standardizaci objektů byla zvolena **zobecněná prokrustovská analýza** (Generalized Procrustes Analysis, GPA). Prokrustovská analýza je sekvencí geometrických transformací, které mají za cíl minimalizovat vzdálenosti mezi význačnými body, jež objekty popisují. Objekty jsou nejdříve navrstveny na sebe tak, aby poloha centroidu (geometrického středu objektu) byla pro všechny objekty společná, poté jsou proporčně zvětšeny nebo zmenšeny na jednotnou společnou velikost a nakonec vůči sobě otáčeny tak dlouho, dokud nejsou prostorové rozdíly ve všech význačných bodech minimální. Posouzení optimální standardizace se řídí kritériem nejmenších čtverců (druhá mocnina euklidovské vzdálenosti mezi dvěma body). Standardizované souřadnice, které nesou pouze požadovanou informaci o tvaru, se označují jako souřadnice prokrustovské.

Velikost vektoru mezi význačným bodem libovolného objektu a odpovídajícím bodem průměrné konfigurace (tzv. konsenzem) nebo jakékoliv jiné určující konfigurace ve zkoumaném souboru se označuje jako prokrustovské reziduum. Součet prokrustovských reziduí jednoho objektu udává prokrustovskou vzdálenost mezi dvěma tvary. Tato vzdálenost je prezentována jako rozdíl tvaru v Kendallově prostoru tvarových proměnných, což je prostor plochy sféroidu, nepravidelného rotačního tělesa podobného elipsoidu (Urbanová a Králík, 2009). Protože většina statistických nástrojů vyžaduje klasický euklidovský prostor, je prokrustovská vzdálenost převáděna do euklidovského prostoru, kterým je rovina tečny (tangent plane) se sféroidem (Obr. 8). Bod styku roviny a Kendallova prostoru je místo, které zaujímá v obou prostorech průměrná konfigurace bodu objektu (Zelditch et al., 2004).

Souřadnice bodů průměrné sady nelze vypočítat ze souřadnic nesuperponovaných konfigurací, současně však superimpozice vyžaduje znalost průměrné konfigurace. Pro řešení tohoto problému byla vyvinuta právě GPA, která je založena na procesu iterace, při níž je jakýkoliv vzorek nejdříve považován za průměrný tvar (Slice, 2005).



Obr. 8 Převedení tvaru z prostoru tvarových proměnných do prostoru tangenciálního (podle Zelditch et al., 2004).

3.2.4.2. Statistická analýza tvarových proměnných

Data získaná prokrustovskou analýzou umožnila vlastní exploraci struktur a variací tvaru, posouzení významnosti rozdílů průměrných tvarů a vztahení pozorované variace k určitým faktorům. Pro zachycení variability a vyhodnocení rozdílů mezi skupinami členěnými dle pohlaví, dožitého věku, sociálního postavení či pozice na časové ose byly použity metody mnohorozměrné statistické techniky (analýza hlavních komponent, Hotellingův test a jeho permutační obdoba, mnohorozměrná analýza rozptylu, lineární diskriminační analýza a lineární regrese).

Tvarové proměnné nesplňují podmínky pro použití standardních vícerozměrných testů založených na předpokladu lineární závislosti mezi proměnnými. Východiskem z této situace je použití neparametrických statistických postupů nebo transformace proměnných tak, aby byly splněny podmínky pro následnou aplikaci parametrických testů. K tomuto účelu byla použita nejčastěji používaná multivariační metoda pro exploraci tvarové variability, **analýza hlavních komponent** (Principal Component Analysis, PCA). Základním principem převodu proměnných do lineárního prostoru je projekce vícerozměrného prostoru tvarových proměnných na tangenciální rovinu umístěnou v bodě, ve kterém se nachází průměrný tvar všech objektů v souboru. Nový „promítnutý“ prostor se označuje jako prostor tangenciální, je stále vícerozměrný, ale vztahy mezi proměnnými jsou lineární (Slice, 2005). Při převodu dochází ke zkreslení rozdílů, které narůstá s větší tvarovou variabilitou v souboru. Vzhledem k tomu, že v antropologii jsou většinou srovnávány podobné objekty, je toto zkreslení z matematického hlediska zanedbatelné (Zelditch et al., 2004). V PCA byl původní počet tvarových proměnných snížen a přepsán do nových proměnných (hlavních komponent), které jsou lineárními kombinacemi původních parametrů. Tyto transformované proměnné jsou na sobě nezávislé a s rostoucím pořadovým číslem hlavní komponenty klesá její příspěvek k vysvětlení celkové variability (Zelditch et al., 2004; Zima et al., 2004). V PCA jsou hlavní komponenty získány tak, aby vysvětlovaly největší podíl celkových rozdílů mezi tvary. Počet transformovaných proměnných Y odpovídá vztahu $Y=X-1$, kde X je počet vstupních proměnných. Počet komponent, které bereme v úvahu, je zpravidla mnohem nižší. Matematicky řečeno, první hlavní komponenta je takovou lineární kombinací vstupních znaků, která má největší rozptyl mezi všemi ostatními lineárními kombinacemi. Druhá hlavní komponenta má největší rozptyl mezi zbytkem lineárních kombinací a je kolmá na komponentu první.

Analogicky jsou pak definovány ostatní hlavní komponenty (Meloun a Militký, 2004; Urbanová a Králík, 2009). Vizualizací variability popisované komponentami je bodový graf (scatter plot), kde každý bod reprezentuje jednoho jedince umístěného v prostoru podle hodnot příslušných komponent.

K testování rozdílů mezi skupinami byl použit **Hotellingův test**, který testuje shodu průměrů dvou skupin mnohorozměrnou obdobou t-testu. Jeho výsledek informuje o tom, zda existuje statisticky významný rozdíl mezi skupinami v hodnocené závislé proměnné (Hammer et al., 2001). Nulová hypotéza shody obou skupin byla zamítnuta, pokud výsledná p-hodnota nabývala hodnot nižších než 0,05. Kromě klasického testování byla použita i permutační obdoba tohoto testu čítající 2000 permutací, použitelná pro velkou škálu rozdělení. Tento druh testu nepředpokládá normální rozdělení. Při permutačním testu je z obou souborů vytvořen jeden, z něhož jsou následně náhodně vytvořeny dva nové soubory o stejných počtech jako původní, a je vypočítán rozdíl mezi jejich průměry. Tento cyklus je mnohonásobně opakován v řádech tisíců. Nakonec je porovnáno, kolikrát byl rozdíl mezi průměry náhodně utvořených dvojic souborů větší než rozdíl mezi průměry původní dvojice. Tento poměr je chápán jako pravděpodobnost, že pozorovaný rozdíl mohl vzniknout jako náhodné rozdělení z jednoho vzorku dat (Zelditch et al., 2004).

Při testování vlivu dožitého věku, kde se soubory při dělení do dvacetiletých věkových kategorií dělily do podskupin o nízkých počtech, byly výstupy permutačních Hotellingových testů doplněny o výsledky **mnohorozměrné analýzy rozptylu** (MANOVA). V jejích výsledcích lze kromě p-hodnoty posoudit i F statistiku, poměr rozptylu mezi skupinami ku rozptylu uvnitř skupin. Jestliže je horní hodnota významně vyšší než hodnota dolní, znamená to, že skupiny nejsou náhodnými výběry základního souboru a výsledky ve skupinách se statisticky významně liší. Další statistikou je tzv. Wilksovo lambda, které se používá v MANOVA k testování hypotézy odlišnosti průměrů znaků v jednotlivých třídách. Nabývá hodnot z intervalu 0 – 1, přičemž vyšší hodnoty znamenají, že průměry se liší méně. Čím nižší lambda, tím spolehlivější je výsledek diskriminační analýzy.

Po dokončení superimpozice, výpočtu průměrných tvarů a detekci rozdílů a asociací následovala vizualizace rozdílů v původním prostoru objektů. Bylo upřednostněno vkreslení vektorů vycházejících z landmarků jedné průměrné

(referenční) konfigurace směrem k landmarkům druhého průměrného tvaru (Slice, 2005). Pro názornější vizualizaci byly tyto vektory v předkládané práci třikrát zvětšeny.

Odlišnosti mezi skupinami rozdělenými na základě pohlaví, dožitého věku, datování či sociálního statusu byly zkoumány i metodou **lineární diskriminační analýzy** (Linear discriminant analysis, LDA), a to pomocí diskriminační funkce, která by umožnila rozřazení klasifikovaných objektů do dvou kategorií: mužů a žen, jedinců starších či mladších, jedinců pohřbených na hradě nebo v podhradí či populačních skupin různého datování. Metoda zkoumá závislosti mezi skupinou nezávisle proměnných zvaných diskriminátory, tj. sloupců zdrojové matice na jedné straně, a kvalitativní závisle proměnnou na straně druhé (Meloun a Militký, 2004; Meloun et al., 2005). Pro vyhodnocení úspěšnosti klasifikace do skupin byla provedena i robustnější forma diskriminační analýzy zahrnující kros-validaci (křížový odhad) i za cenu snížení procenta správně určených jedinců. Při tomto postupu je datový soubor náhodně rozdělen na více podsouborů, přičemž jeden slouží k vytvoření modelu, jehož výsledky jsou pak testovány na podsouborech zbývajících. Tímto způsobem lze získat výsledky blízké se výsledkům při testování na mnohem větším populačním vzorku. Grafickým výstupem LDA je histogram znázorňující rozdělení jedinců podle hodnoty diskriminační funkce zde provedené na skóre hlavních komponent zachycujících formu či tvar. Pro výběr vhodných hlavních komponent posloužil v předložené práci jeden z grafických výstupů PCA, tzv. scree plot (suťový graf). Ten zobrazuje příspěvky jednotlivých komponent k celkové variabilitě souboru včetně funkce „broken stick“, pod jejíž linií leží komponenty nevýznamné, s malým podílem na výsledném tvaru či formě (Peres-Neto et al., 2005). Jako podobnostní kritérium mezi soubory či skupinami jsme použili Mahalanobisovu vzdálenost, jejíž zvyšující se hodnota znamená vyšší rozdílnost skupin nebo objektů.

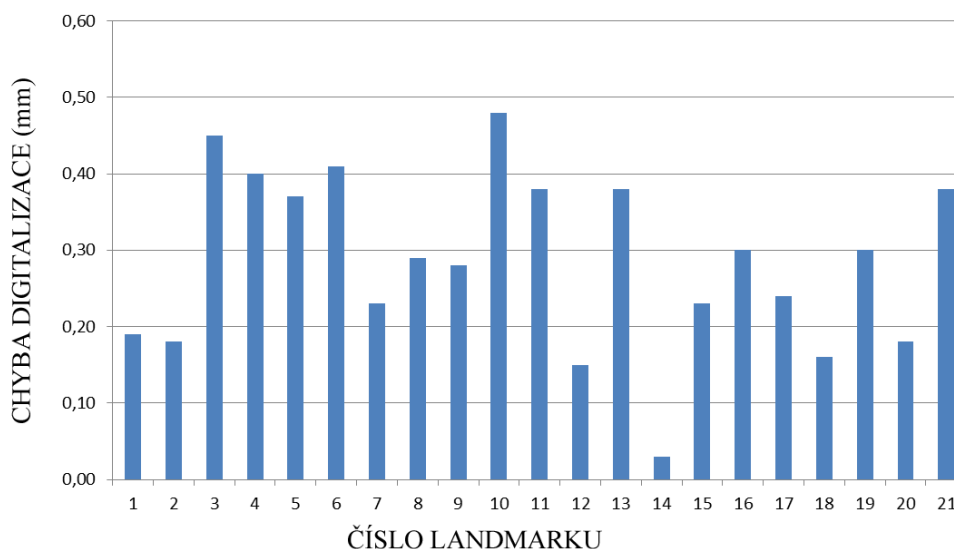
Příspěvek velikosti konfigurace byl analyzován na základě centroidové velikosti (centroid size) (Richtsmeier et al., 2002). Vztah mezi centroidovou velikostí a tvarovými charakteristikami byl zkoumán pomocí **lineární regrese**. Centroidovou velikost landmarkové konfigurace počítáme jako druhou odmocninu ze součtu čtverců vzdáleností všech landmarků od těžiště konfigurace (Bookstein, 1991). Pro zjištění podílu alometrické složky (tedy změny tvaru spojené se změnou velikosti) na tvarové variabilitě byl použit postup korelace hodnot kros- validačních skóre LDA analýzy s centroidovou velikostí.

Významnost rozdílů ve velikosti centroidů konfigurací mezi pohlavími byla testována za pomoci **dvouvýběrového t-testu** v programu PAST (Hammer et al., 2001). Všechny ostatní statistické analýzy byly provedeny v programu Morphome3cs (v. 2.0, 2013).

4. VÝSLEDKY

4.1. Intraobservační chyba

Výsledná průměrná hodnota intraobservační chyby byla 0,29 mm, tedy o řád (25 krát) nižší než směrodatná odchylka všech landmarků souboru (7,36 mm). Nejvyšší hodnota intraobservační chyby byla zaznamenána u landmarku č. 10 (0,48 mm) a nejnižší u landmarku č. 14 (0,03 mm) (Obr. 9).



Obr. 9 Sloupcový graf rozdílů průměrné chyby lokalizace jednotlivých bodů při opakované digitalizaci.

4.2. Vliv pohlaví na variabilitu tvaru a formy proximální a distální části kosti holenní

4.2.1. Analýza pohlavního dimorfismu raně středověkého souboru

Statisticky významné rozdíly ve **tvaru** byly identifikovány a popsány nejprve u proximální části kosti holenní (Tab. 6). Na bodovém grafu skóre prvních dvou hlavních komponent sice PC1 (první hlavní komponenta, 17,1 % vysvětlené variability) nerozděluje mužské a ženské jedince zcela zřetelně, ale je zřejmé, že se ženské tibie

koncentrují více v jejich kladných hodnotách a mužské tibie v hodnotách záporných (Obr. 10). Při pohledu ze strany jsou mužské tibiální kondyly vyšší a spojnice předního okraje mediální facety se středem tibiální tuberozity je posunuta posteriorně. Ženské kondyly jsou v zadních částech nižší a tibiální plateau inklinuje více dozadu. Při pohledu shora je tibiální plateau mužů antero-posteriorně relativně širší díky laterálnímu posunu bodů ležících na mediálním kondylu a tibiální tuberozita směřuje více laterálně. Ženská plateau jsou předožadně užší a jejich tuberozity směřují mediálně (Obr. 11). Procento úspěšně klasifikovaných jedinců v LDA je 67,69 % (Tab. 6).

Statisticky významné rozdíly při použití tvarových proměnných byly identifikovány i u části distální (Tab. 6). Na bodovém grafu skóre prvních dvou hlavních komponent (PC1 14,3 % a PC2 13,5 % vysvětlené variability) je patrný rozsáhlý překryv ženských a mužských jedinců (Obr. 10). Mužské tibie mají ve srovnání se ženskými kostmi relativně vyšší a širší mediální kotník, jeho vrchol se posouvá distálně a zároveň posteriorně. Body vymezující fibulární incisuru leží níže a dále od sebe, mediální ohraničení dolní kloubní plochy je kratší, její laterální ohraničení je naopak delší (Obr. 11).

V PCA analýze **formy** proximální části tibie vysvětlují první dvě komponenty více než 60 % celkové variability (PC1 52,84 % a PC2 7,83 %) (Obr. 10, 12). Rozdíly mezi formou mužské a ženské landmarkové konfigurace jsou signifikantní na hladině $p = 0,001$, procento úspěšně pohlavně klasifikovaných jedinců je 89,23 % (Tab. 7).

I forma raně středověké distální části je pohlavně dimorfní a na bodových grafech prvních dvou hlavních komponent tvoří muži a ženy skupiny oddělující se na základě skóre PC1 (PC1 popisuje 51,17 % variability, PC2 6,93 %) (Obr. 10, 12). Odlišnost formy distální části souboru mužů a žen byla prokázána Hotellingovým testem a kvantifikována lineární diskriminační analýzou s kros-validací, s výslednou úspěšností 87,69 % (Tab. 7).

U obou konfigurací byl zkoumán i **podíl alometrie** na pozorovaném pohlavním dimorfismu. Na obrázku 13 je znázorněn vztah mezi centroidovou velikostí a kros-validačním (CV) skóre, který byl signifikantní pouze u části proximální ($R = 0,2851$; $R^2 = 0,0813$; $p = 0,0121$). Z těchto výsledků je zřejmé, že pohlavní dimorfismus reprezentovaný CV skóre silně koreluje s velikostí. Tvarové změny v relaci s centroidovou velikostí jsou ilustrovány na obrázku 14. Pro větší proximální části jsou

typické výše umístěné hrbolky, vyšší kondyly a více laterálně směřující tuberozita. Charakteristiky větších kostí tedy korespondují s maskulinními znaky a vice versa. Po oddělení alometrické složky variability byli muži a ženy opět srovnáváni permutačním testem a skupiny takto detrendovaných dat se již signifikantně nelišily ($p = 0,5382$). U pohlavního dimorfismu distální části kosti holenní nebyl podíl alometrie prokázán ($R = 0,1044$; $R^2 = 0,0109$; $p = 0,4071$).

4.2.2. Analýza pohlavního dimorfismu Pachnerovy sbírky

Statisticky významné tvarové rozdíly **tvaru** byly nalezeny jen u proximální tibie (Tab. 6). PCA provedená na tvarových proměnných vykazuje rozsáhlý překryv obou pohlaví a ani první hlavní komponenta (PC1, vysvětlující 15,16 % celkové variability) je zřetelně nerozděluje. Nicméně je zjevné, že ženské proximální konfigurace dosahují více negativních hodnot PC2 (12,27 % celkové variability), zatímco mužské inklinují spíše k hodnotám kladným (Obr. 15).

Při pohledu zepředu jsou mužské kondyly vyšší a užší, mediální kondyl ve své zadní části relativně nižší, mediální hrbolek *eminentia intercondyris* je vyšší a tibiální tuberozita směřuje více laterálně než je tomu u kostí ženských. Při pohledu ze strany lze pozorovat i posun tuberozity směrem dopředu a rozdílný sklon linie spojující přední okraj mediální facety s drsnatinou, která je u mužů méně strmá. Přední okraj laterální kloubní facety je lokalizován výše a dolní okraj laterálního kondylu blíže k přední straně kosti. Při pohledu shora je patrný laterální posun tibiální tuberozity a relativně medio-laterálně širší tibiální plateau mužských tibií ve srovnání s ženskými (Obr. 16). Výsledkem diskriminační analýzy s kros-validací pro proximální část tibie (za použití 17 hlavních komponent) je pouhých 67,93 % správně určených jedinců.

Na rozdíl od analýzy tvaru, v analýze **formy** byla obě pohlaví podél první komponenty více oddělena a první dvě komponenty vysvětlují více než 61 % celkové variability. Statisticky významné rozdíly byly identifikovány jak proximálně, tak distálně (Tab. 7). Úspěšnost správného přiřazení pohlaví dosáhla 91,80 % pro formu horního a 88,52 % pro formu dolního kloubního konce. U distální konfigurace vysvětluje první hlavní komponenta 53,91 % a PC2 7,63 % celkové variability (Obr. 15). Z vizualizace a srovnání mužské a ženské formy je patrná expanze v rozměrech obou anatomických struktur, proximálně v kombinaci s rozdíly uvedenými

v analýze tvaru. Průměrná forma mužské distální části je charakterizována širší fibulární incisurou, expanzí ve všech rozměrech kloubní facety i mediálního kotníku. Bod definující mediální obrys mediálního kotníku je u mužů posunut mírně dopředu a nahoru, mírný anteriorní posun lze sledovat i u vrcholu kotníku (Obr. 17).

U proximální konfigurace byl následně zkoumán **podíl alometrie** na pozorovaném pohlavním dimorfismu tvaru. Na rozdíl od raně středověkých dat, pohlavní dimorfismus reprezentovaný CV skóre s centroidovou velikostí nekoreluje ($R = 0,2332$; $R^2 = 0,0544$; $p = 0,0703$).

4.2.3. Analýza pohlavního dimorfismu současné populace

Výsledky Hotellingova testu prokázaly, že jak proximální, tak distální část tibie jsou pohlavně dimorfní co do tvaru i formy (Tab. 6). Pokud byla velikost při GPA normalizována, následná PCA byla více citlivá na jemné tvarové rozdíly, a celková variabilita **tvaru** byla vysvětlena velkým počtem hlavních komponent: proximálně PC1 vysvětluje jen 16,93 % a PC2 14,32 % variability (Obr. 18). Podobně jako u tibií pocházejících z Pachnerovy sbírky, jsou proximálně mužské laterální kondyly vyšší, mediální hrbolky *eminentia intercondylaris* lokalizovány více superiorně a mediálně a tibiální drsnatina prominuje více dopředu. Linie spojující přední okraj plateau s touto drsnatinou je u mužů méně strmá a celé tibiální plateau při pohledu shora nepatrně medio-laterálně širší. Další pohlavní rozdíly zahrnují více mediálně směřující tuberozitu mužských kostí a mírný laterální posun horního ohraničení laterálního kondylu ve frontálním pohledu. Zboku je patrný posun frontálního ohraničení mediální facety směrem dopředu, více proximálně lokalizované body definující zadní část laterálního kondylu a anteriorní posun dolního okraje mediálního kondylu u mužů. Shora lze navíc sledovat patrné předozadní prodloužení mužské laterální kloubní facety spolu s již zmíněným mediálním posunem *tuberositas tibiae* (Obr. 19).

Distálně vysvětlují první dvě komponenty 18,27 % (PC1) a 14,81 % (PC2) celkové variability tvaru. Jedinci mužského pohlaví mají na bodovém grafu tendenci shlukovat se spíše v záporných hodnotách PC1 (Obr. 18). Mužská distální část se od ženské liší lehce nahoru a dopředu posunutým vrcholem mediálního kotníku, předozadně širšími kloubní facetou a mediálním kotníkem, delším a dopředu vysunutým předním okrajem této plochy a užším fibulárním zářezem (Obr. 19). Rozdělení jedinců

podle morfologické afinity dosáhlo uspokojivého výsledku v diskriminační analýze tvarových proměnných jak horního (73,21 %), tak dolního (76,79 %) kloubního konce (Tab. 6). Mahalanobisova vzdálenost mezi muži a ženami dosahuje proximálně výrazně vyšší hodnoty než distálně (Tab. 8).

V PCA **formy** jsou ženské a mužské proximální tibie více odděleny než v analýze tvaru a první dvě komponenty vysvětlují 47,82 %, respektive 9,39 % variability. Podobných výsledků dosáhla PCA proměnných formy části distální, a to 48,93 % (PC1) a 9,78 % (PC2) celkové variability (Obr. 18, 20). Při vynechání kroku normalizace velikosti v průběhu prokrustovské superimpozice se procento úspěšně přiřazených jedinců zvýšilo na 87,5 % proximálně a 85,71 % distálně (Tab. 7).

U obou konfigurací byl poté zkoumán **podíl alometrie** na pozorovaném pohlavním dimorfismu. Na obrázku 21 je znázorněn vztah mezi centroidovou velikostí a kros-validačním skóre, který byl signifikantní u části proximální ($R = 0,2789$; $R^2 = 0,0778$; $p = 0,0373$) i distální ($R = 0,3360$; $R^2 = 0,1129$; $p = 0,0113$). Z těchto výsledků je zřejmé, že pohlavní dimorfismus reprezentovaný CV skóre silně koreluje s velikostí. Tvarové změny obou kloubních konců v relaci s centroidovou velikostí jsou ilustrovány na obrázku 22.

Pro menší proximální části kosti holenní jsou typické: níže uložená tibiální drsnatina, relativně nižší kondyly, méně výrazné rozdíly mezi výškami hrbolků, při pohledu z boku posteriorní posun tibiální drsnatiny a s ním související strmější spojnice drsnatiny s předním okrajem plateau. Při pohledu shora je u mediální facety zřejmý posun jejího předního ohraničení směrem mediálním. Tvarové rysy větších proximálních tibií odpovídají tvarovým charakteristikám průměrného tvaru mužské části souboru (Obr. 19, 22).

U menších distálních částí vidíme níže a více posteriorně položený vrchol mediálního kotníku, předozadně užší dolní kloubní plochu i mediální kotník a širší fibulární incisuru. Znaky menších kostí tedy korespondují s femininními znaky současné české populace (Obr. 19, 22). Po odstranění alometrické složky variability byli muži a ženy srovnáváni permutačním testem a skupiny takto detrendovaných dat se již signifikantně nelišily ($p = 0,3245$ proximálně a $p = 0,488$ distálně).

4.2.4. Analýza pohlavního dimorfismu spojeného souboru

Spojením raně středověkých a obou novověkých dat vznikl soubor čítající 95 mužů a 87 žen (celkem 182 jedinců). **Tvarové rozdíly** mezi pohlavími byly identifikovány pouze proximálně (Tab. 6). Bodové grafy skóre PC1 a PC2 jsou včetně procent vysvětlené variability zobrazeny na obrázku 23.

Na mužské proximální části je v čelním pohledu patrný posun vrcholu mediálního hrbolku *eminentia intercondylaris* směrem proximálním, vyšší laterální kondyl, laterální posun bodů na mediálním ohraničení mediálního kondylu a laterální posun tibiální tuberozity. Při pohledu ze strany je navíc patrné, že se tibiální tuberozita posouvá i anteriorně a spojnice této drsnatiny s předním okrajem plateau klesá u mužů pozvolněji (Obr. 24).

Rozdíly **formy** byly prokázány u obou konfigurací kosti holenní (Tab. 7). Z vizualizace a srovnání mužské a ženské formy je patrná expanze v rozměrech obou anatomických struktur, proximálně v kombinaci s dvěma znaky zmíněnými v analýze tvaru, s relativně vyšším laterálním kondylem a s laterálním a anteriorním posunem tibiální drsnatiny (Obr. 25).

Pozorovaný pohlavní dimorfismus tvaru proximální části (reprezentovaný krosvalidačním skóre) u sloučeného souboru nekoreluje na hladině významnosti $p = 0,05$ s centroidovou velikostí ($R = 0,0387$; $R^2 = 0,0015$; $p = 0,6759$).

Mezipopulační srovnání velikostí centroidů ukázala, že se velikosti obou konfigurací nezměnily v úseku raný středověk – první polovina 20. století, a signifikantně odlišná je proximálně a distálně pouze populace současná (Obr. 26, 27, Tab. 9, 10, 11, 12).

Tab. 6 Výsledky diskriminační analýzy a permutačních testů za použití tvarových proměnných proximální a distální konfigurace mužů a žen (RS – raný středověk, PS – Pachnerova sbírka, SP – současná populace)

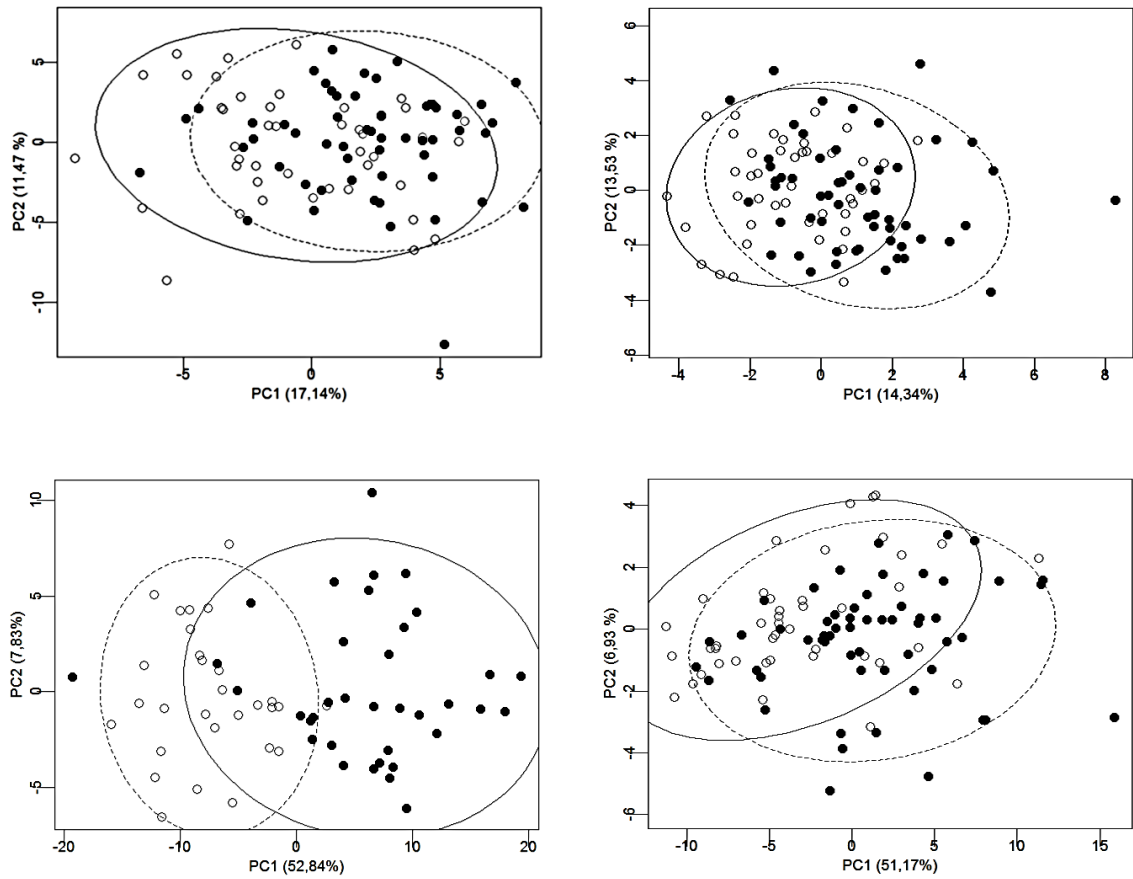
soubor	část	N	% správně klasif. (bez kros-val.)	% správně klasif. (s kros-val.)	Hotelling p	Perm. p
RS	Prox.	M 35	93,84	67,69	0,008	0,008
		Ž 30				
	Dis.	M 35	83,07	60,00	0,009	0,006
		Ž 30				
PS	Prox.	M 31	81,97	67,93	0,054	0,048
		Ž 30				
	Dis.	M 31	57,38	44,26	0,662	0,656
		Ž 30				
SP	Prox.	M 30	85,71	73,21	0,003	0,002
		Ž 27				
	Dis.	M 30	82,14	76,79	0,005	0,006
		Ž 27				
Všichni	Prox.	M 96	73,77	67,76	0,001	0,000
		Ž 87				
	Dis.	M 96	59,02	45,36	0,736	0,728
		Ž 87				

Tab. 7 Výsledky diskriminační analýzy a permutačních testů rozdílů formy proximální a distální konfigurace mužů a žen (RS – raný středověk, PS – Pachnerova sbírka, SP – současná populace)

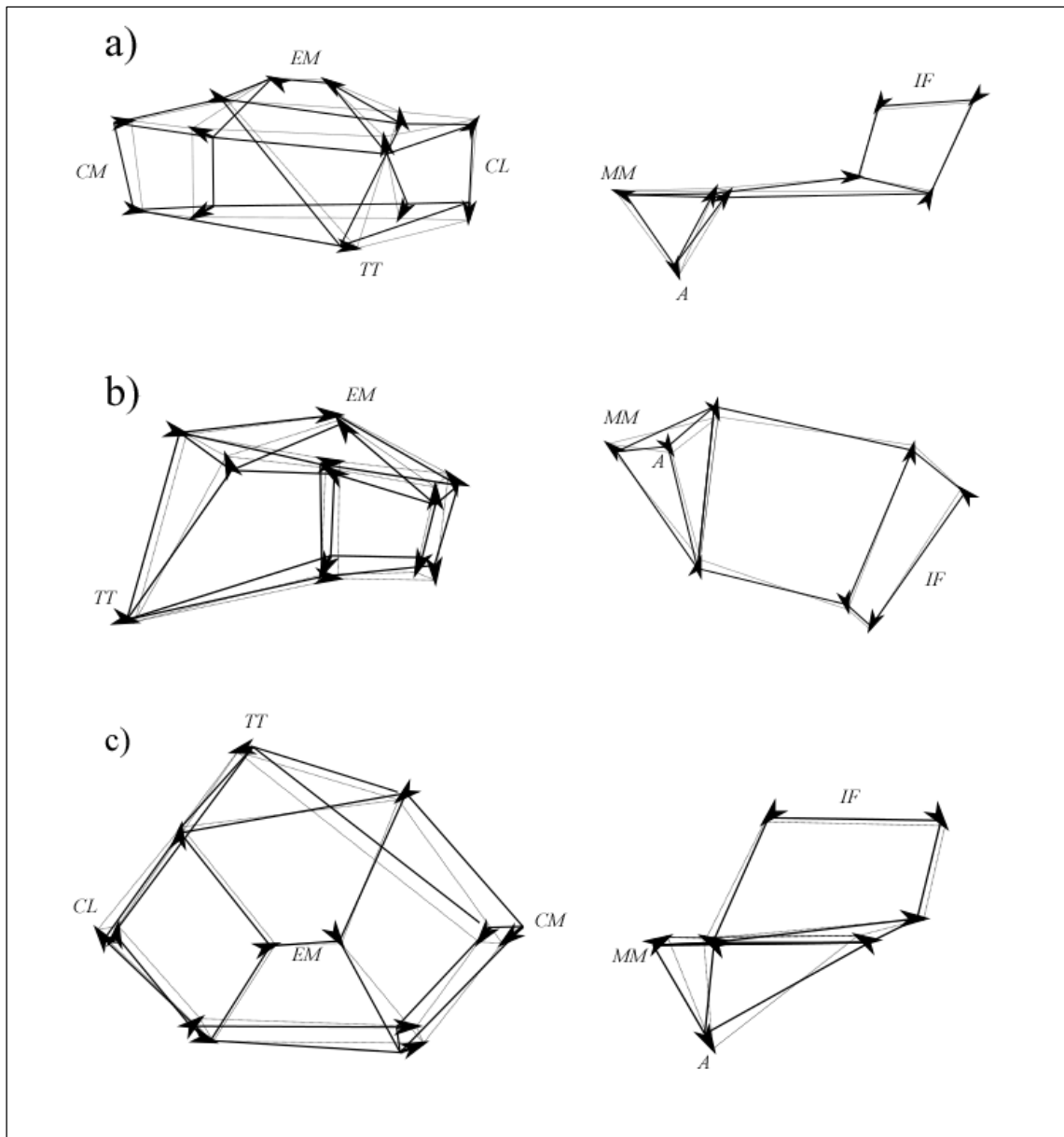
soubor	část	N	% správně klasif. (bez kros-val.)	% správně klasif. (s kros-val.)	Hotelling p	Perm. p
RS	Prox.	M 35	92,31	89,23	<0,001	0,000
		Ž 30				
	Dis.	M 35	92,32	87,69	<0,001	0,000
		Ž 30				
PS	Prox.	M 31	91,80	91,80	<0,001	<0,001
		Ž 30				
	Dis.	M 31	88,52	88,52	<0,001	<0,001
		Ž 30				
SP	Prox.	M 30	92,86	87,50	<0,001	<0,001
		Ž 27				
	Dis.	M 30	85,71	85,71	<0,001	<0,001
		Ž 27				
Všichni	Prox.	M 96	89,07	87,98	<0,001	<0,001
		Ž 87				
	Dis.	M 96	86,89	85,79	<0,001	<0,001
		Ž 87				

Tab. 8 Mahalanobisovy vzdálenosti mezi skupinami mužů a žen v jednotlivých souborech (RS – raný středověk, PS – Pachnerova sbírka, SP – současná populace)

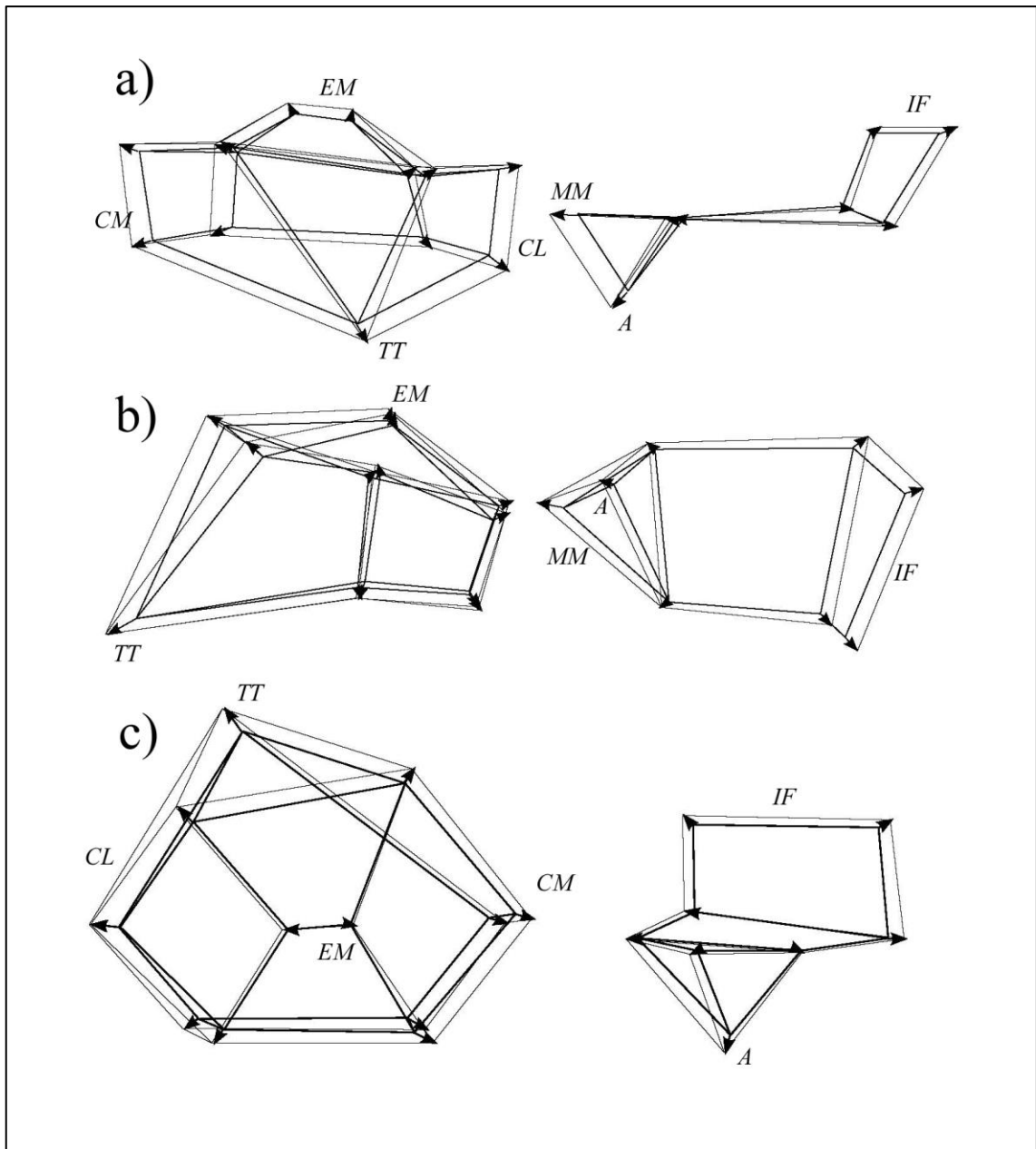
SOUBOR	MAHANOBISOVA VZDÁL. (muži – ženy)	
	PROX.	DIS.
RS	0,654	0,614
PS	0,592	x
SP	1,147	0,466



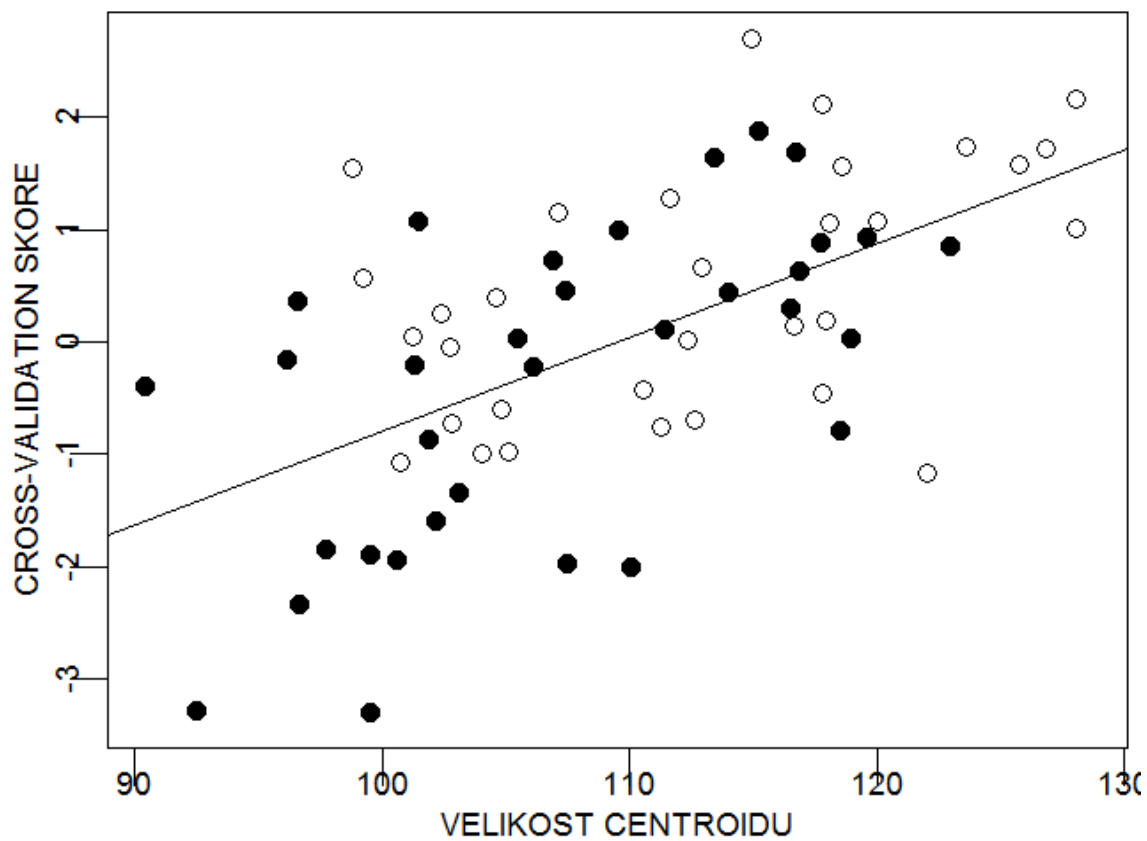
Obr. 10 Bodové grafy skóre PC1 a PC2 pro proximální (vlevo) a distální část (vpravo) raně středověkého souboru. První řádek popisuje variabilitu tvaru, druhý řádek variabilitu formy (○ - muži, ● - ženy).



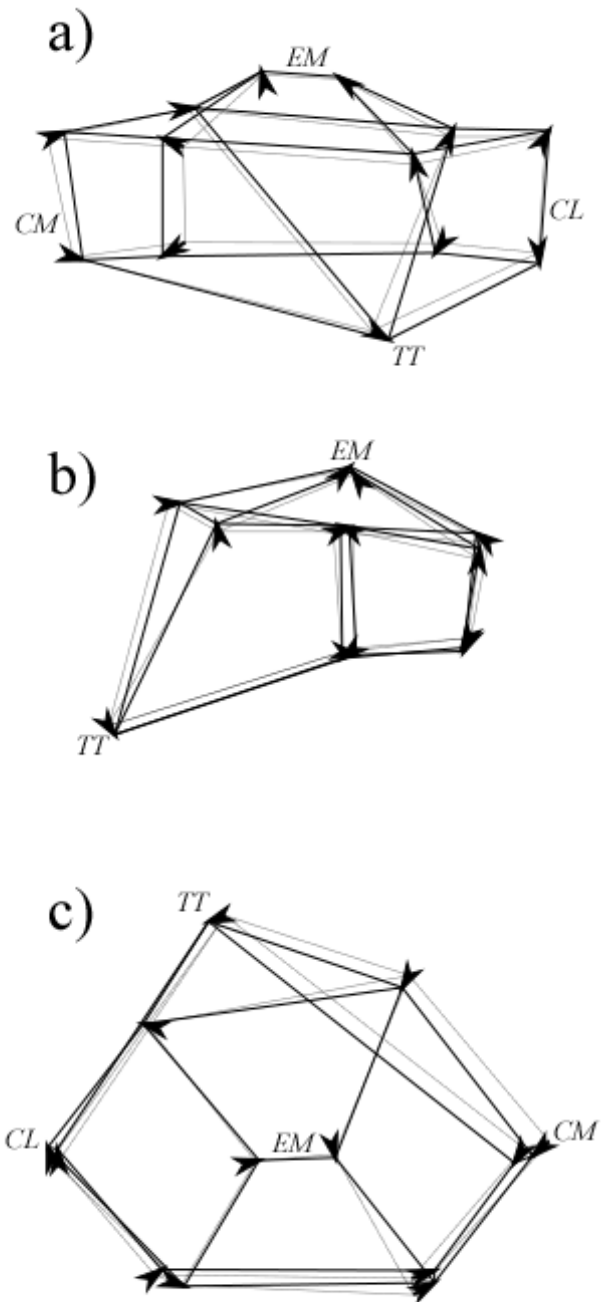
Obr. 11 Vizualizace rozdílů mezi ženským a mužským průměrným tvarem tibiálních kloubních konců raně středověkého souboru. V levém sloupci je znázorněna část proximální ve frontálním (a), laterálním (b) a horním pohledu (c), v pravém sloupci část distální frontálně (a), při pohledu zdola (b) a mediálně (c). Vektory jsou třikrát zvětšeny a směřují od konfigurace ženské (tučně) k mužské (tenčí linie). (*CM – condylus medialis, CL – condylus lateralis, TT – tuberositas tibiae, EM – eminentia intercondylaris, MM – malleolus medialis, A – apex, IF – incisura fibularis*).



Obr. 12 Vizualizace rozdílů mezi ženskou a mužskou formou tibiálních kloubních konců raně středověkého souboru. V levém sloupci je znázorněna část proximální ve frontálním (a), laterálním (b) a horním (c) pohledu, v pravém sloupci část distální frontálně (a), při pohledu zdola (b) a mediálně (c). Vektory jsou třikrát zvětšeny a směřují od konfigurace ženské (tučně) k mužské (tenčí linie). (*CM* – *condylus medialis*, *CL* – *condylus lateralis*, *TT* – *tuberositas tibiae*, *EM* – *eminentia intercondylaris*, *MM* – *malleolus medialis*, *A* – *apex*, *IF* – *incisura fibularis*).

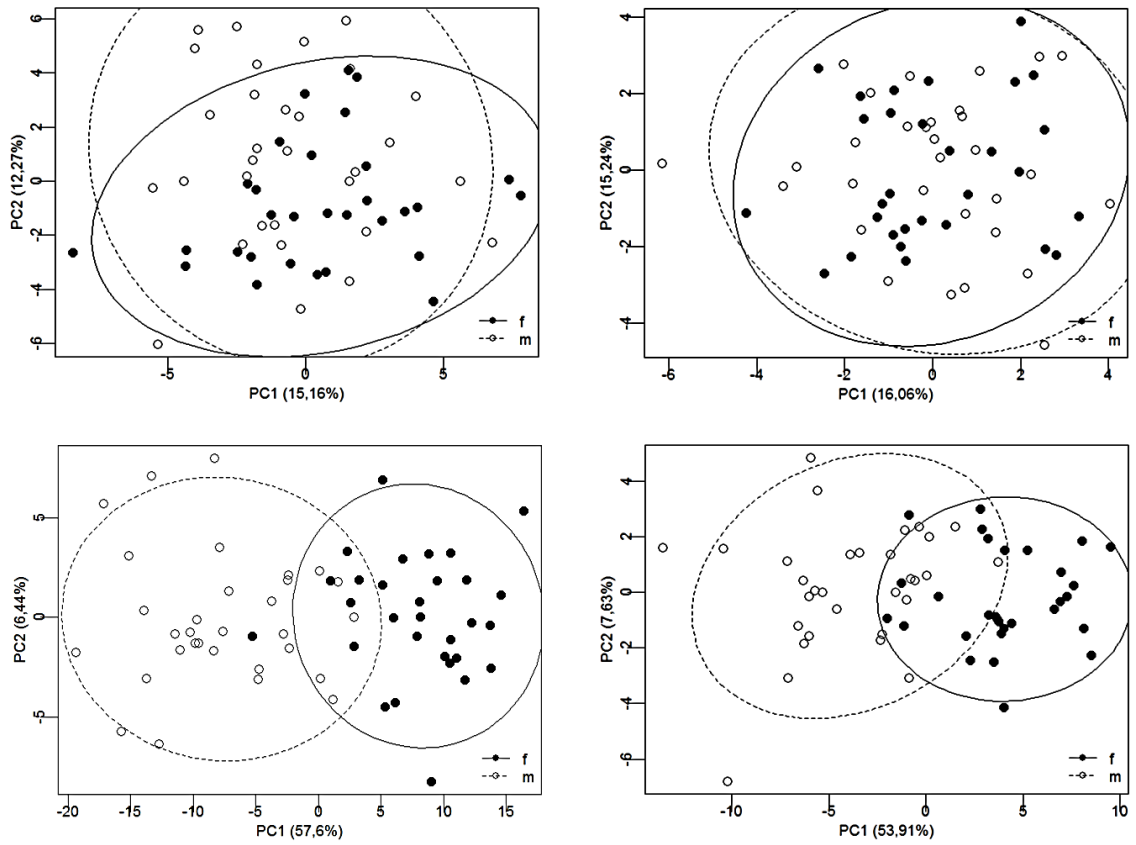


Obr. 13 Znáornění vztahu pohlavního dimorfismu proximální konfigurace raně středověkého souboru a centroidové velikosti pomocí lineární regrese (○ - muži, ● - ženy).

