

**Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta**

**Katedra antropologie a genetiky člověka**

**Charles University in Prague, Faculty of Science**

**Department of Anthropology and Human Genetics**

Doktorský studijní program: Antropologie a genetika člověka

Ph.D. study program: Anthropology and Human Genetics

Autoreferát disertační práce

Summary of the Ph.D. Thesis



**Proporce dolní končetiny a energetická nákladnost lokomoce lidí svrchního pleistocénu**

**Lower limb proportions and energetic cost of locomotion in Upper Pleistocene humans**

**Martin Hora**

Školitel/Supervisor: Doc. Mgr. Vladimír Sládek, Ph.D.

Praha, 2016

# Obsah

Obsah.....	i
Abstrakt .....	ii
Abstract.....	iii
1 Úvod .....	1
2 Cíle práce.....	2
3 Shrnutí předkládaných publikací.....	2
4 Závěry.....	6
1 Introduction .....	8
2 Aims of the study .....	9
3 Summary of the presented publications .....	9
4 Conclusions .....	13
Použitá literatura / References.....	15
Curriculum vitae .....	18
Seznam publikací / Selected publications .....	20

## Abstrakt

Předchozí studie přisoudily neandertálcům o třetinu vyšší náklady na lokomoci oproti anatomicky moderním lidem. Uvažuje se, že vyšší lokomoční náklady mohly neandertálce znevýhodnit v kompetici s anatomicky moderními lidmi a přispět tudíž k jejich zániku. Za zdroj vysokých lokomočních nákladů neandertálců byla označena kombinace jejich krátké dolní končetiny a vysoké hmotnosti těla. Neandertálci se nicméně od anatomicky moderních lidí lišili i v dalších morfologických parametrech, jež nebyly zahrnuty v předchozích odhadech lokomočních nákladů. V této práci modelujeme lokomoční náklady neandertálců a anatomicky moderních lidí využitím dříve popsaného vztahu mezi produkcí svalové síly a energetickou nákladností pohybu. Klíčové lokomoční parametry odhadujeme námi vyvinutým modelem z osteometrických dat získaných z literatury ( $n = 50$ ) a vlastním měřením ( $n = 21$ ) a z kinematických dat získaných analýzou chůze 26 jedinců. Dále analyzujeme vliv relativní délky dolní končetiny vzhledem k hmotnosti a krurálního indexu na energetickou nákladnost lokomoce. Naše výsledky naznačují, že chůze neandertálských mužů byla o 9–14% energeticky nákladnější než chůze anatomicky moderních mužů. Náklady na chůzi neandertálských žen byly nicméně srovnatelné s náklady anatomicky moderních žen. Zahrnutí proporcí dolní končetiny do modelu naznačuje, že dolní končetina neandertálců byla z hlediska energetické nákladnosti chůze efektivnější než končetina anatomicky moderních lidí a celkově vyšší náklady neandertálských mužů jsou důsledkem jejich vyšší hmotnosti těla. Analýza vlivu proporcí dolní končetiny na lokomoční náklady ukazuje, že relativní délka dolní končetiny vzhledem k hmotnosti těla i krurální index mají minimální vliv na energetickou nákladnost chůze. V dalších předkládaných studiích vztahujících se k proporcím dolní končetiny a/nebo lokomoci jsme 1) identifikovali vliv hmotnosti těla na flexi v kolenním kloubu při chůzi; 2) doložili spojení mezi poklesem mobility v holocénu a počátkem a intenzifikací zemědělství v Evropě; 3) vyvinuli rovnice k odhadu výšky postavy a hmotnosti těla z dlouhých kostí končetin pro evropské holocenní populace; a 4) vyvinuli rovnice k odhadu výšky postavy z dlouhých kostí končetin pro raně středověké populace střední Evropy.

## Abstract

Previous studies proposed that Neandertals had one third higher energetic cost of locomotion than anatomically modern humans. Greater cost of locomotion could disadvantage Neandertals in competition with anatomically modern humans and could be a factor in their extinction. Greater cost of Neandertal locomotion was ascribed to their shorter lower limb and greater body mass. However, Neandertals differed also in other morphological parameters that were not considered in estimation of their locomotor cost. In this dissertation we model locomotor cost of Neandertals and anatomically modern humans using previously described relation between muscle force production and energetic cost of movement. We estimate the key locomotor parameters using a model developed by us from osteometric data from literature ( $n = 50$ ) and from our measurement ( $n = 21$ ), and from kinematic data of 26 individuals. Further, we analyze the effect of relative lower limb length (in relation to body mass) and crural index on energetic cost of locomotion. Our results suggest that walking of Neandertal males was 9–14% energetically more demanding than walking of anatomically modern males. Nevertheless, walking cost of Neandertal females was similar to that of anatomically modern females. Inclusion of lower limb proportions into the model suggests that Neandertal lower limb was more energetically effective than limb of anatomically modern humans and that the greater walking cost of Neandertal males is a consequence of their greater body mass. Analysis of the effect of lower limb proportions reveals that relative length of lower limb (in relation to body mass) and crural index have minimal effect on energetic cost of locomotion. In other presented studies related to lower limb proportions and/or locomotion we 1) identified the effect of body mass on knee flexion during walking; 2) gave evidence about relationship between decrease of mobility in Holocene and onset and intensification of agriculture in Europe; 3) developed equations for stature and body mass estimation from long bones for European Holocene populations; and 4) developed equations for stature estimation from long bones for Central European Early Medieval populations.

# 1 Úvod

Proporce dolní končetiny na mezidruhové úrovni souvisí se způsobem lokomoce (Strasser 1992) a energetickou nákladností lokomoce (Pontzer 2007). Změny proporcí dolní končetiny v evoluci homininů jsou vysvětlovány především jako důsledek selekce působící na zvyšování efektivity bipední lokomoce, obzvláště pak skrze snižování energetické nákladnosti lokomoce (Bramble a Lieberman 2004; Steudel-Numbers a Tilkens 2004; Steudel-Numbers et al. 2007). Proporce dolní končetiny však nejsou plně adjustovány na efektivní lokomoci, jelikož jsou citlivé také na faktory vnějšího prostředí, jimž je jedinec vystaven během růstu a vývoje, případně jimž byli vystavováni generace jeho předků. Za klíčové faktory ovlivňující proporce dolní končetiny jsou považovány klima, strava a zdravotní stav (Trinkaus 1981; Ruff 1994; Bogin et al. 2002). V důsledku působení těchto faktorů můžeme u současných lidských populací pozorovat variabilitu v proporcích dolní končetiny, jež má pravděpodobně minimální souvislost s odlišnými lokomočními požadavky (Holliday a Falsetti 1995). Obdobný rozsah variability v proporcích dolní končetiny je nicméně pozorovatelný už ve svrchním pleistocénu a projevuje se především odlišnostmi mezi moderními lidmi středního a časného svrchního paleolitu a neandertálci (Trinkaus 1981; Ruff 1994; Holliday 1997b, 1997a, 1999). Jakkoli mohly být odlišnosti v proporcích dolní končetiny mezi zmíněnými taxony způsobeny spíše klimatem než odlišnými lokomočními požadavky, lze předpokládat, že měly energetické konsekvence v lokomoci s možným dopadem na předpokládanou kompetici mezi neandertálci a moderními lidmi a tudíž i na evoluční úspěch anatomicky moderních lidí (Weaver a Steudel-Numbers 2005; Verpoorte 2006; Anwar et al. 2007; MacDonald et al. 2009). V této práci se pokusíme analyzovat význam proporcí dolní končetiny v energetické nákladnosti lokomoce lidí svrchního pleistocénu a zhodnotit dopady možných odlišností v energetické nákladnosti lokomoce na kompetici mezi anatomicky moderními lidmi a neandertálci. Z proporcí dolní končetiny se zaměříme především na relativní délku dolní končetiny vzhledem k tělesné hmotnosti a na krurální index, tj. poměr délky holenní kosti k délce stehenní kosti.

## 2 Cíle práce

Hlavními cíli této práce je 1) analyzovat vliv relativní délky dolní končetiny vzhledem k tělesné hmotnosti a krurálního indexu na energetickou nákladnost chůze lidí pozdního pleistocénu; a 2) odhadnout náklady na chůzi lidí pozdního pleistocénu zahrnutím proporcí dolní končetiny do odhadu. Ke splnění těchto cílů jsme modelovali energetické náklady na chůzi tří pleistocenních a jedné holocenní skupiny rodu *Homo*, jež se liší v proporcích dolní končetiny. Dále jsme manipulovali s proporcemi dolní končetiny a sledovali jejich vliv na energetickou nákladnost chůze. Na základě předchozích výzkumů předpokládáme, že relativní délka dolní končetiny bude mít negativní vliv na nákladnost chůze skrze pozitivní vliv na délku kroku, a že krurální index bude mít pozitivní vliv na nákladnost chůze skrze pozitivní vliv na délku ramene reakční síly v kolenním kloubu. Dále předpokládáme, že díky zahrnutí proporcí dolní končetiny do odhadu nákladů na chůzi bude rozdíl v nákladech na chůzi mezi neandertálci a anatomicky moderními lidmi nižší než v předchozích odhadech.