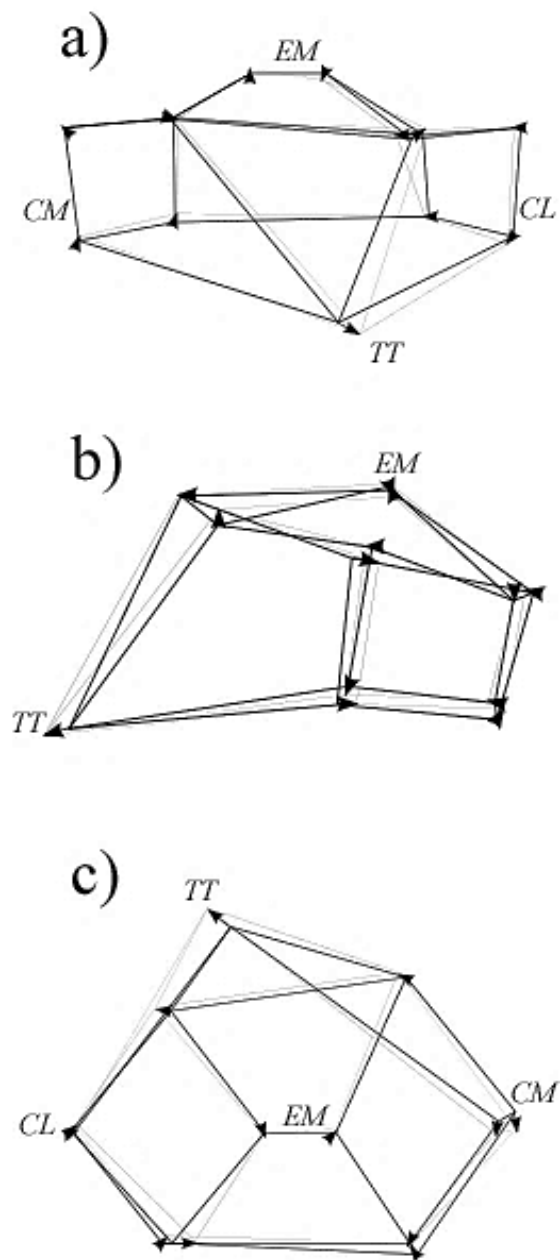


Obr. 14 Alometrické tvarové změny, velká (tučně) a malá (slabší linie) proximální část tibiae raně středověkého souboru v pohledu frontálním (a), laterálním (b) a horním (c).

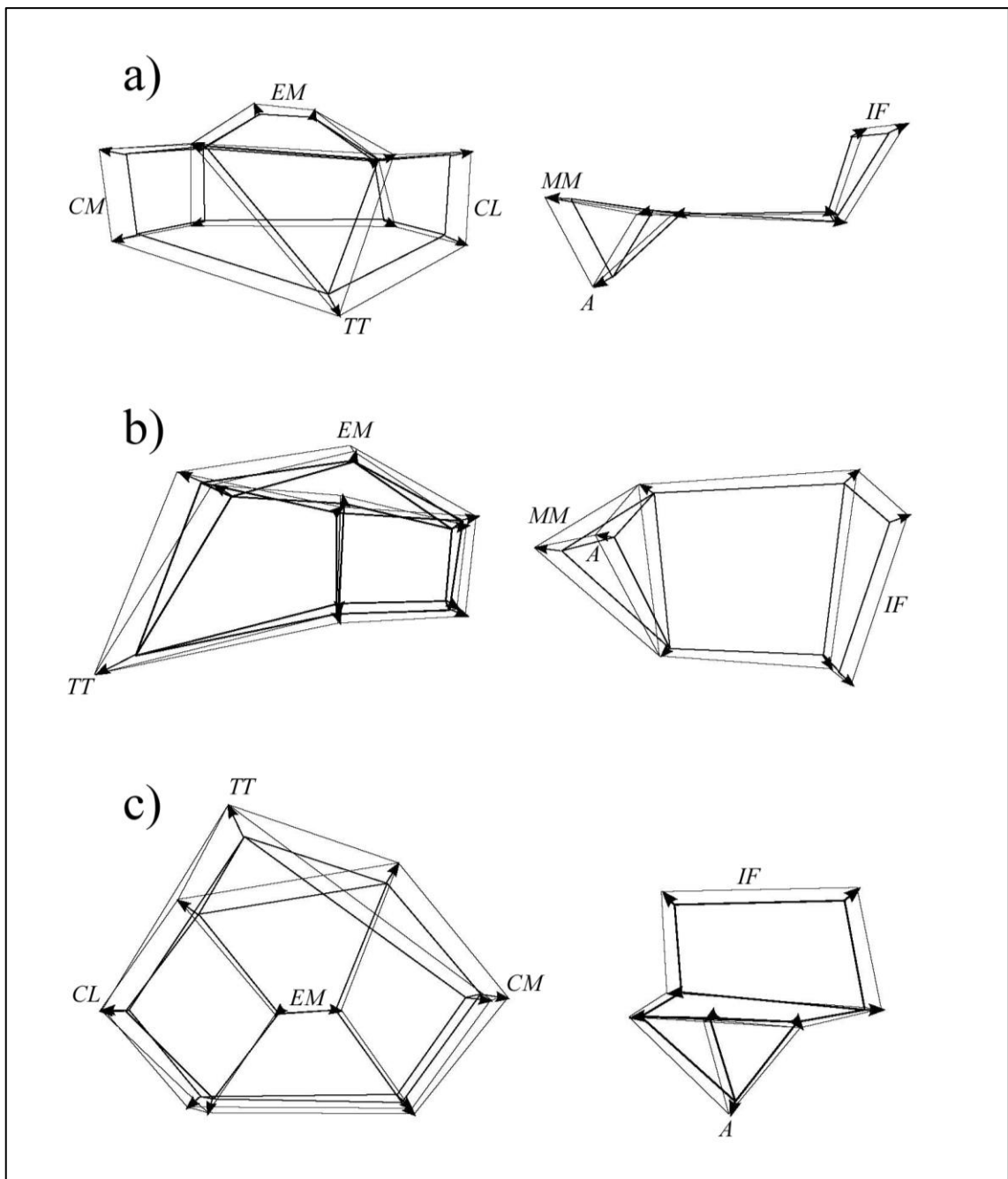
(*CM* – *condylus medialis*, *CL* – *condylus lateralis*, *TT* – *tuberositas tibiae*,
EM – *eminentia intercondylaris*).



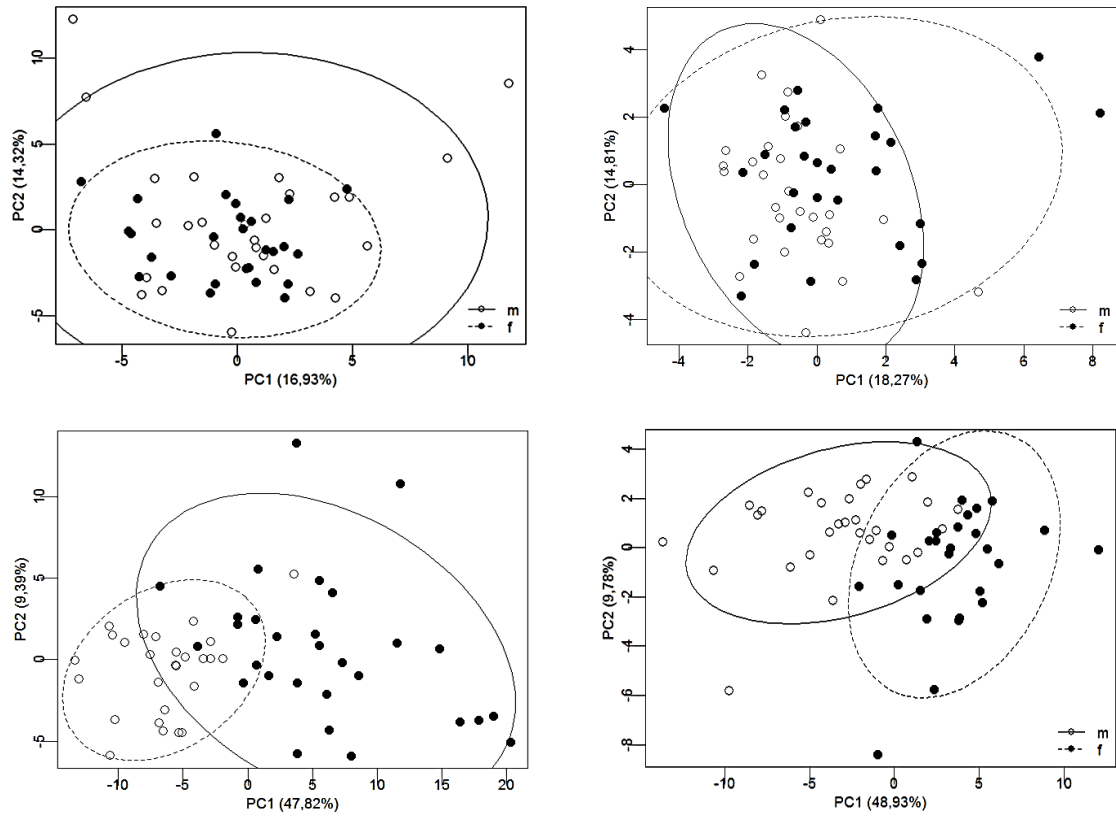
Obr. 15 Bodové grafy skóre PC1 a PC2 pro proximální (vlevo) a distální část (vpravo) Pachnerovy sbírky. První řádek popisuje variabilitu tvaru, druhý řádek variabilitu formy (○ - muži, ● - ženy).



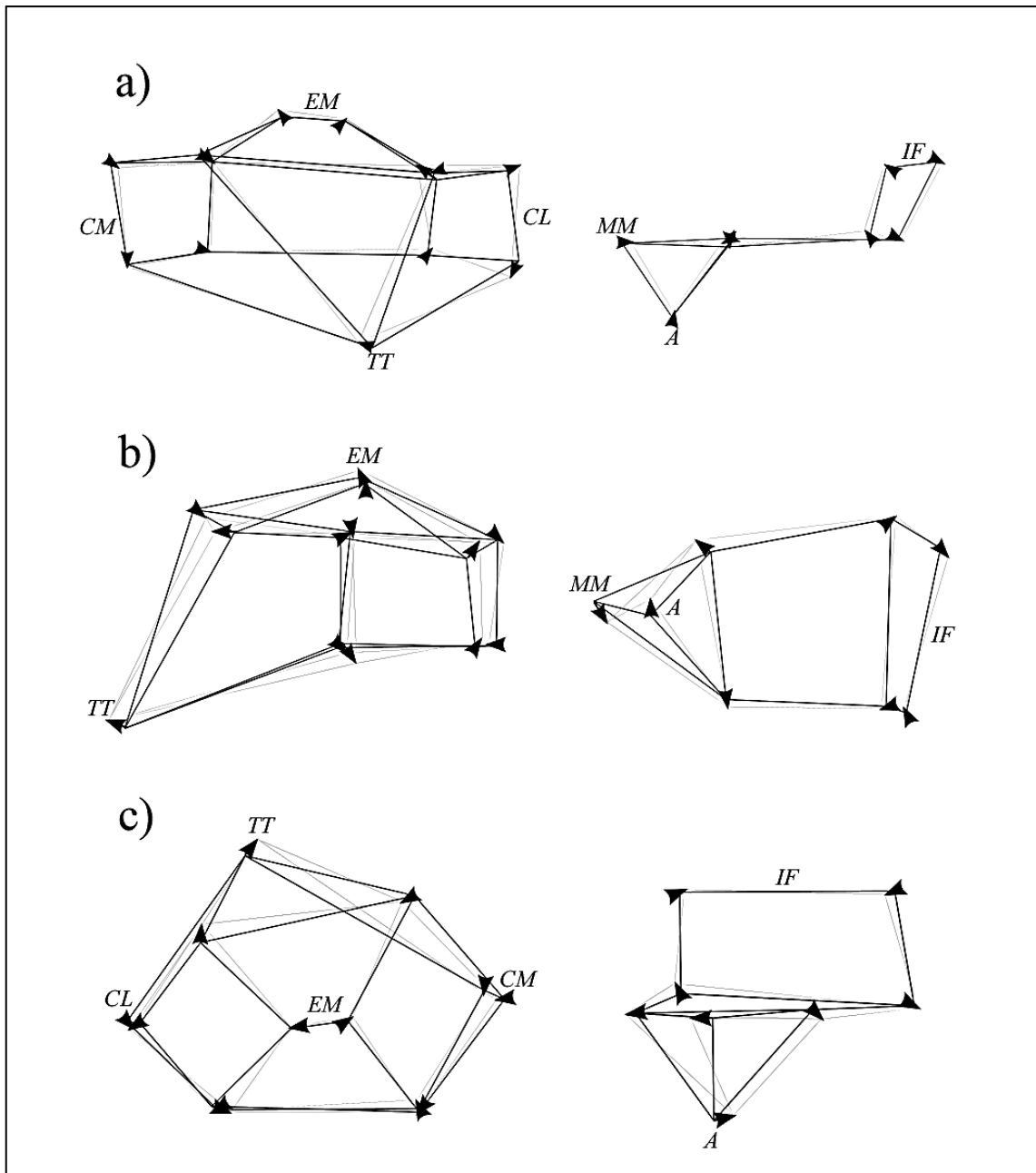
Obr. 16 Vizualizace rozdílů mezi ženským a mužským průměrným tvarem tibie Pachnerovy sbírky. Znáznorněna část proximální ve frontálním (a), laterálním (b) a horním (c) pohledu. Vektory jsou třikrát zvětšeny a směřují od konfigurace ženské (tučně) k mužské (tenčí linie). (*CM* – *condylus medialis*, *CL* – *condylus lateralis*, *TT* – *tuberositas tibiae*, *EM* – *eminencia intercondylaris*).



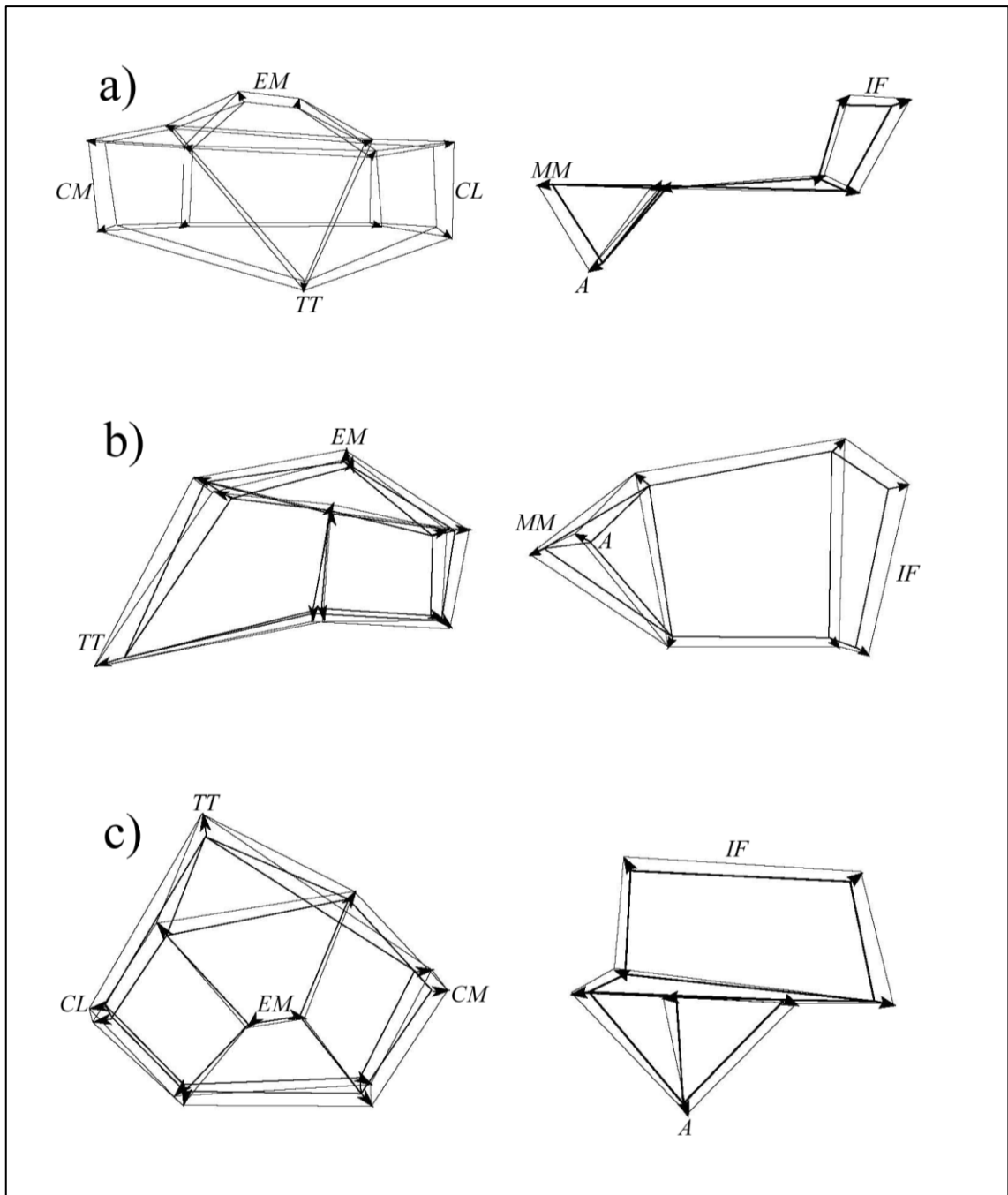
Obr. 17 Vizualizace rozdílů mezi ženskou a mužskou formou tibiálních kloubních konců Pachnerovy sbírky. V levém sloupci je znázorněna část proximální ve frontálním (a), laterálním (b) a horním (c) pohledu, v pravém sloupci část distální frontálně (a), při pohledu zdola (b) a mediálně (c). Vektory směřují od konfigurace ženské (tučně) k mužské (tenčí linie). (*CM – condylus medialis, CL – condylus lateralis, TT – tuberositas tibiae, EM – eminentia intercondylaris, MM – malleolus medialis, A – apex, IF – incisura fibularis*).



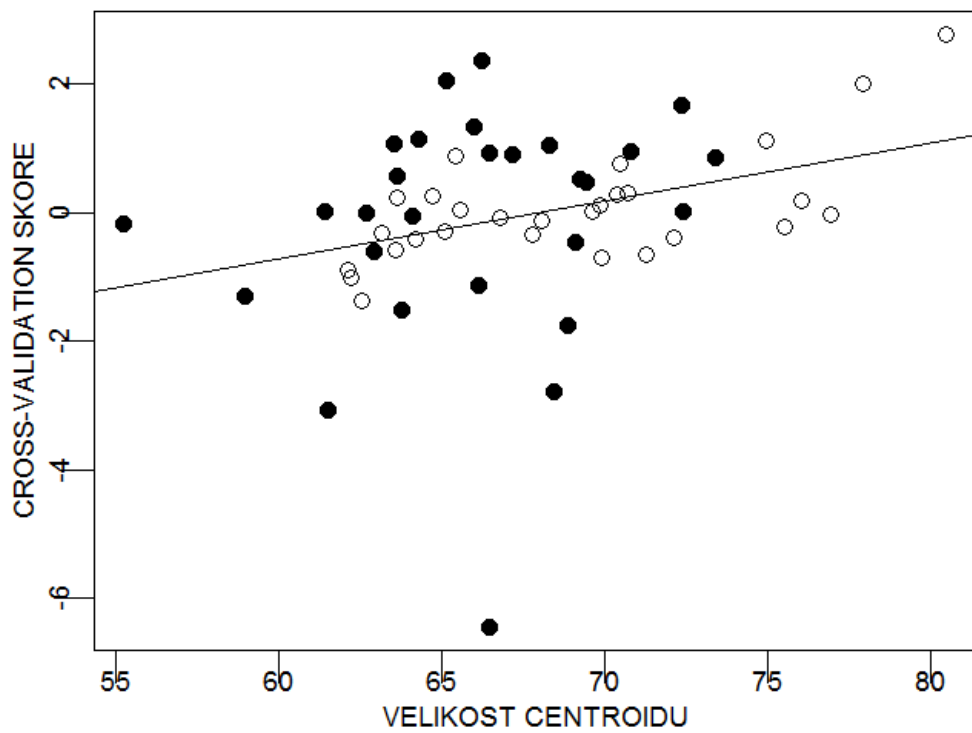
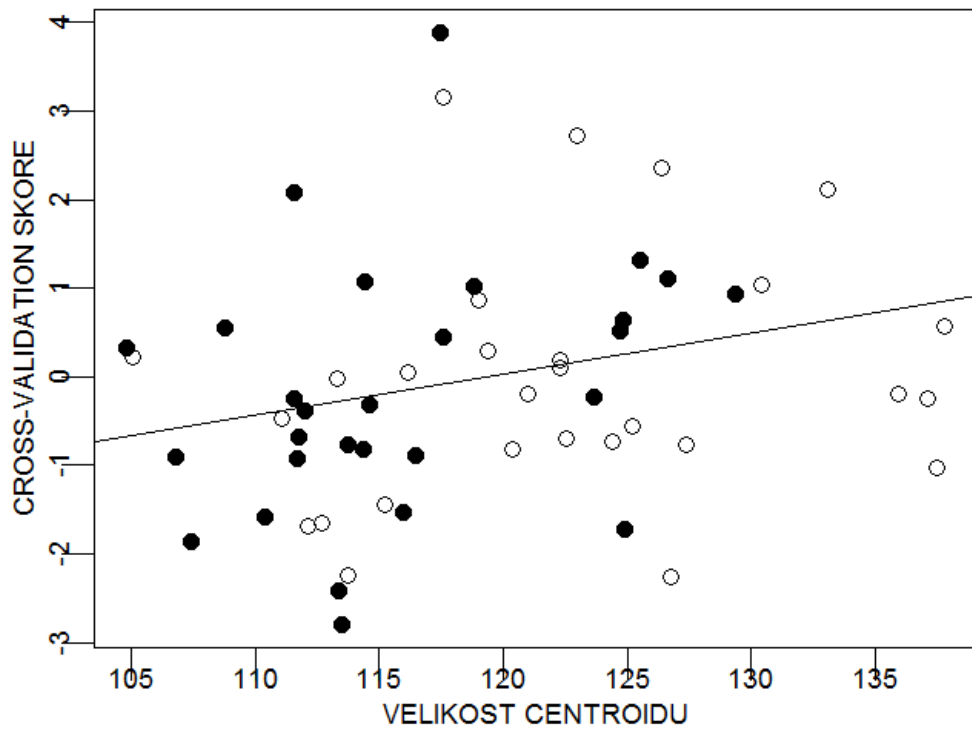
Obr. 18 Bodové grafy skóre PC1 a PC2 pro proximální (vlevo) a distální část tibie (vpravo) současné české populace. První řádek popisuje variabilitu tvaru, druhý řádek variabilitu formy (○ - muži, ● - ženy).



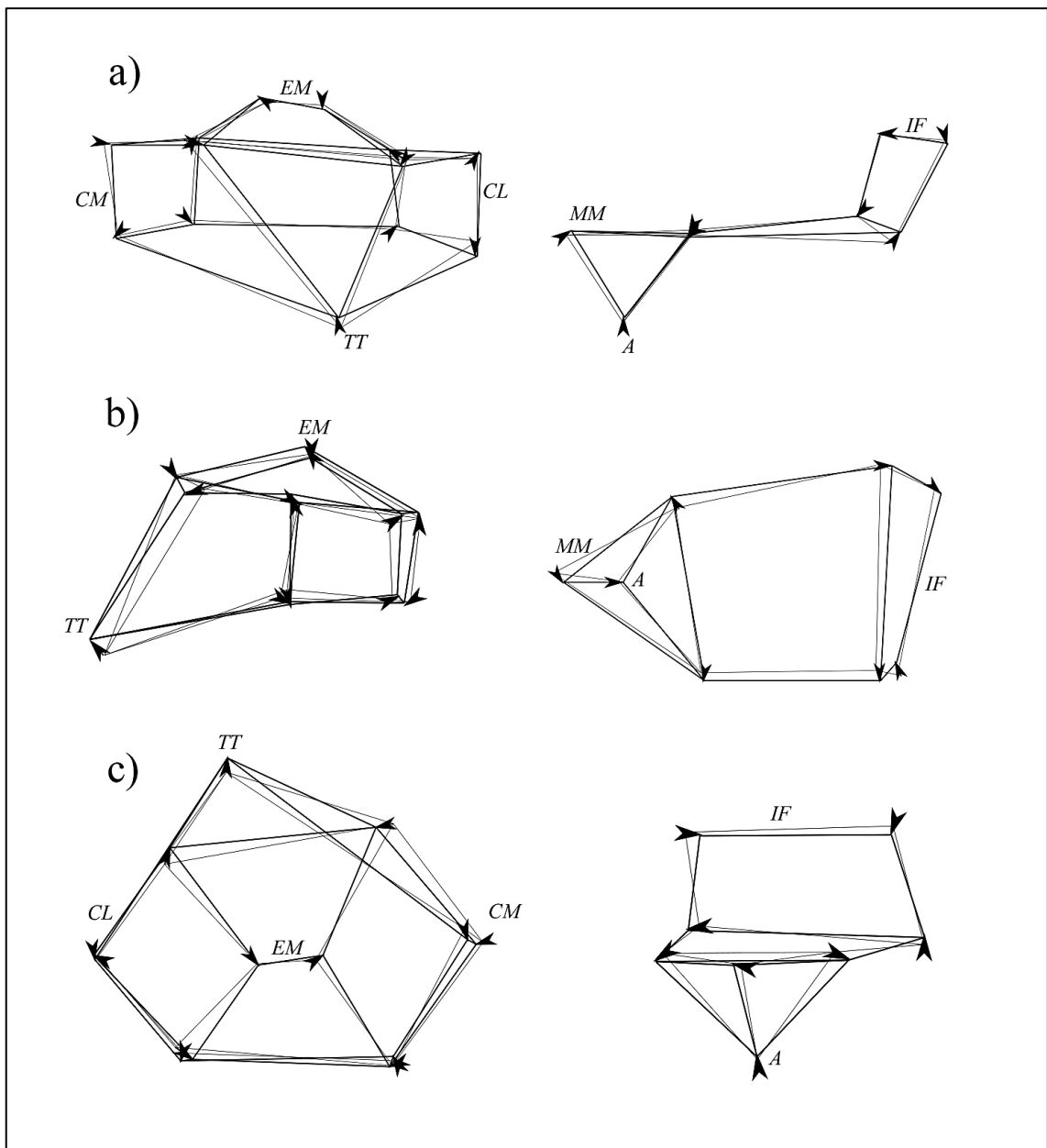
Obr. 19 Vizualizace rozdílů mezi ženským a mužským průměrným tvarem tibiálních kloubních konců současné populace. V levém sloupci je znázorněna část proximální ve frontálním (a), laterálním (b) a horním (c) pohledu, v pravém sloupci část distální frontálně (a), při pohledu zdola (b) a mediálně (c). Vektory jsou třikrát zvětšeny a směřují od konfigurace ženské (tučně) k mužské (tenčí linie). (*CM – condylus medialis, CL – condylus lateralis, TT – tuberositas tibiae, EM – eminentia intercondylaris, MM – malleolus medialis, A – apex, IF – incisura fibularis*).



Obr. 20 Vizualizace rozdílů mezi ženskou a mužskou formou tibiálních kloubních konců současné populace. V levém sloupci je znázorněna část proximální ve frontálním (a), laterálním (b) a horním (c) pohledu, v pravém sloupci část distální frontálně (a), při pohledu zdola (b) a mediálně (c). Vektory směřují od konfigurace ženské (tučně) k mužské (tenčí linie). (*CM* – *condylus medialis*, *CL* – *condylus lateralis*, *TT* – *tuberositas tibiae*, *EM* – *eminentia intercondylaris*, *MM* – *malleolus medialis*, *A* – *apex*, *IF* – *incisura fibularis*).

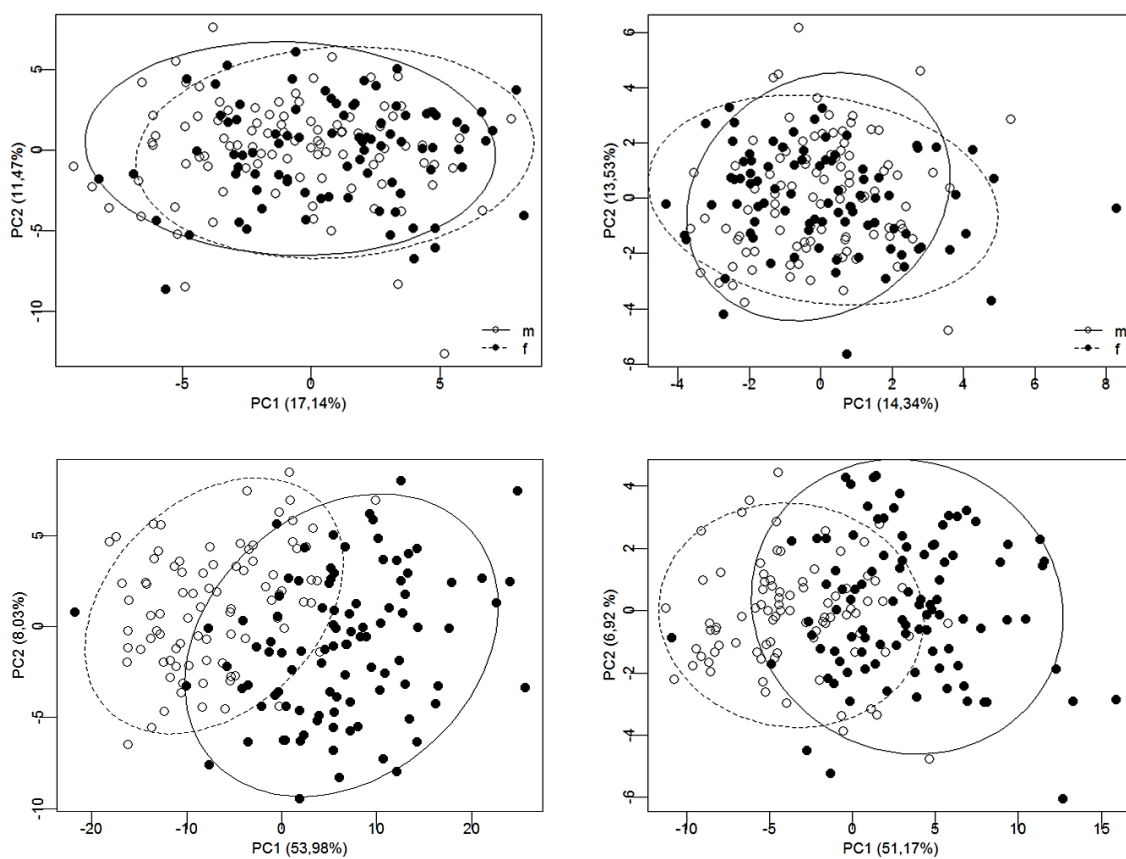


Obr. 21 Znáornění vztahu pohlavního dimorfismu proximální (nahore) a distální (dole) konfigurace současné populace a centroidové velikosti pomocí lineární regrese (○ - muži, ● - ženy).



Obr. 22 Alometrické tvarové změny u proximální a distální části tibie současné populace (velká konfigurace - tučně, malá konfigurace - slabá linie). V levém sloupci část proximální ve frontálním (a), laterálním (b) a horním (c) pohledu, v pravém sloupci část distální frontálně (a), při pohledu zdola (b) a mediálně (c).

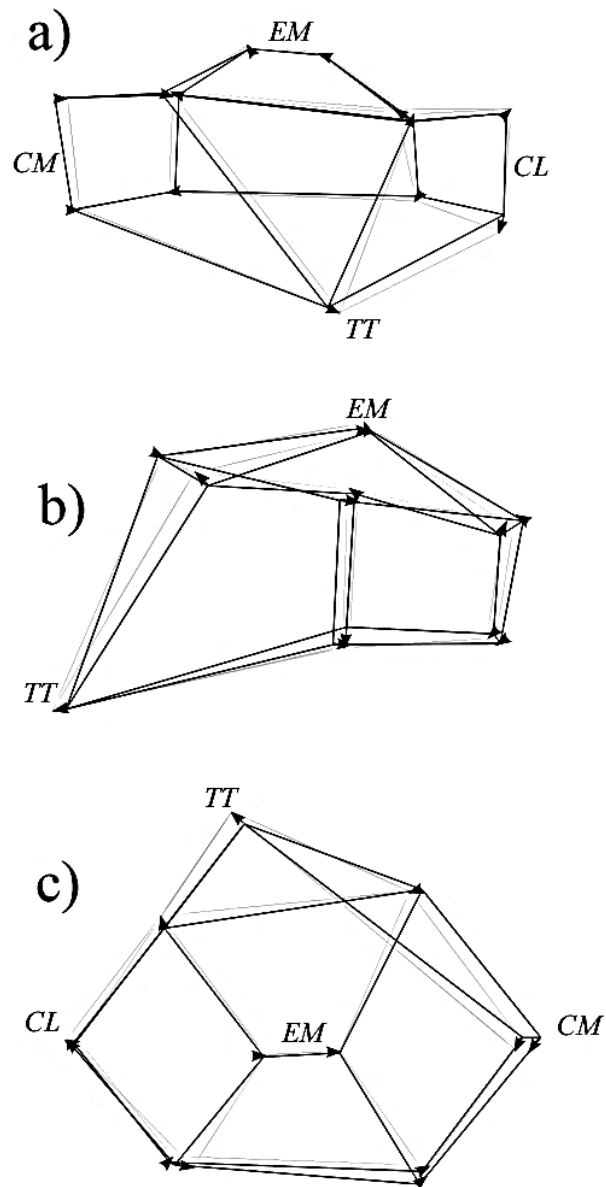
(*CM* – condylus medialis, *CL* – condylus lateralis, *TT* – tuberositas tibiae, *EM* – eminentia intercondylaris, *MM* – malleolus medialis, *A* – apex, *IF* – incisura fibularis).



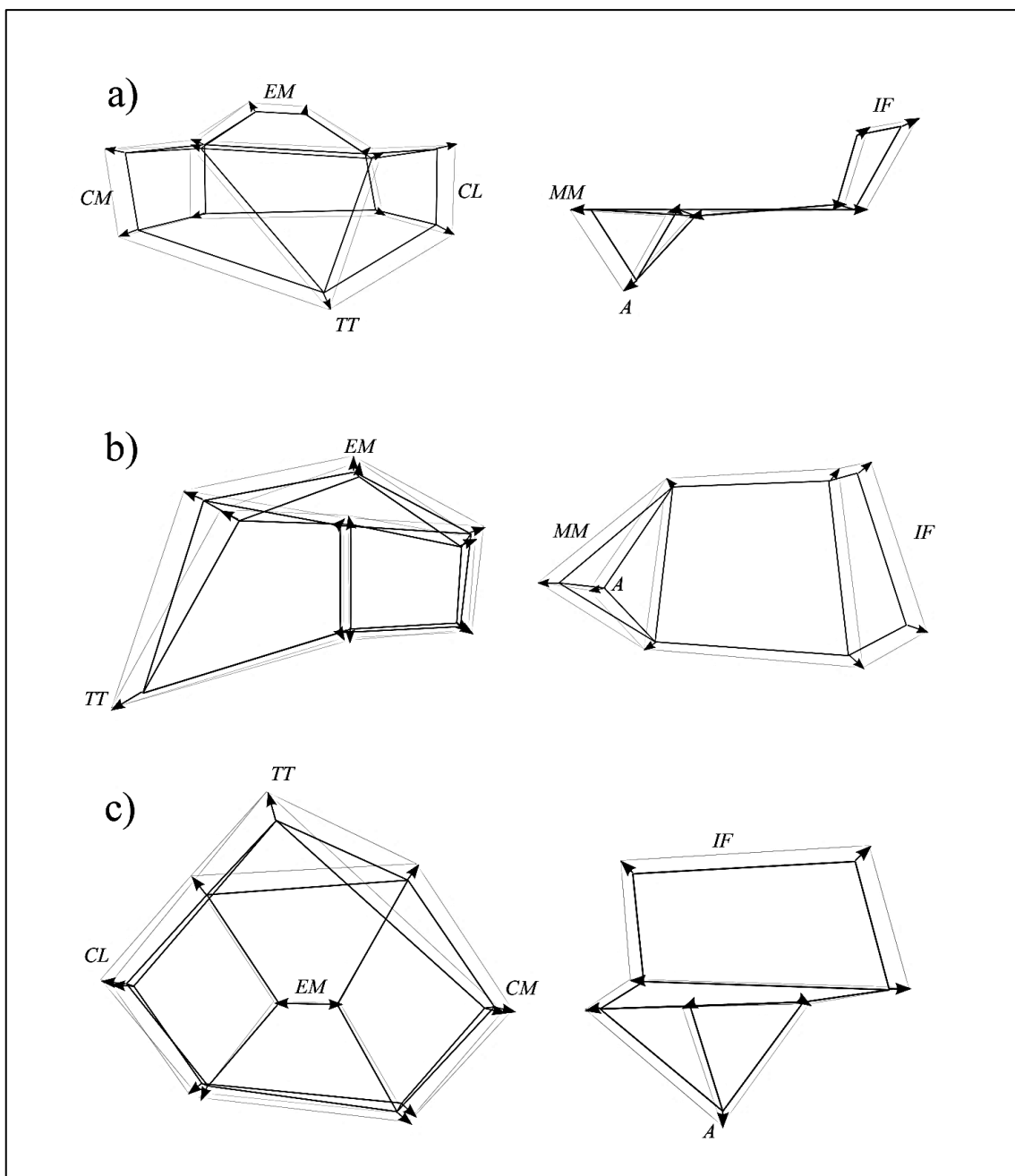
Obr. 23 Bodové grafy skóre PC1 a PC2 pro proximální (vlevo) a distální část (vpravo) souboru spojeného z raně středověkých dat, Pachnerovy sbírky a současné populace.

První řádek popisuje variabilitu tvaru, druhý řádek variabilitu formy

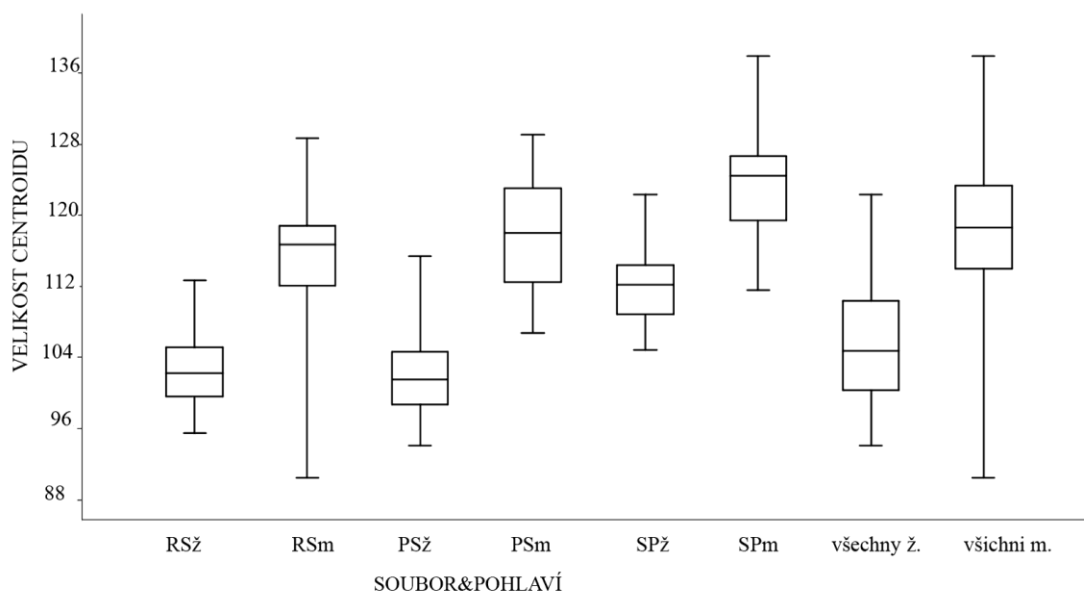
(○ - muži, ● - ženy).



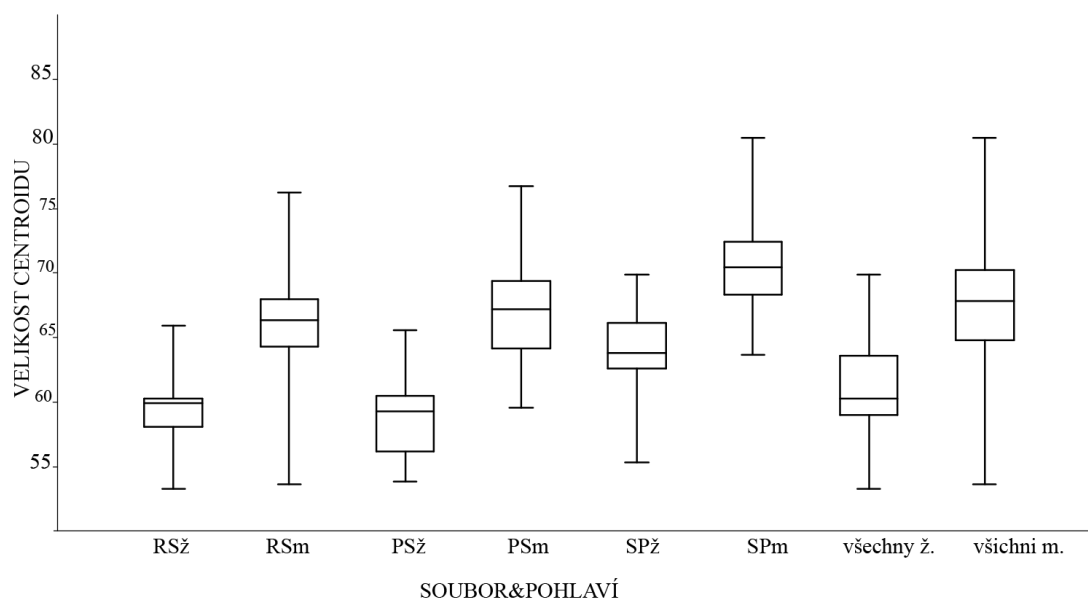
Obr. 24 Vizualizace rozdílů mezi ženským a mužským průměrným tvarem proximální části tibie spojeného souboru (znázorněna ve frontálním (a), laterálním (b) a horním (c) pohledu). Vektory jsou třikrát zvětšeny a směřují od konfigurace ženské (tučně) k mužské (tenčí linie). (*CM* – condylus medialis, *CL* – condylus lateralis, *TT* – tuberositas tibiae, *EM* – eminentia intercondylaris).



Obr. 25 Vizualizace rozdílů mezi ženskou a mužskou formou proximální a distální tibie spojeného souboru. V levém sloupci je znázorněna část proximální ve frontálním (a), laterálním (b) a horním (c) pohledu, v pravém sloupci část distální frontálně (a), při pohledu zdola (b) a mediálně (c). Vektory směřují od konfigurace ženské (tučně) k mužské (tenčí linie). (*CM* – *condylus medialis*, *CL* – *condylus lateralis*, *TT* – *tuberositas tibiae*, *EM* – *eminencia intercondylaris*, *MM* – *malleolus medialis*, *A* – *apex*, *IF* – *incisura fibularis*).



Obr. 26 Krabicový graf rozsahu hodnot centroidové velikosti proximální konfigurace mužských a ženských tibí od raného středověku po současnost (RSŽ – raně středověké ženy, RSm – raně středověcí muži, PSŽ – Pachnerova sbírka, ženy, PSm – Pachnerova sbírka, muži, SPŽ – současná populace, ženy, SPm – současná populace, muži).



Obr. 27 Krabicový graf rozsahu hodnot centroidové velikosti distální konfigurace mužských a ženských tibí (označení souborů viz Obr. 26).

Tab. 9 Průměrné velikosti centroidů proximálních konfigurací dle pohlaví a souboru a jejich relativní rozdíly

	r. středověk	Pachnerova s.	současná p.	všichni
Ženy	102,53	101,95	112,07	105,32
Muži	115,46	117,51	124,47	118,8
Rozdíl (%)	12,61	15,26	11,06	12,8

Tab. 10 Průměrné velikosti centroidů distálních konfigurací dle pohlaví a souboru a jejich relativní rozdíly

	r. středověk	Pachnerova s.	současná p.	všichni
Ženy	59,56	59,13	64,06	60,82
Muži	66,43	67,13	70,7	67,89
Rozdíl (%)	11,53	13,52	10,37	12,80

Tab. 11 P-hodnoty permutačních testů shody průměrů velikostí centroidů proximální části tibiae

	Muži		Ženy	
	r. středověk	Pachnerova s.	r. středověk	Pachnerova s.
Pachnerova s.	0,2228		0,6204	
Současná p.	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001

Tab. 12 P-hodnoty permutačních testů shody průměrů velikostí centroidů distální části tibiae

	Muži		Ženy	
	r. středověk	Pachnerova s.	r. středověk	Pachnerova s.
Pachnerova s.	0,4791		0,5737	
Současná p.	<0,0001	0,0009	<0,0001	<0,0001

4.3. Vliv dožitého věku na variabilitu tvaru a formy proximální a distální části kosti holenní

4.3.1. Analýza věkových změn u raně středověkého souboru

Statisticky významné rozdíly byly identifikovány a popsány nejprve u **tvaru**, a to pouze u proximální části kosti holenní (Tab. 13, 14). Kromě permutační obdoby Hotellingova testu, byly výsledky ověřeny i pomocí mnohorozměrné analýzy rozptylu (Tab. 15). Na bodovém grafu skóre prvních dvou hlavních komponent je patrný rozsáhlý překryv a tendence maturních jedinců shlukovat se v kladných hodnotách PC1, která vysvětluje 17,3 % variability (Obr. 28).

Průměrný tvar skupiny starších jedinců (Maturus, N = 37) charakterizují vyšší kondyly v zadní partii proximální části a mírný anteriorní posun hrbolků, tibiální drsnatiny a předního ohraničení plateau. Více laterálně inklinuje drsnatina, dolní ohraničení kondylů je jak mediálně, tak laterálně blíže k podélné ose kosti (Obr. 29). Navzdory teoretickým předpokladům nebyly odhaleny tvarové rozdíly mezi distálními částmi adultních (N = 28) a maturních (N = 37) jedinců (Tab. 13).

LDA s kros-validací přiřadila jedince do správných věkových skupin s 64,61% úspěšností. Stejně jako tato nízká úspěšnost, i hodnota Mahalanobisovy vzdálenosti indikuje malou odlišnost porovnávaných skupin (Tab. 16). Permutační testy srovnávající centroidy proximální konfigurace adultní a maturní skupiny neprokázaly jejich rozdíl ($p = 0,37$) (Tab. 17, 18, Obr. 30). Rozdíl v centroidové velikosti nebyl nalezen ani u konfigurace distální ($p = 0,636$) (Tab. 19, 20, Obr. 31).