Přídavné cíle práce souvisí s podílem autora této dizertace na dalších projektech týkajících se proporcí dolní končetiny a/nebo lokomoce člověka. Ve studiu lokomoce člověka jsme se zaměřili na testování vlivu velikosti těla na kinematiku kolenního kloubu. V rámci studia proporcí dolní končetiny jsme zjišťovali význam interpopulační a intrapopulační variability proporcí dolní končetiny v odhadu výšky postavy z dlouhých kostí končetin. V rámci širšího mezinárodního projektu, v němž se skloubila obě témata předkládané práce proporce dolní končetiny s lokomocí, jsme pak studovali vývoj robusticity kostry a míry mobility v období holocénu.

## 3 Shrnutí předkládaných publikací

**Hora M, Sladek V. 2014. Influence of lower limb configuration on walking cost in Late Pleistocene humans. *Journal of Human Evolution* 67:19–32.**

Dle předchozích studií měli neandertálci o 30% vyšší celkové náklady na chůzi než anatomicky moderní lidé (AMH) a tento rozdíl by měl za následek vyšší denní energetický výdej a omezený lovecký rádius neandertálců. Méně ekonomická chůze neandertálců tudíž mohla být jedním z faktorů, které přispěly k prohře neandertálců v konkurenci s jejich

anatomicky moderními nástupci. V předchozí studii byly náklady na chůzi neandertálců odhadovány pouze ze dvou parametrů a odhady byly založeny na souboru s jedinci obou pohlaví. V této studii odhadujeme pohlavně specifické náklady na chůzi neandertálců použitím modelu zahrnujícím tělesnou hmotnost, délku dolní končetiny, proporce dolní končetiny a další charakteristiky konfigurace dolní končetiny. Naše výsledky naznačují, že neandertálci spotřebovali více energie na překonání dané vzdálenosti než AMH, ale rozdíl je u mužů méně než poloviční oproti předchozímu odhadu a u žen ještě výrazně menší. Srovnání nákladů na chůzi adjustovaných na tělesnou hmotnost nicméně indikuje, že v přepočtu na kilogram tělesné hmotnosti spotřebovali neandertálci díky konfiguraci své dolní končetiny méně energie než AMH. Muži měli o 1–5% nižší a ženy o 1–3% nižší hmotnostně specifické náklady na chůzi než AMH stejného pohlaví. Primární příčinou vysokých nákladů na chůzi neandertálských mužů je tudíž jejich vysoká tělesná hmotnost, pravděpodobně důsledek adaptace na chlad, jež nebyla plně vyvážena jejich náklady snižující konfigurací dolní končetiny. Rozdíly v celkové energii vydané na lokomoci mezi neandertálskými a AMH muži představují přibližně jedno procento dříve odhadnutého denního energetického výdeje neandertálských a AMH mužů.

**Hora M, Sládek V, Soumar L, Stráníková K, Michálek T. 2012. Influence of body mass and lower limb length on knee flexion angle during walking in humans. *Folia Zoologica* 61:330–339.**

Navzdory bohatým znalostem o vztahu mezi velikostí těla (tj. tělesnou hmotností a délkou dolní končetiny) a kinematikou dolní končetiny během lokomoce na úrovni interspecifické variability, mnoho nevíme o variabilitě na intraspecifické úrovni. Využili jsme experimentální přístup ke zhodnocení vztahu mezi velikostí těla a kinematikou kolenního kloubu v chůzi lidí ve specifických událostech kroku a v každém procentu normalizované oporové fáze kroku. Detekovali jsme signifikantní negativní korelaci mezi úhlem v kolenním kloubu a hmotností těla ve druhém maximu vertikální reakční síly, ale v kontrastu k předchozí studii jsme nenašli žádný signifikantní vztah mezi úhlem v kolenním kloubu a délkou dolní končetiny. Jakkoli nesignifikantní, zvýšená korelace mezi úhlem v kolenním kloubu a délkou

dolní končetiny byla detekována v pozdní oporové fázi a tato dobře koinciduje se zvýšenou korelací mezi úhlem v kolenním kloubu a tělesnou hmotností. Naše zjištění podporují pohled, že velikost těla ovlivňuje kinematiku dolní končetinu i na intraspecifické úrovni. U lidí mají větší jedinci tendenci více extenzovat kolenní kloub v pozdní oporové fázi chůze než menší jedinci.