Stejně jako testování rozdílů centroidových velikostí i testování rozdílů **formy** skupin definovaných na základě dožitého věku v rámci tohoto souboru neprokázalo existenci signifikantních rozdílů (Tab. 14).

4.3.2. Analýza věkových změn u Pachnerovy sbírky

S použitím **tvarových** proměnných proximální a distální konfigurace landmarků byly pomocí permutačních testů odhaleny rozdíly pouze u části proximální, a to mezi skupinou adultní (N = 11) a maturní (N = 30) a posléze i mezi kategoriemi Maturus a Senilis (N = 20, N = 30) (Tab. 13). Skupiny Adultus a Maturus odlišuje laterální posun tibiální tuberozity, vyšší laterální kondyl a méně strmá spojnice drsnatiny

s předním okrajem plateau u starších jedinců (Obr. 29). Srovnání počtu mužů a žen v těchto kategoriích prokázalo nerovnoměrné zastoupení pohlaví (10 žen a 1 muž v kategorii adultní a 12 žen a 18 mužů v kategorii maturní).

Mezi skupinami Maturus a Senilis byly nalezeny tyto rozdíly: při pohledu shora lze pozorovat u starších jedinců větší rozestup obou hrbolků (landmarky č. 1 a 2), dále vyšší kondyly díky distálnímu posunu bodů definujících jejich dolní okraj a mírný proximální a mediální posun tibiální drsnatiny. Zboku byl patrný více vpředu lokalizovaný přední okraj laterální facety tibiálního plateau a posun hrbolků směrem dozadu. Naopak body ležící na zadní ploše kondylů jsou u starších jedinců posunuty mírně anteriorně. Shora lze posoudit celkovou proporcionalitu tibiálního plateau, které se lišilo zejména proporcemi laterální facety. Ta byla u skupiny starší 60 let (Senilis) předozadně delší (Obr. 32). Srovnání zastoupení mužů a žen prokázalo identický poměr pohlaví v obou zkoumaných věkových kategoriích (18 mužů a 12 žen v kategorii Maturus, 12 mužů a 8 žen v kategorii Senilis). Vliv dožitého věku byl u proximální části potvrzen ještě mnohorozměrnou analýzou rozptylu (Tab. 15).

LDA s kros-validací přiřadila jedince do správných věkových skupin s 69,05% úspěšností (Adultus/Maturus), obdobný výsledek byl dosažen u skupin Maturus/Senilis (69,07 %). Permutační test srovnávající centroidy proximální konfigurace adultní vs. maturní skupiny, resp. maturní vs. věkové kategorie Senilis, neprokázal jejich rozdíl (0,083, resp. 0,496) (Tab. 18). Rozdíl v centroidové velikosti nebyl nalezen ani u konfigurace distální ($p = 0,125$, resp. 0,086) (Tab. 20).

Testování rozdílů **formy** skupin definovaných na základě dožitého věku v rámci Pachnerovy sbírky prokázalo signifikantní difference pouze mezi věkovou kategorií Adultus a Maturus, a sice u části proximální (Tab. 14). Rozdíly mezi kategoriemi zahrnovaly znaky popsané u analýzy tvaru – laterální posun tibiální tuberozity, vyšší laterální kondyl a méně strmou spojnici drsnatiny s předním okrajem plateau – v kombinaci s mírnou velikostní expanzí. LDA s kros-validací přiřadila jedince do správných věkových skupin s 73,82% úspěšností (Tab. 14).

4.3.3. Analýza věkových změn u současné populace

Signifikantní **tvárové** rozdíly byly identifikovány opět pouze proximálně a to jak permutačními testy, tak mnohorozměrnou analýzou rozptylu (Tab. 13, 15). Podíly prvních dvou PC na celkové variabilitě jsou znázorněny na obrázku 28. Průměrný tvar skupiny starších jedinců (Senilis, N = 37) charakterizují tyto rysy: při pohledu zepředu mají starší jedinci relativně medio-laterálně širší kondyly zejména ve spodní části, tibiální drsnatinu inklinující více laterálně a bod, který ji definuje, je zároveň lokalizován výše než u maturní skupiny (N = 17). Zboku je u starších jedinců patrná strmější spojnice mezi předním okrajem mediální facety a tuberozitou (naopak přední okraj facety laterální je posunut více dozadu) a markantní posun bodů definujících dolní zadní okraj kondylů. Shora se plateau starších jedinců jeví jak medio-laterálně tak antero-posteriorně širší, laterální faceta je však předožadně kratší díky posteriornímu posunu landmarku č. 7 (Obr. 32). Významnost těchto rozdílů a vliv dožitého věku však pravděpodobně snižuje skutečnost, že poměr žen a mužů je v maturním souboru 3:13, zatímco u starších jedinců 14:23.

Diskriminační analýzou s kros-validací jsme u tvarových proměnných dosáhli 73,58% úspěšnosti v přiřazení jedinců do správných věkových kategorií (Tab. 13). Srovnání velikostí centroidů proximální konfigurace různých věkových kategorií (Maturus vs. Senilis) prokázalo jejich rozdíl ve smyslu větší centroidové velikosti maturní skupiny ($p = 0,02$), což je způsobeno odlišnou skladbou ve smyslu pohlaví (Tab.18). Rozdíl v centroidové velikosti však nebyl identifikován u konfigurace distální ($p = 0,07$) (Tab. 20).

Testování rozdílů **formy** skupin definovaných na základě dožitého věku v rámci současné populace neprokázalo signifikantní difference mezi věkovou kategorií Maturus a Senilis u žádné z konfigurací (Tab. 14). Adultní jedinci nebyli testováni z důvodu jejich nízkého zastoupení v souboru (N = 3).

4.3.4. Analýza věkových změn u spojeného souboru

Signifikantní **tvárové** rozdíly byly identifikovány jak proximálně, tak distálně, a sice mezi věkovou skupinou Maturus a věkovou skupinou Senilis (Tab. 13).

U horního kloubního konce starších jedinců byl při pohledu zepředu patrný distální posun obou hrbolků, celkové zúžení horní části kondylů (přiblížením obou bodů

definujících největší šířku tibiálního plateau), naopak relativní rozšíření v dolní oblasti kondylů a mediální a proximální posun tuberozity. Při pohledu z boku je u starších jedinců ve srovnání s mladšími znát markantní posteriorní posun bodů definujících přední okraj plateau a bodů ležících na dolním zadním okraji kondylů. Shora je patrné, že předozadní rozměr obou facet je u starších jedinců menší (Obr. 33). Na bodovém grafu skóre prvních dvou hlavních komponent je u proximální části kosti holenní patrná tendence k rozdělení podle komponenty první (18,00 % vysvětlené variability), přičemž se jedinci mladší koncentrují spíše v jejích kladných hodnotách (Obr. 34).

Statisticky významné rozdíly (při použití tvarových proměnných) byly identifikovány i u části distální (opět při srovnání Maturus a Senilis). Na bodovém grafu skóre prvních dvou hlavních komponent (PC1 14,86 %; PC2 14,53 %) se maturní jedinci koncentrují spíše v záporných hodnotách PC1 (Obr. 34). U dolního kloubního konce je u starších jedinců při pohledu zdola zjevný anteriorní posun bodu, který leží nejvíce mediálně na obrysu vnitřního kotníku (landmark č. 19), a posteriorní posun vrcholu mediálního kotníku. Dále se mění i tvar dolní kloubní plochy, která je u starších jedinců medio-laterálně užší a více čtvercová než u věkové kategorie Maturus. Z mediálního pohledu je opět vidět posteriorní posun vrcholu mediálního kotníku a navíc i bodů vymežujících fibulární incisuru (Obr. 33).

Na rozdíl od PCA analýzy tvaru, jsou u **formy** rozdíly mezi věkovými skupinami proximální části signifikantní i při srovnání věkové kategorie Adultus s věkovou kategorií Maturus ($p < 0,001$) (Tab. 14). V PCA analýze formy zde vysvětlují první dvě komponenty téměř 60 % celkové variability (PC1 49,78 % a PC2 8,83 %), přičemž se adultní jedinci shlukují v záporných hodnotách PC1 a maturní v kladných. Na obrázku 34 je zobrazena i skupina Senilis, kterou od prvních dvou zmíněných odděluje skóre komponenty druhé. Průměrná forma skupiny Maturus byla ve srovnání se skupinou Adultus větší, s laterálněji posunutou tibiální tuberozitou. Srovnání forem kategorií Maturus a Senilis ukázalo téměř shodné trendy jako výsledky analýzy tvarové (Obr. 33): u starších jedinců bylo patrné zúžení kondylů v horní části, naopak rozšíření v části dolní, mediálně a proximálně posunutá tibiální drsnatina, méně strmá spojnice této drsnatiny s tibiálním plateau, posun bodů vymežujících dolní zadní okraje kondylů směrem posteriorním a posun bodů definujících mediální okraj mediálního kondylu směrem anteriorním.

U formy distální části výsledek testování potvrdil signifikantní rozdíly pouze mezi skupinou adultní a maturní (Tab. 14) s o něco vyšším podílem PC1 na celkové variabilitě (PC1 52,12 %, PC2 7,44 %). I zde je zřejmá tendence adultní skupiny shlukovat se v záporných hodnotách PC1 (Obr. 34). Průměrná forma skupiny Maturus byla ve srovnání s průměrnou formou kategorie Adultus větší. Kromě velikostní expanze byl u vrcholu mediálního kotníku a bodu definujícího jeho mediální obrys patrný mírný posun směrem anteriorním.

Tab. 13 Výsledky diskriminační analýzy a permutačních testů za použití tvarových proměnných proximální a distální konfigurace u souborů dělených na základě dožitého věku (ad. - Adultus, mat. - Maturus, sen. - Senilis)

soubor	část		N	% správně klasif. (bez kros-val.)	% správně klasif. (s kros-val.)	Hotelling p	Perm. p																																																																																																																									
RS	Prox.	ad.	28	95,38	64,61	0,051	0,046																																																																																																																									
		mat.	37						Dis.	ad.	28	70,76	55,38	0,704	0,804	mat.	37	PS	Prox.	ad.	11	85,71	69,05	0,022	0,020	mat.	30	83,33	69,07	0,021	0,017	sen.	20					Dis.	ad.	11	70,95	69,05	0,147	0,154	mat.	30	57,14	42,86	0,994	0,994	sen.	20					SP	Prox.	ad.	3	x	x	x	x	mat.	17	81,13	73,58	0,031	0,029	sen.	37					Dis.	ad.	3	x	x	x	x	mat.	17	77,36	67,92	0,059	0,052	sen.	37					Všichni	Prox.	ad.	42	66,93	61,42	0,107	0,102	mat.	84	71,43	69,71	<0,001	<0,001	sen.	57					Dis.	ad.	42	70,08	60,63	0,672	0,672	mat.	84	68,57	60,71	0,020	0,021
	Dis.	ad.	28	70,76	55,38	0,704	0,804																																																																																																																									
		mat.	37					PS	Prox.	ad.	11	85,71	69,05	0,022	0,020	mat.	30			83,33	69,07	0,021	0,017	sen.	20					Dis.	ad.	11	70,95	69,05	0,147	0,154	mat.		30	57,14	42,86	0,994	0,994	sen.	20					SP	Prox.	ad.	3	x	x	x			x	mat.	17	81,13	73,58	0,031	0,029	sen.	37					Dis.	ad.	3	x	x		x	x	mat.	17	77,36	67,92	0,059	0,052	sen.	37					Všichni	Prox.	ad.	42			66,93	61,42	0,107	0,102	mat.	84	71,43	69,71	<0,001	<0,001	sen.	57					Dis.	ad.		42	70,08	60,63	0,672	0,672	mat.	84	68,57	60,71	0,020	0,021	sen.
PS	Prox.	ad.	11	85,71	69,05	0,022	0,020																																																																																																																									
		mat.	30	83,33	69,07	0,021	0,017																																																																																																																									
		sen.	20																																																																																																																													
	Dis.	ad.	11	70,95	69,05	0,147	0,154																																																																																																																									
		mat.	30	57,14	42,86	0,994	0,994																																																																																																																									
		sen.	20																																																																																																																													
SP	Prox.	ad.	3	x	x	x	x																																																																																																																									
		mat.	17	81,13	73,58	0,031	0,029																																																																																																																									
		sen.	37																																																																																																																													
	Dis.	ad.	3	x	x	x	x																																																																																																																									
		mat.	17	77,36	67,92	0,059	0,052																																																																																																																									
		sen.	37																																																																																																																													
Všichni	Prox.	ad.	42	66,93	61,42	0,107	0,102																																																																																																																									
		mat.	84	71,43	69,71	<0,001	<0,001																																																																																																																									
		sen.	57																																																																																																																													
	Dis.	ad.	42	70,08	60,63	0,672	0,672																																																																																																																									
		mat.	84	68,57	60,71	0,020	0,021																																																																																																																									
		sen.	57																																																																																																																													

Tab. 14 Výsledky diskriminační analýzy a permutačních testů rozdílů formy proximální a distální konfigurace u souborů dělených na základě dožitého věku (ad. - Adultus, mat. - Maturus, sen. - Senilis)

soubor	část		N	% správně klasif. (bez kros-val.)	% správně klasif. (s kros-val.)	Hotelling p	Perm. p
RS	Prox.	ad.	28	73,85	63,08	0,115	0,117
		mat.	37				
	Dis.	ad.	28	58,46	50,77	0,282	0,286
		mat.	37				
PS	Prox.	ad.	11	78,57	73,82	0,002	0,002
		mat.	30	63,27	57,14	0,873	0,869
		sen.	20				
	Dis.	ad.	11	60,74	55,68	0,276	0,354
		mat.	30	63,27	59,18	0,622	0,623
		sen.	20				
SP	Prox.	ad.	3	x	x	x	x
		mat.	17	73,58	71,7	0,062	0,054
		sen.	37				
	Dis.	ad.	3	x	x	x	x
		mat.	17	69,81	69,81	0,170	0,172
		sen.	37				
Všichni	Prox.	ad.	42	74,8	71,65	<0,001	<0,001
		mat.	84	67,86	67,14	<0,001	<0,001
		sen.	57				
	Dis.	ad.	42	67,72	66,93	0,002	0,001
		mat.	84	62,14	61,43	0,154	0,164
		sen.	57				

Tab. 15 Výsledky mnohorozměrné analýzy rozptylu tvarových proměnných proximální a distální konfigurace u souborů dělených na základě dožitého věku (ad. - Adultus, mat. - Maturus, sen. - Senilis)

soubor	část	věk	N	Wilksovo λ	F	p
RS	Prox.	ad. mat.	28 37	0,69	3,69	0,002
	Dis.	ad. mat.	28 37	0,88	1,09	0,371
PS	Prox.	ad. mat. sen.	11 30 20	0,56	1,82	0,032
	Dis.	ad. mat. sen.	11 30 20	0,73	0,91	0,574
SP	Prox.	ad. mat. sen.	3 17 37	0,54	1,78	0,039
	Dis.	ad. mat. sen.	3 17 37	0,61	1,42	0,142
všichni	Prox.	ad. mat. sen.	42 84 57	0,46	11,96	<0,001
	Dis.	ad. mat. sen.	42 84 57	0,46	8,05	<0,001

Tab. 16 Mahalanobisovy vzdálenosti mezi věkovými kategoriemi jednotlivých souborů

SROVNÁVANÉ SOUBORY	MAHALANOBISOVA VZDÁLENOST MEZI SOUBORY	
	PROX.	DIS.
RS Adultus/Maturus	0,119	x
PS Adultus/Maturus	0,297	x
PS Maturus/Senilis	0,114	x
SP Maturus/Senilis	0,217	x

Tab. 17 Průměrné velikosti centroidů proximálních konfigurací dle dožitého věku a souboru

	RS	PS	SP	všichni
Adultus	110,81	113,45	116,35	111,86
Maturus	108,84	108,33	122,61	111,35
Senilis	x	110,23	116,88	114,5

Tab. 18 P-hodnoty permutačních testů shody průměrů velikostí centroidů proximální části tibie dle dožitého věku a souboru (RSad. – raně středověké adultní, RSmat. – raně středověké maturní, PSad. – Pachnerova sbírka, adultní, PSmat. – Pachnerova sbírka, maturní, PSsen. – Pachnerova sbírka, Senilis, SPad. – současná populace, adultní, SPmat. – současná populace, maturní, SPsen. – současná populace, Senilis)

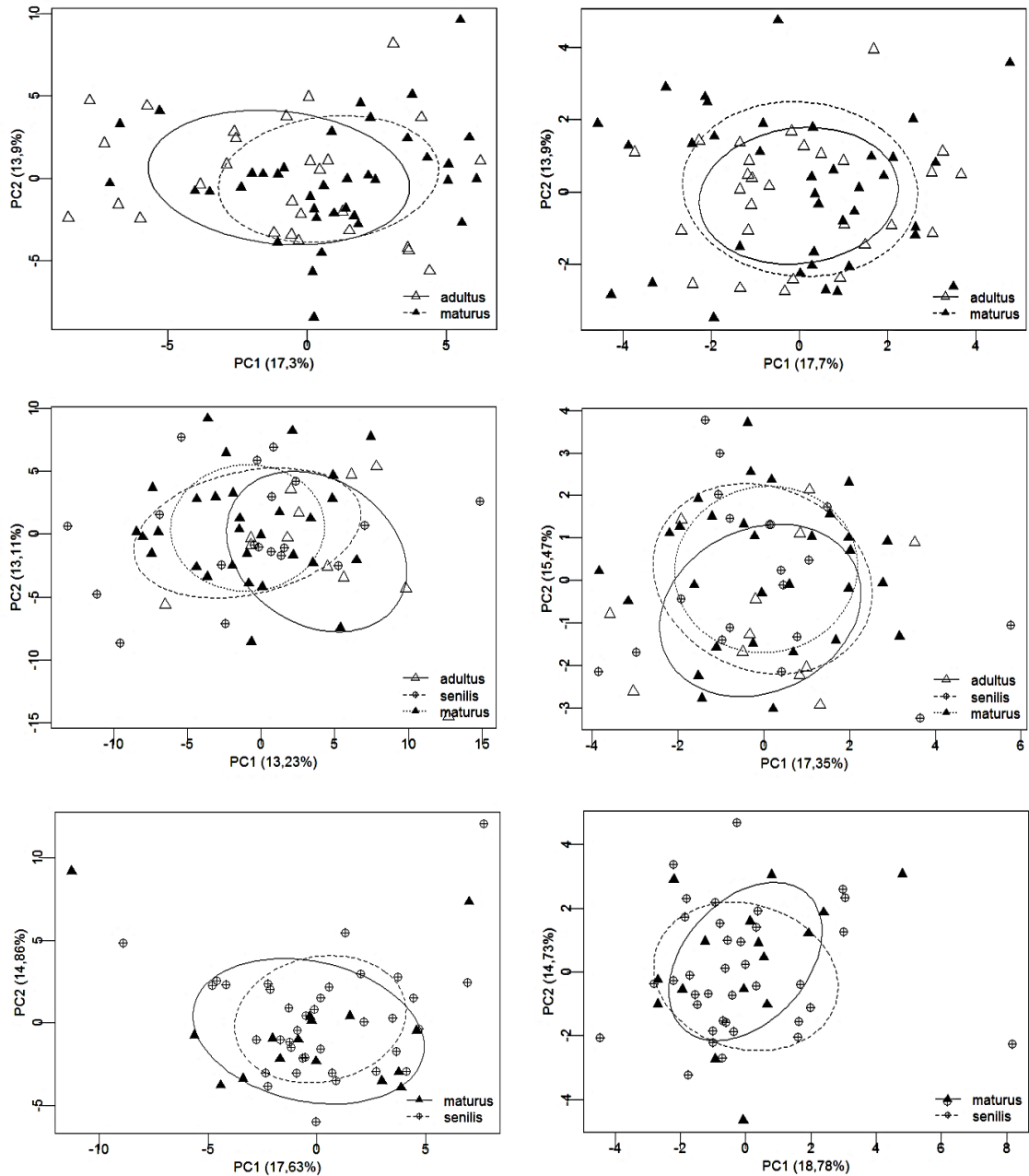
	RSad.	RSmat.	PSad.	PSmat.	PSsen.	SPad.	SPmat.
RSmat.		0,37					
PSad.	0,422	0,115					
PSmat.	0,295	0,807	0,083				
PSsen.	0,842	0,606	0,411	0,496			
SPad.	0,35	0,158	0,562	0,136	0,389		
SPmat.	<0,001	<0,001	0,008	<0,001	0,002	0,302	
SPsen.	0,005	<0,001	0,186	<0,001	0,009	0,913	0,017

Tab. 19 Průměrné velikosti centroidů distálních konfigurací dle dožitého věku a souboru

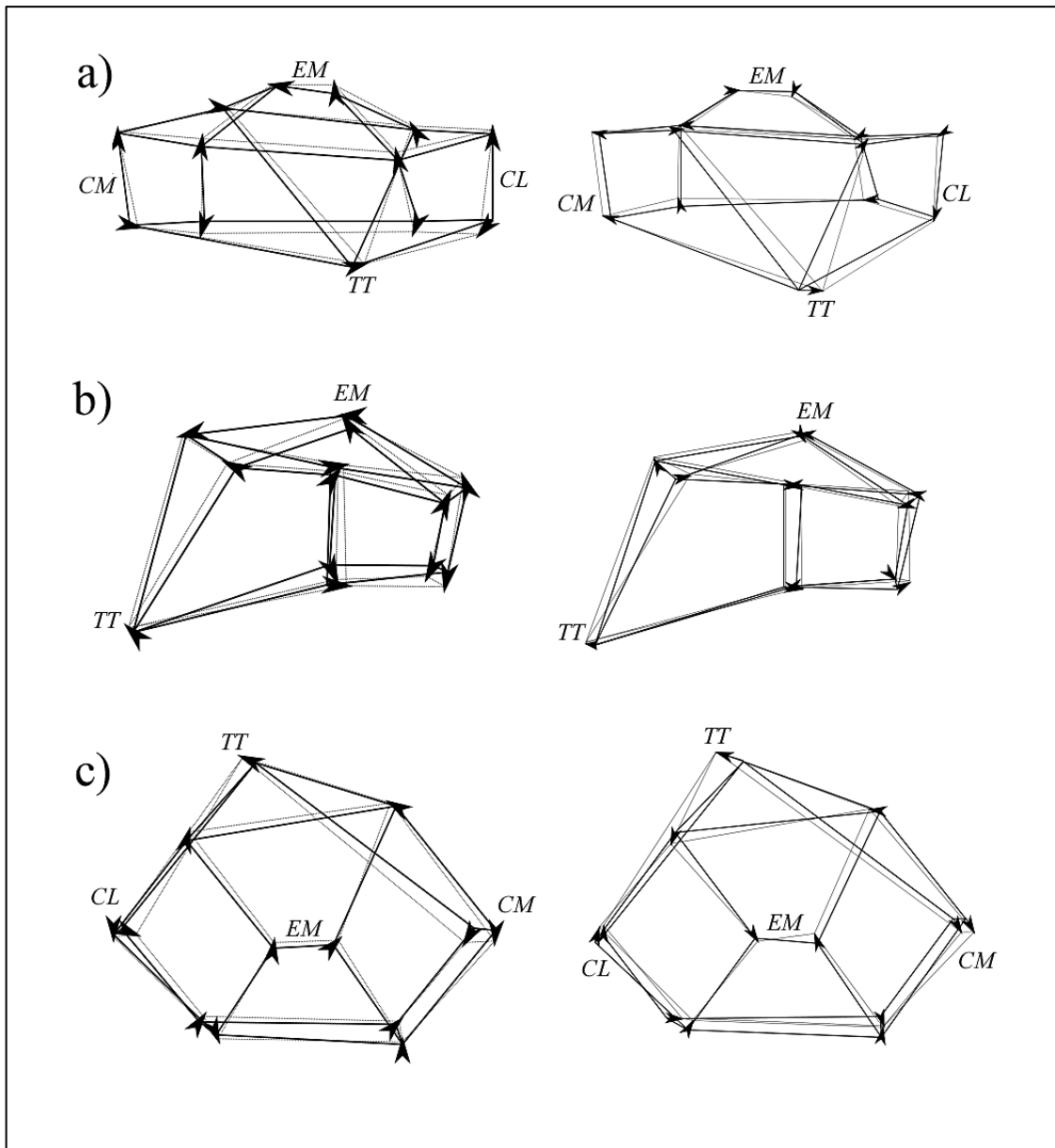
	RS	PS	SP	všichni
Adultus	63,69	64,61	64,78	64,05
Maturus	63,12	61,74	69,42	63,83
Senilis	x	64,53	66,86	66,06

Tab. 20 P-hodnoty permutačních testů shody průměrů velikostí centroidů distální části tibie dle dožitého věku a souboru (zkratky názvů souborů, viz Tab. 18)

	RSad.	RSmat.	PSad.	PSmat.	PSsen.	SPad.	SPmat.
RSmat.	0,636						
PSad.	0,509	0,317					
PSmat.	0,125	0,252	0,125				
PSsen.	0,598	0,364	0,915	0,086			
SPad.	0,741	0,59	0,984	0,343	0,959		
SPmat.	0,001	<0,001	0,011	<0,001	0,019	0,181	
SPsen.	0,008	0,001	0,161	<0,001	0,11	0,445	0,066

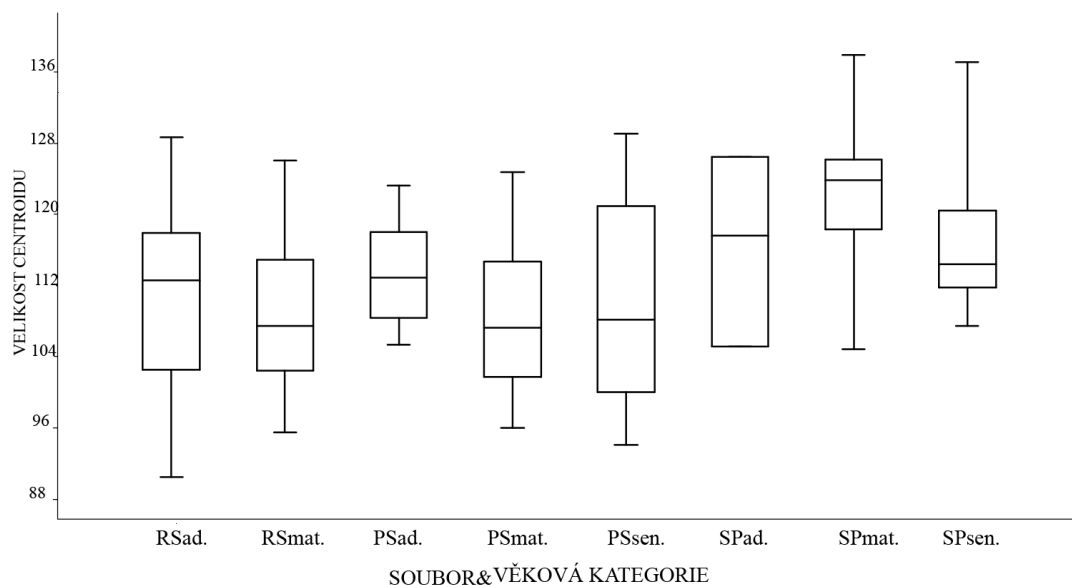


Obr. 28 Bodové grafy skóre PC1 a PC2 pro tvar proximální (vlevo) a distální části tibie (vpravo) dle dožitého věku. První řádek popisuje variabilitu tvaru v souboru raně středověkém, druhý v souboru Pachnerovy sbírky, třetí u současné populace (Δ - Adultus; \blacktriangle - Maturus; \circ - Senilis).

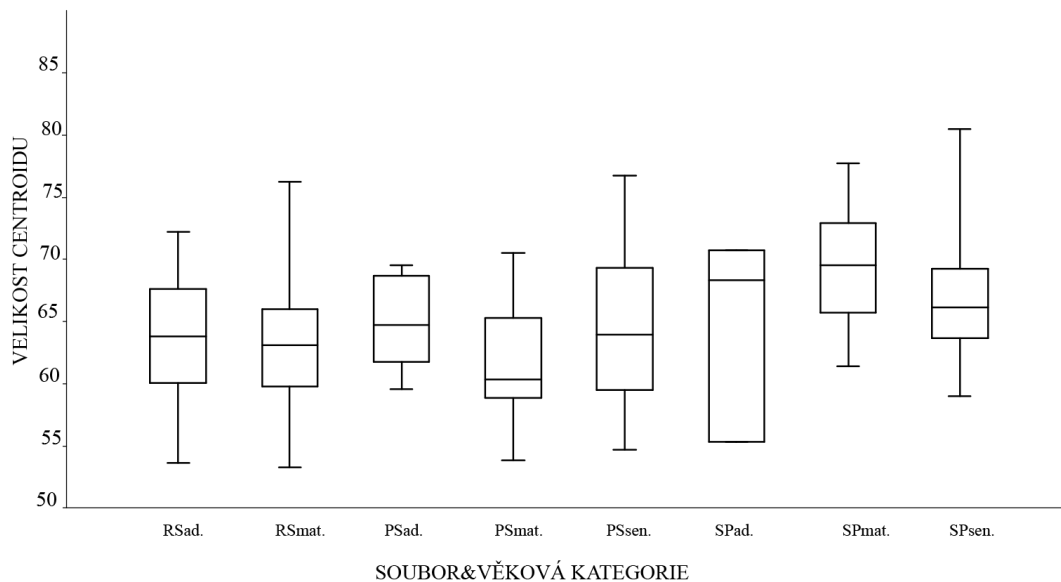


Obr. 29 Vizualizace věkových změn proximální části znázorňující rozdíly mezi adultní a maturní skupinou raně středověké populace (v levém sloupci) a mezi adultní a maturní skupinou Pachnerovy sbírky (vpravo) v pohledu frontálním (a), laterálním (b) a horním (c). Vektory směřují od konfigurace mladší skupiny (tučně) ke starší (tenčí linie).

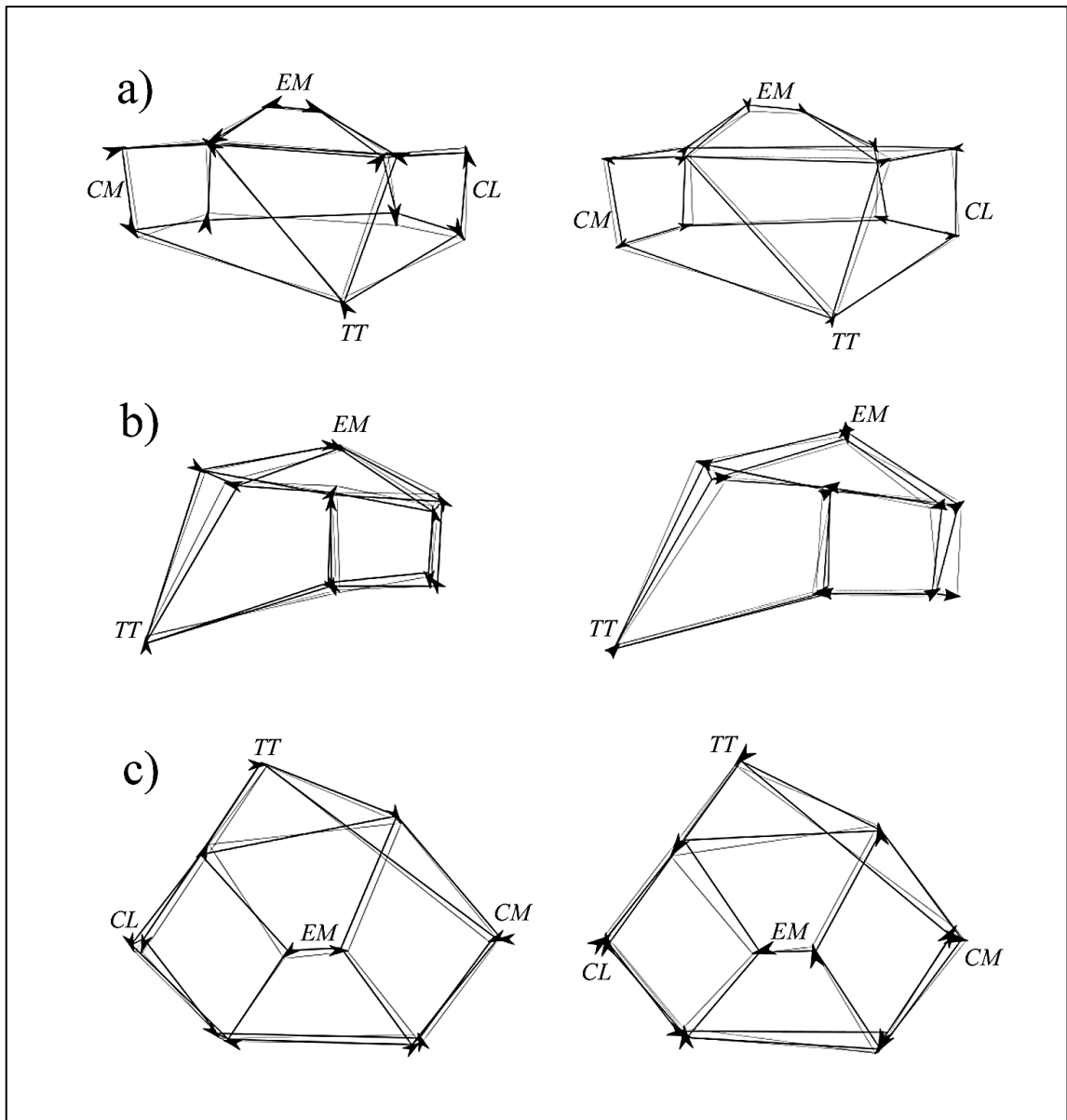
(*CM – condylus medialis, CL – condylus lateralis, TT – tuberositas tibiae, EM – eminentia intercondylaris*).



Obr. 30 Krabicový graf rozsahu hodnot centroidové velikosti proximální konfigurace tibií různých věkových kategorií od raného středověku po současnost (zkratky názvů souborů, viz Tab. 18).

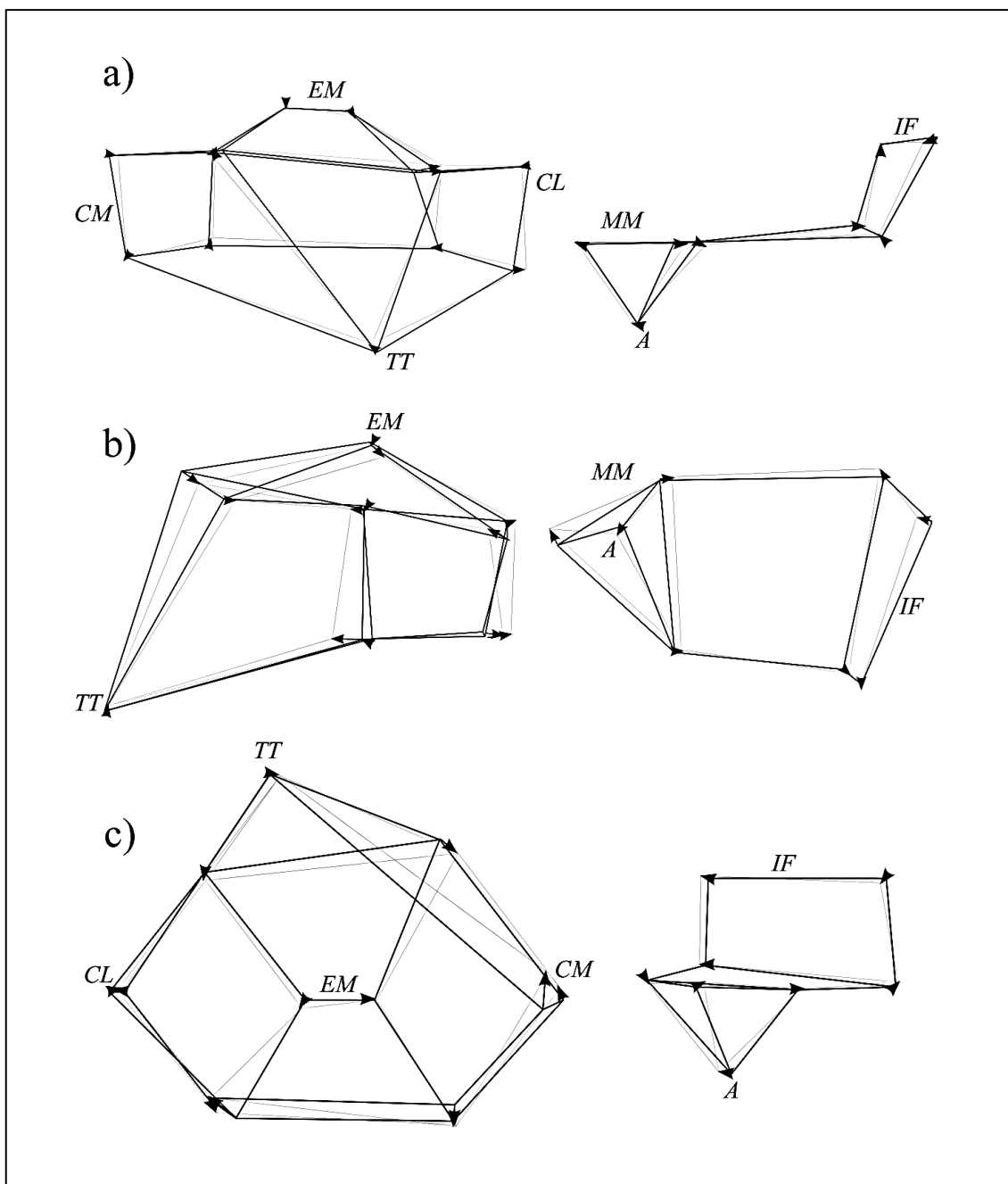


Obr. 31 Krabicový graf rozsahu hodnot velikostí centroidů distální konfigurace tibiae různých věkových kategorií od raného středověku po současnost (zkratky názvů souborů, viz Tab. 18).

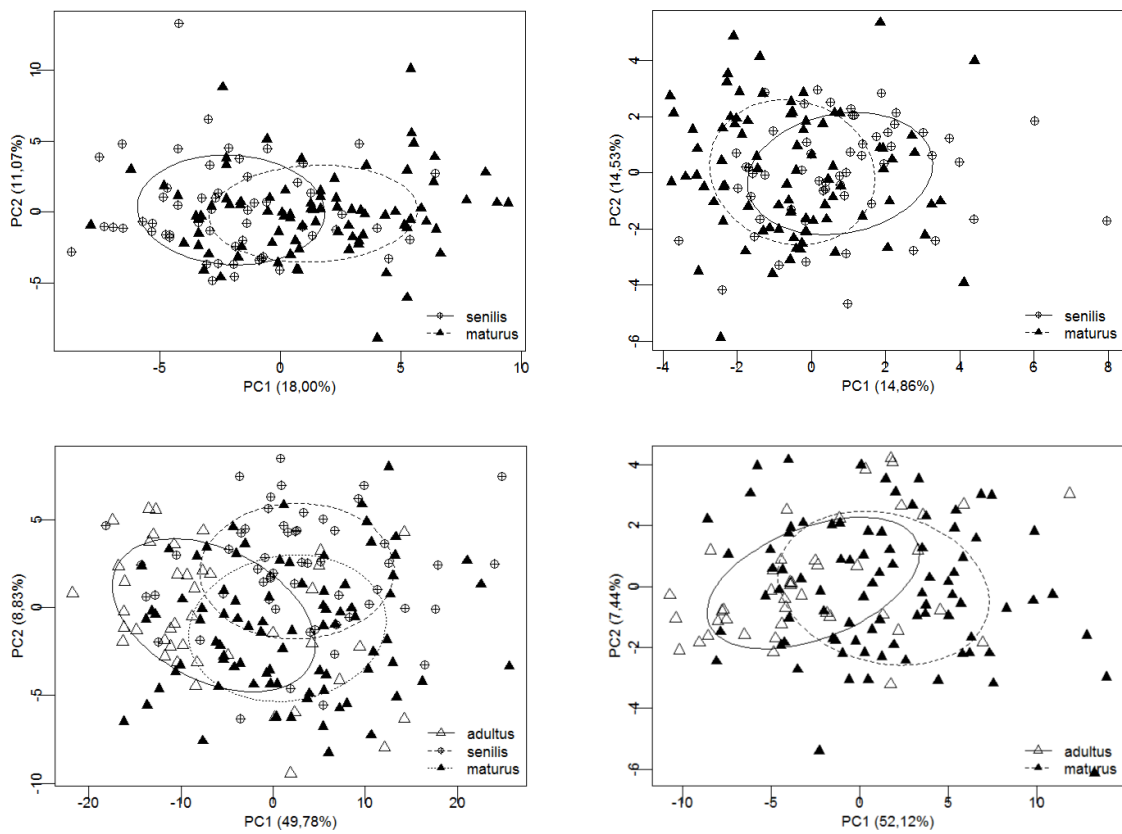


Obr. 32 Vizualizace věkových změn proximální části znázorňující rozdíly mezi kategoriemi Maturus a Senilis Pachnerovy sbírky (v levém sloupci) a u současné populace (vpravo) v pohledu frontálním (a), laterálním (b) a horním (c). Vektory směřují od konfigurace mladší skupiny (tučně) ke starší (tenčí linie).

(*CM* – *condylus medialis*, *CL* – *condylus lateralis*, *TT* – *tuberositas tibiae*, *EM* – *eminentia intercondylaris*).



Obr. 33 Vizualizace věkových změn proximální (vlevo) a distální části (vpravo) znázorňující rozdíly mezi skupinou Maturus a Senilis spojeného souboru. Proximální části v pohledu frontálním (a), laterálním (b) a horním (c), distální část v pohledu frontálním (a), dolním (b) a mediálním (c). Vektory směřují od konfigurace mladší skupiny (tučně) ke skupině starší (tenčí linie). (*CM – condylus medialis, CL – condylus lateralis, TT – tuberositas tibiae, EM – eminentia intercondylaris, MM – malleolus medialis, A – apex, IF – incisura fibularis*).

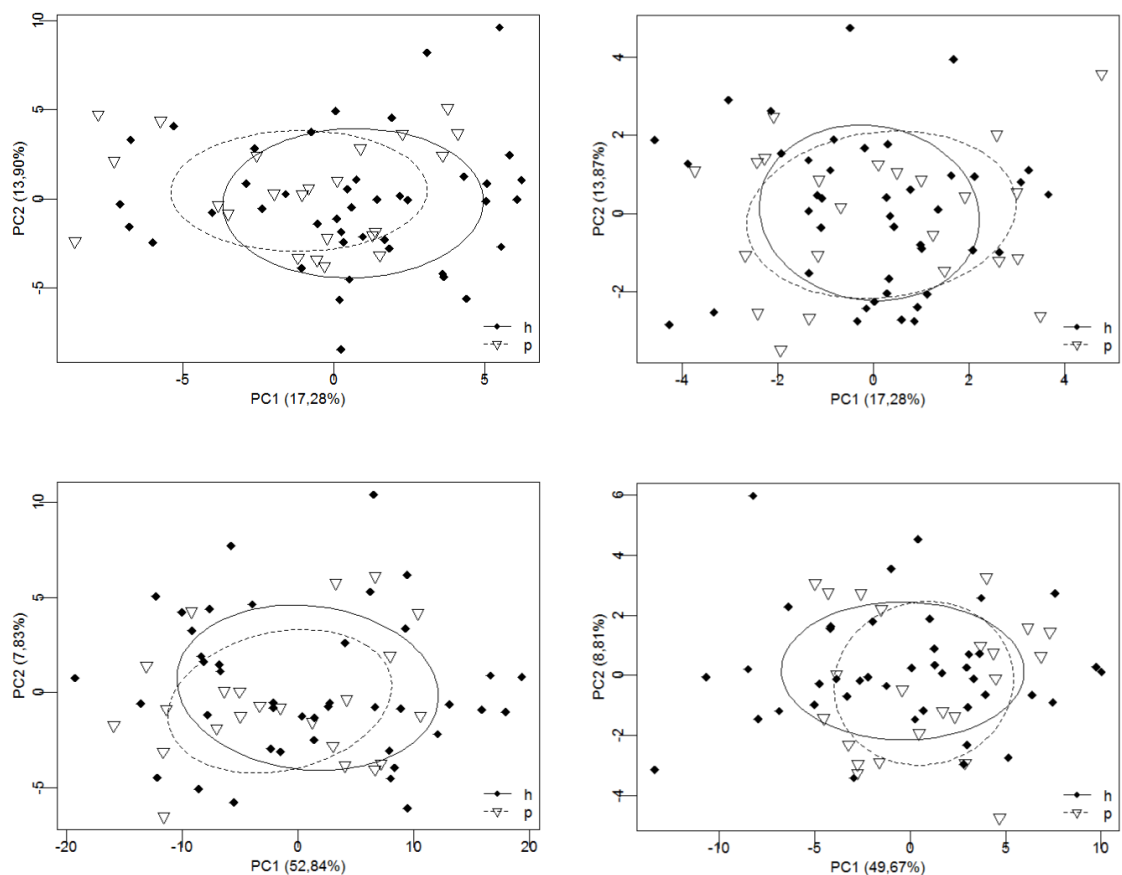


Obr. 34 Bodové grafy skóre PC1 a PC2 pro proximální (vlevo) a distální část (vpravo) spojeného souboru děleného dle dožitého věku. První řádek popisuje variabilitu tvaru, druhý řádek variabilitu formy (Δ - Adultus; \blacktriangle - Maturus; \circ – Senilis).

4.4. Vliv sociálního statusu na variabilitu tvaru a formy proximální a distální části kosti holenní

4.4.1. Analýza vlivu sociálního statusu u raně středověkého souboru

V dalším kroku byl celý soubor rozdělen podle společenského postavení odvozeného z lokalizace hrobu v rámci mikulčické aglomerace na 42 jedinců pohřbených na hradišti a 23 jedinců pohřbených v areálu podhradí. Signifikantní rozdíly mezi skupinami nebyly prokázány a rozdělení skupin není patrné ani na bodových grafech první a druhé komponenty (Tab. 21, Obr. 35).



Obr. 35 Bodové grafy skóre PC1 a PC2 pro proximální (vlevo) a distální část (vpravo) raně středověkého souboru rozděleného na základě předpokládaného sociálního statusu.

První řádek popisuje variabilitu tvaru, druhý řádek variabilitu formy

(Δ - podhradí; \blacklozenge - hrad).

Tab. 21 Výsledky diskriminační analýzy a permutačních testů rozdílů tvaru a formy proximální a distální konfigurace u souborů dělených na základě lokalizace pohřebiště v rámci aglomerace (P – podhradí, H – hrad)

Analýza	část	N	% správně klasif. (bez kros-val.)	% správně klasif. (s kros-val.)	Hotelling p	Perm. p
Tvar	Prox.	P 42	83,07	52,31	0,653	0,652
		H 23				
	Dis.	P 42	76,92	60,01	0,165	0,159
		H 23				
Forma	Prox.	P 42	67,69	63,08	0,212	0,206
		H 23				
	Dis.	P 42	66,15	64,62	0,521	0,519
		H 23				

4.5. Vliv pozice na časové ose na variabilitu tvaru a formy proximální a distální části tibie

4.5.1. Analýza rozdílů mezi raně středověkým souborem a Pachnerovou sbírkou

Statisticky významné rozdíly ve **tvaru** byly mezi populačními skupinami různého datování identifikovány a popsány zvláště u proximální i distální části kosti holenní (Tab. 22). Proximálně je zřejmé, že na bodovém grafu skóre prvních dvou hlavních komponent (PC1 17,14 %, PC2 11,47 % vysvětlené variability) zauímají chronologicky starší (raně středověké) tibie polohu spíše v záporných hodnotách PC1 (Obr. 36). Stejně tendence jsou patrné i při chronologickém členění souboru žen (Obr. 37) a mužů (Obr. 38). Při pohledu zepředu je u časově bližší novověké skupiny patrný mírný proximální a mediální posun tuberozity, kondyly jsou stejně vysoké, hrbolky relativně nižší. Ze strany je navíc zjevný menší sklon spojnice drsnatiny a tibiálního plateau a výrazný posun bodů definujících zadní dolní okraj kondylů směrem posteriorním. Shora vidíme anteriorní posun obou bodů ležících na mediálním okraji mediálního kondylu, posteriorní posun obou hrbolků a mediální posun bodů ohraničujících přední okraj plateau (Obr. 39). Podíl jedinců úspěšně klasifikovaných do populací různého datování v LDA je 66,93 % (Tab. 22). Hodnota Mahalanobisovy vzdálenosti ukazuje nejmenší odlišnost ze všech chronologických srovnání populačních skupin u proximální části tibie a naopak nejvýraznější odlišnost u části distální (Tab. 23).

Rovněž bodový graf PC1 a PC2 s použitím tvarových proměnných distální části ukazuje překryv obou chronologicky vzdálených populací a tendenci k rozdělení, zde ovšem podle komponenty druhé (PC1 - 14,33 %, PC2 - 13,53 %) (Obr. 36). Podobný grafický popis variability jsme získali i u souborů žen různého datování (Obr. 37, Tab. 24). U mužů se skupiny z velké části překrývaly, ale i zde byly tvarové difference na rozdíl od proximální části statisticky signifikantní (Obr. 38, Tab. 25).

Novověké distální tibie jsou ve srovnání se středověkými výrazně užší, vrchol mediálního kotníku je posunut mírně proximálně a posteriorně, body definující fibulární zářez leží relativně výše a jejich dolní kloubní faceta má více pravidelný (čtvercový) tvar (Obr. 39). Podíl úspěšně klasifikovaných jedinců v LDA je 66,14 % (Tab. 22).

U obou konfigurací jsme zkoumali i potenciální podíl alometrie na pozorovaných diachronních změnách, přičemž tento vliv nebyl prokázán ani u jedné z nich (proximálně $R = 0,071$, $R^2 = 0,005$, $p = 0,444$; distálně $R = 0,017$, $R^2 = 0,0003$, $p = 0,828$).

V PCA analýze **formy** proximálního kloubního konce vysvětlují první dvě hlavní komponenty více než 62 % celkové variability (PC1 – 53,98 % a PC2 – 8,03 %) a časově vzdálené skupiny částečně odděluje komponenta druhá (Obr. 36). Rozdíly průměrných forem jsou téměř shodné s diferencemi popsány u rozdílů tvarů jen s mírným rozdílem v posunu tuberozity. Ta se u tvaru s časem posouvá proximálně a zároveň mediálně a mírně posteriorně, u formy je posledním ze zmíněných posunů posun mírně anteriorní (Obr. 40). Ve shodě s výsledkem testování shody velikosti centroidů (Tab. 11), ani na vizualizacích formy není zjevný rozdíl ve velikostech konfigurací středověkého souboru ve srovnání s Pachnerovou sbírkou (Obr. 40). V LDA analýze formy proximální konfigurace bylo úspěšně klasifikováno 68,49 % jedinců (Tab. 26).

Podobný poměr prvních dvou hlavních komponent (PC1 – 51,17 %, PC2 – 6,92 %) a rozdělení podél druhé z nich (chronologicky starší populace v kladných hodnotách) vykazuje variabilita formy tibie distální (Obr. 36). Výsledkem LDA analýzy s kros-validací je 68,51 % úspěšně klasifikovaných jedinců (Tab. 26). Stejně jako u analýzy tvarových diferencí, jsme prokázali statisticky signifikantní rozdíly i mezi průměrnými formami proximální a distální části mužů a žen z raného středověku a Pachnerovy sbírky (Tab. 27, 28).

4.5.2. Analýza rozdílů mezi Pachnerovou sbírkou a současnou populací

Signifikantní **tvarové** rozdíly mezi dvěma novověkými populacemi byly identifikovány jak proximálně, tak distálně (Tab. 22). U proximální části bodový graf znázorňuje tendenci současného souboru obsazovat prostor v kladných, resp. vyšších kladných hodnotách PC1 (17,14 % vysvětlené variability) (Obr. 36). V průměrném tvaru současné populace jsou ve srovnání s populací chronologicky starší zjevné výše uložené hrbolky tibiální vyvýšeniny, mediálně a distálně posunutá tibiální drsnatina, méně strmá spojnice této drsnatiny s plateau, posun bodů na dolním zadním okraji

kondylů směrem dozadu, stejná tendence u bodů na předních okrajích kloubních facet a anteriorní posun bodů definujících mediální okraj mediálního kondylu (Obr. 41).

Ze srovnání průměrných tvarů distální části vyplývá, že je distální tibia u současné populace relativně širší, apex směřuje více mediálně a posteriorně, body vymezující fibulární zářez jsou relativně níže a dolní kloubní faceta je relativně medio-laterálně užší než je tomu u kostí z Pachnerovy sbírky (Obr. 41). Průměrné formy obou konfigurací jsou znázorněny na obrázku 42.

Vliv **alometrie** na pozorovaných tvarových změnách byl prokázán jak proximálně, tak distálně ($R = 0,306$; $R^2 = 0,0934$; $p < 0,001$; resp. $R = 0,202$; $R^2 = 0,041$; $p < 0,001$). Obr. 43 znázorňuje vztah mezi centroidovou velikostí a krosvalidačním skóre, Obr. 44 pak ilustruje tvarové změny spojené se změnou centroidové velikosti. Tvarové charakteristiky větších kostí korespondují s tvarovými rysy chronologicky mladšího souboru a naopak. Po oddělení alometrické složky variability byly oba soubory rozdílného datování opět srovnávány permutačním testem a skupiny takto detrendovaných dat se stále signifikantně lišily ($p < 0,001$) jak u části proximální, tak distální.

Pokud zobrazíme průměrné tvary jednotlivých populačních skupin odděleně, lze proximálně nalézt shodné tvarové změny, které se odehrávají v obou časových úsecích (raný středověk – první polovina 20. stol., první polovina 20. stol. – současnost). Je to s postupujícím časem mírný posun tibiální tuberozity směrem mediálním, méně strmá spojnice této drsnatiny s předním okrajem tibiálního plateau, posun bodů definujících dolní zadní okraje kondylů směrem posteriorním a naopak posun bodů na mediálním obrysu mediálního kondylu směrem anteriorním (Obr. 45). U distální části tibie byl zaznamenán markantně vyšší počet diskrepancí, nicméně i zde byly identifikovány tyto kontinuální trendy: chronologicky mladší distální části mají ve srovnání se staršími vrchol mediálního kotníku více posteriorně a mírně laterálně (při pohledu zdola), mediální ohraničení dolní kloubní plochy je posunuto mediálně, jeho relativní vzdálenost od vrcholu mediálního kotníku tím narůstá, a laterální ohraničení této facety je relativně delší (Obr. 46).

V PCA analýze **formy** proximální tibie částečně odděluje časově vzdálené skupiny komponenta první i druhá (PC1 - 53,98 %, PC2 - 8,03%), přičemž zástupci chronologicky mladšího souboru mají tendenci nabývat jejich vyšších hodnot (Obr. 36). Na vizualizaci průměrných forem jsou nejmarkantnější velikostní rozdíly konfigurací

těchto dvou novověkých skupin. Vektory směřující od skupiny starší ke skupině mladší pak směřují ve směrech této velikostní expanze (hrbolky se posouvají nahoru, drsnatina dolů a anteriorně, body definující okraje kondylů v závislosti na svém umístění). Stejně jako u průměrných tvarů, je i zde dobře patrné, že spojnice tibiální tuberozity a předního okraje plateau je u současného souboru méně strmá (Obr. 42).

Na bodovém grafu skóre prvních dvou hlavních komponent formy distální části se současný soubor nachází v kladných, resp. vyšších hodnotách první komponenty na rozdíl od obou skupin chronologicky starších (PC1 – 51,17 %, PC2 – 6,92 %) (Obr. 36). V LDA analýze formy proximální konfigurace bylo dle datování úspěšně klasifikováno 76,92 % jedinců, distálně 81,21 % (Tab. 26).

Hodnota Mahalanobisovy vzdálenosti je při srovnání dvou novověkých skupin u proximální části vyšší než u srovnání souborů z raného středověku a první poloviny 20. stol., u distální tibie je tomu naopak (vždy se ale jedná o hodnoty velmi podobné). Nejvýraznější odlišnost populačních skupin byla prokázána u proximální části srovnáním populací z raného středověku a ze současnosti, nejnižší u stejné komparace distální části kosti holenní (Tab. 23).

Tab. 22 Výsledky diskriminační analýzy a permutačních testů rozdílů tvaru proximální a distální konfigurace mezi soubory různého datování (do analýz byla zahrnuta obě pohlaví, RS – raný středověk, PS – Pachnerova sbírka, SP – současná populace)

soubory	část		N	% správně klasif. (bez kros-val.)	% správně klasif. (s kros-val.)	Hotelling p	Perm. p
RS vs. PS	Prox.	RS PS	65 61	70,87	66,93	<0,001	<0,001
	Dis.	RS PS	65 61	73,23	66,14	<0,001	0,000
PS vs. SP	Prox.	PS SP	61 57	86,32	82,05	<0,001	0,000
	Dis.	PS SP	61 57	84,62	79,49	<0,001	0,000
RS vs. SP	Prox.	RS SP	65 57	92,62	90,98	0,000	0,000
	Dis.	RS SP	65 57	89,34	81,97	0,000	0,000

Tab. 23 Mahalanobisovy vzdálenosti mezi soubory různého datování

SROVNÁVANÉ SOUBORY	MAHALANOBISOVA VZDÁL.	
	PROX.	DIS.
RS vs. PS	0,385	0,366
PS vs. SP	0,441	0,354
RS vs. SP	0,479	0,319

Tab. 24 Výsledky diskriminační analýzy a permutačních testů rozdílů tvaru proximální a distální konfigurace mezi soubory žen různého datování (RS – raný středověk, PS – Pachnerova sbírka, SP – současná populace)

soubory	část		N	% správně klasif. (bez kros-val.)	% správně klasif. (s kros-val.)	Hotelling p	Perm. p
RS vs. PS	Prox.	RS	30	77,97	71,19	<0,001	0
		PS	30				
	Dis.	RS	30	84,75	77,97		
		PS	30				
PS vs. SP	Prox.	PS	30	91,23	85,96	<0,001	0
		SP	27				
	Dis.	PS	30	92,98	87,72		
		SP	27				
RS vs. SP	Prox.	RS	30	98,21	94,64	<0,001	0
		SP	27				
	Dis.	RS	30	89,29	87,5		
		SP	27				

Tab. 25 Výsledky diskriminační analýzy a permutačních testů rozdílů tvaru proximální a distální konfigurace mezi soubory mužů různého datování (RS – raný středověk, PS – Pachnerova sbírka, SP – současná populace)

soubory	část		N	% správně klasif. (bez kros-val.)	% správně klasif. (s kros-val.)	Hotelling p	Perm. p
RS vs. PS	Prox.	RS	35	67,65	58,82	0,068	0,073
		PS	31				
	Dis.	RS	35	77,84	67,65	0,002	0,001
		PS	31				
PS vs. SP	Prox.	PS	31	91,67	83,33	<0,001	0,000
		SP	30				
	Dis.	PS	31	86,27	78,33	<0,001	0,000
		SP	30				
RS vs. SP	Prox.	RS	35	87,88	84,85	<0,001	0,000
		SP	30				
	Dis.	RS	35	86,36	77,27	<0,001	0,000
		SP	30				

Tab. 26 Výsledky diskriminační analýzy a permutačních testů rozdílů formy proximální a distální konfigurace mezi soubory různého datování (do analýz byla zahrnuta obě pohlaví, RS – raný středověk, PS – Pachnerova sbírka, SP – současná populace)

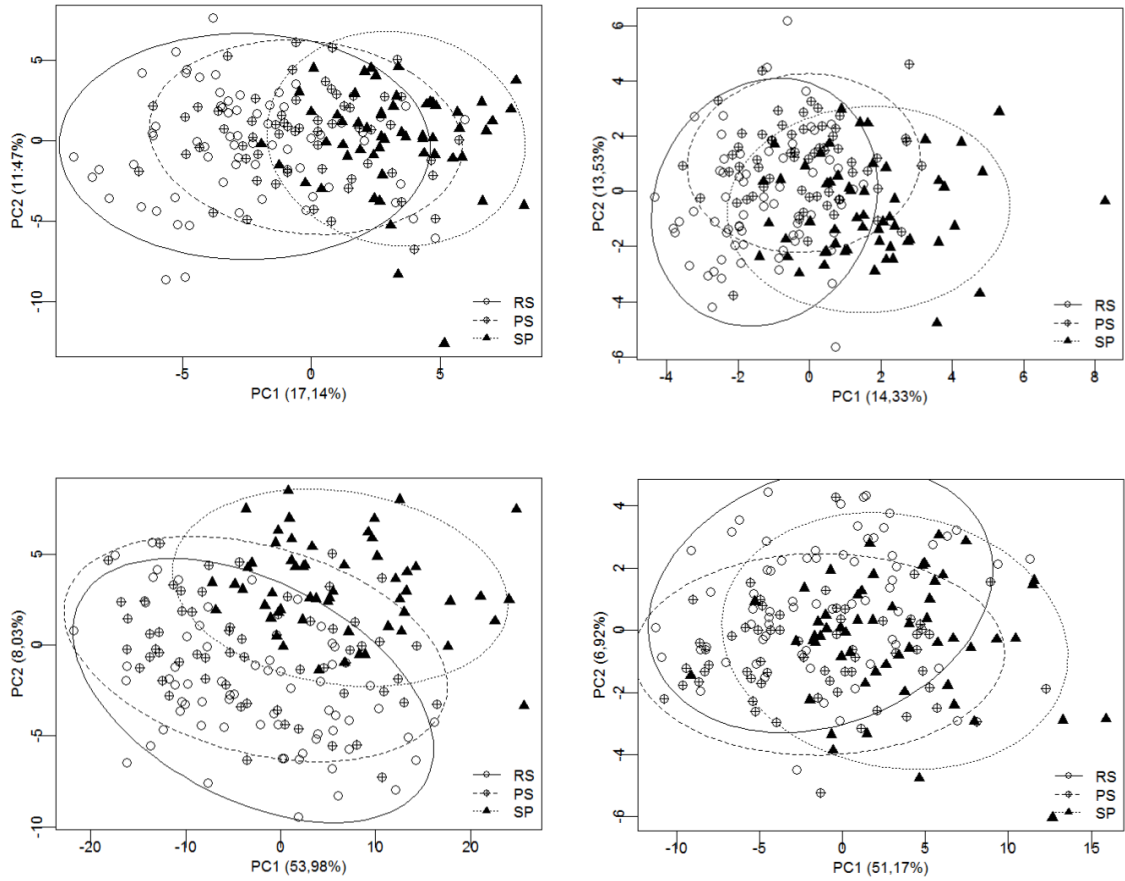
soubory	část		N	% správně klasif. (bez kros-val.)	% správně klasif. (s kros-val.)	Hotelling p	Perm. p
RS vs. PS	Prox.	RS	65	68,69	68,49	<0,001	<0,001
		PS	61				
	Dis.	RS	65	68,51	68,51	<0,001	0,000
		PS	61				
PS vs. SP	Prox.	PS	61	78,63	76,92	<0,001	0,000
		SP	57				
	Dis.	PS	61	81,21	81,21	<0,001	0,000
		SP	57				
RS vs. SP	Prox.	RS	65	91,86	90,16	0,000	0,000
		SP	57				
	Dis.	RS	65	77,87	77,05	<0,001	0,000
		SP	57				

Tab. 27 Výsledky diskriminační analýzy a permutačních testů rozdílů formy proximální a distální konfigurace mezi soubory žen různého datování (RS – raný středověk, PS – Pachnerova sbírka, SP – současná populace)

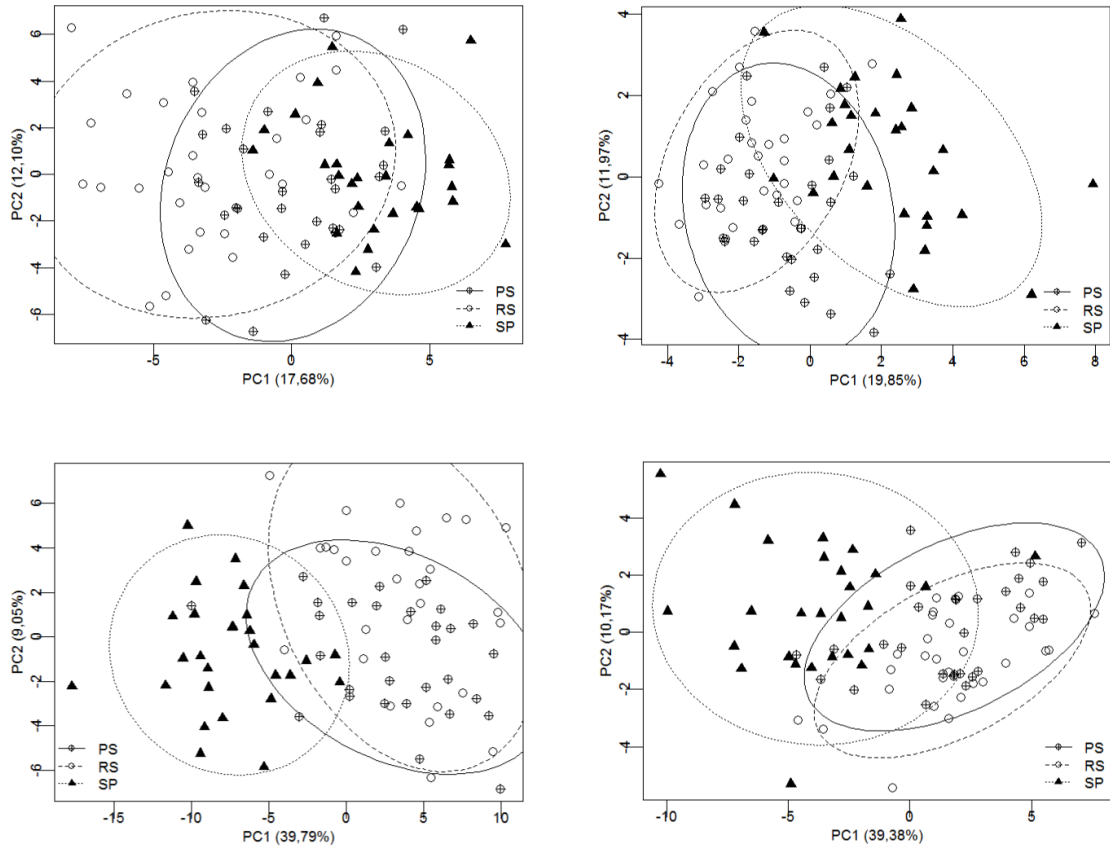
soubory	část		N	% správně klasif. (bez kros-val.)	% správně klasif. (s kros-val.)	Hotelling p	Perm. p
RS vs. PS	Prox.	RS	30	79,66	71,19	<0,001	0
		PS	30				
	Dis.	RS	30	74,58	71,21		
		PS	30				
PS vs. SP	Prox.	PS	30	92,98	91,23	<0,001	0
		SP	27				
	Dis.	PS	30	89,47	89,47		
		SP	27				
RS vs. SP	Prox.	RS	30	94,64	94,64	<0,001	0
		SP	27				
	Dis.	RS	30	91,07	89,29		
		SP	27				

Tab. 28 Výsledky diskriminační analýzy a permutačních testů rozdílů formy proximální a distální konfigurace mezi soubory mužů různého datování (RS – raný středověk, PS – Pachnerova sbírka, SP – současná populace)

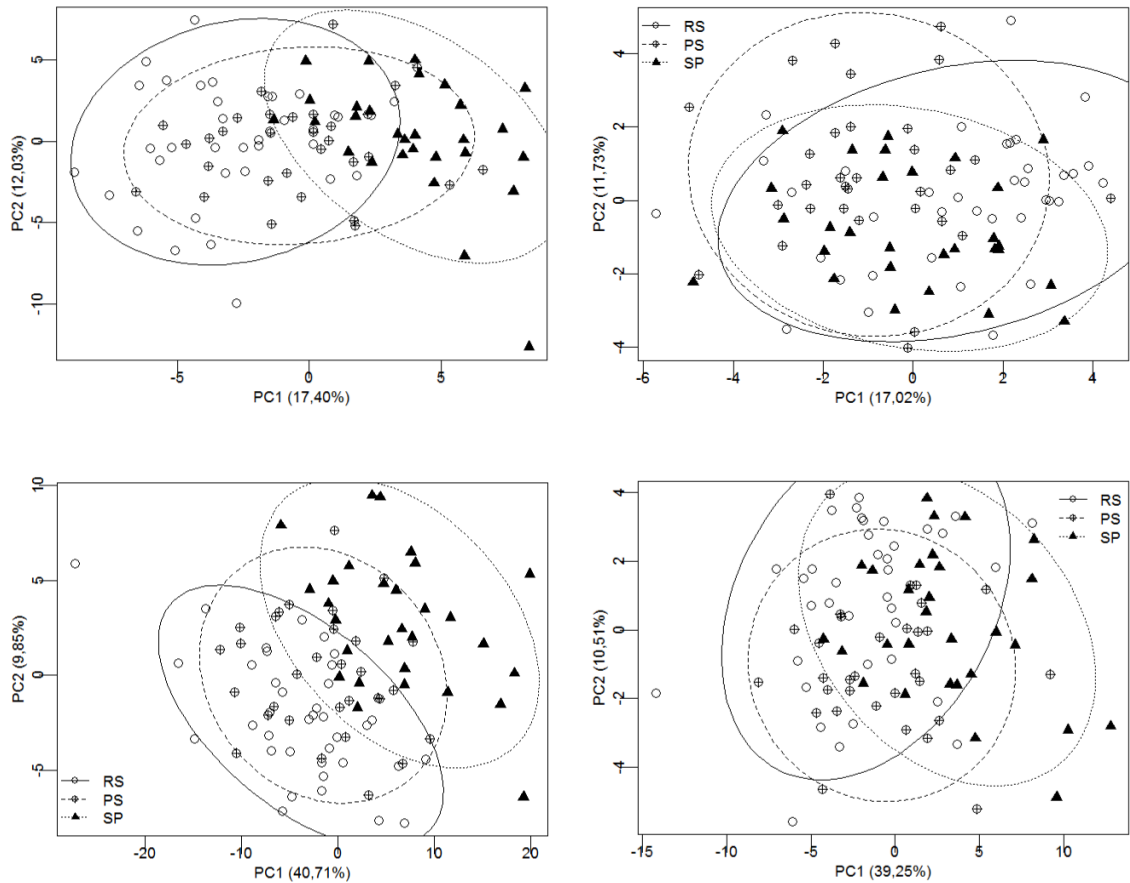
soubory	část		N	% správně klasif. (bez kros-val.)	% správně klasif. (s kros-val.)	Hotelling p	Perm. p
RS vs. PS	Prox.	RS	35	72,06	67,65	0,004	0,004
		PS	31				
	Dis.	RS	35	75,01	70,59	0,001	0,001
		PS	31				
PS vs. SP	Prox.	PS	31	81,67	78,33	<0,001	0,000
		SP	30				
	Dis.	PS	31	78,33	78,01	<0,001	0,000
		SP	30				
RS vs. SP	Prox.	RS	35	90,91	90,91	<0,001	0,000
		SP	30				
	Dis.	RS	35	75,76	74,24	<0,001	0,000
		SP	30				



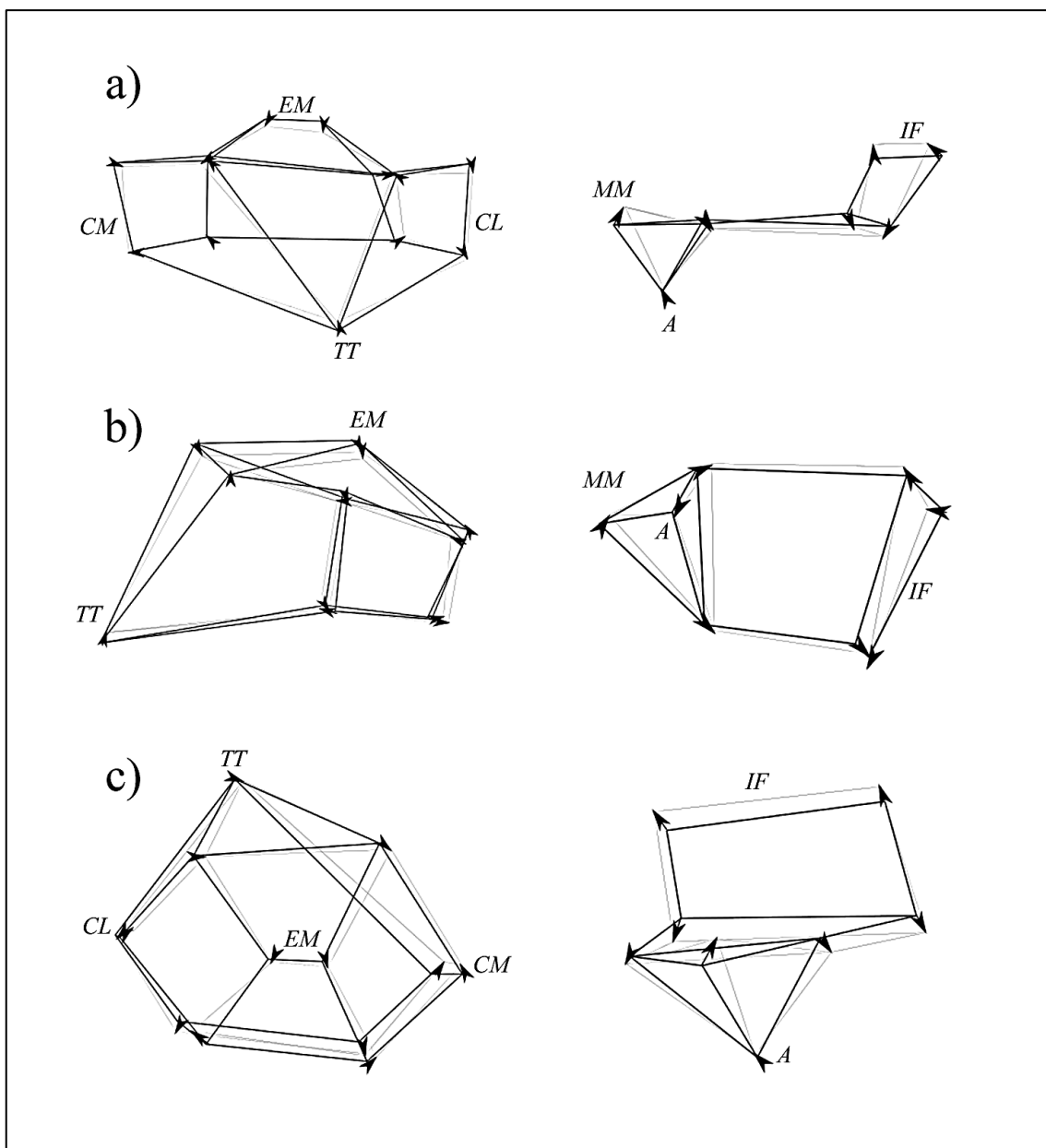
Obr. 36 Bodové grafy skóre PC1 a PC2 pro proximální (vlevo) a distální část (vpravo) souboru rozděleného na základě datování. První řádek popisuje variabilitu tvaru, druhý řádek variabilitu formy (○ - RS, raný středověk, přeškrtnutý symbol ○ - PS, Pachnerova sbírka, ▲ - SP, současná populace).



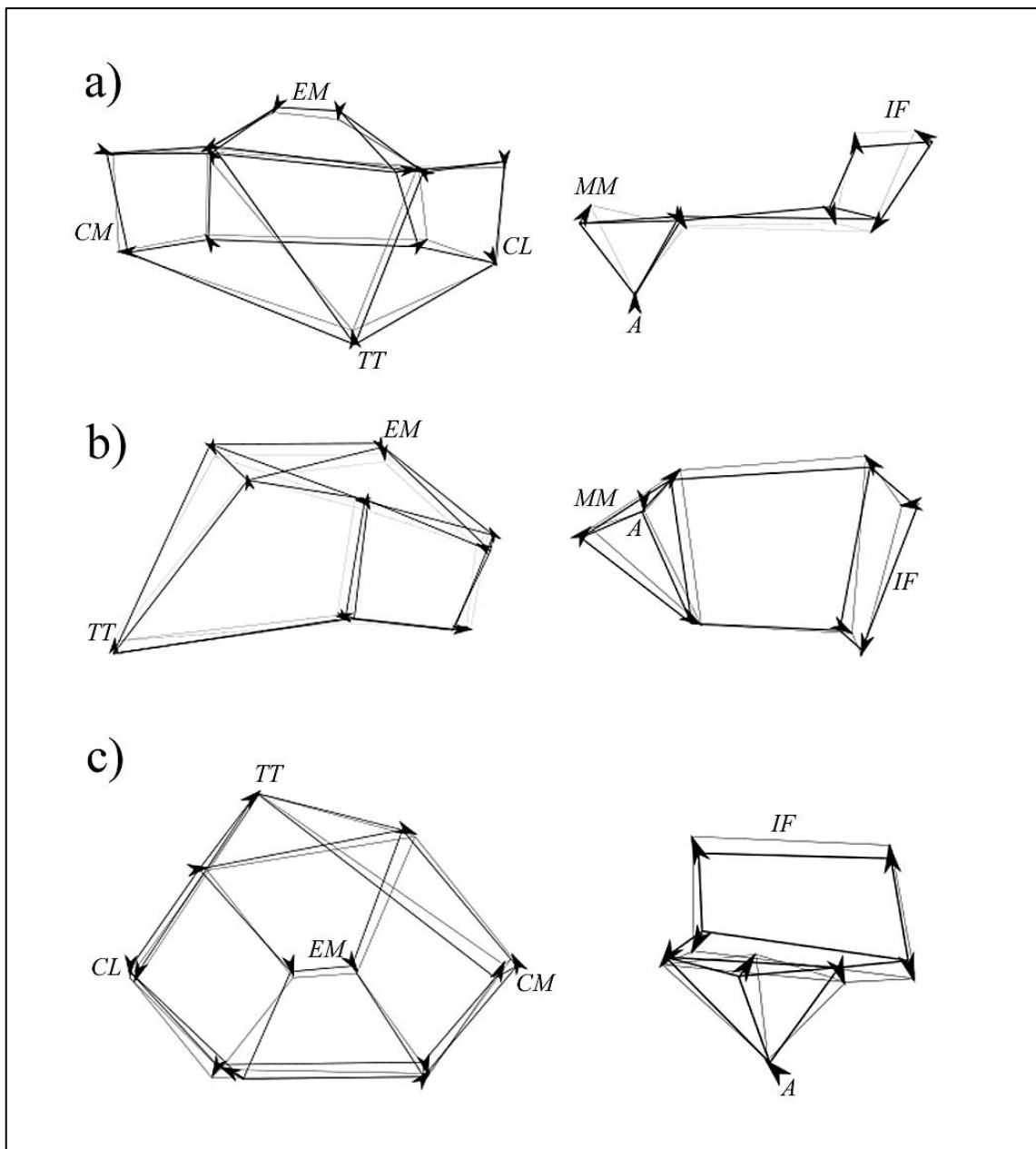
Obr. 37 Bodové grafy skóre PC1 a PC2 pro proximální (vlevo) a distální část (vpravo) souboru žen rozděleného na základě datování. První řádek popisuje variabilitu tvaru, druhý řádek variabilitu formy (○ - RS, raný středověk, přeškrtnutý symbol ○ - PS, Pachnerova sbírka, ▲ - SP, současná populace).



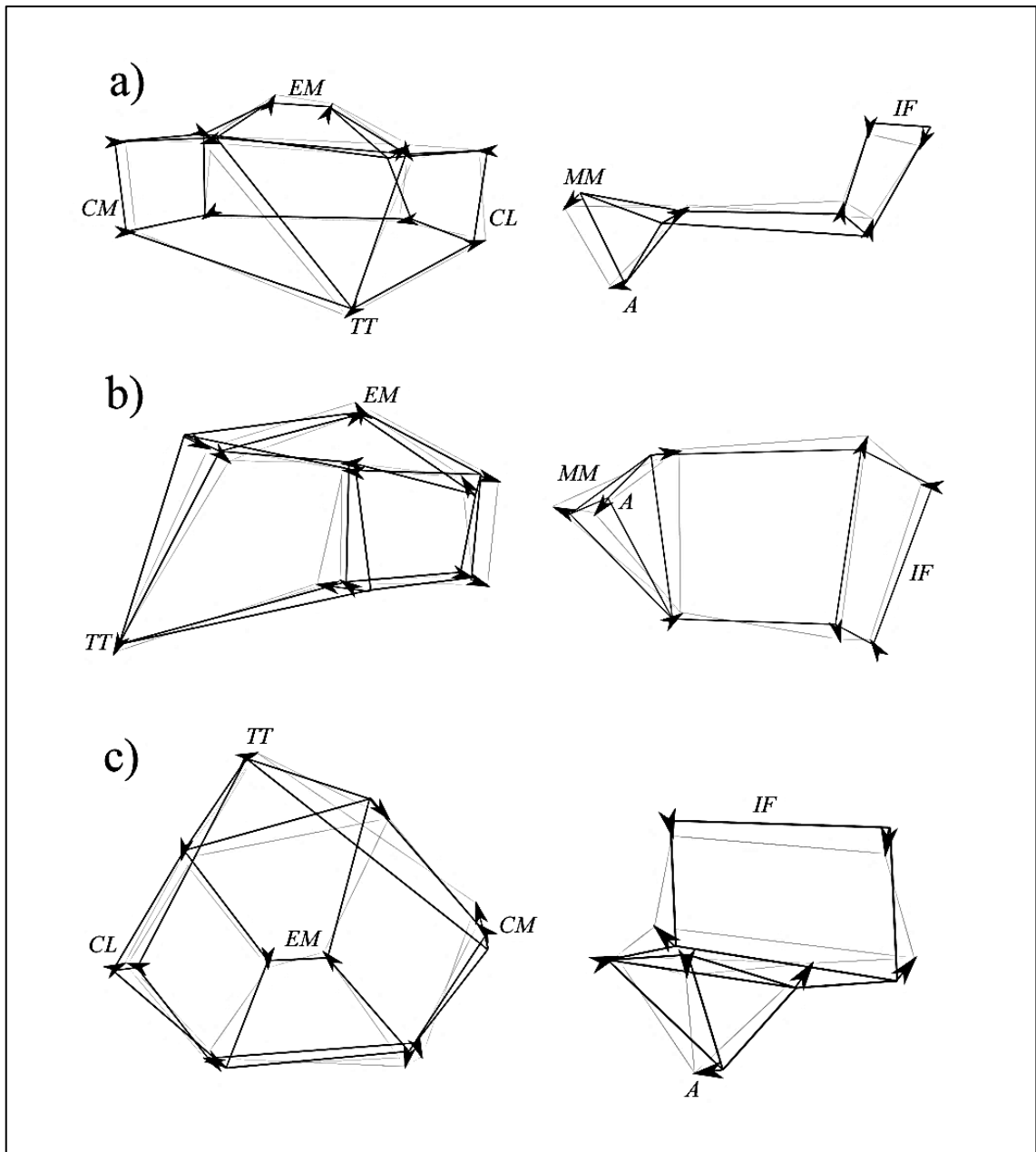
Obr. 38 Bodové grafy skóre PC1 a PC2 pro proximální (vlevo) a distální část (vpravo) souboru mužů rozděleného na základě datování. První řádek popisuje variabilitu tvaru, druhý řádek variabilitu formy (○ - RS, raný středověk, přeškrtnutý symbol ○ - PS, Pachnerova sbírka, ▲ - SP, současná populace).



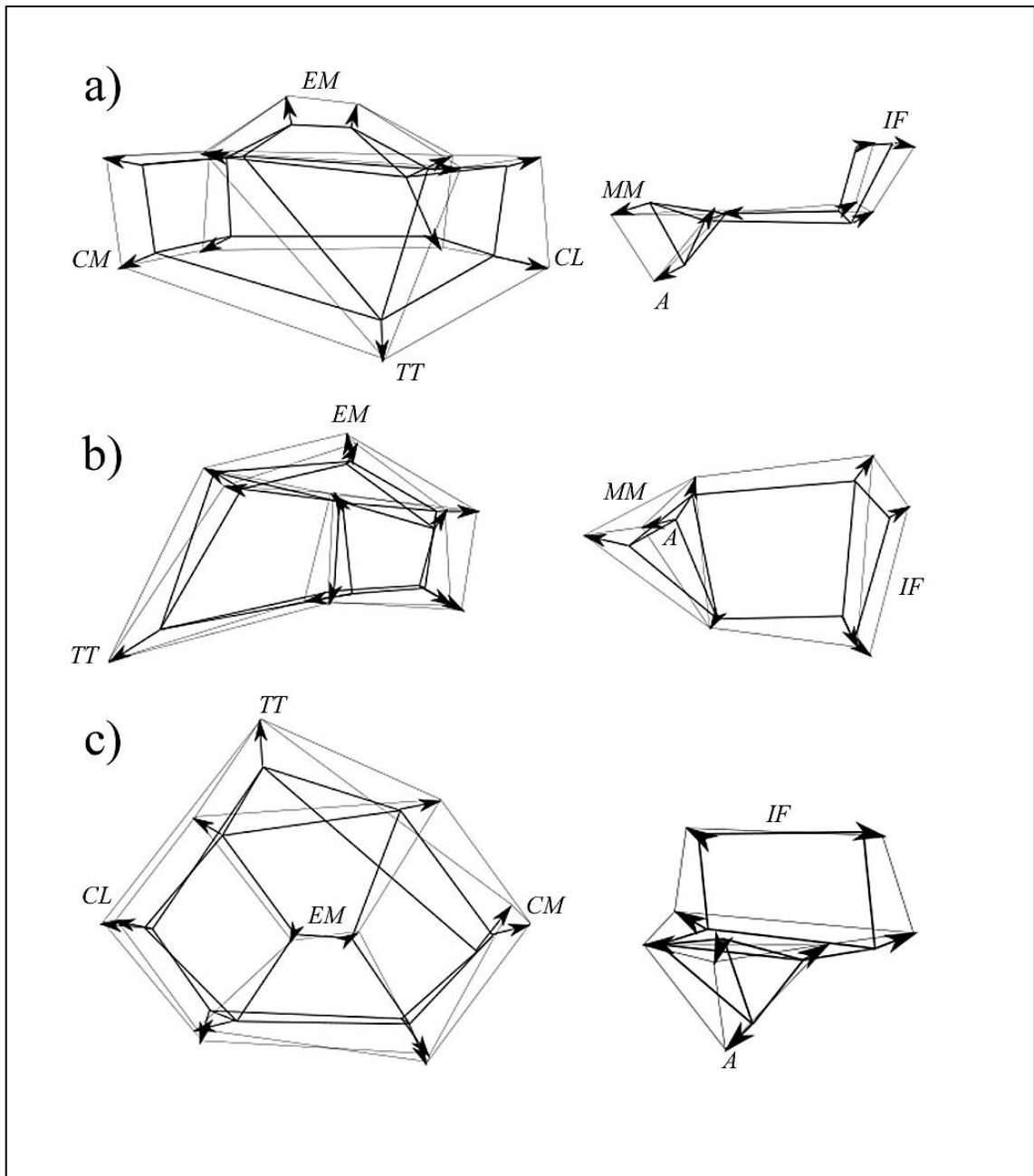
Obr. 39 Vizualizace diachronních změn tvaru proximální a distální části znázorňující rozdíly mezi raně středověkým souborem a Pachnerovou sbírkou. Vpravo proximální část v pohledu frontálním (a), laterálním (b) a horním (c), vlevo distální část frontálně (a), zdola (b) a mediálně (c). Vektory směřují od konfigurace časově vzdálenější (tučně) ke skupině bližší (tenčí linie). (*CM* – *condylus medialis*, *CL* – *condylus lateralis*, *TT* – *tuberositas tibiae*, *EM* – *eminentia intercondylaris*, *MM* – *malleolus medialis*, *A* – *apex*, *IF* – *incisura fibularis*).



Obr. 40 Vizualizace diachronních změn formy proximální (vlevo) a distální části (vpravo) znázorňující rozdíly mezi raně středověkým souborem a Pachnerovou sbírkou - v pohledu frontálním (a), laterálním (b) a horním (c), resp. frontálním (a), dolním (b) a mediálním (c). Vektory směřují od konfigurace časově vzdálenější (tučně) ke skupině bližší (tenčí linie). (*CM* – *condylus medialis*, *CL* – *condylus lateralis*, *TT* – *tuberositas tibiae*, *EM* – *eminentia intercondylaris*, *MM* – *malleolus medialis*, *A* – *apex*, *IF* – *incisura fibularis*).

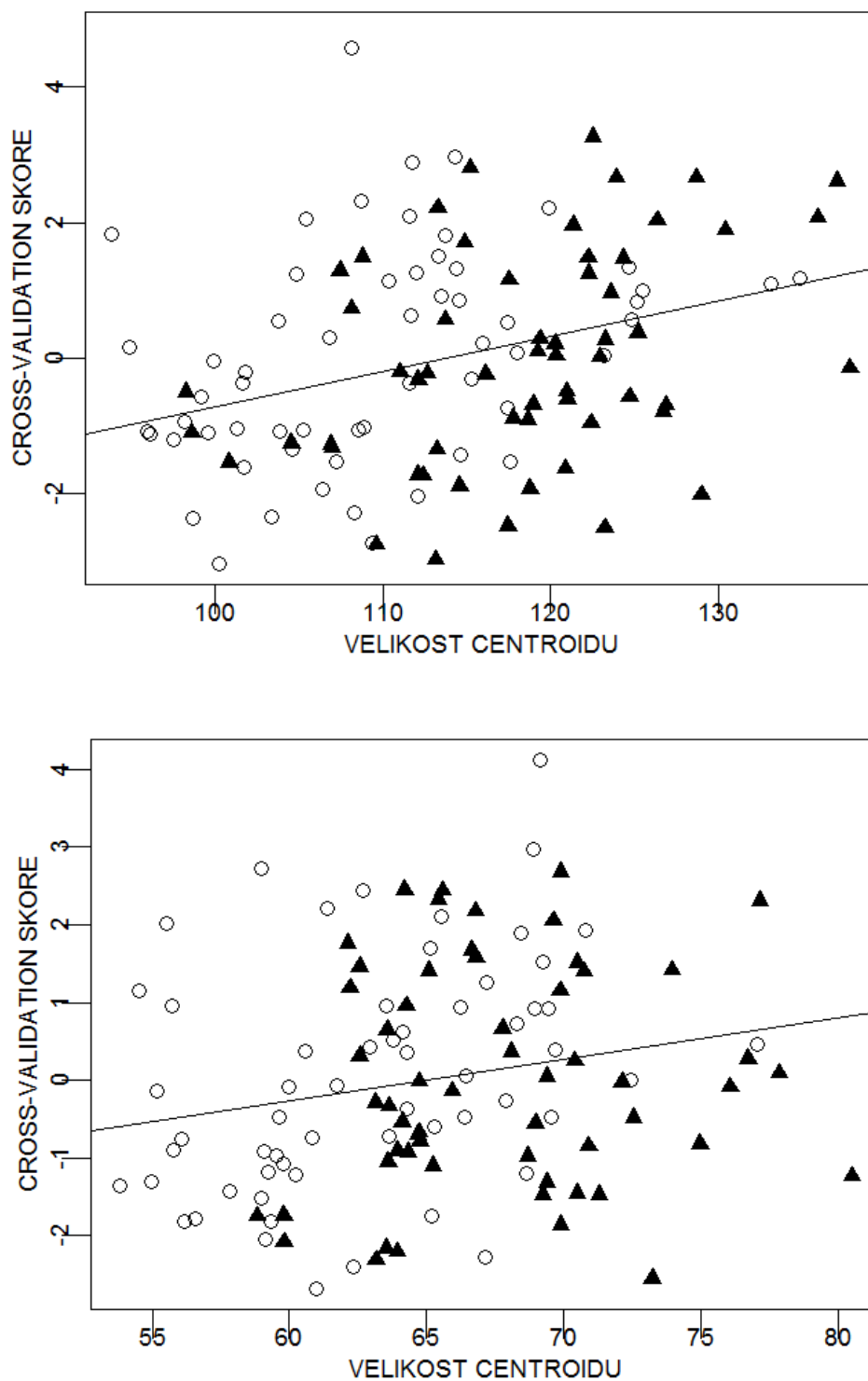


Obr. 41 Vizualizace diachronních změn tvaru proximální (vlevo) a distální části (vpravo) znázorňující rozdíly mezi Pachnerovou sbírkou a současnou populací. Proximální část v pohledu frontálním (a), laterálním (b) a horním (c), distální část v pohledu frontálním (a), dolním (b) a mediálním (c). Vektory směřují od konfigurace časově vzdálenější (tučně) ke skupině současné (tenčí linie). (*CM* – *condylus medialis*, *CL* – *condylus lateralis*, *TT* – *tuberositas tibiae*, *EM* – *eminentia intercondylaris*, *MM* – *malleolus medialis*, *A* – *apex*, *IF* – *incisura fibularis*).

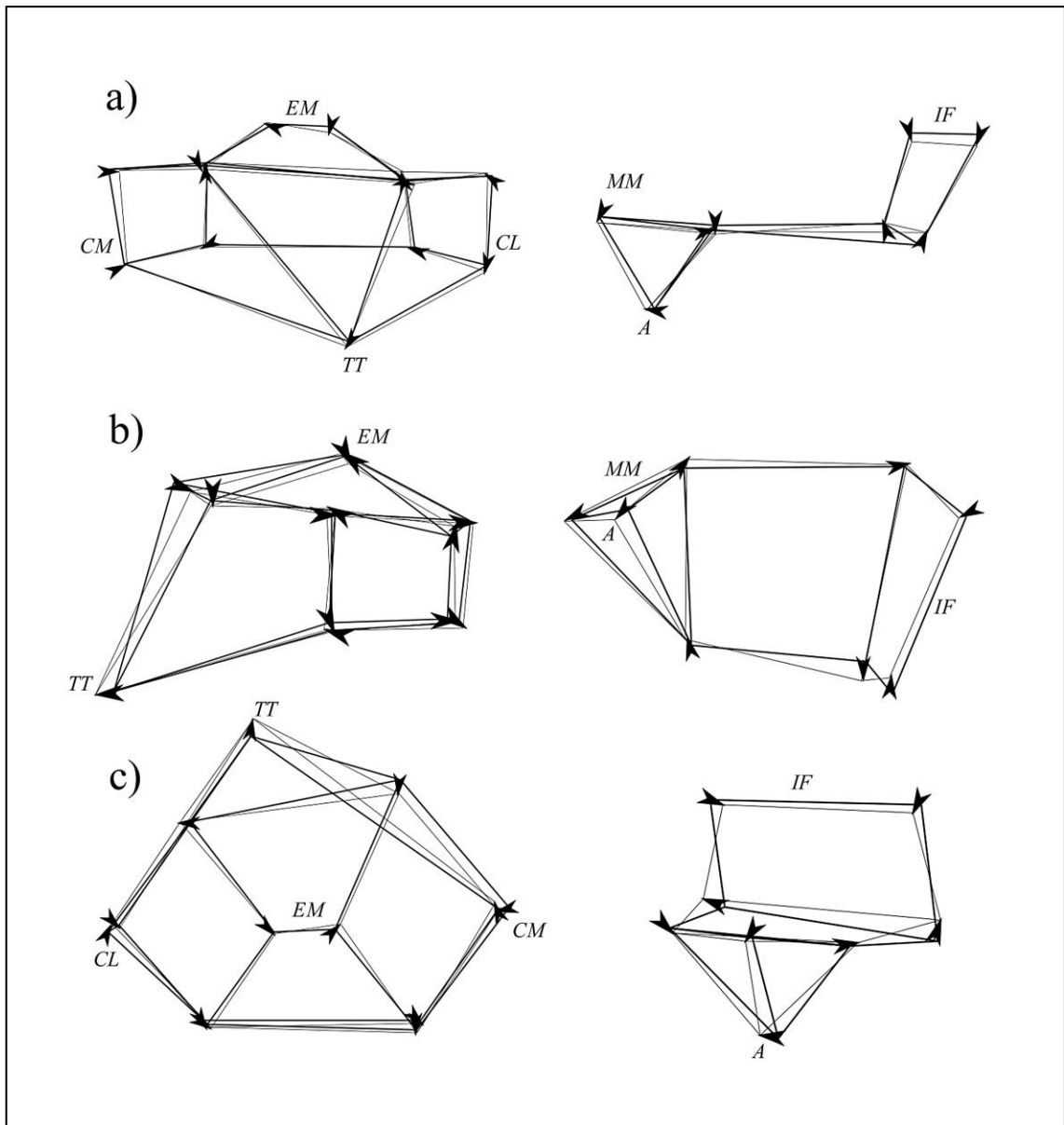


Obr. 42 Vizualizace diachronních změn formy proximální a distální části znázorňující rozdíly mezi Pachnerovou sbírkou a současnou populací v pohledu frontálním (a), laterálním (b) a horním (c), resp. frontálním (a), dolním (b) a mediálním (c). Vektory směřují od konfigurace časově vzdálenější (tučně) ke skupině současné (tenčí linie).

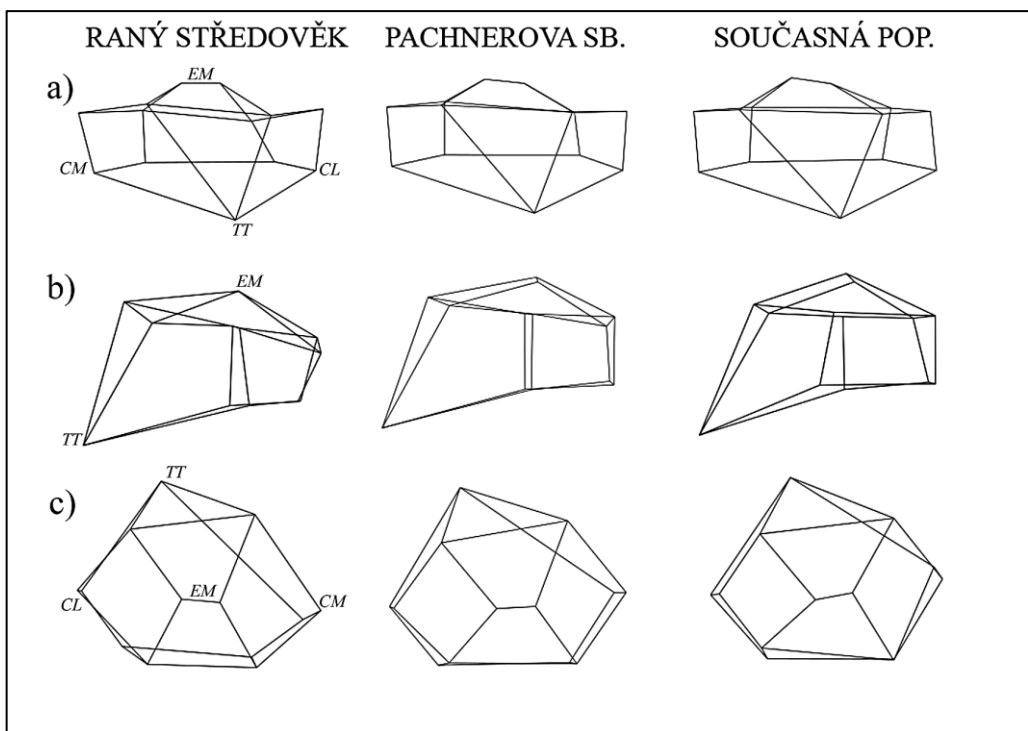
(*CM – condylus medialis, CL – condylus lateralis, TT – tuberositas tibiae, EM – eminentia intercondylaris, MM – malleolus medialis, A – apex, IF – incisura fibularis*).



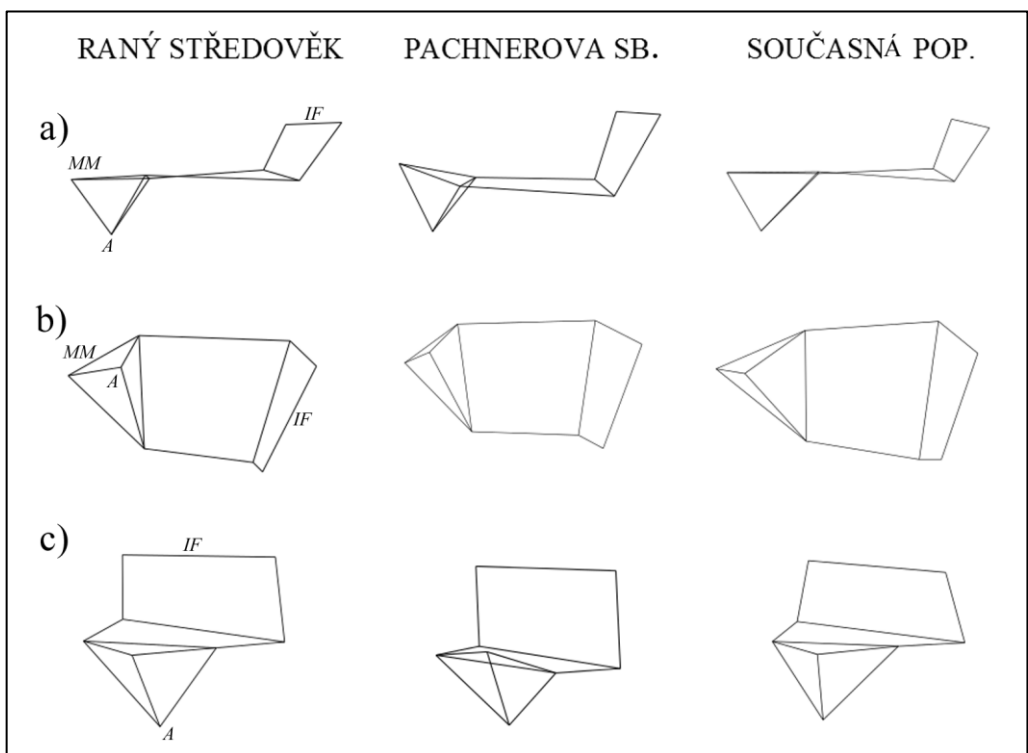
Obr. 43 Znázornění vztahu diachronních změn tvaru od 20. do 21. stol. a centroidové velikosti pomocí lineární regrese (○ - Pachnerova sbírka, ▲ - současná populace, proximální konfigurace nahoře, distální dole).



Obr. 44 Alometrické tvarové změny v souborech Pachnerovy sbírky a současné populace, proximální část v pohledu frontálním (a), laterálním (b) a horním (c), distální část v pohledu frontálním (a), dolním (b) a mediálním (c). Vektory směřují od průměrného tvaru konfigurace malé (tučně) ke konfiguraci velké (slabší linie).
(CM – condylus medialis, CL – condylus lateralis, TT – tuberositas tibiae, EM – eminentia intercondylaris, MM – malleolus medialis, A – apex, IF – incisura fibularis).



Obr. 45 Průměrné tvary proximální konfigurace všech tří skupin v pohledu frontálním (a), laterálním (b) a horním (c). (Zkratky anatomických struktur, viz Obr. 44).



Obr. 46 Průměrné tvary distální konfigurace všech tří skupin v pohledu frontálním (a), dolním (b) a mediálním (c). (Zkratky anatomických struktur, viz Obr. 44).

5. DISKUSE

V předložené práci byla testována hypotéza, zda jsou tvar či forma proximální a distální části tibie pohlavně specifické. Současně byly analyzovány míra i projevy pohlavního dimorfismu v časovém úseku od raného středověku po současnost s důrazem na populační specifitu dimorfismu velikostního i tvarového. V této kapitole jsou výsledky našich geometricko-morfometrických analýz srovnávány s výstupy studií pohlavního dimorfismu z oblasti morfometrie tradiční. U pohlavně dimorfních konfigurací je diskutován i podíl velikostní složky variability na pohlavním dimorfismu. Kromě vlivu pohlaví jsme v morfologii tibiálních kloubních konců testovali i vliv dožitého věku. U raně středověkého souboru byla testována i hypotéza vlivu sociálního statusu a předpokládané rozdílné fyzické zátěže na tvarové charakteristiky proximální a distální části tibie. Jako další v pořadí byla testována hypotéza, zda tvar a forma tibiálních kloubních konců podléhají v posledních dvanácti stoletích diachronním změnám. Posledním dílčím cílem bylo stanovení míry, jakou jednotlivé zdroje variability ovlivňují tvar a formu proximální a distální části tibie.

5.1. Pohlavní dimorfismus

Vzhledem k předpokladu existence pohlavních rozdílů ve stavbě kostry jsme testovali pohlavní dimorfismus tvaru a formy tibiálních kloubních konců u všech studovaných souborů. Nejprve jsme přistoupili k analýzám tvaru obou konfigurací. S použitím tvarových proměnných jsme prokázali statisticky signifikantní rozdíly mezi pohlavími u všech souborů a obou konfigurací s výjimkou distální části tibie Pachnerovy sbírky.

Tvarové difference proximální části tibie mezi muži a ženami Pachnerovy sbírky částečně korespondují s výsledky Stevens a Viðarsdóttir (2008) u novověkých souborů amerických bělochů, černochoů a identifikované kolekce ze Spitalfieldsu. Jejich práce byla primárně cílená na odhalení věkových změn, nejvýraznějším pohlavním rozdílem je podle těchto autorek relativně větší vzdálenost tibiální tuberozity od okraje plateau u mužů, kterou jsme u Pachnerovy sbírky popsali rovněž. Částečná korespondence s jejich výsledky byla sledována i u současné české populace, kde se sice u mužů vzdálenost tibiální drsnatiny od plateau neliší, ale shodným

maskulinním rysem je posun proximální části více posteriorně ve vztahu k tělu kosti. My jsme navíc u všech souborů popsali i rozdíly ve výšce tibiálních kondylů a v pozici tibiální tuberozity ve vztahu k horní kloubní ploše.

Ve všech sledovaných souborech byly pozorovány relativně vyšší kondyly u mužů ve srovnání se ženami. Další shoda byla nalezena u obou novověkých souborů v proporcích tibiálního plateau, které je u mužů pro daný antero-posteriorní rozměr nepatrně medio-laterálně širší. Zde nacházíme shodu s výsledky klinických prací využívajících konvenční osteometrické postupy (Cheng et al., 2009; Dargel et al., 2011; Mahfouz et al., 2012). V nich je problematika pohlavního dimorfismu řešena z ryze klinických důvodů, základní lineární rozměry tibiálního plateau jsou u mužských kostí signifikantně větší i po korekci vzhledem k tělesné výšce jedince. V rámci ortopedické komunity je pak řešena otázka klinické relevance těchto rozdílů a nutnosti designu speciálních kloubních náhrad určených pro ženy (např. Dargel et al., 2011). Naopak Hartel et al. (2009) nepotvrdili pohlavní rozdíly tibiální komponenty kolenního kloubu v obrysové analýze průřezu tibie na úrovni, kde je prováděna při artroplastice resekce (tj. cca 7-11 mm od kloubního povrchu tibiálního plateau).

V naší práci byly analyzovány i pohlavní rozdíly tvaru distální části tibie - dolní kloubní plochy, mediálního kotníku a fibulárního zářezu. Statisticky významné tvarové rozdíly byly u distální části tibie potvrzeny jen u raně středověké a současné populace, nikoli u souboru jedinců ze začátku 20. století (kde diskriminační analýza nedosahovala uspokojivé přesnosti ani proximálně, 67,93 %). Vysvětlením může být nižší socioekonomický status mužů a žen tohoto souboru, s ním spojený nespecifický stres a nižší stupeň pohlavního dimorfismu (který jsme ovšem nedoložili u centroidové velikosti, viz níže) (Gray a Wolfe, 1980). Vysoká míra působení stresových faktorů je u jedinců, jejichž skelety tvoří Pachnerovu sbírku, doložena např. ve studii zdravotního stavu chrupu (Stránská et al., 2005) a asymetrie dlouhých kostí končetin (Kujanová et al., 2008a,b). Nejvyšší počet úspěšně klasifikovaných tibíí u současné populace (76,79 %) může být považován za známku dobrého zdravotního stavu a nízkého nespecifického stresu (Lazenby, 2002).

Vyšší diskriminační sílu mají proměnné části proximální ve srovnání s distální, a proměnné **formy** ve srovnání s tvarem. Úspěšnost odhadu pohlaví dosahovala u tvaru po kros-validaci hodnot 60,00 – 76,79 % u formy 85,71 – 91,80 %. Až doposud bylo určení pohlaví kosti holenní založeno na metodách osteometrických, případně

na morfoskopickém odhadu. V posledních letech přibývá forenzních aplikací geometrické morfometrie ve snaze najít takové tvarové proměnné, které by umožnily spolehlivou diagnostiku fragmentárního kosterního materiálu (Kranioti et al., 2009; Scholtz et al., 2010). Výsledky LDA s kros-validací za použití tvarových proměnných u námi analyzovaných souborů nedosáhly diskriminační úspěšnosti kosterních komponent, které jsou v pohlavní diagnostice klíčové (lebka a pánev). Pro analyzované tvarové proměnné byl dosažen správný odhad pohlaví u 67,69 – 73,21 % proximálně a 60,0 – 76,79 % jedinců distálně. V obou případech byla nejnižší úspěšnost u souboru raně středověkého a nejvyšší úspěšnost odhadu u současné české populace. Pro identifikaci jedince jsou však ve forenzních disciplínách hodnoty pod 85 % nepřijatelné a vyžadován je práh 95 % (Scheuer, 2002). Výsledky tradičně morfometrických studií naznačují, že spolehlivějším prediktorem pohlaví jsou parametry odečtené na části proximální (např. Akhlaghi et al., 2011; Šlaus et al., 2013). Tyto výsledky potvrzujeme, proximální část tibie ve většině případů tvarových analýz poskytovala vyšší procenta úspěšně přiřazených jedinců a u analýz formy tomu tak bylo vždy.

U formy proximální části tibie bylo v naší studii úspěšně klasifikováno 87,50 – 91,80 % jedinců, přičemž nejvyšší hodnota náleží souboru Pachnerovy sbírky a nejnižší současné populaci (obdobně jako při hodnocení míry velikostního dimorfismu pomocí centroidové velikosti). Proměnné formy distální části diskriminují po kros-validaci obě pohlaví s 85,71 - 88,53% úspěšností, pořadí souborů je stejné jako v předešlém případě. Autoři, kteří při studiu pohlavních rozdílů tibiálních kloubních konců používali klasická osteometrická data a archeologické či moderní osteologické sbírky, obvykle našli difference u obou kloubních konců kosti holenní (např. Işcan a Miller-Shaivitz, 1984; Steyn a Işcan, 1997). U současné jihoafrické populace evropského původu měl nejvyšší diskriminační sílu šířkový rozměr distální části (Steyn a Işcan, 1997). Zcela opačné jsou ale výsledky z prehispanského souboru z Kanárských ostrovů, kde tentýž parametr nebyl součástí ani jedné z diskriminačních funkcí (González-Reimers et al., 2000). Stejně tak u iránské populace dosahovala šířka proximálního kloubního konce vysoké diskriminační síly (85 %), a šířka konce distálního pouhých 67,5 % (Akhlaghi et al., 2011). Úspěšnost diskriminačních funkcí vzešlých z těchto studií (kombinujících více rozměrů proximální či distální tibie s průměry v úrovni *foramen nutricium* a nepoužívajících kros-validaci) dosahuje hodnot od 80 do 98 %: 80 – 89 % (Işcan

et al., 1994), 84,4 – 91,1 % (Šlaus et al., 2013), 85 – 95 % (Holland, 1991) a 95 – 98 % (González-Reimers et al., 2000). S použitím LDA tvaru a formy bez kros-validace jsme v naší studii dosáhli úspěšnosti diskriminace podobných hodnot, jakých dosáhli autoři analýz tradičně morfometrických: 81,97 – 83,84 % u tvaru proximální tibie, 82,14 – 83,07 % distálně, 91,80 – 92,86 % u formy proximální části a 85,71 – 92,32 % distálně. Srovnáme-li náročnost a rychlost odečtení potřebných parametrů oběma metodami, lze stejného výsledku dosáhnout v kratším čase s využitím klasických měřicích nástrojů.

Dalším z cílů práce bylo porovnat **stupeň a způsob vyjádření pohlavního dimorfismu** u souborů různého datování. Nejdříve jsme se zaměřili na složku velikostní, kterou v geometricko-morfometrických analýzách reprezentuje centroidová velikost (geometrický střed objektu). Ve shodě s výsledky osteometrických studií jsme našli signifikantní rozdíly mezi muži a ženami u všech souborů. V časovém úseku, který jsme sledovali, pohlavní dimorfismus velikosti konfigurací narůstá od raného středověku po 20. století a poté klesá, a to dokonce pod úroveň historické velkomoravské populace. Tento jev jsme popsali jak proximálně, tak distálně.

Největší rozdíly byly očekávány u populace současné, kde by podle teoretických předpokladů mělo dojít k plnému rozvoji pohlavního dimorfismu díky vyššímu socioekonomickému standardu a dobrým životním podmínkám (Gray a Wolf, 1980). Největší rozdíly velikosti centroidů tibiálních kloubních konců lze však sledovat u populace z první pol. 20. stol., následuje soubor raně středověký a současná populace je až třetí v pořadí. Předpoklad, že příznivější klimatické a životní podmínky budou spojeny s většími rozdíly ve velikosti mezi pohlavími, zde nebyl potvrzen. U souborů, které jsme zkoumali, nebyl pohlavní dimorfismus centroidové velikosti ovlivněn klimatem, nutricí ani socioekonomickým standardem, jistou roli při utváření proximální a distální části tibie mohla sehrát zátěž v průběhu dětství a adolescence daná aktivitou či morfotypem jedince (Eckstein et al., 2002; Bellemans et al., 2010). Obecně zřetelnější pohlavní dimorfismus dlouhých kostí byl v souvislosti s vyšší mobilitou prokázán u průřezových charakteristik jejich těla (Wescott, 2006).

Vnější lineární rozměry s ohledem na pohlavní dimorfismus a stranovou asymetrii od eneolitu po 20. století hodnotila Šídová (2011). Pohlavní dimorfismus se v jednotlivých populacích lišil, nejméně signifikantních pohlavně dimorfních proměnných našla v nejstarších eneolitických souborech, a naopak – obě pohlaví se nejvíce lišila v období raného středověku. Vysoká míra pohlavního dimorfismu je u tibií

středověkého datování doložena např. v biomechanické studii diafyzární partie (Pomeroy a Zakrzewski, 2009). Soubory dlouhých kostí z velkomoravských lokalit Prušánky a Kostelisko společně s novověkou Pachnerovou sbírkou studovala i Fialová (2004). Zjistila, že v signifikantně odlišných rozměrech jsou velkomoravské ženy vždy menší než ženy novověké. Pohlavní dimorfismus velikosti u Pachnerovy sbírky je ve srovnání s velkomoravskou populací nižší (Fialová, 2004; Žaloudková, 2004). Signifikantně nižší hodnoty osteologických rozměrů velkomoravských žen prokázala také Šídová, u parametrů mužských dlouhých kostí dolní končetiny tomu bylo naopak (Šídová, 2011). V naší studii nebyly signifikantní rozdíly centroidové velikosti mezi muži a ženami raného středověku vs. první poloviny 20. stol. identifikovány ani u jedné z konfigurací.

V předložené práci se v rámci mezi-populačního srovnání mužů a žen velikostně odlišovala pouze novověká populační skupina, a to jak od populace raně středověké, tak od relativně chronologicky blízké Pachnerovy sbírky (kde rozdíl činil méně než jedno století). Zároveň se jedná o skupinu s nejmenší hodnotou procentuálního rozdílu mezi průměrnou mužskou a ženskou centroidovou velikostí. Fylogenetické studie tvrdí, že míra pohlavního dimorfismu homininů a lidí se s postupujícím časem snižuje (Plavcan, 2001). My jsme tento trend potvrdili u kosti holenní jen při komparaci jednoho z chronologicky starších souborů se současnou populací, ale v celém časovém rozpětí míra velikostního dimorfismu nejprve stoupá a posléze klesá. Jeho nižší stupeň u současné české populace může být způsoben i věkovou strukturou souboru, kde více než polovinu tvoří jedinci starší 60 let. Je možné, že snížení pohybové aktivity v této věkové kategorii stírá rozdíly mezi mužskou a ženskou tibií. Tvarem proximální části tibie se zabývali Bellemans et al. (2010) ve vztahu ke konstituci jedince, tj. morfotypu ektomorfnímu, endomorfnímu a mesomorfnímu. Doložili, že variabilita v rámci jednoho pohlaví může být vysvětlena různými morfotypy, a že endomorfové mají relativně širší kolenní klouby než ektomorfové. Tvar a velikost proximální části kosti holenní tedy nejsou ovlivněny pouze aktivitou, ale zásadní měrou i morfotypem jedince, který bohužel u anonymizovaných současných dat neznáme. Tento fakt bude zohledněn při dalším sběru CT dat z klinických pracovišť.

Navzdory příznivým klimatickým a životním podmínkám raně středověké a současné populace jsme u těchto souborů nepotvrdili vysokou míru velikostního pohlavního dimorfismu. Díky mezi-populačním srovnáním lze říci, že stupeň

velikostního pohlavního dimorfismu proximální a distální části tibie není spolehlivým indikátorem životních podmínek populace.

Ačkoli byl pohlavní dimorfismus kostí holenní intenzivně zkoumán, tibie doposud není rutinně podrobována analýzám z okruhu moderních morfometrických metod. Naše výsledky ukázaly, že i pohlavní dimorfismus tvaru se v čase mění a mezi-populační rozdíly lze sledovat i v odstupu necelého století (první polovina 20. stol. - současnost). Např. u raně středověkých mužů, stejně jako u mužů Pachnerovy sbírky je tibiální drsnatina lokalizována zřetelně více laterálně než je tomu u žen. U současné populace se však na ní umístěný význačný bod posouvá směrem opačným a tibiální tuberozita žen je umístěna více laterálně. Zde vidíme podobnost s hodnotami tzv. Q úhlu (úhlu kvadricepsu), který je měřen na živých jedincích, je pohlavně dimorfní a u žen nabývá vyšších hodnot. Jeho vyšší hodnoty indikují více laterální lokalizaci drsnatiny a (protože se jedná o anatomickou strukturu, kde se upíná *ligamentum patellae*) výraznější tah na česku s možnými patofyziologickými konsekvencemi (Horton a Hall, 1989). Jeho hodnoty může zvyšovat i vnější torze tibie, tento aspekt však nebyl v naší studii zohledněn. Také Veeramani et al. (2010) identifikovali u současné indické populace pohlavní rozdíly ve smyslu laterálněji lokalizované tuberozity u žen (ve vztahu ke středu patelly). Příčina tohoto jevu zatím nebyla objasněna (Veeramani et al., 2010).

Dalším tvarovým rysem, který je společný pouze dvěma souborům, je sklon spojnice tibiální drsnatiny s předním okrajem plateau, která je u mužů ve dvou případech méně strmá (Pachnerova sbírka, současná populace) a u raně středověkého souboru je u obou pohlaví sklon velmi podobný. U novověkých souborů promínuje tibiální drsnatina u mužů více anteriorně, u kostí holenních datovaných do raného středověku nikoliv.

Vizualizace pohlavních rozdílů u souborů, kde byl pohlavní dimorfismus prokázán i u distální části tibie, jsou velmi rozporuplné. Jediným shodným rysem je relativně delší laterální ohraničení dolní kloubní plochy u mužů ve srovnání se ženami. V dalších rysech se projevy dimorfismu liší až diametrálně (např. relativně vyšší mužský mediální kotník mužů v raném středověku a relativně nižší mužský kotník u současné populace, širší fibulární incisura raně středověkých mužských tibií vs. užší mužská incisura tibií moderních). Protože obě populace spojujeme s příznivými životními podmínkami (raný středověk a současnost), mohou být příčinou těchto rozdílů

ne zcela identické mechanické faktory. Může se jednat o různé typy fyzické zátěže a rozdíly ve velikosti a proporcích mužského a ženského těla. Nejen stupeň, ale i projevy dimorfismu mohou ovlivňovat faktory environmentální (Krogman a Işcan, 1986; St Hoyme a Işcan, 1989; Tosi et al., 2005). Kostí existují v komplikovaném mechanickém prostředí a určité aspekty dimorfismu tak lze přičíst funkčním komplexům a adaptaci na fyzickou zátěž (Pearson a Lieberman, 2004). Navíc naše data získaná pomocí výpočetního tomografu, jakkoli jsou přesná a zcela aktuální, téměř nezahrnují adultní věkovou kategorii. Zahrnutí kostí do analýz bylo podmíněno absencí patologických změn tibií a bylo obtížné shromáždit soubor dospělých mladších 60 let o přijatelné velikosti. Podíl jedinců starších 60 let je naopak výrazný a v pozadí tvarových rozdílů oproti zbylým dvěma souborům mohou být i věkové změny. Ty byly u proximální části tibie doloženy i ve studiích geometricko-morfometrických (Stevens a Viðarsdóttir, 2008; Brzobohatá et al., v tisku b).

Míra tvarové odlišnosti mužské a ženské proximální části kvantifikovaná Mahalanobisovou vzdáleností je nejnižší u Pachnerovy sbírky a nejvyšší u současné populace (zcela odlišně než u srovnání velikostí centroidů, viz výše). V tomto jediném případě byly potvrzeny teoretické předpoklady ve smyslu zvyšujícího se pohlavního dimorfismu v příznivých životních podmínkách. Další srovnání u konfigurace distální už hovoří pro vyšší odlišnost raně středověkých skupin ve srovnání se současnou českou populací (pohlavní dimorfismus u distální části tibie Pachnerovy sbírky nebyl potvrzen).

Zvolená metoda nám umožnila sledovat i to, jak složka velikostní ovlivňuje složku tvarovou. **Vliv alometrie** lze rozpoznat ze vztahu centroidové velikosti k pohlavnímu dimorfismu. Zvolili jsme postup lineární regrese a korelace centroidové velikosti s hodnotou kros-validačních skóre. Ve všech analyzovaných konfiguracích byl prokázán silný velikostní dimorfismus mezi pohlavími. Přítomnost alometrie pak byla prokázána u většiny tvarově pohlavně dimorfních konfigurací (s výjimkou distální části raně středověké skupiny a proximální části souboru Pachnerovy sbírky). Z vizualizace průměrných tvarů velkých a malých proximálních konfigurací vyplývá, že u prokazaného vlivu alometrie jsou tvarové rozdíly způsobené velikostí téměř totožné s rozdíly pohlavními. Femininní rysy byly nalezeny u tibií menších velikostí, rysy větších kostí pak korespondují s maskulinními znaky. Po oddělení alometrické složky variability byli muži a ženy opět srovnáváni permutačním testem a skupiny takto

detrendovaných dat se již signifikantně nelišily. U většiny pohlavně dimorfních konfigurací tedy pravděpodobně sledujeme reakci na stupeň mechanické zátěže v souvislosti s velikostí těla.

Číselné hodnoty Mahalanobisovy vzdálenosti (zde v roli podobnostního kritéria) dosahují u srovnání skupin mužů a žen 0,466 až 1,147 a převyšují tak hodnoty Mahalanobisových vzdáleností mezi soubory různého datování (0,319 - 0,479), stejně jako hodnoty vypočtené při srovnáních věkových kategorií (0,114 - 0,297). Taková rozdílnost mužů a žen staví pohlaví na první příčku mezi všemi zkoumanými zdroji tvarové variability proximální i distální části kosti holenní.

Pohlavní dimorfismus jsme našli ve všech sledovaných souborech, ale ne u všech proměnných. Tento fakt může být způsoben různým charakterem souborů – u raně středověké populace předpokládáme vyšší stupeň zátěže ve spojení s relativně dobrými životními podmínkami mikulčické aglomerace. Pokud jde o soubory novověké, tam lze předpokládat městský způsob života a nižší fyzickou zátěž ve srovnání s raným středověkem, u populace současné i vyšší životní standard. Podobně jako v případě klasických osteometrických standardů lze konstatovat, že se geometricko-morfometrické charakteristiky kloubních konců kosti holenní mezi populacemi různí a k určení pohlaví by měla být používána jen data odvozená z příslušné referenční populace. Ačkoli se soubor Pachnerovy sbírky jeví jako materiál časově a geograficky blízký, pro účely pohlavní diagnostiky je již nepoužitelný. Z tohoto pohledu je použití CT výstupů pro tvorbu srovnávacích databází ve forenzní praxi slibnou a přínosnou metodou (Franklin et al., 2012).

5.2. Věkové změny

Stárnutí jedince provází snížení úrovně aktivit, změny mikrostrukturálních vlastností kostí, snížení obsahu minerálů, nárůst anizotropie kostní tkáně a reorientace trabekulů v trámčině (Ruff a Hayes, 1984; Caspersen et al., 2000; Ding et al., 2002; Norman et al., 2002). Dochází i k poklesu svalové síly a mění se i způsob chůze (Winter et al., 1990). Kvalitativní a kvantitativní involuční změny byly doloženy i u subchondrální trámčiny (Frost, 1999b) včetně stárnoucí trámčiny kosti holenní (Ding et al., 2002). V další analýze jsme prostřednictvím landmarkových metod zjišťovali, zda se v tvaru proximální a distální části tibie odráží i dožitý věk.

Věkové změny nemusí mít pouze degenerativně produktivní podobu, je možné, že těmto patologickým jevům předchází změny tvarové. Velký podíl morfologie dospělé kosti je výsledkem zatížení kladeného na příslušnou kost v průběhu dospívání jedince (Pearson a Lieberman, 2004). V dospělosti jsou kloubní části vůči zátěži méně senzitivní než tělo kosti a nejsou schopny na mechanické stimuly odpovédět remodelací (Ruff, 2000).

Z klinických studií lze zmínit výsledky studie Hartela et al. (2009), kteří nepotvrdili pohlavní ani věkové rozdíly tibiální komponenty kolenního kloubu v obrysové analýze průřezu tibie na úrovni, kde je prováděna její resekce (tj. 7-11 mm od kloubního povrchu tibiálního plateau). Tvarové modifikace kloubních ploch či okolních struktur s postupujícím věkem doposud nebyly systematicky sledovány. Výjimkou je studie autorek Stevens a Viðarsdóttir (2008), které ve své geometricko-morfometrické studii distální části femuru a proximální části tibie prokázaly, že i v dospělosti dochází k jemným tvarovým změnám. V souvislosti s těmito nálezy je možné zpochybnit obecně uznávanou stabilitu tvaru a velikosti kloubních konců dlouhých kostí.

Involuční změny v kosti startují dříve, než se projeví makroskopicky (Manolagas a Parfitt, 2010). Pokles kostní denzity a mikroanatomické změny trabekulární kosti byly metodami CT, qCT (kvantitativní výpočetní tomografie), DEXA (dvouenergieová rentgenová absorpciometrie) i histomorfometricky doložen v různých partiích skeletu včetně proximální části tibie (Brickley, 1999; Caspersen et al., 2000; Poulsen et al., 2001; Norman et al., 2002; Khodadadyan-Klostermann et al., 2004; Saxon a Turner, 2005; Chen et al., 2011). Burghardt et al. (2010) ve své CT studii věkových změn intrakortikální porozity prokázali korelaci věku a denzitometrických parametrů i u distální části tibie obou pohlaví. Největší úbytek mezi desetiletými věkovými kohortami autoři popsali u žen první maturní kategorie v souvislosti s nástupem menopauzy. V rozporu s touto studií jsme morfologické konsekvence těchto změn zaznamenali pouze u proximální části kosti holenní. S použitím tvarových proměnných jsme proximálně prokázali signifikantní rozdíly mezi adultní a maturní skupinou raně středověkého souboru a Pachnerovy sbírky, a rovněž mezi maturní skupinou a jedinci věkové kategorie Senilis Pachnerovy sbírky a současné české populace.

Stevens a Viðarsdóttir (2008) testovaly hypotézu, zda se změny mikroarchitektoniky projeví na vnějším tvaru tibiální a femorální komponenty

kolenního kloubu. Kromě toho se zaměřily i na pohlavní dimorfismus těchto tvarových změn a jejich velikost v interpopulačním kontextu. Na početném souboru skutečně prokázaly separaci věkových skupin i progresivní trend nalezených věkových změn. Za nejvýraznější tvarový rozdíl mezi věkovými skupinami označily změnu úhlu retroverze, který se s věkem zvětšuje.

V naší studii jsme pracovali s podobně definovanými dvacetiletými věkovými kategoriemi, na rozdíl od Stevens a Viðarsdóttir (2008) však nebyla např. v raně středověkém souboru z důvodu špatné zachovalosti zastoupena věková skupina jedinců starších 60 let. Naopak u současné české populace téměř chyběli jedinci 20 až 40 let staří. U proximální části tibie jsme věkové změny jako takové potvrdili, ačkoli se rozdíly týkaly jiných aspektů jejího tvaru, jako je utváření kondylů a umístění tuberozity. Změny úhlu retroverze nemusely být prokazatelné z důvodu odlišné genetické skladby populací a rozdílnosti environmentálních a behaviorálních faktorů. Uplatnit se mohlo odlišné tempo senescenčních změn, časování vrcholu kostní formace a následného poklesu kostní minerální denzity (BMD), které jsou populačně specifické. K odlišným výsledkům mohly přispět také další faktory, jako je odlišná výživa a fyzická zátěž konkrétní populace (Brickley a Agarwal, 2003).

Mezipopulační rozdíly byly nalezeny i mezi soubory. Shodným rysem byla lateralizace *tuberositas tibiae* starších jedinců ve srovnání s mladšími (kromě srovnání Maturus/Senilis u Pachnerovy sbírky, kde došlo k nepatrnému posunu bodu směrem mediálním a proximálním). U obou srovnání Adultus/Maturus lze pozorovat kromě zmíněné lateralizace drsnatiny s postupujícím věkem i posteriorní posun bodů vymezujících mediální obrys mediálního kondylu, zvýšení kondylu laterálního, méně strmou spojnicí u starších jedinců a výraznější prominenci tibiální drsnatiny. V komparacích Maturus vs. Senilis jsme identifikovali shodné trendy v posunu drsnatiny (směrem proximálním s postupujícím věkem) a větší rozestup hrbolků *eminentia intercondylaris*.

Ostatní difference mezi věkově starší a mladší skupinou se více či méně lišily. Ve studii Stevens a Viðarsdóttir (2008) vzájemná komparace s dalšími identifikovanými kolekcemi prokázala, že ačkoli jsou senescenční změny proximální části tibie signifikantní a progresivní, jedná se o rozdíly velmi jemné. Věkové skupiny se stále více podobaly souborům stejné populace než stejně starým jedincům populace jiného geografického nebo etnického původu. I srovnání rozdílů mezi věkovými skupinami

reprezentovaných Mahalanobisovou vzdáleností s hodnotami indikujícími vliv dalších faktorů, zařadilo dožitý věk jedince na poslední místo mezi zdroji variability testovanými v předložené práci (věk, pohlaví, datování).

Výsledky našich analýz mohou být také ovlivněny nedostatečným počtem hodnocených tibií ve věkových skupinách. Zde více než jinde je nutné zahrnutí většího počtu jedinců do hodnocení. Výsledky mohou být ovlivněny také nerovnoměrným zastoupením mužů a žen v některých věkových kategoriích. Kontrolní testování centroidové velikosti ale kromě souboru současné české populace takové rozdíly nepotvrdilo.

V adultní části raně středověkého souboru však silně převažovaly ženy (11 mužů : 17 žen), v maturní skupině byl poměr pohlaví obrácený (24:13). I soubor Pachnerovy sbírky poznamenalo věkové členění disproporcí mužů a žen (Adultus 1:10, Maturus 18:12, Senilis 12:8). V současné populaci v maturní skupině převažovali muži (13:3), v kategorii Senilis naopak ženy (24:14), některé z věkových změn proto korespondovaly s rozdíly identifikovanými v rámci testování vlivu pohlaví (inklinace tibiální drsnatiny a migrace bodu na vrcholu laterálního hrbolku interkondylární vyvýšeniny).

Ve srovnání kategorií Maturus a Senilis vnímáme variabilitu i jako výsledek kombinace vlivů věku a snížení tělesné zátěže. U dospělých po dosažení vrcholu kostní hmoty už mechanická zátěž sice nemůže stimulovat osteoformaci, ale může významně zpomalit osteoresorpci (Burghardt et al., 2010). Úroveň fyzických aktivit s věkem klesá a doložený pokles svalové síly v průběhu stárnutí je pravděpodobně spojen i se změnami kvality a množství tzv. supporting bone, která bezprostředně sousedí s kloubními plochami (Frost, 1999b). Tempo senescenčních změn kostry může kolísat podle pohlaví, nutričního statusu, prostředí, reprodukční historie a subsistenční strategie (Stevens a Viðarsdóttir, 2008).

Stevens a Viðarsdóttir (2008) dosáhly pomocí diskriminační analýzy s kros-validací 60,98 - 78,57% úspěšnosti v klasifikaci proximálních částí tibií do věkových skupin. Podobné hodnoty úspěšnosti jsme stejnou metodou zaznamenali i my, a sice 64,61 - 69,05 % u proximální části raně středověkých jedinců a Pachnerovy sbírky (Adultus vs. Maturus) a 73,58 % správně zařazených tibií u současné populace (Maturus vs. Senilis).

Absenci signifikantních rozdílů mezi distálními částmi tibie lze spojovat s menším podílem trámčité kosti ve srovnání s částí proximální. Endokortikální stratum kloubních konců je zónou se zvláště vysokým kostním obratem (Parfitt, 2002; Rittweger et al., 2010), a proto v těchto partiích kosti pozorujeme markantně vyšší ztráty kosti např. při neurologickém poškození končetinových nervů. Trabekulární kost je metabolicky více aktivní než kost kortikální a obměna kosti je zde výrazně intenzivnější (25 % za rok ve srovnání s 2 - 3 % v kortikalis) (Dempster a Lindsay, 1993).

Mechanismus tvarových změn je objasněn u diafýzy, kde se tak děje redistribucí kostní hmoty, která se posléze projeví i na makroskopické úrovni. U proximální části tibie jsme prokázali, že i zde můžeme (i když v menší míře) sledovat projevy optimalizace struktury kosti za daných podmínek (s úbytkem kostní hmoty a změnami doloženými histomorfometricky).

Studium tvarových charakteristik kosterních komponent je založeno na předpokladu, že jde o rysy funkčně relevantní a morfologie je plně optimalizována (Churchill, 2005), proto i biomechanický význam popsanych věkových změn můžeme chápat jako adaptivní odpověď na ztrátu kosti s postupujícím věkem.

5.3. Vliv sociálního statusu v raném středověku

Naše studie částečně koncepčně navázala na antropologické a paleopatologické výzkumy kosterního souboru z Mikulčic s důrazem na interakci biologických a sociálních jevů (Stránská et al., 2002; Velemínský et al., 2005, 2009; Kujanová et al., 2008a,b; Havelková et al., 2011).

Celkový tvar kloubních konců dlouhých kostí nebyl doposud v souvislosti se sociální stratifikací minulých populací zkoumán. Ze srovnání prevalence osteoartrózy mezi různými sociálními skupinami stratifikovaných prehistorických a historických společností vyplývá, že společensky výše postavení jedinci vykonávali méně náročné aktivity, než jim níže postavení (Larsen, 1999; Robb et al., 2001). Tvarové adaptace tibie vůči různým intenzitám zátěže nebo typům aktivit byly na širokém spektru souborů sledovány převážně z hlediska průřezových charakteristik jejího těla (Rhodes a Knüsel, 2005; Macdonald et al., 2009; Shaw a Stock, 2009a,b). Nejvýraznější tvarová přizpůsobení lze očekávat u kostí nejvíce zatížených a v rámci končetin pak u elementů

distálních (Stock, 2006). Jako další v pořadí jsme tedy vyslovili a testovali hypotézu, že sociální status a s ním spojená předpokládaná rozdílná tělesná zátěž ovlivňuje i tvar proximální a distální části tibie.

Identifikace jedinců či skupin s diametrálně odlišným charakterem či mírou fyzické zátěže je možná i na základě degenerativních změn kostry, přítomnosti akcesorních kloubních plošek nebo změn svalových a vazových úponů (Lai a Lovell, 1992; Havelková et al., 2011). Náš odhad stupně mobility, překonávaných vzdáleností a času věnovaného pracovním činnostem je však při zpracování prehistorického a historického materiálu velmi hrubý. Shodu markerů zdravotního stavu či rozdílů v proporcionalitě a tělesné výšce s archeologickým kontextem popsali u středověkých souborů např. Schweich a Knüsel (2003) a Bennike et al. (2005). Oproti tomu Knüsel et al. (1997) nenalezli žádné rozdíly v četnosti degenerativně produktivních změn páteřního sloupce mezi skupinami rozdělenými podle lokalizace hrobu v rámci nekropole (u středověkého souboru datovaného do 13. - 14. století, Anglie).

Poznatky o vlivu mechanické zátěže na velikost či tvar kloubních ploch jsou obecně velmi kusé. Na základě experimentálních studií se předpokládá jejich silná genetická determinace (Lieberman et al., 2001).

Pohřebiště ze sídlištní aglomerace Mikulčice-Valy rozsahem a časovým vymezením dovolují populační analýzu biologických a sociálních jevů. Životní podmínky mikulčického hradu, intenzita a druh zde vykonávaných fyzických aktivit se patrně lišily od podmínek a aktivit jeho bezprostředního zázemí. Naše představa o velkomoravské společnosti jako silně majetkově diferencované se odvíjí především od značných rozdílů v hrobové výbavě (Štefan, 2011). Ve snaze poskytnout přesnější obraz socio-ekonomických podmínek zkoumané populace jsou výsledky antropologických analýz častěji komparovány právě s pohřební výbavou. Robb et al. (2001) analyzovali skeletální patologie a tělesnou výšku ve vztahu k výbavě u italského souboru z doby železné. Žádný korelát nebyl prokázán u tradičních indikátorů nespecifického stresu (hypoplázie zubní skloviny, *cribra orbitalia*, tělesná výška dospělých jedinců). Jiná kritéria jako traumata, Schmorlovy uzly a tibiální periostitis, však s výbavou korelovala.

Přesto bylo východiskem k našim analýzám vyčlenění privilegované vrstvy na základě lokalizace nekropole a nikoli hrobové výbavy. Důvodem tohoto rozhodnutí byla postupující christianizace provázená postupným opouštěním zvyku ukládat do hrobu i hrobovou výbavu (Poláček, 2008; Štefan, 2011). V komparaci takto

definovaných skupin jsme u proximální a distální části tibie nenalezli žádné kombinace morfologických znaků typické pro vlastní hradiště a sousedící podhradí (Brzobohatá et al., v tisku b).

Intenzivní studium velkomoravského kosterního materiálu řešící otázky socio-ekonomické struktury je záležitostí posledních let, o čemž svědčí i data publikací takto zaměřených prací (Dobisíková et al., 2008; Havelková et al. 2008, 2011; Smrčka et al., 2008a,b; Stránská et al., 2008; Trefný a Velemínský, 2008; Bigoni et al., 2013). Prevalenci entezopatických změn kostí končetin u souborů různého sociálního statusu hodnotili Havelková et al. (2011). Identifikovali signifikantní rozdíly mezi hradem a jeho zemědělským zázemím, přičemž výsledky byly ve shodě s archeologickým kontextem pouze u mužské části souboru. Fyzická zátěž sociálně různě postavených žen (hrad vs. zázemí) se zřejmě příliš nelišila. Navíc bylo na dolních končetinách žen pohřbených přímo na hradišti identifikováno překvapivě více entezopatií než u žen z podhradí. Otázka jejich přiřazení k privilegované společenské vrstvě je tudíž diskutabilní. Komparace zdravotního stavu chrupu (podhradí vs. chudší zemědělské zázemí) prokázala vyšší incidenci kazů i intravitálních ztrát u jedinců z chudších hrobů a/nebo ze zázemí aglomerace (Stránská et al., 2008).

Souvislost mezi počtem Harrisových linií a lokalizací či výbavou hrobu v rámci aglomerace neprokázala ani studie Havelkové et al. (2008). Podobně ani výskyt hypoplázie zubní skloviny u souboru nedospělých jedinců nekoreloval s lokalizací pohřebiště v rámci sídelního areálu (Trefný a Velemínský, 2008). Signifikantní rozdíly v tělesné výšce mezi populacemi z mikulčické akropole a jejího podhradí i zázemí nenalezla Dobisíková et al. (2008). Sociální status odvozený na základě hrobové výbavy nekoreloval ani s obsahem stopových prvků v anorganické části kosti (Smrčka et al., 2008a). Použitím izotopových metod však byly určité odlišnosti v rekonstruované stravě nalezeny, a to ve smyslu vyššího obsahu živočišných bílkovin a C₄ rostlin ve stravě osob pohřbených s bohatou výbavou (Smrčka et al., 2008b).

Odlišnosti mezi hradem vs. podhradím mohou být podmíněny nejen předpokládanou behaviorální či environmentální komponentou, ale nelze vyloučit ani možný odlišný etnický původ velkomoravské elity a genetickou determinaci sledovaných znaků.

5.4. Diachronní trendy

Předchozí výzkumy kosti holenní prokázaly, že v její morfologii se na makro či mikro úrovni sčítají faktory environmentální, behaviorální, hormonální, vliv velikosti těla a kumulující se fyzické zátěže (Işcan a Miller-Shaivitz, 1984; Bridges et al., 2000; Stock a Pfeiffer, 2001; Ruff et al., 2006a; Stock, 2006; Frelat et al., 2009). V návaznosti na studie dokládající sekulární změny tělesné výšky či parametrů dlouhých kostí končetin v průběhu uplynulých staletí jsme předpokládali, že zachytíme diachronní změny u proximální i distální části tibie, a to jak velikostní, tak tvarové.

Nejprve jsme se zaměřili na centroidovou velikost proximální a distální konfigurace význačných bodů. Ta se ani u jedné z částí mezi raně středověkým souborem a Pachnerovou sbírkou nelišila, ačkoli se jedná o populace časově vzdálené a žijící v odlišných podmínkách. Srovnali jsme tyto výsledky s výstupy osteometrických studií provedených na stejných souborech. Fialová (2004) ve svém výzkumu kostí dolních končetin studovala novověký soubor Pachnerovy sbírky, který rovněž srovnávala se souborem z velkomoravských pohřebišť. Zjistila, že v signifikantně odlišných rozměrech jsou velkomoravské ženy vždy menší než ženy recentní. Vnější rozměry dlouhých kostí dolní končetiny systematicky hodnotila i Šídová (2011) u populací osidlujících naše území od eneolitu po 20. století. V její studii byl potvrzen v daném časovém úseku u žen shodný trend jako u Fialové (2004). Naopak u mužů byly identifikovány častěji vyšší hodnoty rozměrů dlouhých kostí dolní končetiny v souboru velkomoravském. Tento výsledek se týkal nejen rozměrů délkových (T1, T1b), které naše data neobsáhla, ale i největší šířky proximální části tibie (T3) (Šídová, 2011).

Ani jeden z těchto trendů v naší studii nebyl potvrzen, protože dle našich výsledků se jak proximálně tak distálně velikosti centroidů konfigurací mužů ani žen neliší (raný středověk ve srovnání s Pachnerovou sbírkou). Velikost proximální ani distální části tibie nereflektuje žádný z dějů, které ve sledovaném úseku proběhly. Víme, že robusticita tibie je významně spojena s klimatem a v daném časovém úseku došlo k jeho ochlazení. Odhady historických teplot jsou založeny na nepřímých údajích typu depozice rostoucího nebo usazujícího se materiálu letokruhů stromů, fosilních pylů nebo jezerních sedimentů. Během 9. století končí ve střední Evropě chladné období a rok 875 uzavírá sérii mimořádně chladných a neúrodných let. Období, v kterém žili obyvatelé raně středověkých Mikulčic, částečně spadá i do tzv. malého klimatického optima (875-1194 n. l.). Tato relativně krátká perioda se vyznačovala oteplením

podnebí a s ním spojeným delším vegetačním obdobím zemědělských plodin. Průměrné teploty se pohybovaly o 1 – 1,5 °C nad současným dlouhodobým normálem (Svoboda et al., 2003). Protože jsou klimatické adaptace lidské kostry fixovány geneticky (Katzmarzyk a Leonard, 1998; Weaver, 2003), nelze vyloučit, že tibie raně středověkého souboru vypovídají více o období, které tomuto klimatickému optimu předcházelo. V první polovině 20. století už hovoříme o tzv. současném klimatickém optimu, přičemž v jeho první části (1897-1942) byly průměrné roční teploty o 1,5 °C nižší než dnes (Svoboda et al., 2003). Ve výsledku lze říci, že Pachnerovu sbírku můžeme spojovat s nejchladnějším podnebím, následuje současná česká populace a mikulčický soubor charakterizuje klima nejteplejší.

V další řadě je novovek spojen s urbanizací a změnou genetické skladby vlivem exogamie. Pravděpodobně se diametrálně lišily i životní podmínky obyvatel raně středověkých Mikulčic ve srovnání s novovekou skupinou jedinců, jejichž pozůstali neměli finanční prostředky na řádný pohřeb (Pachner, 1937). Horší životní podmínky u Pachnerovy sbírky a naopak obecně příznivé podmínky v mikulčické aglomeraci doložila ve své studii kraniofaciální flukтуаční asymetrie Bigoni et al. (2013). Ke stejným závěrům dospěla i Kujanová et al. (2008a,b) v analýze asymetrie dlouhých kostí končetin, kde míra flukтуаční a direkcionalní asymetrie odráží stres během vývoje jedince spolu s mechanickou zátěží. Horší zdravotní stav chrupu Pachnerovy sbírky ve srovnání s velkomoravským souborem potvrdila Stránská et al. (2005).

Při srovnání velikostní složky souboru Pachnerovy sbírky se současnou českou populací jsme naopak prokázali pozitivní sekulární trend centroidové velikosti obou analyzovaných částí tibie, a to v rozmezí méně než jednoho století (první polovina století dvacátého vs. současnost). Zde vidíme spojitost s doloženým pozitivním sekulárním trendem tělesné výšky, který je prisuzován změnám životních podmínek spojených s technologickým pokrokem, zejména zlepšením nutriční, hygienických podmínek a zdravotní péče (Rebato, 2007). Se vzrůstající tělesnou výškou vzrůstají i rozměry kostí končetin (Meadows Jantz a Jantz, 1999) a výše zmíněné vlivy uzavírá a akcentuje i rozdíl v socioekonomickém standardu srovnávaných souborů.

Poté jsme srovnali tvar proximální a distální části tibie a odhalili signifikantní tvarové rozdíly mezi soubory různého datování (raný středověk, 20. a 21. století) u obou konfigurací. Způsob, jakým se změnil tvarové charakteristiky proximální části od raného středověku do 20. století, se nezměnil ani v dalším časovém úseku, a tak lze

hovořit o trendu kontinuálním. Při srovnání Pachnerovy sbírky a raně středověkého souboru je u chronologicky mladšího souboru patrný mediální posun tibiální tuberozity, menší sklon spojnice drsnatiny a tibiálního plateau a výrazný posun bodů definujících zadní dolní okraj kondylů směrem posteriorním. Body, které vymezují mediální obrys mediálního kondylu, se při pohledu shora posouvaly směrem anteriorním. Tyto tendence shrnuté do čtyř bodů byly zjevné i při srovnání průměrných tvarů Pachnerovy sbírky a současné populace.

Odlišnost mezi soubory různého datování, kterou reprezentuje Mahalanobisova vzdálenost, byla výraznější mezi dvěma novověkými populacemi, než mezi populací raně středověkou a Pachnerovou sbírkou. Nejvyšší hodnota byla logicky nalezena při srovnání současné populace s populací raně středověkou. Datování má na tvar proximální a distální části tibie vyšší vliv než dožitý věk, ale menší vliv než pohlaví jedince.

Klimatické oscilace od raného středověku do současnosti a rozdíly životních podmínek studovaných populací byly pojednány u diferencí velikostí konfigurací. Jejich podíl nelze opominout, ale kromě časové vzdálenosti, klimatických a životních podmínek či genetické skladby, lze uvažovat i o významném vlivu fyzické zátěže, protože ani ta nepochybně není shodná. Studie průřezových charakteristik těla dlouhých kostí prokázaly významnou korelaci s tzv. indexem mobility, čili vzdáleností, kterou denně urazí jednotlivec či populační skupina (Wescott, 2006). Morfologii kosti holenní velkou měrou ovlivňují faktory environmentální a behaviorální. Na kostru člověka žijícího v období raného středověku byly pravděpodobně kladeny vysoké fyzické nároky, u Pachnerovy sbírky je stupeň fyzické zátěže otázkou (ale patrně této výše nedosahoval) a mobilitu současných obyvatel Prahy lze označit jako nejnižší.

Předmětem diskuse tedy zůstává možná interakce morfologie kloubních konců tibie a fyzické aktivity a také otázka, zda se tyto rysy utvářely během maturace skeletu nebo až po jejím skončení. Funkční adaptace vůči mechanickým stimulům byly doposud popsány pouze u kloubních ploch, a to během ontogeneze (např. Eckstein et al., 2002; Hellier a Jeffery, 2006). Na základě námi popsaných diachronních změn lze předpokládat, že tvar proximální části tibie významně ovlivňují faktory mechanické.

Velmi zřetelné a statisticky signifikantní jsou i difference mezi soubory různého datování u distální části kosti holenní. I zde lze sledovat tendence stabilní napříč časovou osou a trendy, které se mění. Vzájemná porovnání odhalila v obou úsecích

(raný středověk až 20. stol, resp. 20. až 21. stol.) tyto shodné posuny význačných bodů: chronologicky mladší distální části mají ve srovnání se staršími vrchol mediálního kotníku více posteriorně a mírně laterálně (při pohledu zdola), mediální ohraničení dolní kloubní plochy je posunuto mediálně, jeho relativní vzdálenost od vrcholu mediálního kotníku tím narůstá a laterální ohraničení této facety je relativně delší. Další význačné body konfigurace se však chovají v jednotlivých časových úsecích zcela odlišně: např. bod vymezující mediální obrys mediálního kotníku (č. 19) se nejdříve posouvá proximálně a v období novověku mírně distálně. Obdobně i landmarky definující fibulární incisuru (č. 20, 21) vykazují posun proximální a v novověku distální. Linie laterálního ohraničení dolní kloubní plochy v prvním sledovaném úseku klesá, aby ve druhém naopak stoupala. Rozporuplnost tvarových změn ztěžuje jejich interpretaci. Význam kontinuálních trendů můžeme chápat jako adaptivní odpověď této části kosti na snižující se mechanickou stimulaci. Otázkou ovšem zůstává vliv faktorů tělesné hmotnosti a tělesné stavby, které nejsou doloženy u žádného ze souborů. Tvarové změny, které se ve dvou sledovaných úsecích liší, mohou reflektovat podmínky klimatické, nutriční a zdravotní stav studovaných populací. Nejnižší úroveň těchto tří faktorů je doložena právě u anatomické Pachnerovy sbírky, která stojí chronologicky mezi zbývajícími dvěma soubory a jejich výkyv mohl mít významný podíl na morfologii distální části tibie v první polovině 20. století.

6. ZÁVĚR

V předložené práci byl využit potenciál 3D zobrazovacích metod a geometricko-morfometrických analýz pro studium tvaru proximální a distální části lidské kosti holenní. Použitá metodika se osvědčila při detekci mezipohlavních rozdílů, věkových změn a diachronních trendů u kostí holenních od raného středověku po současnost.

Nejprve byly identifikovány a popsány pohlavní rozdíly v morfologii kloubních konců. Pomocí landmarkových metod byl pohlavní dimorfismus doložen jak u proximální, tak u distální konfigurace význačných bodů. Zejména proximální část tibie je zřetelně pohlavně dimorfní anatomickou strukturou, ale podobně jako u distální části, i zde se projevy pohlavního dimorfismu mezi časově vzdálenými i blízkými populacemi liší. Nicméně byly identifikovány i populačně nespecifické rysy, které mužské a ženské tibie odlišují napříč sledovaným úsekem časové osy. Proximálně mají všechny mužské tibie relativně vyšší kondyly a pro novověké mužské soubory je typická i pozvolnější spojnice tibiální tuberozity s předním okrajem horních kloubních facet a medio-laterálně širší plateau. Distální části mají u mužských tibií odlišné proporce dolní kloubní facety (její laterální hrana je relativně delší), tibie z osteologických kolekcí (raný středověk a Pachnerova sbírka) navíc vykazují i relativně kratší mediální hrany této facety a širší fibulární incisury. Vyšší diskriminační sílu mají proměnné části proximální ve srovnání s distální, a proměnné formy ve srovnání s tvarovými. Předpoklad výraznějšího pohlavního dimorfismu formy v porovnání s tvarem byl tedy potvrzen. Úspěšnost odhadu pohlaví dosahovala u tvaru hodnot 60,00 – 76,79 % u formy 85,71 – 91,80 %. S použitím proměnných formy dosahovala úspěšnost diskriminace sice vysokých, ale nikoli vyšších než diskriminační funkce využívající výstupy morfometrie tradiční. Důležitým zjištěním bylo, že projevy pohlavního dimorfismu tvaru se v čase mění a mezipopulační rozdíly lze sledovat i v odstupu necelého století (20. vs. 21. století).

V rámci mezi-populačních srovnání velikosti obou konfigurací mužů a žen se velikostně odlišovala pouze novověká mužská a ženská skupina, a to jak od populace raně středověké, tak od souboru ze začátku 20. stol. Tam, kde byl prokázán vliv alometrie, jsou rysy maskulinní téměř shodné s charakteristikami větších konfigurací a rysy femininní korespondují s charakteristikami kostí menších. Podíl alometrie

na pozorovaném pohlavním dimorfismu je tak výrazný, že oddělení alometrické složky variability zcela anuluje difference mezi skupinami mužů a žen. Nalezené tvarové rozdíly jsou tedy důsledkem celkového pohlavního dimorfismu v tělesné stavbě, která ve své robustnější podobě, tj. u mužů, klade odlišné nároky na morfologii kloubních oblastí kostí.

Statisticky signifikantní tvarové rozdíly mezi skupinami jedinců různého věku byly nalezeny pouze u proximální části tibie, a to u všech tří souborů. I zde byly v převaze rysy populačně specifické nad stabilními. Mezi shodné rysy patří lateralizace *tuberositas tibiae* starších jedinců ve srovnání s mladšími (kromě srovnání Maturus-Senilis u Pachnerovy sbírky). U obou srovnání Adultus-Maturus lze pozorovat kromě zmíněné lateralizace drsnatiny s postupujícím věkem i posteriorní posun bodů vymežujících mediální obrys mediálního kondylu, zvýšení kondylu laterálního, méně strmou spojnicí tuberozity a plateau u starších jedinců a výraznější prominenci tibiální drsnatiny. V komparacích Maturus vs. Senilis jsme identifikovali shodné trendy v posunu drsnatiny (směrem proximálním s postupujícím věkem) a větší rozstup hrbolků *eminentia intercondylaris*. Absenci signifikantních věkových rozdílů u distální části tibie lze spojovat s menším podílem trámčité kosti ve srovnání s částí proximální.

V raně středověkém souboru jsme neidentifikovali statisticky signifikantní difference mezi skupinami rozdělenými na základě předpokládaného sociálního statusu. Přesto nelze vyloučit, že v budoucnu budou studie biologické variability ve vztahu k sociálně ekonomickým podmínkám založeny i na přístupech geometricko-morfometrických.

Naopak chronologicky mladší soubory se od starších lišily jak při srovnání raného středověku s novověkem, tak při komparaci dvou novověkých populací vzdálených od sebe méně než jedno století. Tyto diachronní změny byly prokázány ve tvaru i formě, jak proximálně tak distálně. U proximální části kosti holenní lze vysledovat i vysoký podíl shodných trendů směrem k současnosti, jmenovitě to jsou - mediální posun tibiální tuberozity, méně strmá spojnice tibiální tuberozity s předním okrajem plateau, markantní posun bodů definujících zadní dolní okraj kondylů směrem posteriorním a naopak anteriorní posun bodů vymežujících mediální obrys mediálního kondylu. U diachronních tvarových změn distální tibie převažovaly posuny, které se ve sledovaných časových úsecích lišily.

Výsledky lze shrnout do tvrzení, že tvarová variabilita proximální a distální části tibie daná příslušností k pohlaví je nejvyšší, o něco slabší vliv má pozice populační skupiny na časové ose. Nejméně určujícím faktorem je faktor dožitého věku jedince a vliv sociálního statusu na variabilitu kloubních konců tibie nebyl prokázán.

PŘEHLED POUŽITÉ LITERATURY

- Adams DC, Rohlf FJ, Slice DE. 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the „revolution“. *Ital J Zool* 71:5-16.
- Agarwal SC, Stuart-Macadam P. 2003. Evolutionary perspectives. In: Agarwal SC, Stout SD, editors. *Bone loss and osteoporosis: an anthropological perspective*. Dordrecht: Kluwer Academic/Plenum Publishers. p 105-119.
- Ahlborg HG, Johnell O, Turner CH, Rannevik G, Karlsson MK. 2003. Bone loss and bone size after menopause. *N Engl J Med* 349:327-334.
- Aiello L, Dean C. 2002. *An introduction to human evolutionary anatomy*. San Diego: Elsevier Academic Press. p 483-506.
- Aiello L, Wood B, Key C, Wood C. 1998. Laser scanning and paleoanthropology. In: Strasser E, Fleagle JG, Rosenberger AL, McHenry H, editors. *Primate locomotion: Recent advances*. New York: Plenum Press. p 223-236.
- Akhlaghi M, Sheikhzadi A, Khosravi N, Pournia Y, Anary SAS. 2011. The value of the anthropometric parameters of the tibia. *J For Leg Med* 18:257-263.
- Allen JA. 1877. The influence of physical conditions on the genesis of species. *Radical Rev* 1:108-140.
- Aniansson A, Zetterberg C, Hedberg M, Henriksson K. 1984. Impaired muscle function with aging. *Clin Orthop Rel Res* 191:193-201.
- Arkin AM, Katz JF. 1956. The effects of pressure on epiphyseal growth. The mechanism of plasticity of growing bone. *J Bone Joint Surg Am* 38:1056-1076.
- Arking R. 1998. *Biology of ageing*. Massachusetts: Sinauer Assoc. Inc. Publishers.
- Aufderheide AC, Rodriguez-Martin C. 1998. *The Cambridge encyclopedia of human paleopathology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Bacon AM. 2000. Principal components analysis of distal humeral shape in pliocene to recent African hominids: the contribution of geometric morphometrics. *Am J Phys Anthropol* 111:479-487.
- Bartoníček J, Heřt J. 2004. *Základy klinické anatomie pohybového aparátu*. Praha: Maxdorf.
- Bass SL, Saxon L, Daly RM, Turner CH, Robling AG, Seeman E, Stuckley A. 2002. The effect of mechanical loading on the size and shape of bone in pre-, peri-

- and postpubertal girls: a study in tennis players. *J Bone Min Res* 17:2274-2280.
- Bejdová Š, Krajíček V, Peterka M, Trefný P, Velemínská J. 2012. Palatal shape and size variability in patients with bilateral complete cleft lip and palate using dense surface model construction and 3-D geometric morphometrics. *J Cran Max Fac Surg* 40:201-208.
- 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* 64:437-453.
- Bellemans J, Carpentier K, Vandenneucker H, Vanlauwe J, Victor J. 2010. Both morphotype and gender influence the shape of the knee in patients undergoing TKA. *Clin Orthop Relat Res* 468:29-36.
- Bennike P, Lewis ME, Schutkowski H, Valentin F. 2005. Comparison of child morbidity in two contrasting medieval cemeteries from Denmark. *Am J Phys Anthropol* 128:734-746.
- Bergmann C. 1847. Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. *Gottinger Studien* 3:595-708.
- Bertram JE, Biewener AA. 1988. Bone curvature: sacrificing strength for load predictability? *J Theor Biol* 131:75-92.
- Bertram JE, Swartz SM. 1991. The „law of bone transformation“: a case of crying Wolff? *Biol Rev* 66:245-273.
- Betti L, von Cramon-Traubadel N, Manica A, Lycett SJ. 2013. Global geometric morphometric analyses of the human pelvis reveal substantial neutral population history effects, even across sexes. *PLoS ONE* 8:e55909.
- Biewener AA. 1983. Allometry of quadrupedal locomotion – the scaling of duty factor, bone curvature and limb orientation to body size. *J Exper Biol* 105:147-171.
- 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* 61:16-32.
- Bigoni L, Krajíček V, Sládek V, Velemínský P, Velemínská J. 2013. Skull shape asymmetry and the socioeconomic structure of an early medieval Central European society. *Am J Phys Anthropol* 150:349-364.

- Binford LR. 1971. Mortuary practices: their study and their potential. Approaches to the social dimensions of mortuary practices. *Mem Soc Am Archaeol* 25:6-29.
- Biwasaka H, Aoki Y, Tanijiri T, Sato K, Fujita S, Yoshioka K, Tomabechi M. 2009. Analyses of sexual dimorphism of contemporary Japanese using reconstructed three-dimensional CT images – curvature of the best fit circle of the greater sciatic notch. *Leg Med* 11:260-262.
- Boas F. 1905. The horizontal plane of the skull and the general problem of the comparison of variable forms. *Science* 21:862-863.
- Bogin B, Rios L. 2003. Rapid morphological change in living humans: implications for modern human origins. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol* 136:71-84.
- Bookstein FL. 1982. Foundations of morphometrics. *Ann Rev Ecol Syst* 13:451-470.
- Bookstein FL. 1991. Morphometric tools for landmark data: Geometry and biology. New York: Cambridge University Press.
- Bookstein FL. 1997. Landmark methods for forms without landmarks: Morphometrics of group differences in outline shape. *Med Image Anal* 1:225-243.
- Bookstein FL, Schaefer K, Prossinger H, Seidler H, Fieder M, Stringer C, Weber GW, Arsuaga JL, Slice DE, Rohlf F, Recheis W, Mariam J, Marcus L. 1999. Comparing frontal cranial profiles in archaic and modern *Homo* by morphometric analysis. *Anat Rec (New Anat)* 257:217-224.
- Bookstein FL, Slice DE, Gunz P, Mitteroecker P. 2004. Anthropology takes control of morphometrics. *Coll Antropol* 28:121-132.
- Brickley M. 1999. Measurements of changes in trabecular bone structure with age in an archaeological population. *J Archaeol Sci* 26:151-157.
- Brickley M, Agarwal SC. 2003. Techniques for investigation of age-related bone loss and osteoporosis in archaeological bone. In: Agarwal SC, Stout SD, editors. *Bone loss and osteoporosis: an anthropological perspective*. Dordrecht: Kluwer Academic/Plenum Publishers. p 157-172.
- Bridges PS. 1989. Changes in activities with the shift to agriculture in the Southeastern United States. *Curr Anthropol* 30:385-394.
- Bridges PS. 1991. Skeletal evidence of changes in subsistence activities between the Archaic and Mississippian time periods in northwestern Alabama. In: Powell ML, Bridges PS, Mires AMW, editors. *What mean these bones: Studies in*

- Southeastern bioarchaeology. Tuscaloosa: University of Alabama Press. p 89-101.
- Bridges PS, Blitz JH, Solano MC. 2000. Changes in long bone diaphyseal strength with horticultural intensification in West-central Illinois. *Am J Phys Anthropol* 112:217-238.
- Brock SL, Ruff CB. 1988. Diachronic patterns of change in structural properties of the femur in the prehistoric American Southwest. *Am J Phys Anthropol* 75:113-127.
- Brown JA. 1995. On mortuary analysis with special reference to the Saxe-Binford research program. In: Beck LA, editor. *Regional approaches to mortuary analysis*. New York: Plenum Press. p 3-26.
- Brůžek J. 2002. A method for visual determination of sex, using the human hip bone. *Am J Phys Anthropol* 117:157-168.
- Brzobohatá H, Prokop J, Horák M, Jančárek A, Velemínská J. 2012. Accuracy and benefits of 3D bone surface modelling: a comparison of two methods of surface data acquisition reconstructed by laser scanning and computed tomography outputs. *Coll Antropol* 36:801-806.
- Brzobohatá H, Krajíček V, Horák Z, Velemínská J. V tisku, a. Sex classification using the three-dimensional tibia form or shape including population specificity approach. *J Forensic Sci*.
- Brzobohatá H, Krajíček V, Velemínský P, Poláček L, Velemínská J. V tisku, b. The shape variability of human tibial epiphyses in an early medieval Great Moravian population (9th-10th century AD): a geometric morphometric assessment. *Antropol Anz*.
- Buikstra JE, Ubelaker HD. 1994. Standards for data collection from human skeletal remains. *Proc Sem Field Mus Nat Hist*. Fayetteville: Arkansas Archeological Survey Research Series.
- Burgess A. 2000. The excavation and finds. In: Fiorato V, Boylston A, Knüsel C, editors. *Blood red roses: The archaeology of a mass grave from the battle of Towton AD 1461*. Oxford: Oxbow. p 29-36.
- Burghardt A, Kazakia JG, Ramachandran S, Link TM. 2010. Age and gender-related differences in the geometric properties and biomechanical significance of intracortical porosity in the distal radius and tibia. *J Bone Min Res* 25:983-993.

- Callewaert F, Boonen S, Vanderschueren D. 2010. Sex steroids and the male skeleton: a tale of two hormones. *Trends Endocrinol Metab* 21:89-95.
- Capasso LL, Kennedy KAR, Wilczak CA. 1999. Atlas of occupational marks on human remains. *J Paleopathol* 3:1-184.
- Carter DR, Beaupré GS. 2001. Skeletal function and form. *Mechanobiology of skeletal development, aging and regeneration*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Caspersen CJ, Pereira MA, Curran KM. 2000. Changes in physical activity patterns in the United States, by sex and cross-sectional age. *Med Sci Sports Exer* 32:1601-1609.
- Clarke BL, Khosla S. 2010. Female reproductive system and bone. *Arch Biochem Biophys* 503:118-128.
- Conroy GC, Vannier MW. 1984. Noninvasive three dimensional computer imaging of matrix filled fossil skulls by high resolution computed tomography. *Science* 226:457-458.
- Conroy GC, Vannier MW. 1987. Dental development of the Taung skull from computerized tomography. *Nature* 329:625-627.
- Cummings SR, Melton JL. 2002. Epidemiology and outcomes of osteoporotic fractures. *Lancet* 359:1761-1767.
- Czermak A, Ledderose A, Strott N, Meier T, Grupe G. 2006. Social structures and social relations – an archaeological and anthropological examination of three early medieval separate burial sites in Bavaria. *Anthropol Anz* 64:297-310.
- Černý M, Komenda S. 1986. Reconstruction of body height based on humerus and femur lengths (material from Czech lands). In: *II Anthropological Congress of Aleš Hrdlička, Universitas Carolina Pragensis*, p 475-479.
- Čihák R. 2001. *Anatomie 1*. Praha: Avicenum.
- Daly R, Saxon L, Turner C, Robling A, Bass S. 2004. The relationship between muscle size and bone geometry during growth and in response to exercise. *Bone* 34:281-287.
- Dangar KP, Pandya AM, Rathod SP, Tank KC, Akbari VJ, Solanki SV. 2012. Sexual dimorphism of proximal epiphyseal breadth of tibia. *Int J Biol Med Res* 3:1331-1334.

- Dargel J, Michael J, Feiser J, Ivo R, Koebke J. 2011. Human knee joint anatomy revisited: morphometry in the light of sex-specific total knee arthroplasty. *J Arthroplasty* 26:346-353.
- De Groote I. 2008. A comprehensive analysis of long bone curvature in Neanderthals and modern humans using 3D morphometrics (Ph.D. Thesis). University College, London.
- De Groote I. 2011a. The Neanderthal lower arm. *J Hum Evol* 61:396-410.
- De Groote I. 2011b. Femoral curvature in Neanderthals and modern humans. *J Hum Evol* 60:523-672.
- De Groote I, Lockwood CA, Aiello LC. 2010. Technical note: a new method for measuring long bone curvature using 3D landmarks and semi-landmarks. *Am J Phys Anthropol* 141:658-664.
- Delson E, Harvati K, Reddy DP, Marcus LF, Mowbray K, Sawyer GJ, Jacob T, Marquez S. 2001. The Sambungmacan 3 *Homo erectus* calvaria: a comparative morphometric and morphological analysis. *Anat Rec* 262:380-397.
- Delson E, Ford E, Friess M, Frost SR, Harcourt-Smith W. 2011. Organizing, administering, and sustaining an open-access database, examples learned from PRIMO. [abstract] *Am J Phys Anthropol Suppl* 52:123.
- Dempster DW, Lindsay R. 1993. Pathogenesis of osteoporosis. *Lancet* 341:797-801.
- Déruaz O, Najafi B, Ballabeni P, Crettenand A, Gobelet C, Aminian K, Rizzoli R, Gremion G. 2010. Proximal tibia volumetric bone density is correlated to the magnitude of local acceleration in male long-distance runners. *J Appl Physiol* 108:852-857.
- De Vries JIP, Visser GHA, Prechtel HFR. 1982. The emergence of fetal behavior: I. Qualitative aspects. *Early Human Dev* 7:301-322.
- Ding M, Odgaard A, Linde F, Hvid I. 2002. Age-related variations in the microstructure of human tibial cancellous bone. *J Orthop Res* 20:615-621.
- Dobisíková M, Katina S, Velemínský P. 2008. Stature of the Great Moravian population in connection with social status. In: Velemínský P, Poláček L, editors. *Studien zum Burgwall von Mikulčice VIII*. Brno: AÚ AV ČR. p 77-91.
- Dryden IL, Mardia KV. 1999: *Statistical shape analysis*. New York: Wiley.
- Duncan RL, Turner CH. 1995. Mechanotransduction and the functional response of bone to mechanical strain. *Calcif Tissue Int* 57:344-358.

- Dutour O. 1986. Enthesopathies (lesions of muscular insertions) as indicators of the activities of Neolithic Saharan populations. *Am J Phys Anthropol* 71:221-224.
- Eckstein F, Faber S, Mühlbauer R, Hohe J, Englmeier KH, Reiser M, Putz R. 2002. Functional adaptation of human joints to mechanical stimuli. *Osteoarthr Cart* 10:44-50.
- Eliš P, Máca P, Neuwirth J, Válek V. 1998. Moderní diagnostické metody. II. díl. Výpočetní tomografie. Brno: IDVPZ.
- Eser P, Frotzler A, Zehnder Y, Knecht H, Denoth J, Schiessl H. 2004. Relationship between the duration of paralysis and bone structure: a pQCT study of spinal cord injured individuals. *Bone* 34:869-880.
- Ferembach D, Schwidetzky I, Stloukal M. 1979. Empfehlungen für die Alters- und Geschlechtsdiagnose am Skelett. *Homo* 30:1-32.
- Ferretti JL. 1998. Biomechanical properties of bones. In: Genant H, Guglielmi G, Jergas M, editors. *Bone densitometry and osteoporosis*. Berlin: Springer. p 143-161.
- Ferretti JL, Capozza RF, Cointy GR, Feldman S, Ferretti SE. 2000. Co se rozumí pod pojmem „kostní kvalita“ a jak ji vyhodnocovat. *Pohybové ústrojí* 7:19-25.
- Fialová L. 2004. Asymetrie dlouhých kostí dolní končetiny u velkomoravské a recentní populace (diplomová práce). Univerzita Karlova, Praha.
- Forwood MR, Burr DB. 1993. Physical activity and bone mass: exercises in futility? *Bone Miner* 21:89-112.
- Franklin DF, Oxnard CE, O'Higgins P, Dadour I. 2007. Sexual dimorphism in the subadult mandible: quantification using geometric morphometrics. *J Forensic Sci* 52:6-10.
- Franklin DF, Cardini A, Flavel A, 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 Leg Med* 126:549-558.
- Franklin DF, Cardini A, Flavel A, Kuliukas A, Marks MK, Hart R, Oxnard C, O'Higgins P. 2013. Concordance of traditional osteometric and volume-rendered MSCT interlandmark cranial measurements. *Int J Legal Med* 127:505-520.
- Frazer DW, Wolpoff MH. 1985. Sexual dimorphism. *Ann Rev Anthropol* 14:429-473.

- Frelat MA, Mitteroecker P. 2011. Postnatal ontogeny of tibia and femur form in two human populations: a multivariate morphometric analysis. *Am J Hum Biol* 23:796-804.
- Frelat MA, Bookstein FL, Weber GW. 2009. Tibial shape analysis: a quantitative approach for the whole bone. [abstract] *Am J Phys Anthropol Suppl* 48:130.
- Frelat MA, Katina S, Weber GW, Bookstein FL. 2010. An affine-adjusted analysis of tibial shape in hominoids. *Am J Phys Anthropol* 50:93-94.
- Frelat MA, Katina S, Weber GW, Bookstein FL. 2012. Technical note: a novel geometric morphometric approach to the study of long bone shape variation. *Am J Phys Anthropol* 149:628-638.
- Friess M. 2012. Scratching the surface? The use of surface scanning in physical and paleoanthropology. *J Anthropol Sci* 90:1-25.
- Frost HM. 1983. A determinant of bone architecture. The minimum effective strain. *Clin Orthop* 175:286-292.
- Frost HM. 1987. Bone „mass“ and the „mechanostat“: a proposal. *Anat Rec* 219:1-9.
- Frost HM. 1999a. On the estrogen-bone relationship and postmenopausal bone loss: a new model. *J Bone Miner Res* 14:1473-1477.
- Frost HM. 1999b. An approach to estimating bone and joints loads and muscle strength in living subjects. *Am J Hum Biol* 11:437-455.
- Frotzler A, Berger M, Knecht H, Eser P. 2008. Bone steady-state is established at reduced bone strength after spinal cord injury: a longitudinal study using peripheral quantitative computed tomography (pQCT). *Bone* 43:549-555.
- Fujisawa T, Hattori T, Takahashi K, Kuboki T, Yamashita A, Tagikawa M. 1999. Cyclic mechanical stress induces extracellular matrix degradation in cultured chondrocytes via gene expression of matrix metalloproteinases and interleukin-1. *J Biochem* 125: 966-975.
- Gayzik FS, Mao MY, Danelson KA, Slice DE, Stitzel JD. 2008. Quantification of age-related shape change of the human rib cage through geometric morphometrics. *J Biomech* 41:1545-1554.
- Gelaude F, Vander Sloten J, Lauwers B. 2008. Accuracy assessment of CT-based outer surface femur meshes. *Comput Aided Surg* 13:188-199.
- Gill GW. 2001. Racial variation in the proximal and distal femur: heritability and forensic utility. *J Forensic Sci* 46:791-799.

- González PN, Bernal V, Perez SI, Barrientos G. 2007. Analysis of dimorphic structures of the human pelvis: its implications for sex estimation in samples without reference collection. *J Archaeol Sci* 34:1720-1730.
- González-Reimers E, Velasco-Vázquez J, Arnay-de-la-Rosa M, Santolarie-Fernández F. 2000. Sex determination by discriminant function analysis of the right tibia in the prehispanic population of the Canary Islands. *Forensic Sci Int* 108:165-172.
- Gray JP, Wolfe LD. 1980. Height and sexual dimorphism of stature among human societies. *Am J Phys Anthropol* 53:441-456.
- Gunz P, Harvati K. 2007. The Neanderthal „chignon“: variation, integration and homology. *J Hum Evol* 52:262-274.
- Gunz P, Mitteroecker P, Bookstein F, Weber GW. 2004. Computer aided reconstruction of incomplete human crania using statistical and geometrical estimation methods. *Enter the past: Computer applications and quantitative methods in archaeology. BAR International Series 1227. Oxford: Archaeopress. p 92-94.*
- Gunz P, Mitteroecker P, Bookstein FL. 2005. Semilandmarks in three dimensions. In: Slice DE, editor. *Modern morphometrics in physical anthropology. New York: Kluwer Academic/Public Publishers. p 73-98.*
- Haapasalo H, Sievanen H, Kannus P, Heinonen A, Oja P, Vuori I. 1996. Dimensions and estimated mechanical characteristics of the humerus after long-term tennis loading. *J Bone Miner Res* 11:864-872.
- Hammer O, Harper DAT, Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4:9. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Hamrick MW, McPherron AC, Lovejoy CO, Hudson J. 2000. Femoral morphology and cross sectional geometry of adult myostatin-deficient mice. *Bone* 27:343-349.
- Harcourt-Smith W, Tallman M, Frost S, Kim J, Delson E. 2004. Estimating hominoid reciprocal joint congruence: a comparison of two morphometric techniques. [abstract] *Am J Phys Anthropol Suppl* 38:108-109.
- Harcourt-Smith W, Tallman M, Frost S, Wiley D, Rohlf F, Delson E. 2008. Analysis of selected hominoid joint surfaces using laser scanning and geometric morphometrics: a preliminary report. In: Sargis EJ and Dagosto M, editors. *Mammalian evolutionary morphology: a tribute to Frederick S. Szalay.*

- Vertebrate Paleobiology & Paleoanthropology series. Dordrecht: Springer. p 373-383.
- Härke H. 2000. Social analysis of mortuary evidence in German archaeology. *J Anthropol Archaeol* 19:369-384.
- Harmon EH. 2007. The shape of the hominoid proximal femur: a geometric morphometric analysis. *J Anat* 210:170-185.
- Harmon EH. 2009. The shape of the early hominin proximal femur. *Am J Phys Anthropol* 139:154-171.
- Hartel MJ, Loosli Y, Gralla J, Kohl S, Hoppe S, Röder C, Eggli S. 2009. The mean anatomical shape of the tibial plateau at the knee arthroplasty resection level: an investigation using MRI. *The Knee* 16:452-457.
- Harvati K, Gunz P, Grigorescu D. 2007. Cioclovina (Romania): affinities of an early modern European. *J Hum Evol* 53:732-746.
- Hashemi J, Chandrashekar N, Gill B, Beynon BD, Slauterbeck JR, Schutt RC, Mansouri H, Dabezies E. 2008. The geometry of the tibial plateau and its influence on the biomechanics of the tibiofemoral joint. *J Bone Joint Surg* 90:2724-2734.
- Havelková P, Velemínský P, Dobisíková M, Likovský J. 2008. Harris lines in the non-adult Great Moravian populations from Mikulčice – the comparison of inhabitants of the castle and sub-castle area. In: Velemínský P, Poláček L, editors. *Studien zum Burgwall von Mikulčice VIII*. Brno: AÚ AV ČR. p 209-222.
- Havelková P, Villotte S, Velemínský P, Poláček L, Dobisíková M. 2011. Enthesopathies and activity patterns in the early medieval Great Moravian population: evidence of division of labour. *Int J Osteoarchaeol* 21:487-504.
- Haviland WA. 1967. Stature at Tikal, Guatemala: implications for ancient Maya demography and social organization. *Am Antiq* 32:316-325.
- Hellier CA, Jeffery N. 2006. Morphological plasticity in the juvenile talus. *Foot Ankle Surg* 12:139-147.
- Holland TD. 1991. Sex assessment using the proximal tibia. *Am J Phys Anthropol* 85:221-227.
- Holliday TW, Friedl L. 2013. Hominoid humeral morphology: 3D morphometric analysis. *Am J Phys Anthropol* 152:506-515.

- Holliday TW, Ruff CB. 2001. Relative variation in human proximal and distal limb segment lengths. *Am J Phys Anthropol* 116:26-33.
- Holt BM. 2003. Mobility in Upper Paleolithic and Mesolithic Europe: evidence from the lower limbs. *Am J Phys Anthropol* 122:200-215.
- Holt BM, Ruff CB, Trinkaus E. 2004. The Wolff's law debate: throwing out the water, but keeping the baby. *Am J Phys Anthropol* 123:115-116.
- Horton MG, Hall TL. 1989. Quadriceps femoris muscle angle: normal values and relationships with gender and selected skeletal measures. *Phys Ther* 69:897-901.
- Huiskes R. 2000. If bone is the answer, then what is the question? *J Anat* 197:145-156.
- Chen H, Washimi Y, Kubo K, Onozuka M. 2011. Gender-related changes in three-dimensional microstructure of trabecular bone at the human proximal tibia with aging. *Histol Histopathol* 26:563-570.
- Cheng FB, Feng Ji X, Lai Y, Feng JC, Zheng WX, Sun YF, Fu YW, Qiong Li Y. 2009. Three dimensional morphometry of the knee to design the total knee arthroplasty for Chinese population. *The Knee* 16:341-347.
- Cho H, Stout SD. 2003. Bone remodeling and age-associated bone loss in the past: a histomorphometric analysis of the Imperial Roman skeletal population of Isola Sacra. In: Agarwal SC, Stout SD, editors. *Bone loss and osteoporosis: An anthropological perspective*. Dordrecht: Kluwer Academic/Plenum Publishers. p 207-228.
- Churchill SE. 2005. Particulate versus integrated evolution of the upper body in Late Pleistocene humans: A test of two models. *Am J Phys Anthropol* 100:559-583.
- Işcan MY, Miller-Shaivitz P. 1984. Discriminant function sexing of the tibia. *J Forensic Sci* 29:1087-1093.
- Işcan MY, Yoshino M, Kato S. 1994. Sex determination from the tibia. *J Forensic Sci* 39:785-792.
- Jankauskas R. 2003. The incidence of diffuse idiopathic skeletal hyperostosis and social status correlations in Lithuanian skeletal materials. *Int J Osteoarchaeol* 13:289-293.
- Jorgensen L, Crabtree NJ, Reeve J, Jacobsen BK. 2000. Ambulatory level and asymmetrical weight bearing after stroke affects bone loss in the upper and

- lower part of the femoral neck differently: bone adaptation after decreased mechanical loading. *Bone* 27:701-707.
- Kalvin AD, Dean D, Hublin JJ. 1995. Reconstruction of human fossils. *IEEE Comput Graphics Appl* 15:12-15.
- Katzmarzyk PT, Leonard WR. 1998. Climatic influences on human body size and proportions: ecological adaptations and secular trends. *Am J Phys Anthropol* 106:483-503.
- Khodadadyan-Klostermann C, von Seebach M, Taylor WR, Duda GN, Haas NP. 2004. Distribution of bone mineral density with age and gender in the proximal tibia. *Clin Biomech* 19:370-376.
- Kim BT, Mosekilde L, Duan Y, Zhang XZ, Tornvig L, Thomsen JS. 2003. The structural and hormonal basis of sex differences in peak appendicular bone strength in rats. *J Bone Miner Res* 18:150-155.
- King J, Brelsford HJ, Tullos HS. 1969. Analysis of the pitching arm of the professional baseball pitcher. *Clin Orthop Rel Res* 67:116-123.
- Klika V, Maršík F, Mařík I. 2010. Influencing the effect of treatment of disease related to bone remodelling by dynamic loading. In: Brito AV, editor: *Dynamic modelling*. Rijeka: InTech. p 263-290.
- Knudson KJ, Stojanowski CM. 2008. New directions in bioarchaeology: recent contributions to the study of human social identities. *J Archaeol Res* 16:397-432.
- Knüsel CJ, Göggel SC, Lucy DJ. 1997. Comparative degenerative joint disease of the vertebral column in the medieval monastic cemetery of the Gilbertine priory of St. Andrew, Fishergate, York, England. *Am J Phys Anthropol* 103:481-495.
- Kocián J. 1996. Význam imobilizace a zatěžování kostí pohybem pro jejich denzitu. *Pohybové ústrojí* 3:67-71.
- Kranioti EF, Bastir M, Sánchez-Meseguer A, Rosas A. 2009. A geometric-morphometric study of the cretan humerus for sex identification. *Forensic Sci Int* 189:111e1-8.
- Kristiansen LP, Gunderson RB, Steen H, Reikerås O. 2001. The normal development of tibial torsion. *Skeletal Radiol* 30:519-522.
- Krogman WM, İşcan MY. 1986. *The human skeleton in forensic medicine*. Springfield: Charles C. Thomas.

- Kujanová M, Bigoni L, Velemínská J, Velemínský P. 2008a. Limb bones asymmetry and stress in medieval and recent population of Central Europe. *Int J Osteoarchaeol* 18:476-491.
- Kujanová M, Bigoni L, Velemínská J, Velemínský P. 2008b. Skeletal asymmetry of locomotor apparatus at Great Moravian population. In: Velemínský P, Poláček L, editors. *Studien zum Burgwall von Mikulčice VIII*. Brno: AÚ AV ČR. p 177-208.
- Kullmer O. 2008. Benefits and risks of virtual anthropology. *J Anthropol Sci* 86:205-207.
- Lague MR. 2002. Another look at shape variation in the distal femur of *Australopithecus afarensis*: implications for taxonomic and functional diversity at Hadar. *J Hum Evol* 42:609-626.
- Lai P, Lovell NC. 1992. Skeletal markers of occupational stress in the fur trade: a case study from a Hudson's Bay Company fur trade post. *Int J Osteoarchaeol* 2:221-234.
- Landis EK, Karnick P. 2006. A three-dimensional analysis of the geometry and curvature of the proximal tibial articular surface of hominoids. *Proceedings SPIE* 6056:6056K; <http://dx.doi.org/10.1117/12.638273>
- Lanyon LE. 1980. The influence of function on the development of bone curvature – an experimental study on the rat tibia. *J Zool* 192:457-466.
- Lanyon LE. 1982. Mechanical function and bone remodeling. In: Sumner-Smith G, editor. *Bone in clinical orthopaedics*. Philadelphia: Saunders. p 273-304.
- Lanyon LE. 1987. Functional strain in bone tissue as an objective, and controlling stimulus for adaptive bone remodeling. *J Biomech* 20:1083-1093.
- Lanyon LE, Bourn S. 1979. The influence of mechanical function on the development of the tibia. *J Bone Joint Surg* 61:263-273.
- Lanyon LE, Magee PT, Baggott DG. 1979. The relationship of functional stress and strain to the processes of bone remodeling. An experimental study on the sheep radius. *J Biomech* 12:593-600.
- Larsen CS. 1990. Biological interpretation and the context for contact. In: Larsen CS, editor. *The archaeology of mission Santa Catalina de Guale: 2. Biocultural interpretations of a population in transition*. New York: Anthropological Papers of The American Museum of Natural History. p 11-25.

- Larsen CS. 1999. *Bioarchaeology: interpreting behavior from the human skeleton*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Larsen CS, Ruff CB, Kelly RL. 1995. Structural analysis of the Stillwater postcranial human remains: behavioral implications of articular joint pathology and long bone diaphyseal morphology. In: Larsen CS, Kelly RL, editors. *Bioarchaeology of the Stillwater Marsh. Prehistoric human adaptation in the Western Great Basin*. New York: Anthropological papers of the American Museum of Natural History 77. p 107-133.
- Latimer B, Ohman JC, Lovejoy OV. 1987. Talocrural joint in African hominoids: implications for *Australopithecus afarensis*. *Am J Phys Anthropol* 74:155-175.
- Lazenby RA. 2002. Sex dimorphism and bilateral asymmetry: modeling developmental instability and functional adaptation. [abstract] *Am J Phys Anthropol Suppl* 96:32.
- Lele S, Richtsmeier JT. 1992. On comparing biological shapes: detection of influential landmarks. *Am J Phys Anthropol* 87:49-65.
- Lele S, Richtsmeier JT, 2001. *An invariant approach to the statistical analysis of shapes*. London: Chapman and Hall/CRC Press.
- Lieberman DE. 1996. How and why humans grow thin skulls: experimental evidence for systemic cortical robusticity. *Am J Phys Anthropol* 101:217-236.
- Lieberman DE, Crompton AW. 1998. Responses of bone to stress: constraints on symmorphosis. In: Weibel ER, Taylor CR, Bolis L, editors. *Principles of animal design: the optimization and symmorphosis debate*. Cambridge: Cambridge University Press. p 78-86.
- Lieberman JR, Friedlaender GE. 2005. *Bone regeneration and repair*. New Jersey: Humana Press.
- Lieberman DE, Pearson OM 2001. Trade-off between modeling and remodeling responses to loading in the mammalian limb. *Bull Mus Com Zool* 156:269-282.
- Lieberman DE, Devlin MJ, Pearson OM. 2001. Articular area responses to biomechanical loading: effects of exercise, age and skeletal location. *Am J Phys Anthropol* 116:266-277.
- Lieberman DE, Polk JD, Demes B. 2004. Predicting long bone loading from cross-sectional geometry. *Am J Phys Anthropol* 123:156-171.

- Lockwood CA, Lynch JM, Kimbel WH. 2002. Quantifying temporal bone morphology of great apes and humans: an approach using geometric morphometrics. *J Anat* 201:447-464.
- Lovejoy CO, Burstein AH, Heiple KG. 1976. The biomechanical analysis of bone strength: a method and its application to platycnemia. *Am J Phys Anthropol* 44:489-506.
- Lovejoy CO, Meindl RS, Ohman JC, Heiple KG, White TD. 2002. The Maka Femur and its bearing on the antiquity of human walking: applying contemporary concepts of morphogenesis to the human fossil record. *Am J Phys Anthropol* 119:97-133.
- Macdonald HM, Cooper DML, McKay HA. 2009. Antero-posterior bending strength at the tibial shaft increases with physical activity in boys: evidence for non-uniform geometric adaptation. *Osteop Int* 20:61-70.
- Madsen OR, Schaadt O, Bliddal H, Egsmose C, Sylvest J. 1993. Relationship between quadriceps strength and bone mineral density of the proximal tibia and distal forearm in women. *J Bone Miner Res* 8:1439-1444.
- Maggiano IS, Schultz M, Kierdorf H, Sosa TS, Maggiano CM, Tiesler Blos V. 2008. Cross-sectional analysis of long bones, occupational activities and long-distance trade of the Classic Maya from Xcambó – Archaeological and osteological evidence. *Am J Phys Anthropol* 136:470-477.
- Mahfouz M, Abdel Fatah EE, Smith Bowers L, Scuderi G. 2012. Three-dimensional morphology of the knee reveals ethnic differences. *Clin Orthop Relat Res* 470:172-185.
- Macháček J. 2005. Raně středověké Pohansko u Břeclavi: munitio, palatium, nebo emporium moravských panovníků. *Archeologické rozhledy* 57:100-138.
- Main RP, Biewener AA. 2004. Ontogenetic patterns of limb loading, in vivo bone strains and growth in the goat radius. *J Exper Biol* 207:2577-2588.
- Manolagas S, Parfitt A. 2010. What old means to bone. *Trends Endocrinol Metab* 21:369-374.
- Marcus R. 1987. Normal and abnormal bone remodeling in man. *Ann Rev Med* 38:129-141.
- Marchi D. 2007. Relative strength of tibia and fibula and locomotor behavior in hominoids. *J Hum Evol* 53:647-655.

- Marchi D. 2008. Relationship between lower limb cross-sectional geometry and mobility: the case of a neolithic sample from Italy. *Am J Phys Anthropol* 137:188-200.
- Markoš A. 1997. *Povstávání živého tvaru*. Praha: Vesmír.
- Marotti G. 1996. The structure of bone tissues and the cellular control of their deposition. *Ital J Anat Embryol* 101:25-79.
- Martin RB. 2000. Toward an unifying theory of bone remodeling. *Bone* 26:1-6.
- Martin R, Saller K. 1959. *Lehrbuch der Anthropologie, Band I*. Stuttgart: Fischer Verlag.
- Mays SA. 1996. Age-dependent cortical bone loss in a medieval population. *Int J Osteoarchaeol* 6:144-154.
- Meadows Jantz L, Jantz RL. 1999. Secular change in long bone length and proportion in the United States, 1800 – 1970. *Am J Phys Anthropol* 110:57-67.
- Mehta BV, Rajani S, Sinha G. 1997. Comparison of image processing techniques (magnetic resonance imaging, computed tomography scan and ultrasound) for 3D modeling and analysis of the human bones. *J Digit Imaging* 10:203-206.
- Meloun M, Militký J. 2004. *Zpracování experimentálních dat*. Praha: Academia Praha.
- Meloun M, Militký J, Hill M. 2005. *Počítačová analýza vícerozměrných dat*. Praha: Academia.
- Morphome3cs [software]. 2.0 version. Praha: Kabinet software a výuky matematiky, Matematicko-fyzikální fakulta UK. cgg.mff.cuni.cz/trac/morpho, staženo 23.3.2013.
- Nagy BLB, Hawkey DE. 1995. Musculoskeletal stress markers as indicators of sexual division of labor: multivariate analysis. [abstract] *Am J Phys Anthropol Suppl* 20:158.
- Neustupa J. 2006: Co je to geometrická morfometrika. *Živa* 54:54-56.
- Nishimura Y, Fukuoka H, Kiriya M, Suzuki Y, Oyama K, Ikawa S. 1994. Bone turnover and calcium metabolism during 20 days bed rest in young healthy males and females. *Acta Physiol Scand Suppl* 616:27-35.
- Norman A, Bellocco R, Vaida F, Wolk A. 2002. Total physical activity in relation to age, body mass, health and other factors in a cohort of Swedish men. *Int J Obes* 26:670-675.

- O'Higgins P. 2000. The study of morphological variation in the hominid fossil record: biology, landmarks and geometry. *J Anat*, 197:103-120.
- O'Higgins P, Jones N. 2006. Tools for statistical shape analysis. York: Hull York Medical School. <http://www.york.ac.uk/res/fme/resources/software.htm>, staženo 23. 1. 2012.
- O'Neill MC, Ruff CB. 2004. Estimating human long bone cross-sectional geometric properties: a comparison of noninvasive methods. *J Hum Evol* 47:221-235.
- Organ JM, Ward CV. 2006. Contours of the hominoid lateral tibial condyle with implications for *Australopithecus*. *J Hum Evol* 51:113-127.
- Ortner DJ, Putschar WGJ. 1981. Identification of pathological conditions in human skeletal remains. *Smithsonian Contribution to Anthropology* 28, Smith. City of Washington: Instit. Press.
- Pachner P. 1937. Pohlavní rozdíly na lidské pánvi. Praha: Česká Akademie Věd a Umění.
- Parfitt AM. 1984. The cellular basis of bone remodeling: the quantum concept reexamined in light of recent advances in the cell biology of bone. *Calcif Tissue Int* 36:37-45.
- Parfitt AM. 1991. Bone density and fragility: age related changes. In: *Encyclopedia of Human Biology* Vol. 1. New York: Academic Press Inc. p 771-780.
- Parfitt AM. 2002. Misconceptions (2): turnover is always higher in cancellous than in cortical bone. *Bone* 30:807-809.
- Pearson OM. 2000a. Postcranial remains and the origin of Modern Humans. *Evol Anthropol* 9:229-247.
- Pearson OM. 2000b. Activity, climate, and postcranial robusticity: implications for modern human origins and scenarios of adaptive change. *Curr Anthropol* 41:569-607.
- Pearson OM, Lieberman DE. 2004. The aging of Wolff's „law“: ontogeny and responses to mechanical loading in cortical bone. *Yrbk Phys Anthropol* 47:63-99.
- Pechenkina EA, Delgado M. 2006. Dimensions of health and social structure in the Early Intermediate Period Cemetery at Villa El Salvador, Peru. *Am J Phys Anthropol* 131:218-235.

- Peres-Neto PR, Jackson DA, Somers KM. 2005. How many principal components? Stopping rules for determining the number of non-trivial axes revisited. *Comp Stat Dat Anal* 49:974-997.
- Petrtyl M. 1999. Biomechanické a biotermodynamické zákonitosti remodelace kostní tkáně. *Pohybové ústrojí* 6:28-48.
- Petrtyl M, Danešová J. 1999. Obecná teorie remodelace kostní tkáně. *Pohybové ústrojí* 6:244-263.
- Plavcan JM. 2001. Sexual dimorphism in primate evolution. *Am J Phys Anthropol* 116:25-53.
- Plavcan JM. 2011. Understanding dimorphism as a function of changes in male and female traits. *Evol Antropol* 20:143-155.
- Pocock NA, Eisman JA, Hopper JL, Yeates MG, Sambrook PN, Eberl S. 1987. Genetic determinants of bone mass in adults: a twin study. *J Clin Invest* 80:706-710.
- Poláček L. 2001. Mikulčice a mikulčický výzkum v roce 2001. *Archeologické rozhledy* 53:361-372.
- Poláček L. 2008. Great Moravia, the power centre at Mikulčice and the issue of the socio-economic structure. In: Velemínský P, Poláček L, editors. *Studien zum Burgwall von Mikulčice VIII*. Brno: AÚ AV ČR. p 11-44.
- Poláček L, Mazuch M, Baxa P. 2006. Mikulčice – Kopčany. Stav a perspektivy výzkumu. *Archeologické rozhledy* 58:623-642.
- Poláček L, Mazuch M, Hladík M, Bartošková A. 2007. Stav a perspektivy výzkumu podhradí mikulčického hradiště. *Přehled výzkumů* 48:119-142.
- Pomeroy E, Zakrzewski SR. 2009. Sexual dimorphism in diaphyseal cross-sectional shape in the medieval Muslim population of Écija, Spain and Anglo-Saxon Great Chesterford, UK. *Int J Osteoarchaeol* 19:50-65.
- Pontzer H, Rolian C, Rightmire GP, Jashashvili T, Ponce de León MS, Lordkipanidze D, Zollikofer CPE. 2010. Locomotor anatomy and biomechanics of the Dmanisi hominins. *J Hum Evol* 58:492-504.
- Poulik J. 1975. Mikulčice. Sídlo a pevnost knížat velkomoravských. Praha: Academia.
- Poulsen LW, Qvesel D, Brixen K, Vesterby A, Boldsen JL. 2001. Low bone mineral density in the femoral neck of medieval women: a result of multiparity? *Bone* 28:454-458.

- Powell M. 1991. Ranked status and health in the Mississippian chiefdom at Moundville. In: Powell M, Bridges P, Mires A, editors. What mean these bones? Studies in Southeastern bioarchaeology. Tuscaloosa: University of Alabama Press. p 22-51.
- Pretorius E, Steyn M, Scholtz Y. 2006. Investigation into the usability of geometric morphometric analysis in assessment of sexual dimorphism. *Am J Phys Anthropol* 129:64-70.
- Rebato E. 2007. The secular trend in physical anthropology. In: Bláha P, Susanne C, Rebato E, editors. Essentials of biological anthropology. Praha: Karolinum. p 260-270.
- Reddy D, Frost S, Friess M, Marcus LF, Delson E. 2002. An interactive database for primate morphometric studies. [abstract] *Am J Phys Anthropol Suppl* 34:129.
- Recheis W, Weber G, Schäfer K, Prossinger H, Knapp R, Seidler H, zur Nedden D. 1999a. New methods and techniques in anthropology. *Coll Antropol* 23:495-509.
- Recheis W, Weber G, Schäfer K, Knapp R, Seidler H, zur Nedden D. 1999b. Virtual reality and anthropology. *Eur J Radiol* 31:88-96.
- Rhodes JA, Knüsel CJ. 2005. Activity-related skeletal change in medieval humeri: cross-sectional and architectural alterations. *Am J Phys Anthropol* 128:536-546.
- Riggs BL, Khosta S, Melton L. 2002. Sex steroids and the construction and conservation of the adult skeleton. *Endocr Rev* 23:279-302.
- Richtsmeier JT, Cole TM, Krovitz G, Valeri CJ, Lele S. 1998. Preoperative morphology and development in sagittal synostosis. *J Craniofac Gen Dev Biol* 18:64-78.
- Richtsmeier JT, DeLeon VB, Lele S. 2002. The promise of geometric morphometrics. *Yrbk Phys Anthropol* 45:63-91.
- Richtsmeier JT, Cole TM, Lele S. 2005. Landmark morphometrics and the analysis of variation. In: Hallgrímsson B, Hall BK, editors. Variation: a central concept in Biology, Boston: Elsevier Academic Press. p 49-68.
- Rittweger J, Winwood K, Seynnes O, de Boer M, Wilks D, Lea R, Rennie M, Narici M. 2006. Bone loss from the human distal tibia epiphysis during 24 days of unilateral lower limb suspension. *J Physiol* 577:331-337.

- Rittweger J, Goosey-Tolfrey VL, Cointy G, Ferreti JL. 2010. Structural analysis of the human tibia in men with spinal cord injury by tomographic (pQCT) serial scans. *Bone* 47:511-518.
- Robb J, Bigazzi R, Lazzarini L, Scarsini C, Sonog F. 2001. Social status and biological status: a comparison of grave goods and skeletal indicators from Pontecagnano. *Am J Phys Anthropol* 115:213-222.
- Robinette K, Daanen H. 2005. Precision of the CAESAR scan-extracted measurements. *Appl Ergon* 37:259-265.
- Rodríguez JI, Garcia-Alix A, Palacios J, Paniagua R. 1988. Changes in long bones due to fetal immobility caused by neuromuscular disease. *J Bone Joint Surg* 70:1052-1060.
- Roux W. 1881. *Der Kampf der Teile im Organismus*. Leipzig: Engelmann.
- Rubin C, Turner AS, Bain S, Mallinckrodt C, McLeod K. 2001a. Low mechanical signals strengthen long bones. *Nature* 412:603-604.
- Rubin C, Turner AC, Bain S, McLeod K. 2001b. Low-level mechanical signals augment bone mass and cancellous architecture as dependent on frequency and duration of the stimulus. [abstract] *J Bone Miner Res* 15:427.
- Ruff CB. 1987. Sexual dimorphism in human lower limb bone structure: relationship to subsistence strategy and sexual division of labour. *J Hum Evol* 16:391-416.
- Ruff CB. 1994. Morphological adaptation to climate in modern and fossil hominids. *Am J Phys Anthropol* 37:65-107.
- Ruff CB. 2000. Body size, body shape, and long bone strength in modern humans. *J Hum Evol* 38:269-290.
- Ruff CB. 2002. Long bone articular and diaphyseal structure in old world monkeys and apes. I: Locomotor effects. *Am J Phys Anthropol* 119:305-342.
- Ruff CB. 2005. Mechanical determinants of bone form: insights from skeletal remains. *J Musculoskelet Neuronal Interact* 5:202-212.
- Ruff CB, Hayes WC. 1983. Cross-sectional geometry of Pecos Pueblo femora and tibiae – a biomechanical investigation: II. Sex, age, and side differences. *Am J Phys Anthropol* 60:383-400.
- Ruff CB, Hayes WC. 1984. Age changes in geometry and mineral content of the lower limb bones. *Ann Biomed Eng* 12:573-584.

- Ruff CB, Jones HH. 1981. Bilateral asymmetry in cortical bone of the humerus and tibia – sex and age factors. *Hum Biol* 53:69-86.
- Ruff CB, Larsen CS, Hayes WC. 1984. Structural changes in the femur with the transition to agriculture on the Georgia coast. *Am J Phys Anthropol* 64:125-136.
- Ruff CB, Scott WW, Liu AYC. 1991. Articular and diaphyseal remodeling of the proximal femur with changes in body mass in adults. *Am J Phys Anthropol* 86:397-413.
- Ruff CB, Walker A, Trinkaus E. 1994. Postcranial robusticity in *Homo* III: ontogeny. *Am J Phys Anthropol* 93:35-54.
- Ruff CB, Holt B, Trinkaus E. 2006a. Who's afraid of the big bad Wolff?: „Wolff's law“ and bone functional adaptation. *Am J Phys Anthropol* 129:484-498.
- Ruff CB, Holt BM, Sládek V, Berner M, Murphy WA jr, zur Nedden D, Seidler H, Recheis W. 2006b. Body size, body proportions, and mobility in the Tyrolean „Iceman“. *J Hum Evol* 51:91-101.
- Saxon LK, Turner CH. 2005. Estrogen receptor β : the antimechanostat? *Bone* 36:185-192.
- Seeman E. 2002. Pathogenesis of bone fragility in women and men. *Lancet* 359:1841-1850.
- Seeman E. 2013. Age- and menopause-related bone loss compromise cortical and trabecular microstructure. *J Gerontol A Biol Sci Med Sci* 68: 1218-1225.
- Shackelford LL. 2007. Regional variation in the postcranial robusticity of late upper paleolithic humans. *Am J Phys Anthropol* 133:655-668.
- Shaw CN, Stock JT. 2009a. Intensity, repetitiveness, and directionality of habitual adolescent mobility patterns influence the tibial diaphysis morphology of athletes. *Am J Phys Anthropol* 140:149-159.
- Shaw CN, Stock JT. 2009b. Habitual throwing and swimming correspond with upper limb diaphyseal strength and shape in modern human athletes. *Am J Phys Anthropol* 140:160-172.
- Shaw CN, Stock JT. 2013. Extreme mobility in the Late Pleistocene? Comparing limb biomechanics among fossil *Homo*, varsity athletes and Holocene foragers. *J Hum Evol* 64:242-249.

- Sherk VD, Bemben DA, Bemben MG, Anderson MA. 2012. Age and sex differences in tibia morphology in healthy adult Caucasians. *Bone* 20:1324-1331.
- Schaefer K, Bookstein FL. 2009. Does geometric morphometrics serve the needs of plasticity research? *J Biosci* 34:589-599.
- Scheuer L. 2002. Application of osteology to forensic medicine. *Clin Anat* 15:297-312.
- Schmitt A, Murail P, Cunha E, Rougé, D. 2002. Variability of the pattern of aging on the human skeleton: evidence from bone indicators and implications on age at death estimation. *J Forensic Sci* 47:1203-1209.
- Schoeninger M. 1979. Diet and status at Chalcatzingo: some empirical and technical aspects of strontium analysis. *Am J Phys Anthropol* 51:295-310.
- Scholtz Y, Steyn M, Pretorius E. 2010. A geometric morphometric study in the sexual dimorphism of the human scapula. *Homo* 61:253-270.
- Schweich M, Knüsel C. 2003. Biocultural effects in medieval populations. *Econ Hum Biol* 1:367-377.
- Simonet WS, Lacey DI, Dunstan CR, Kelley M, Chang MS, Lüthy R, Nguyen HQ, Wooden S, Bennett L, Boone T, Shimamoto G, DeRose M, Elliot R, Colombero A, Tan HL, Trail G, Sullivan J, Davy E, Bucay N, Renshaw-Gegg L, Hughes TM, Hill D, Pattison W, Campbell P, Sander S, Van G, Tarpley J, Derby P, Lee R, Boyle WJ. 1997. Osteoprotegerin: a novel secreted protein involved in the regulation of bone density. *Cell* 89:309-319.
- Skerry TM. 2008. The response of bone to mechanical loading and disuse: fundamental principles and influences on osteoblast/osteocyte homeostasis. *Arch Biochem Biophys* 473:117-123.
- Sládek V, Berner M, Sailer R. 2006a. Mobility in Central European Late Eneolithic and Early Bronze Age: femoral cross-sectional geometry. *Am J Phys Anthr* 130:320-332.
- Sládek V, Berner M, Sailer R. 2006b. Mobility in Central European Late Eneolithic and Early Bronze Age: tibial cross-sectional geometry. *J Archaeol Sci* 33:470-482.
- Slice D. 2005. *Modern morphometrics in physical anthropology*. New York: Kluwer Academic/Plenum Publisher.
- Smrčka V, Velemínský P, Mihaljevič M, Zocová J. 2008a. Trace elements in human skeletal material from the Great Moravian burial site at Mikulčice-Kostelisko.

- In: Velemínský P, Poláček L, editors. Studien zum Burgwall von Mikulčice VIII. Brno: AÚ AV ČR. p 151-167.
- Smrčka V, Velemínský P, Bůzek F, Zocová J. 2008b. Stable C, N isotopes in human skeletal material from the Great Moravian burial site at Mikulčice-Kostelisko. In: Velemínský P, Poláček L, editors. Studien zum Burgwall von Mikulčice VIII. Brno: AÚ AV ČR. p 169-175.
- Sneath PHA. 1967. Trend-surface analysis of transformation grids. *J Zool* 151:65-122.
- Sode M, Burghardt AJ, Kazakia GJ, Link TM, Majumdar S. 2010. Regional variations of gender-specific and age-related differences in trabecular bone structure of the distal radius and tibia. *Bone* 46:1652-1660.
- Sparacello V, Marchi D. 2008. Mobility and subsistence economy: a diachronic comparison between two groups settled in the same geographical area (Liguria, Italy). *Am J Phys Anthropol* 136:485-495.
- Spoor F, Jeffery N, Zonneveld F. 2000. Using diagnostic radiology in human evolutionary studies. *J Anat* 197:61-76.
- Studel-Numbers KL, Weaver TD, Wall-Scheffler CM. 2007. The evolution of human running: effects of changes in lower-limb length on locomotor economy. *J Hum Evol* 53:191-196.
- Steuer H. 1982. Frühgeschichtliche Sozialstrukturen in Mitteleuropa. Eine Analyse der Auswertungsmethoden des archäologischen Quellenmaterials. Göttingen: Abhandl. Akad. Wiss.
- Stevens SD, Viðarsdóttir US. 2008. Morphological changes in the shape of the non-pathological bony knee joint with age: a morphometric analysis of the distal femur and proximal tibia in three populations of known age at death. *Int J Osteoarchaeol* 18:352-371.
- Steyn M, İşcan MY. 1997. Sex determination from the femur and tibia in South African whites. *Forensic Sci Int* 90:111-119.
- St Hoyme L, İşcan MY. 1989. Determination of sex and race: accuracy and assumptions. In: İşcan MY, Kennedy KAR, editors. Reconstruction of life from the skeleton. New York: A. R. Liss. p 53-94.
- Stloukal M. 1981. Pohřebiště kolem 11. kostela na hradišti „Valy“ u Mikulčic. *Památky archeologické* 72:459-491.

- Stloukal M, Hanáková H. 1985. Materiál z pohřebiště Mikulčice-Klášteřísko. Památky archeologické 76:540-588.
- Stloukal M, Vyhnánek L. 1976. Slované z velkomoravských Mikulčic. Praha: Academia.
- Stloukal M, Vyhnánek L. 1998. Anthropologische Analyse der Skelette aus dem Gräberfeld bei der "XII. Kirche" in Mikulčice. In: Daim F, Poláček L, editors. Studien zum Burgwall von Mikulčice III. Brno: AÚ AV ČR Brno, p 357-391.
- Stock J. 2006. Hunter-gatherer postcranial robusticity relative to patterns of mobility, climatic adaptation, and selection for tissue economy. *Am J Phys Anthropol* 131:194-204.
- Stock J, 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.
- Stock J, Pfeiffer S. 2004. Long bone robusticity and subsistence behavior among Later Stone Age foragers of the forest and fynbos biomes of South Africa. *J Archeol Sci* 31:999-1013.
- Stránská P, Velemínský P, Likovský J, Velemínská J. 2002. The Great Moravian cemetery at Josefov: basic anthropological characteristics, possible expressions of physiological and physical loads, state of health. *Časopis Národního muzea* 171:131-175.
- Stránská P, Likovský J, Velemínská J. 2005. State of dental health and selected pathological conditions in the recent skulls from the Pachner's collection. *Slovenská antropológia* 8:127-136.
- Stránská P, Velemínský P, Velemínská J. 2008. The state of dentition in the Great Moravian population – a comparison of the Mikulčice centre and its hinterland. In: Velemínský P, Poláček L, editors. Studien zum Burgwall von Mikulčice VIII. Brno. p 121-140.
- Strott N, Czermak A, Grupe G. 2008. Are there biological correlates to social stratification? Investigation of early medieval separated burial grounds in Bavaria. *Documenta Archaeobiologiae* 5:68-86.
- Subsol G, Mafart B, De Lumley MA, Silvestre A. 2002. 3D image processing for the study of the evolution of the shape of the human skull: presentation of the tools

- and preliminary results. In: Mafart B, Delingette H, and Subsol G, editors. Three-dimensional imaging in paleoanthropology and prehistoric archaeology. Liege, Belgium: BAR International Series 1049. p 37-45.
- Svoboda J, Vašků Z, Cílek V. 2003. Velká kniha o klimatu zemí Koruny České. Regia: Praha.
- Šídová M. 2011. Tvar, velikost a proporce dlouhých kostí dolních končetin u lidských populací od pozdní doby kamenné po novověk (diplomová práce). Univerzita Karlova, Praha.
- Šlaus M, Tomičić Ž. 2005. Discriminant function sexing of fragmentary and complete tibiae from medieval Croatian sites. *Forensic Sci Int* 147:147-152.
- Šlaus M, Bedić Ž, Strinović D, Petrovečki V. 2013. Sex determination by discriminant function analysis of the tibia for contemporary Croats. *Forensic Sci Int* 226:302e1-302e4.
- Štefan I. 2011. Great Moravia, statehood and archaeology: the "decline and fall" of one early medieval polity. In: Macháček J, Ungerman Š, editors. *Studien zur Archäologie Europas* 14. Bonn: Rudolf Habelt. p 333-354.
- Švenkrťová I. 2010. Sekulární trend, populační variabilita a určení pohlaví podle rozměrů femuru (diplomová práce). Univerzita Karlova, Praha.
- Takahashi I, Nuckolls GH, Takahashi K, Tanaka O, Semba I, Dashner R, Shum L, Stavkin C. 1998. Compressive force promotes Sox9, type 2 collagen and aggrecan and inhibits IL-1 β expression, resulting in chondrogenesis in mouse embryonic limb bud mesenchymal cells. *J Cell Sci* 111:2067-2076.
- Tardieu C. 1994. Morphogenesis of the femoral diaphysis in humans: significance of function and evolution. *Folia Primatol* 63:53-58.
- Tardieu C. 1999. Ontogeny and phylogeny of femoro-tibial characters in humans and hominid fossils: functional influence and genetic determinism. *Am J Phys Anthropol* 110:365-377.
- Thomson A. 1889. The influence of posture on the form of the articular surfaces of the tibia and astragalus in the different races of man and the higher apes. *J Anat* 23:616-639.
- Tilkens MJ, Wall-Scheffler C, Weaver TD, Steudel-Numbers KL. 2007. The effects of body proportions on thermoregulation: and experimental assessment of Allen's rule. *J Hum Evol* 53:286-291.

- Tocheri MW. 2009. Laser scanning: 3D analysis of biological surface. In: Sensen CW, Hallgrímsson B, editors. *Advanced imaging in biology and medicine: Technology, software environments, applications*. Berlin: Springer. p 85-101.
- Tommasini SM, Nasser P, Jepsen KJ. 2007. Sexual dimorphism affects tibia size and shape but not tissue-level mechanical properties. *Bone* 40:498-505.
- Tomková K. 2006. Raně středověká pohřebiště na předpolí Pražského hradu. In: Tomková K, editor. *Pohřbívání na Pražském hradě a jeho předpolích*. Praha: AÚ AV ČR. p 5-128.
- Tosi LL, Boyan BD, Boskey AL. 2005. Does sex matter in musculoskeletal health? The influence of sex and gender on musculoskeletal health. *J Bone Joint Surg Am* 87:1631-1647.
- Trefný P, Velemínský P. 2008. Linear enamel hypoplasia in an early medieval population of Great Moravia. In: Velemínský P, Poláček L, editors. *Studien zum Burgwall von Mikulčice VIII*. Brno. AÚ AV ČR. p 141-149.
- Trinkaus E. 1975. Squatting among the Neanderthals: a problem in the behavioral interpretation of skeletal morphology. *J Archaeol Sci* 2:327-351.
- Trinkaus E, Ruff CB. 1999. Diaphyseal cross-sectional geometry of Near Eastern Middle Paleolithic humans: the tibia. *J Archaeol Sci* 26:1289-1300.
- Trinkaus E, Stringer CB, Ruff CB, Hennessy RJ, Roberts MB, Parfitt SA. 1999. Diaphyseal cross-sectional geometry of the Boxgrove 1 Middle Pleistocene human tibia. *J Hum Evol* 37:1-25.
- Turley K, Guthrie E, Frost SR. 2011. Geometric morphometric analysis of tibial shape and presentation among Catarrhine taxa. *Anat Rec* 294:217-230.
- Turunen MJ, Prantner V, Jurvelin JS, Kröger H, Isaksson H. 2013. Composition and microarchitecture of human trabecular bone change with age and differ between anatomical locations. *Bone* 54:118-125.
- Unger J. 2011. Odras christianizace Moravy v archeologických pramenech. In: Hanuš J, editor. *Christianizace českých zemí ve středoevropské perspektivě*. Brno: Maticе Moravská. p 19-71.
- Urbanová P, Králík M. 2009. Kvantitativní popis tvaru pomocí metod geometrické morfometrie. In: Malina J, Svoboda J, editors. *Čas lovců: Aktualizované dějiny paleolitu. Panoráma biologické a sociokulturní antropologie 32*. Brno: Masarykova univerzita. p 277-289.

- Válek V, Eliáš P, Máca P, Neuwirth J. 1998. Moderní diagnostické metody. II. díl: Výpočetní tomografie. Brno: Institut pro další vzdělávání ve zdravotnictví.
- Valdimarsson O, Alborg HG, Duppe H, Nyquist F, Karlsson M. 2005. Reduced training is associated with increased loss of BMD. *J Bone Miner Res* 20:906-912.
- van der Meulen MCH, Beaupre GS, Carter DR. 1993. Mechanobiologic influences in long bone cross-sectional growth. *Bone* 14:635-642.
- van der Meulen MCH, Ashford MW, Kiratli BJ, Bachrach L, Carter DR. 1996. Determinants of femoral geometry and structure during adolescent growth. *J Orthop Res* 14:22-29.
- Veeramani R, Shankar N, Narayanan S, Ranganath P, Rajagopalan R. 2010. Gender differences in the mediolateral placement of the patella and tibial tuberosity: a geometric analysis. *Anatomy* 4:45-50.
- Velemínská J, Katina S, Šmahel Z, Sedláčková M. 2006. Analysis of facial skeleton shape in patients with complete unilateral cleft lip and palate: geometric morphometry. *Acta Chirurgiae Plasticae* 48:26-32.
- 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). [abstract] *Am J Phys Anthropol Suppl* 40:212-213.
- Velemínský P, Dobisíková M, Stránská P, Trefný P, Likovský J. 2009. The health status of the early medieval population of Greater Moravia in relations to social and economic structures. *Acta Univ Carol Med Monogr* 156:91-101.
- Victor J, Van Donnick D, Labey L, Innocenti B, Parizel PM, Bellemans J. 2009. How precise can bony landmarks be determined on a CT scan of the knee? *The Knee* 16:358-365.
- Vignerová J, Riedlová J, Bláha P, Kobzová J, Krejčovský L, Brabec M, Hrušková M. 2006. 6. celostátní antropologický výzkum dětí a mládeže 2001. Česká republika. Souhrnné výsledky. Praha: Univerzita Karlova a Státní zdravotní ústav.
- Villotte S. 2006. Connaissances médicales actuelles, cotation des enthésopathies: nouvelle méthode. *Bull Mem Soc Anthropol Paris* 18:65-85.

- von Cramon-Taubadel N, Frazier BC, Lahr MM. 2007. The problems of assessing landmark error in geometric morphometrics: theory, methods, and modifications. *Am J Phys Anthropol* 134:24-35.
- Wainwright SA, Biggs WD, Currey JD, Gosline JM. 1976. Mechanical design in organisms. New York: John Wiley&Sons.
- Ward CW. 2002. Interpreting the posture and locomotion of *A. afarensis*: where do we stand? *Am J Phys Anthropol* 119:185-215.
- Warner SE, Sanford DA, Becker BA, Bain SD, Srinivasan S, Gross TS. 2006. Botox induced muscle paralysis rapidly degrades bone. *Bone* 38:257-264.
- Watanabe Y, Ohshima H, Mizuno K, Sekiguchi C, Fukunaga M, Kohri K, Rittweger J, Felsenberg D, Matsumoto T, Nakamura T. 2004. Intravenous pamidronate prevents femoral bone loss and renal stone formation during 90-day bed rest. *J Bone Miner Res* 19:1771-1778.
- Weaver TD. 2003. The shape of the Neandertal femur is primarily the consequence of a hyperpolar body form. *Proc Natl Acad Sci USA* 100:6926-6929.
- Weber G. 2001. Virtual anthropology (VA): a call for glasnost in paleoanthropology. *Anat Rec* 265:193-201.
- Weber G, Recheis W, Scholze T, Seidler H. 1998. Virtual anthropology (VA): methodological aspects of linear and volume measurements – first results. *Coll Anthropol* 22:575-584.
- Weber G, Schäfer K, Prossinger H, Gunz P, Mitteroecker P, Seidler H. 2001: Virtual anthropology: the digital evolution in anthropological sciences. *J Physiol Anthropol Appl Human Sci* 20:69-80.
- Weinstein KJ. 2005. Body proportions in ancient Andeans from high and low altitudes. *Am J Phys Anthropol* 128:569-585.
- Weiss E. 2003a. Effects of rowing on humeral strength. *Am J Phys Anthropol* 121: 293-302.
- Weiss E. 2003b. Understanding muscle markers: aggregation and construct validity. *Am J Phys Anthropol* 121:230-240.
- Weiss E. 2004. Understanding muscle markers: lower limbs. *Am J Phys Anthropol* 125:232-238.

- Weiss E. 2007. Muscle markers revisited: activity pattern reconstruction with controls in a Central California Amerind population. *Am J Phys Anthropol* 133:931-940.
- Wescott DJ. 2006. Effect of mobility on femur midshaft external shape and robusticity. *Am J Phys Anthropol* 130:201-213.
- Winter DA, Patla AE, Frank JS, Walt SE. 1990. Biomechanical walking pattern changes in the fit and healthy elderly. *Phys Ther* 70:340-347.
- Wolff J. 1892. *Das Gesetz der Transformation der Knochen*. Berlin: A. Hirchwild. [přeloženo jako *The Law of Bone Remodeling*. 1986. Berlin: Springer].
- Wood B, Aiello L, Wood C, Key C. 1998. A technique for establishing the identity of „isolated“ fossil hominid limb bones. *J Anat* 193:61-72.
- Wood JW, Milner GR, Harpending H, Weiss K. 1992. The osteological paradox: problems in inferring prehistoric health from skeletal samples. *Curr Anthropol* 33:343-370.
- Zanker C, Cooke CB. 2004. Energy balance bone turnover and skeletal health in physically active individuals. *Med Sci Sports Exerc* 36:1372–1381.
- Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets DH, Fink WL. 2004. *Geometric morphometrics for biologist: a primer*. New York: Elsevier Academic Press.
- Zima J, Macholán M, Munclinger P, Pikálek J. 2004. *Genetické metody v zoologii*. Praha: Karolinum.
- Zollikofer CP, Ponce de León MS. 2005. *Virtual reconstruction: a primer in computer assisted paleontology and biomedicine*. Hoboken, New Jersey: Wiley Interscience.
- Zollikofer CP, Ponce de León MS, Martin RD, Stucki P. 1995. Neanderthal computer skulls. *Nature* 375:283-285.
- Zollikofer CP, Ponce de León MS, Martin RD. 1998. Computer assisted paleoanthropology. *Evol Anthropol* 6:41-54.
- Zollikofer CP, Ponce de León MS, Lieberman DE, Guy F, Pilbeam D, Likius A, Mackaye HT, Vignaud P, Brunet M. 2005. Virtual reconstruction of *Sahelanthropus tchadensis*. *Nature* 434:755-759.
- Zumwalt AC. 2005. A new method of quantifying the complexity of muscle attachment sites. *Anat Rec* 286:21-28.

- Zumwalt AC, Ruff CB, Lieberman DE. 2001. The influence of exercise on muscle insertion scars in sheep. [abstract] *Am J Phys Anthropol Suppl* 32:170.
- Žaloudková M. 2004. Asymetrie kostí horní končetiny u velkomoravské a recentní populace (diplomová práce). Univerzita Karlova, Praha.

SEZNAM POUŽITÝCH ZKRATEK

2D	dvojměrný
3D	trojměrný
BMD	Bone Mineral Density, kostní denzita
CT	Computed Tomography, výpočetní tomografie
CV	kros-validační, s křížovým odhadem
DEXA	Dual Energy Xray Absorptiometry, dvouenergiová rentgenová absorpciometrie
DICOM	Digital Imaging and Communications in Medicine, formát pro zobrazování a sdílení dat v medicíně
FOV	Field of View, zorné pole
GPA	Generalized Procrustes Analysis, zobecněná prokrustovská analýza
GV	Gray Value, stupeň šedi
HU	Hounsfield Unit, Hounsfieldova jednotka
LDA	Linear Discriminant Analysis, lineární diskriminační analýza
MANOVA	Multivariate Analysis of Variance, mnohorozměrná analýza rozptylu
MES	minimální efektivní signál
PACS	Picture Archiving and Communication System, systém pro správu, archivaci a přenos snímků z digitálních zobrazovacích systémů ve zdravotnictví
PC	Principal Component, hlavní komponenta
PCA	Principal Component Analysis, analýza hlavní komponenty
PS	Pachnerova sbírka
qCT	Quantitative Computed Tomography, kvantitativní výpočetní tomografie
RANK/RANKL/OPG	Receptor Activator of Nuclear Factor Kappa B/ Ligand/osteoprotegerin
RS	raný středověk
SP	současná populace

SEZNAM TABULEK

Tab. 1	Booksteinovy typy význačných bodů.....	33
Tab. 2	Složení souboru raně středověkého datování.	45
Tab. 3	Složení souboru z první poloviny 20. století (Pachnerova sbírka).....	46
Tab. 4	Složení souboru reprezentujícího současnou českou populaci.....	46
Tab. 5	Seznam digitalizovaných landmarků	53
Tab. 6	Výsledky diskriminační analýzy a permutačních testů (pohlaví, tvar)	66
Tab. 7	Výsledky diskriminační analýzy a permutačních testů (pohlaví, forma).....	67
Tab. 8	Mahalanobisovy vzdálenosti mezi skupinami mužů a žen	68
Tab. 9	Průměrné velikosti centroidů proxim. konfigurací dle pohlaví a souboru	86
Tab. 10	Průměrné velikosti centroidů dist. konfigurací dle pohlaví a souboru	86
Tab. 11	P-hodnoty permutačních testů shody průměrů velikostí centroidů proximální části tibia.....	87
Tab. 12	P-hodnoty permutačních testů shody průměrů velikostí centroidů distální části tibia	87
Tab. 13	Výsledky diskriminační analýzy a permutačních testů (věk, tvar).....	93
Tab. 14	Výsledky diskriminační analýzy a permutačních testů (věk, forma)	94
Tab. 15	Výsledky mnohorozměrné analýzy rozptylu (věk, tvar)	95
Tab. 16	Mahalanobisovy vzdálenosti mezi věkovými kategoriemi souborů.....	96
Tab. 17	Průměrné velikosti centroidů proximálních konfigurací dle věku a souboru...	97
Tab. 18	P-hodnoty permutačních testů shody průměrů velikostí centroidů proximální části tibia dle dožitého věku a souboru.....	97
Tab. 19	Průměrné velikosti centroidů distálních konfigurací dle věku a souboru	98
Tab. 20	P-hodnoty permutačních testů shody průměrů velikostí centroidů distální části tibia dle dožitého věku a souboru	98
Tab. 21	Výsledky diskriminační analýzy a permutačních testů (sociální status, tvar, forma)	106
Tab. 22	Výsledky diskriminační analýzy a permutačních testů (tvar, datování).....	111
Tab. 23	Mahalanobisovy vzdálenosti mezi soubory různého datování	111
Tab. 24	Výsledky diskriminační analýzy a permut. testů (tvar, ženy, datování).....	112
Tab. 25	Výsledky diskriminační analýzy a permut. testů (tvar, muži, datování)	113
Tab. 26	Výsledky diskriminační analýzy a permut. testů (forma, datování)	114
Tab. 27	Výsledky diskriminační analýzy a permut. testů (forma, ženy, datování)	115
Tab. 28	Výsledky diskriminační analýzy a permut. testů (forma, muži, datování).....	116

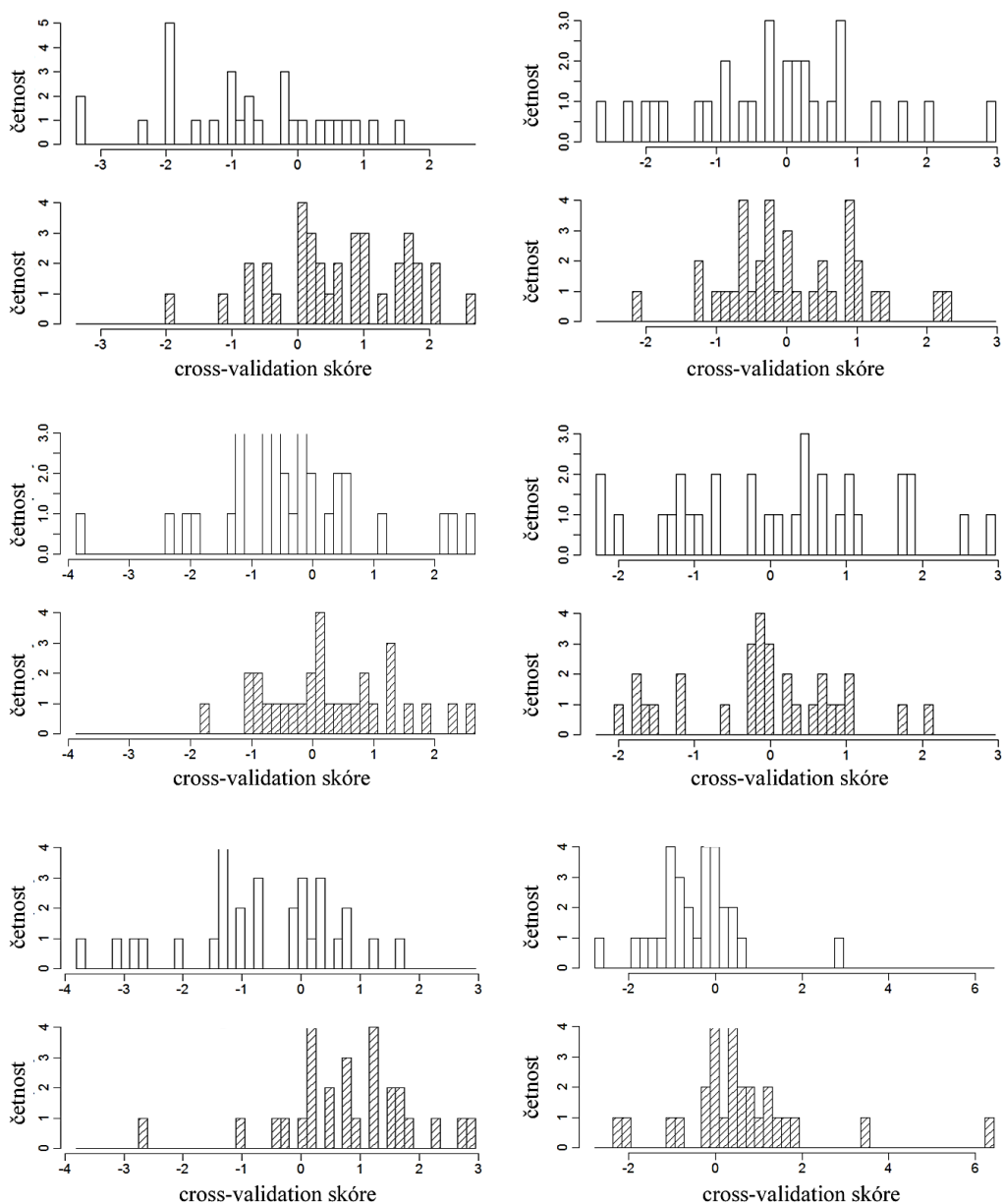
SEZNAM OBRÁZKŮ

Obr. 1 Model funkční adaptace kosti.	17
Obr. 2 Povrch proximální části kosti holenní zachycený optickým skenerem.	47
Obr. 3 Finální datový objekt vytvořený z výstupů optického skeneru.	48
Obr. 4 Ukázka prostředí programu segmentačního editoru.	49
Obr. 5 CT snímek frontálního řezu dolní končetinou, ukázka segmentace	51
Obr. 6 Výsledná rekonstrukce 3D modelu kosti holenní.	51
Obr. 7 Rozmístění landmarků na proximální a distální části kosti holenní.	52
Obr. 8 Převedení tvaru z prostoru tvarových proměnných do prostoru tangenciálního	55
Obr. 9 Sloupcový graf rozdílů průměrné chyby lokalizace jednotlivých bodů při opakované digitalizaci.	60
Obr. 10 Bodové grafy skóre PC1 a PC2 pro proximální a distální část RS souboru.....	69
Obr. 11 Vizualizace rozdílů mezi ženským a mužským průměrným tvarem RS souboru	70
Obr. 12 Vizualizace rozdílů mezi ženskou a mužskou formou RS souboru.....	71
Obr. 13 Znázornění vztahu pohlavního dimorfismu proximální konfigurace RS souboru a centroidovou velikostí pomocí lineární regrese.	72
Obr. 14 Alometrické tvarové změny, velká a malá proximální tibia RS souboru.	73
Obr. 15 Bodové grafy skóre PC1 a PC2 pro proximální a distální část P. sbírky.	74
Obr. 16 Vizualizace rozdílů mezi ženským a mužským průměrným tvarem P. sbírky.	75
Obr. 17 Vizualizace rozdílů mezi ženskou a mužskou formou P. sbírky.	76
Obr. 18 Bodové grafy skóre PC1 a PC2 pro proximální a distální část tibia SP.....	77
Obr. 19 Vizualizace rozdílů mezi ženským a mužským průměrným tvarem SP	78
Obr. 20 Vizualizace rozdílů mezi ženskou a mužskou formou současné populace.	79
Obr. 21 Znázornění vztahu pohlavního dimorfismu proximální a distální konfigurace současné populace a centroidové velikosti pomocí lineární regrese.	80
Obr. 22 Alometrické tvarové změny současné populace	81
Obr. 23 Bodové grafy skóre PC1 a PC2 pro proximální a distální část souboru spojeného z raně středověkých dat, Pachnerovy sbírky a současné populace..	82
Obr. 24 Vizualizace rozdílů mezi ženským a mužským průměrným tvarem proximální části tibia spojeného souboru.....	83
Obr. 25 Vizualizace rozdílů mezi ženskou a mužskou formou proximální a distální části tibia spojeného souboru.	84

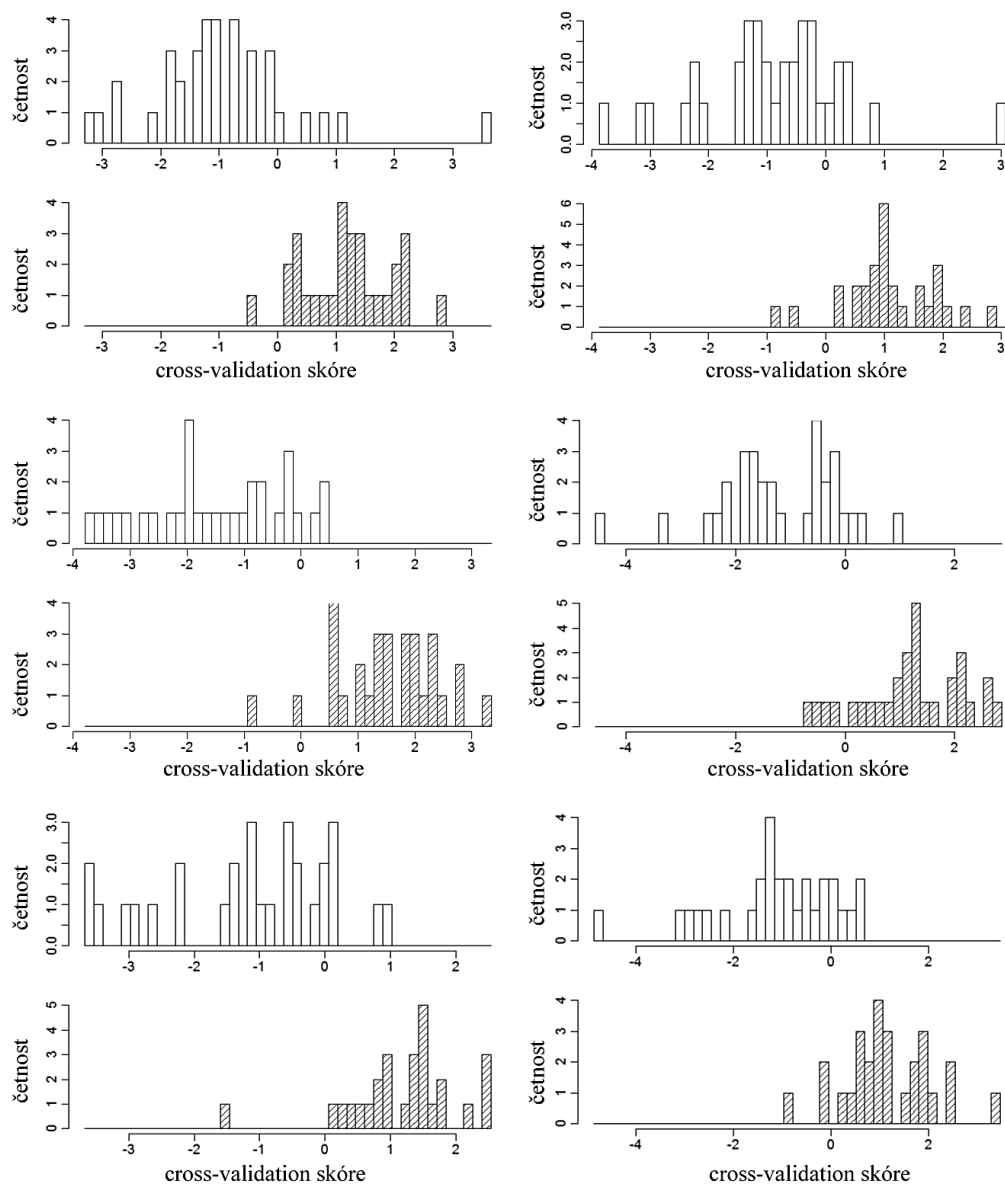
Obr. 26 Krabicový graf rozsahu hodnot centroidové velikosti proximální konfigurace mužských a ženských tibií od raného středověku po současnost	85
Obr. 27 Krabicový graf rozsahu hodnot centroidové velikosti distální konfigurace mužských a ženských tibií od raného středověku po současnost.	85
Obr. 28 Bodové grafy skóre PC1 a PC2 pro proximální a distální část tibiae (věk)	99
Obr. 29 Vizualizace věkových změn proximální části znázorňující rozdíly mezi adultní a maturní skupinou (RS, PS)	100
Obr. 30 Krabicový graf rozsahu hodnot centroidové velikosti proximální konfigurace tibií různých věkových kategorií od RS po současnost.....	101
Obr. 31 Krabicový graf rozsahu hodnot velikostí centroidů distální konfigurace tibiae různých věkových kategorií od raného středověku po současnost.	101
Obr. 32 Vizualizace věkových změn proximální části znázorňující rozdíly mezi kategoriemi Maturus a Senilis (PS, SP)	102
Obr. 33 Vizualizace věkových změn proximální a distální části znázorňující rozdíly mezi skupinou Maturus a Senilis spojeného souboru.....	103
Obr. 34 Bodové grafy skóre PC1 a PC2 pro proximální a distální část spojeného souboru děleného (věk)	104
Obr. 35 Bodové grafy skóre PC1 a PC2 pro proximální a distální část (sociální status, tvar, forma)	105
Obr. 36 Bodové grafy skóre PC1 a PC2 pro proximální a distální část souboru rozděleného dle datování	117
Obr. 37 Bodové grafy skóre PC1 a PC2 pro proximální a distální část souboru žen (dle datování)	118
Obr. 38 Bodové grafy skóre PC1 a PC2 pro proximální a distální část souboru mužů (dle datování).....	119
Obr. 39 Vizualizace diachronních změn tvaru proxim. a distální části (RS vs. PS)....	120
Obr. 40 Vizualizace diachronních změn formy proxim. a distální části (RS vs. PS) ..	121
Obr. 41 Vizualizace diachronních změn tvaru proxim. a distální části (PS vs. SP)....	122
Obr. 42 Vizualizace diachronních změn formy proxim. a distální části (PS vs. SP) ..	123
Obr. 43 Znázornění vztahu diachronních změn od 20. do 21. stol. a centroidové velikosti pomocí lineární regrese.	124
Obr. 44 Alometrické tvarové změny v souborech PS a SP.....	125
Obr. 45 Průměrné tvary proximální konfigurace všech tří souborů.....	126
Obr. 46 Průměrné tvary distální konfigurace všech tří souborů.....	126

SEZNAM PŘÍLOH

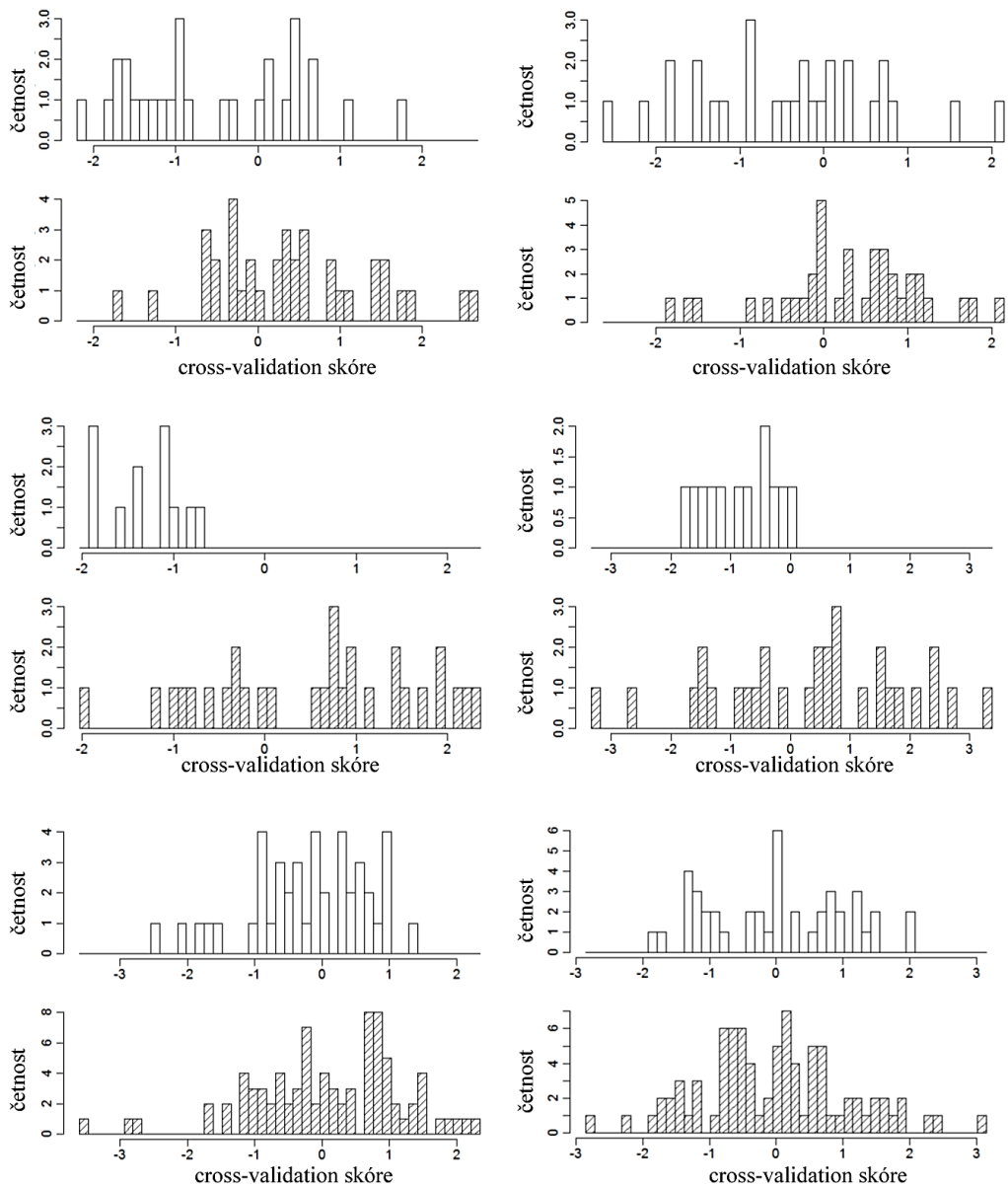
Graf 1	LDA histogramy pohlavního dimorfismu tvaru.....	183
Graf 2	LDA histogramy pohlavního dimorfismu formy.....	184
Graf 3	LDA histogramy tvaru věkových kategorií Adultus a Maturus.....	185
Graf 4	LDA histogramy formy věkových kategorií Adultus a Maturus.....	186
Graf 5	LDA histogramy tvaru věkových kategorií Maturus a Senilis.....	187
Graf 6	LDA histogramy formy věkových kategorií Maturus a Senilis.....	188
Graf 7	LDA histogramy tvaru i formy RS souboru (hrad vs. podhradí).....	189
Graf 8	LDA histogramy tvaru souborů různého datování.....	190
Graf 9	LDA histogramy formy souborů různého datování.....	191
Graf 10	Graf příspěvků PC k celkové variabilitě tvaru RS souboru.....	192
Graf 11	Graf příspěvků PC k celkové variabilitě formy RS souboru.....	193
Graf 12	Graf příspěvků PC k celkové variabilitě tvaru Pachnerovy sbírky.....	194
Graf 13	Graf příspěvků PC k celkové variabilitě formy Pachnerovy sbírky.....	195
Graf 14	Graf příspěvků PC k celkové variabilitě tvaru současné populace.....	196
Graf 15	Graf příspěvků PC k celkové variabilitě formy současné populace.....	197
Graf 16	Graf příspěvků PC k celkové variabilitě tvaru spojeného souboru.....	198
Graf 17	Graf příspěvků PC k celkové variabilitě formy spojeného souboru.....	199



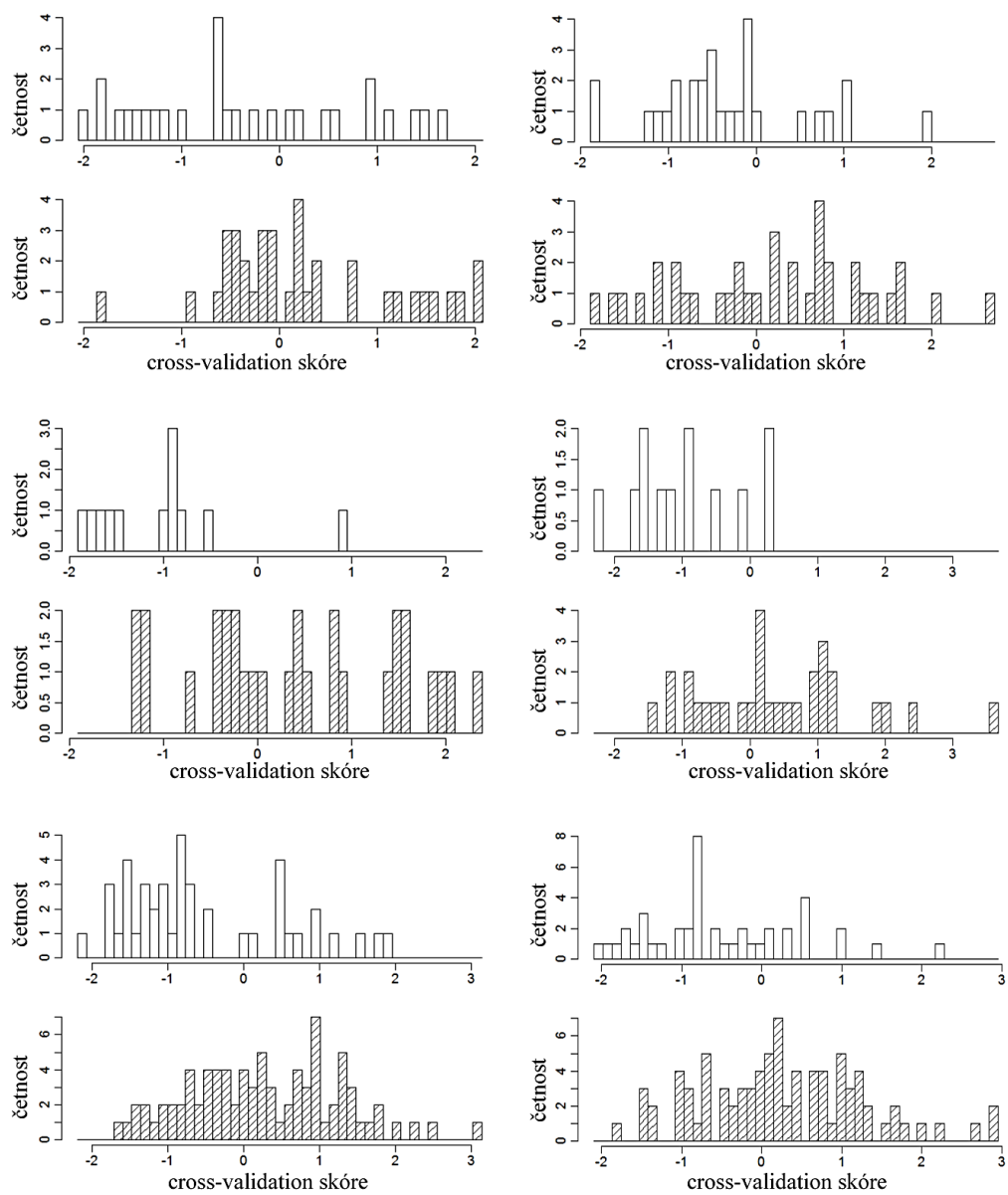
Graf 1 Výsledky lineární diskriminační analýzy tvarových proměnných části proximální (vlevo) a distální (vpravo) u raně středověkého souboru (první řádek), Pachnerovy sbírky (druhý řádek) a současné populace (třetí řádek). Intervalové rozdělení četností: muži – bílé, ženy – šrafované.



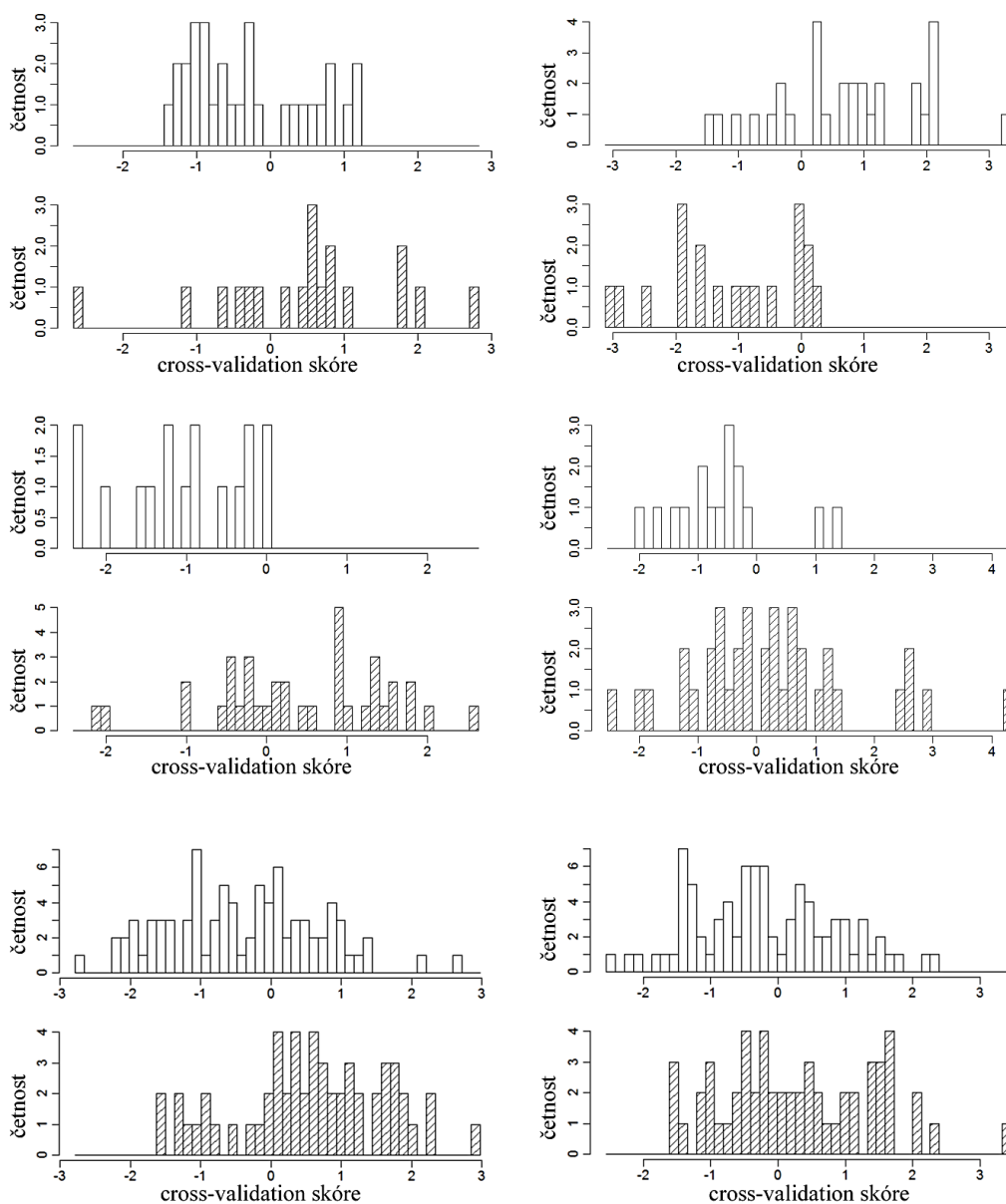
Graf 2 Výsledky lineární diskriminační analýzy formy části proximální (vlevo) a distální (vpravo) u raně středověkého souboru (první řádek), Pachnerovy sbírky (druhý řádek) a současné populace (třetí řádek). Intervalové rozdělení četností: muži – bílé, ženy – šrafovaně.



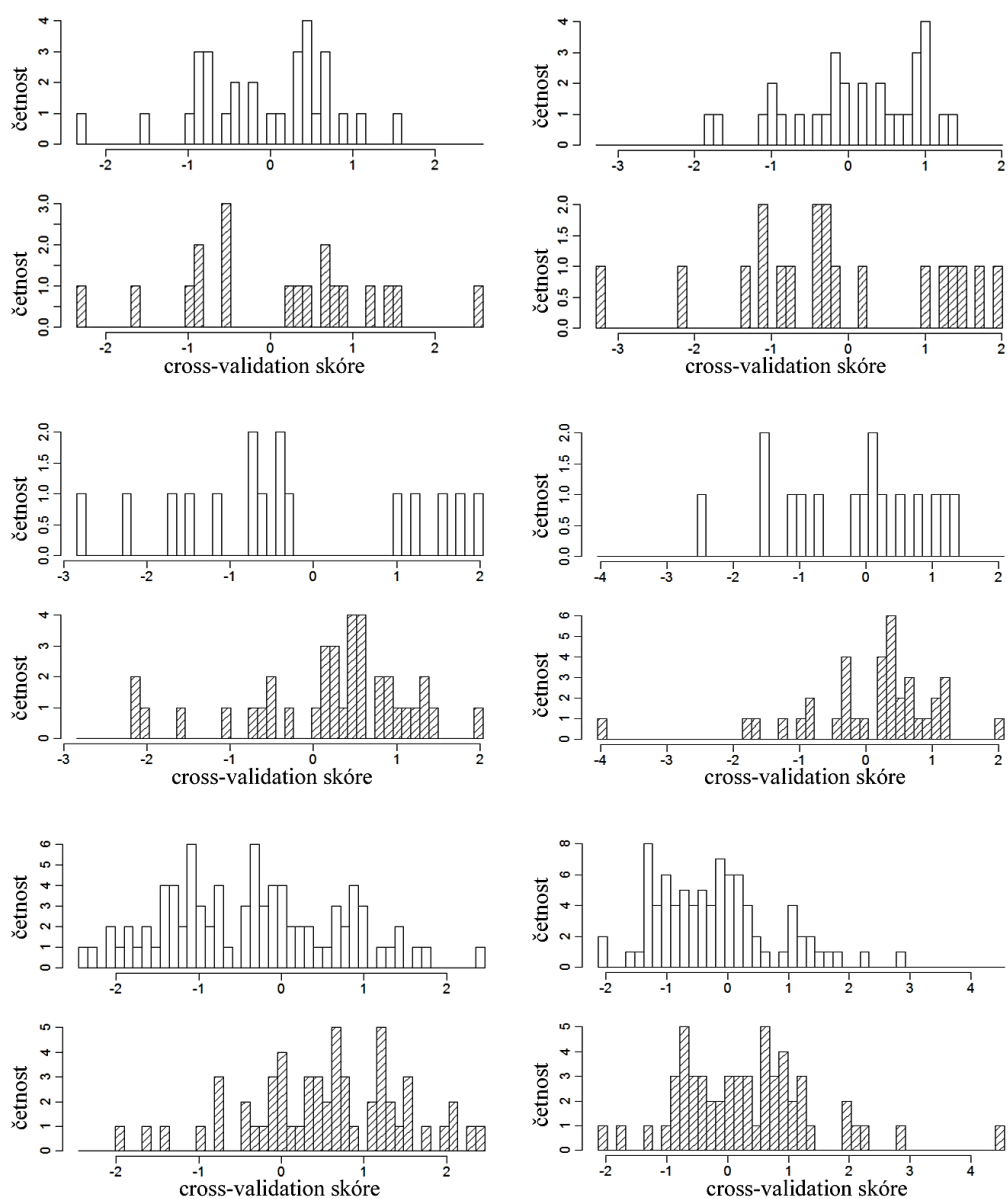
Graf 3 Výsledky lineární diskriminační analýzy tvaru části proximální (vlevo) a distální (vpravo) u raně středověkého souboru (první řádek), Pachnerovy sbírky (druhý řádek) a spojeného souboru (třetí řádek). Intervalové rozdělení četností: Adultus – bíle, Maturus – šrafovaně.



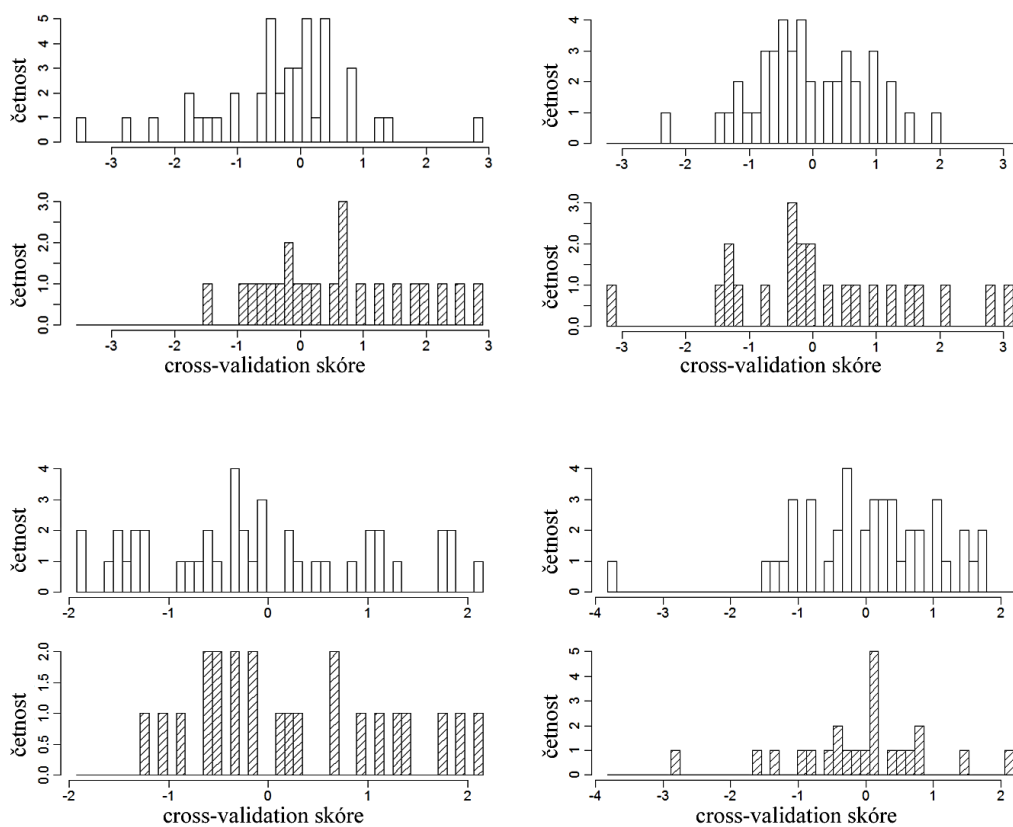
Graf 4 Výsledky lineární diskriminační analýzy formy části proximální (vlevo) a distální (vpravo) u raně středověkého souboru (první řádek), Pachnerovy sbírky (druhý řádek) a spojeného souboru (třetí řádek). Intervalové rozdělení četností: Adultus – bílé, Maturus – šrafovaně.



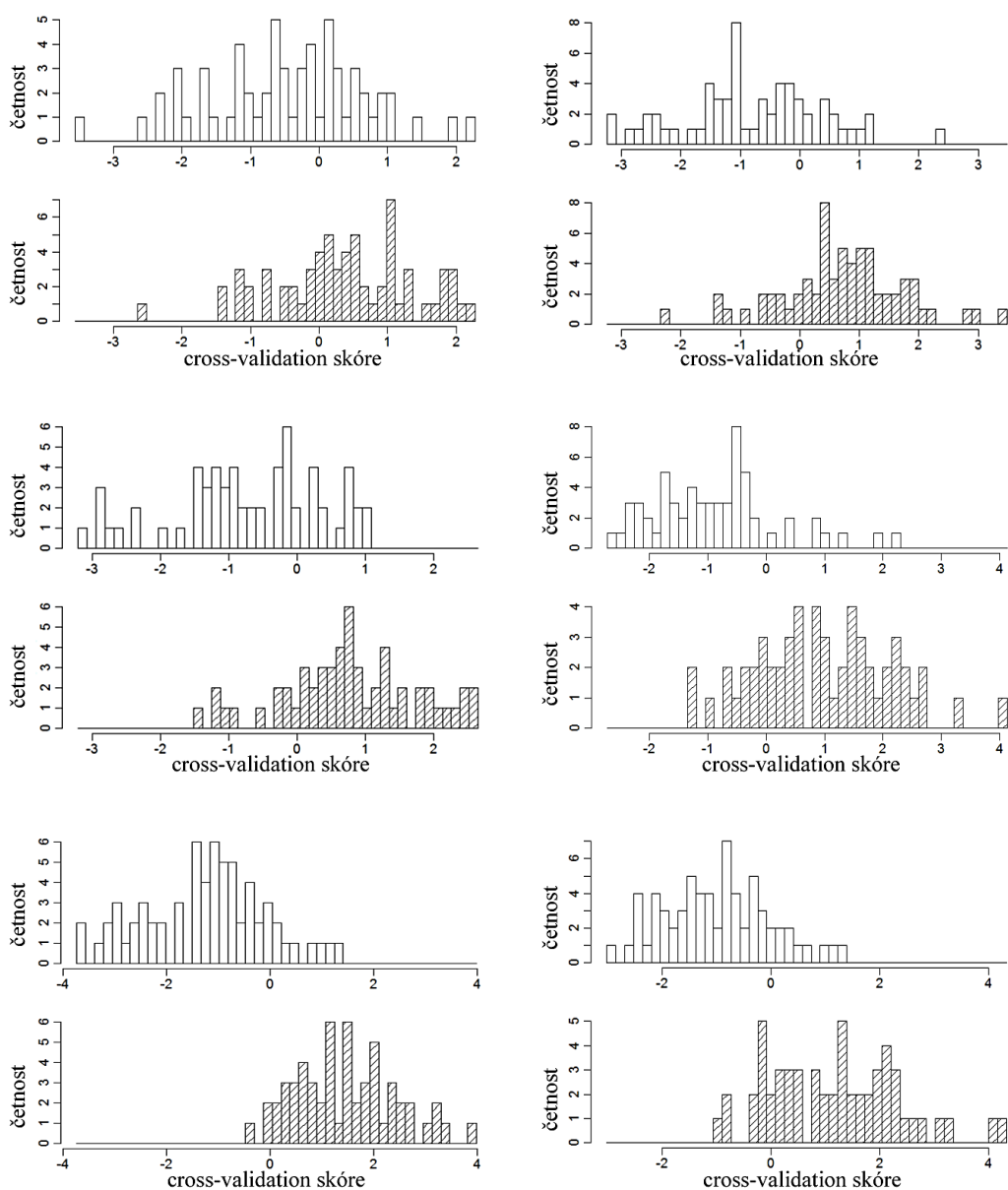
Graf 5 Výsledky lineární diskriminační analýzy tvaru části proximální (vlevo) a distální (vpravo) u Pachnerovy sbírky (první řádek), současné populace (druhý řádek) a spojeného souboru (třetí řádek). Intervalové rozdělení četností: Maturus – bíle, Senilis – šrafovaně.



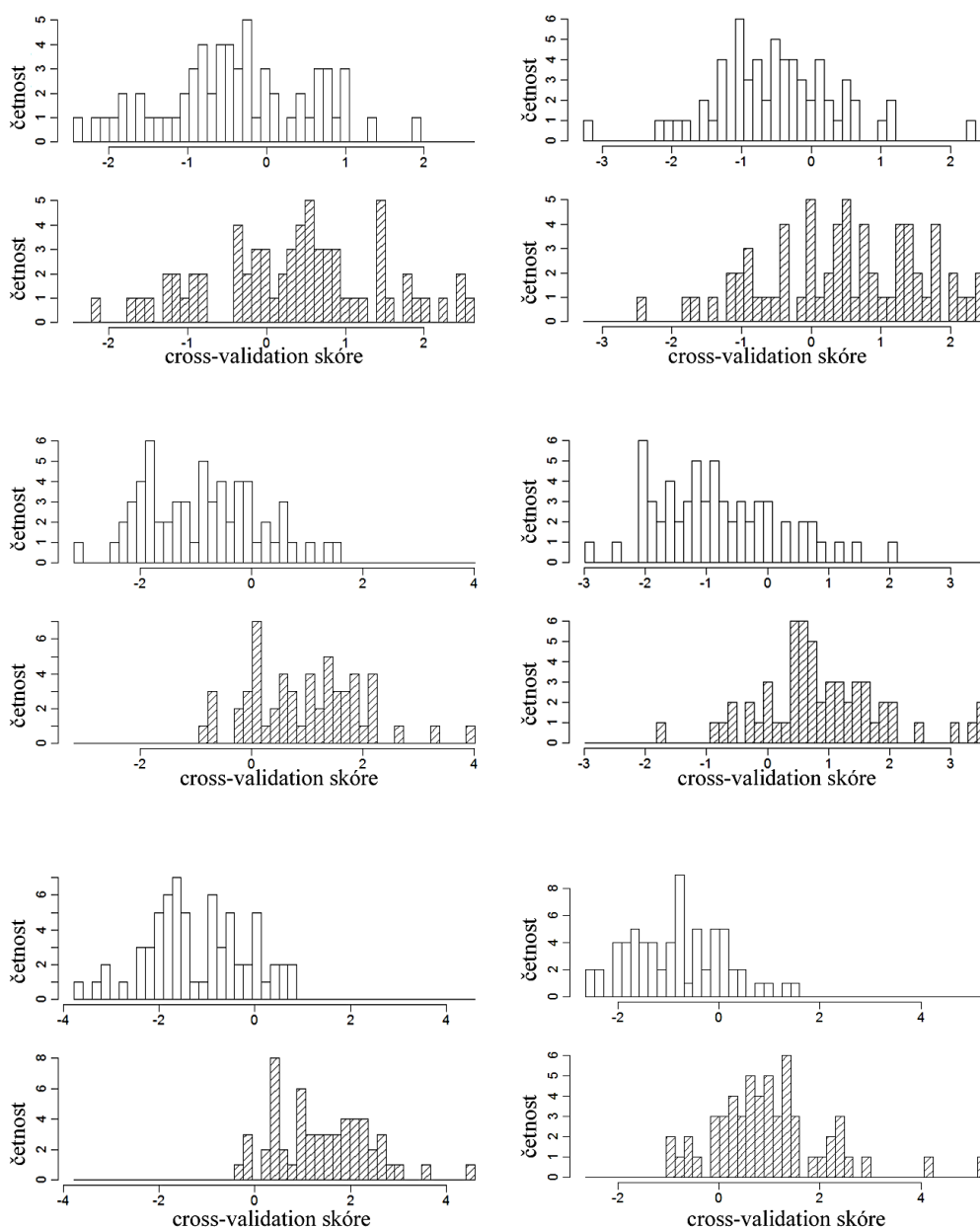
Graf 6 Výsledky lineární diskriminační analýzy formy části proximální (vlevo) a distální (vpravo) u Pachnerovy sbírky (první řádek), současné populace (druhý řádek) a spojeného souboru (třetí řádek). Intervalové rozdělení četností: Maturus – bíle, Senilis – šrafovaně.



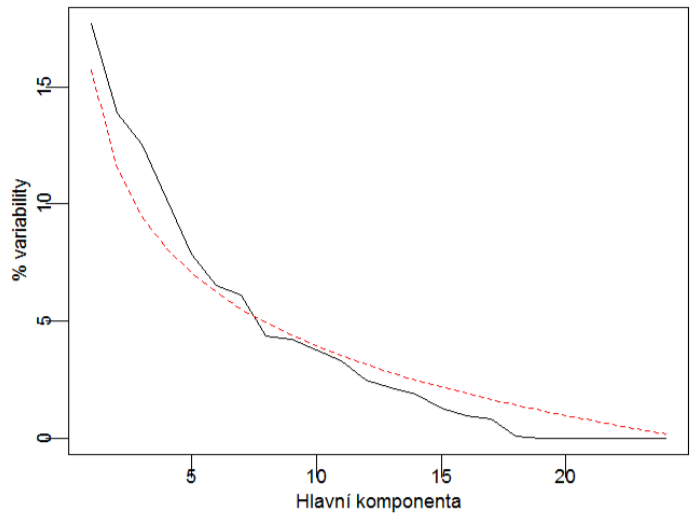
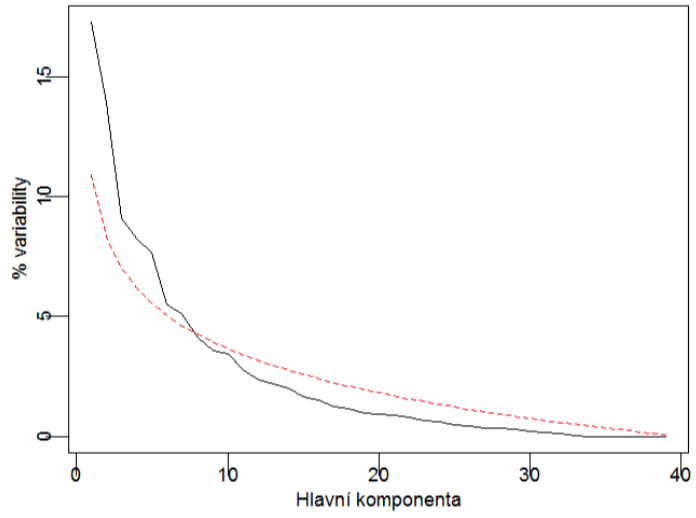
Graf 7 Výsledky lineární diskriminační analýzy tvaru (první řádek) a formy (druhý řádek) části proximální (vlevo) a distální (vpravo) raně středověkého souboru. Intervalové rozdělení četností: podhradí – bíle, hrad – šrafovaně.



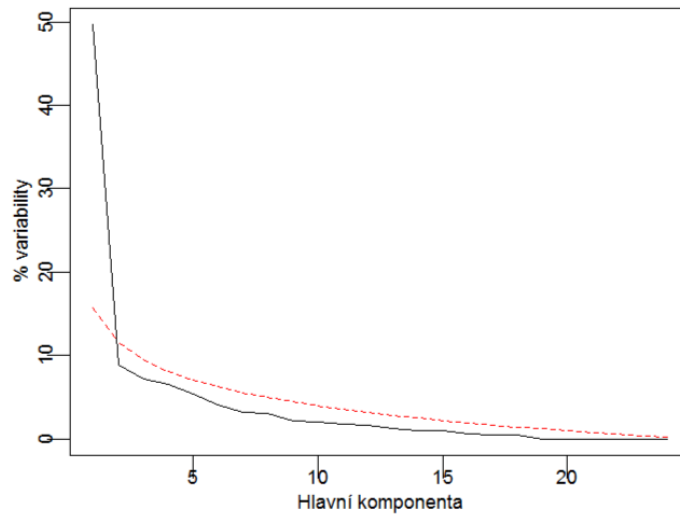
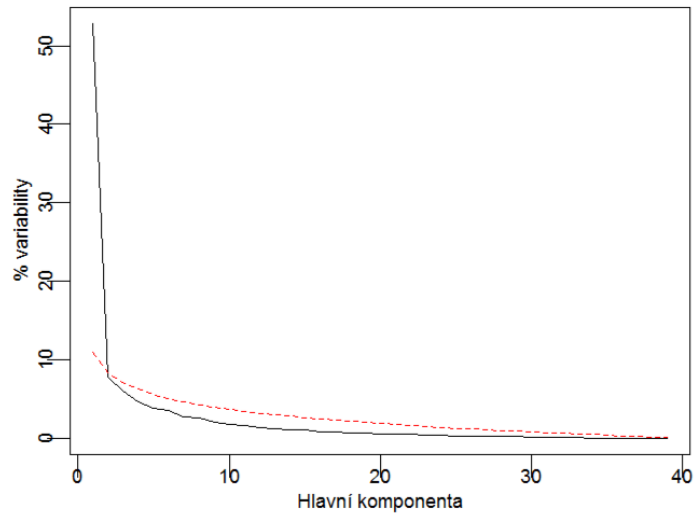
Graf 8 Výsledky lineární diskriminační analýzy tvaru části proximální (vlevo) a distální (vpravo) různého datování. Raně středověký soubor vs. Pachnerova sbírka (první řádek), Pachnerova sbírka vs. současná populace (druhý řádek) a raně středověký soubor vs. současná populace (třetí řádek). Intervalové rozdělení četností: chronologicky starší soubor – bíle, mladší – šrafovaně.



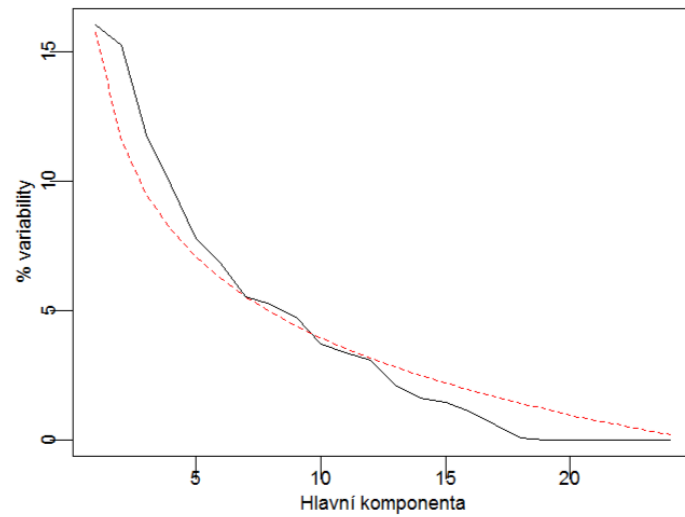
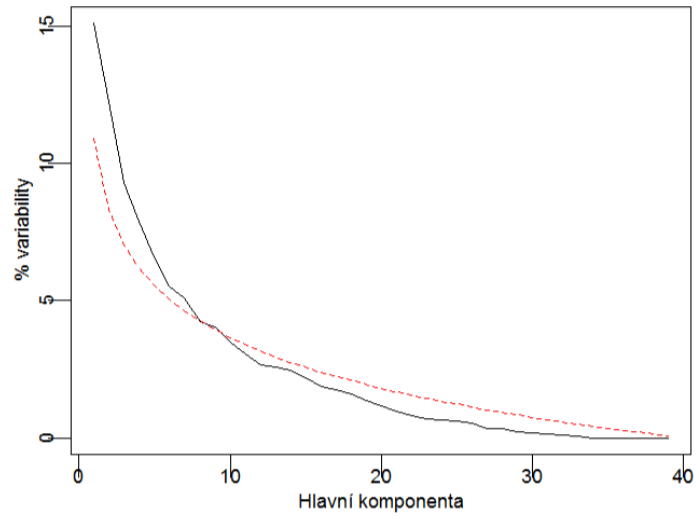
Graf 9 Výsledky lineární diskriminační analýzy formy části proximální (vlevo) a distální (vpravo) různého datování. Raně středověký soubor vs. Pachnerova sbírka (první řádek), Pachnerova sbírka vs. současná populace (druhý řádek) a raně středověký soubor vs. současná populace (třetí řádek). Intervalové rozdělení četností: chronologicky starší soubor – bíle, mladší – šrafovaně.



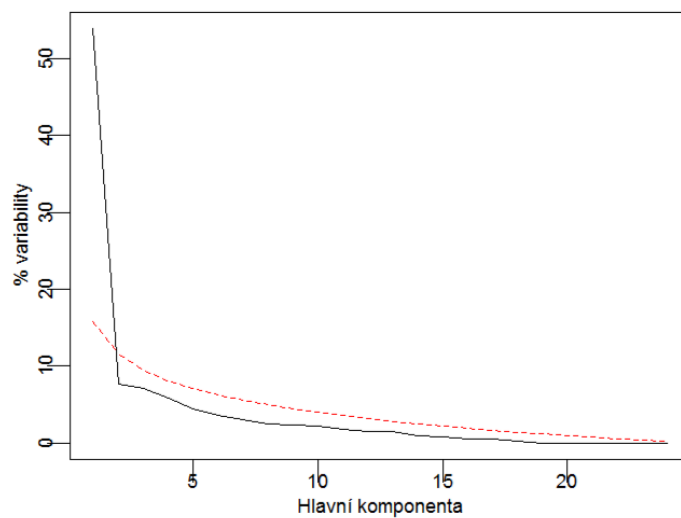
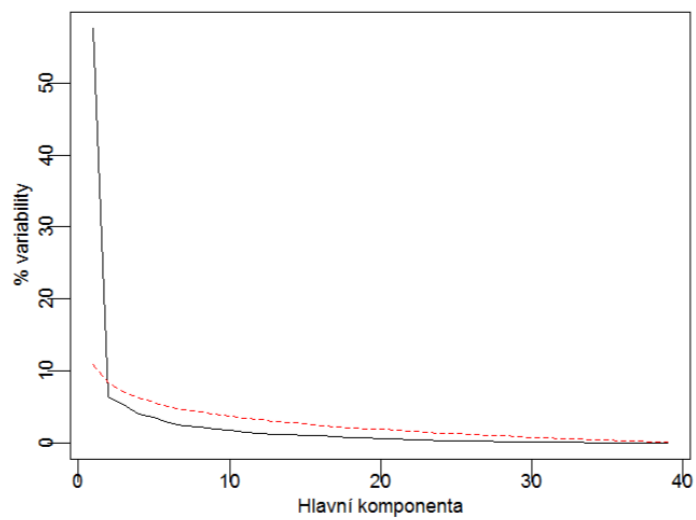
Graf 10 Suťový graf příspěvků hlavních komponent k celkové variabilitě tvaru proximální (nahore) a distální části kosti holenní (dole) raně středověkého souboru. Červeně je vyobrazena funkce broken stick.



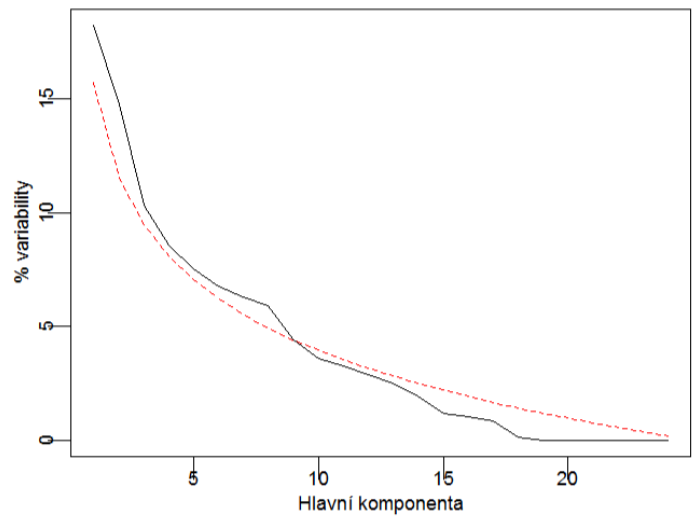
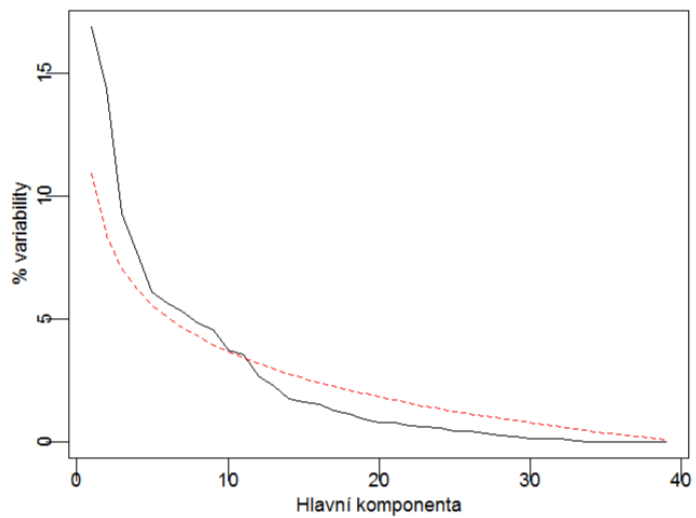
Graf 11 Suťový graf příspěvků hlavních komponent k celkové variabilitě formy proximální (nahore) a distální části kosti holenní (dole) raně středověkého souboru. Červeně je vyznačena funkce broken stick.



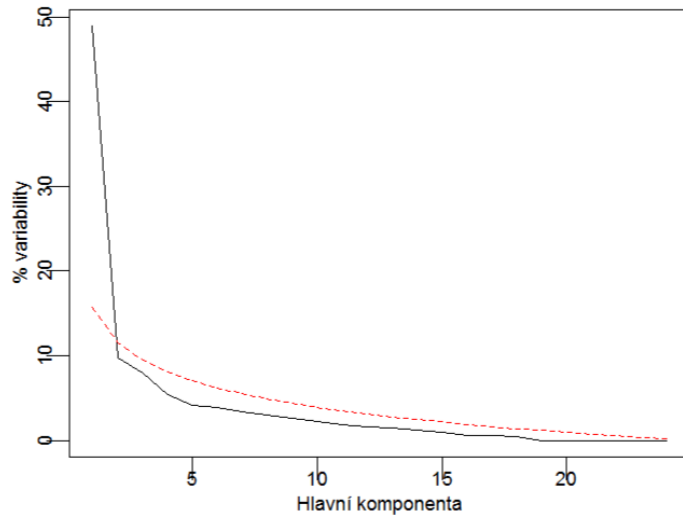
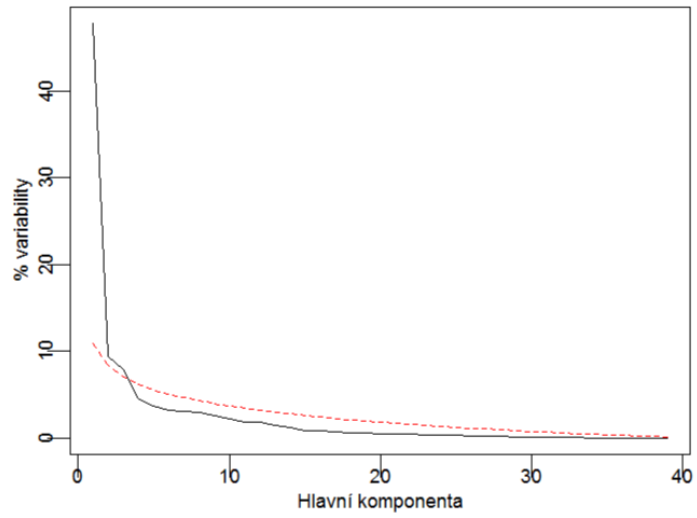
Graf 12 Suťový graf příspěvků hlavních komponent k celkové variabilitě tvaru proximální (nahore) a distální části kosti holenní (dole) Pachnerovy sbírky. Červeně je vyznačena funkce broken stick.



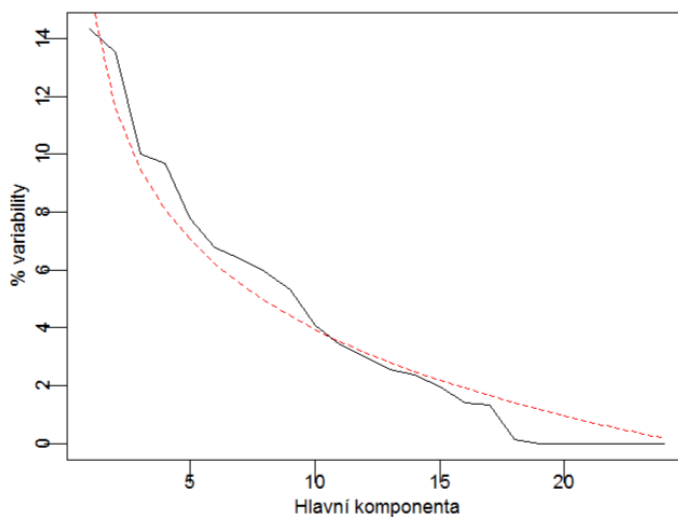
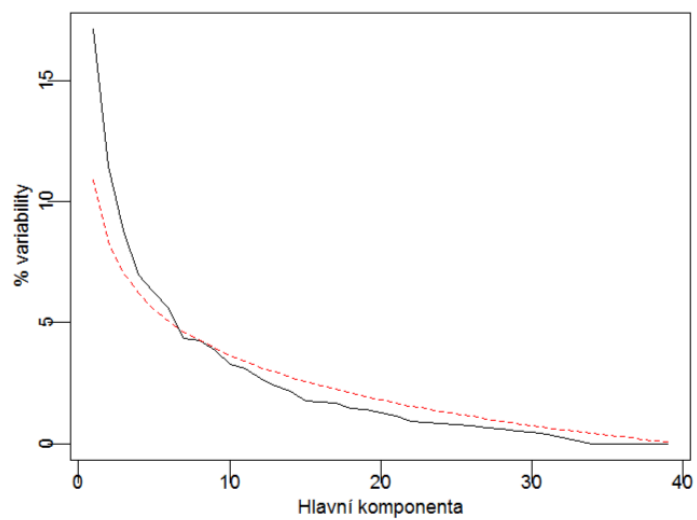
Graf 13 Suťový graf příspěvků hlavních komponent k celkové variabilitě formy proximální (nahore) a distální části kosti holenní (dole) Pachnerovy sbírky. Červeně je vyznačena funkce broken stick.



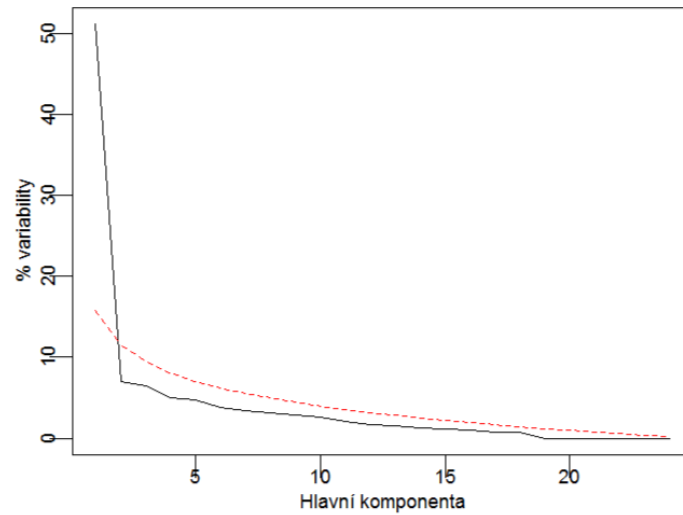
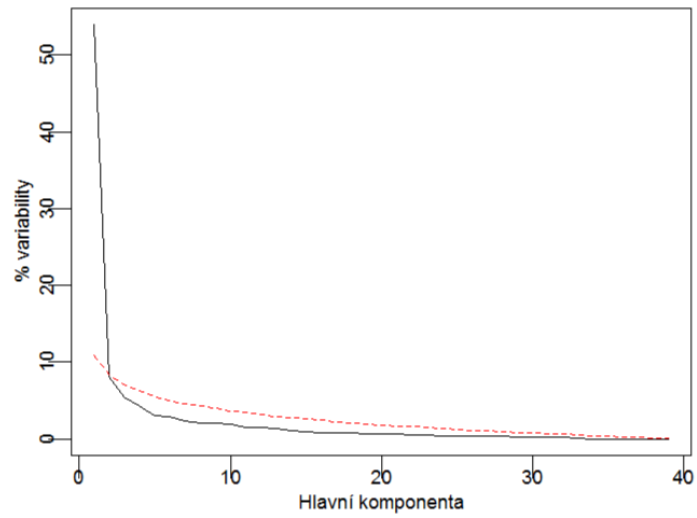
Graf 14 Sut'ový graf příspěvků hlavních komponent k celkové variabilitě tvaru proximální (nahore) a distální části kosti holenní (dole) současné populace. Červeně je vyznačena funkce broken stick.



Graf 15 Suťový graf příspěvků hlavních komponent k celkové variabilitě formy proximální (nahore) a distální části kosti holenní (dole) současné populace. Červeně je vyznačena funkce broken stick.



Graf 16 Suťový graf příspěvků hlavních komponent k celkové variabilitě tvaru proximální (nahore) a distální části kosti holenní (dole) spojeného souboru. Červeně je vyznačena funkce broken stick.



Graf 17 Suťový graf příspěvků hlavních komponent k celkové variabilitě formy proximální (nahore) a distální části kosti holenní (dole) spojeného souboru. Červeně je vyznačena funkce broken stick.