**Ruff CB, Holt BM, Niskanen M, Sladek V, Berner M, Garofalo E, Garvin HM, Hora M, Maijanen H, Niinimäki S, Salo K, Schuplerová E, Tompkins D. 2012. Stature and body mass estimation from skeletal remains in the European Holocene. *American Journal of Physical Anthropology* 148:601–617.**

Techniky, dostupné v současnosti pro odhad výšky postavy a tělesné hmotnosti z evropských kosterních pozůstatků, jsou všechny vystaveny různým omezením. Zde vyvíjíme nové predikční rovnice založené na velkých kosterních souborech reprezentujících velkou část kontinentu a časová období v rozmezí od mezolitu po 20. století. Anatomická rekonstrukce výšky postavy byla provedena u 501 jedinců a tělesná hmotnost vypočítána z odhadnuté výšky postavy a šířky pánve u 1145 jedinců. Tato data jsou použita k odvození rovnic k odhadu výšky postavy založených na délkách dlouhých kostí a rovnice k odhadu tělesné hmotnosti založené na průměru hlavice stehenní kosti. Spolehlivost odhadu je vyšší než u dříve dostupných metod. Není patrná žádná systematická geografická nebo časová variabilita v chybě odhadu s výjimkou odhadu výšky postavy z délky holenní kosti, kde bylo nezbytné vyvinout severoevropskou a jihoevropskou rovnici, kvůli přítomnosti relativně delší holenní kosti v jižních souborech. Tyto rovnice by tudíž měly být široce použitelné na kosterní soubory evropského holocénu.

**Ruff CB, Holt B, Niskanen M, Sladek V, Berner M, Garofalo E, Garvin HM, Hora M, Junno J-A, Schuplerova E, Vilkama R, Whitley E. 2015. Gradual decline in mobility with the adoption of food production in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112:7147–7152.**

Zvýšený sedentismus v holocénu byl prohlášen za hlavní příčinu snížené kosterní robusticity (pevnost kosti vzhledem k tělesné velikosti) moderních lidí. Kdy a proč došlo ke



snížení mobility má silné implikace pro rekonstrukci historie a zdraví minulých populací, ale ukázalo se být obtížné toto charakterizovat archeologicky. V této studii hodnotíme časové trendy v relativní pevnosti kostí horní a dolní končetiny v souboru 1842 jedinců z celé Evropy z období od svrchního paleolitu [11000–33000 kalibrovaných let před současností (Cal y B.P.)] až po 20. století. Výrazný pokles anteroposteriorní pevnosti v ohybu stehenní a holenní kosti začíná v neolitu (~4,000–7,000 Cal y B.P.) a pokračuje až do doby železné (~2,000 Cal y B.P.) bez dalších následných změn. Pokles v mediolaterální pevnosti v ohybu kostí dolní končetiny a pevnosti pažní kosti je výrazně nižší a méně konzistentní. Jako celek tyto výsledky silně implikují pokles mobility jako specifický behaviorální faktor podmiňující tyto změny. Mobilita poprvé poklesla s nástupem produkce potravy, ale přechod k usedlejšímu životnímu stylu byl postupný a pokračoval až do pozdější intenzifikace zemědělství. Toto zjištění pouze částečně podporuje modely spojující nárůst sedentismu s relativně náhlou neolitickou demografickou transicí v Evropě. Absence následných změn v relativní pevnosti kosti naznačuje, že rostoucí mechanizace a urbanizace měli pouze relativně malý vliv na kosterní robusticitu, což naznačuje, že mírné změny v aktivitě nejsou dostatečným stimulem pro depozici či resorpci kosti.

**Sládek V, Macháček J, Ruff CB, Schuplerová E, Přichystalová R, Hora M. 2015. Population-Specific Stature Estimation from Long Bones in the Early Medieval Human Population at Pohansko (Czech Republic). *American Journal of Physical Anthropology* 158:312–324.**

Testovali jsme vliv populačně specifických lineárních tělesných proporcí na odhad výšky postavy. Použili jsme kosterní soubor 31 mužů a 20 žen z raně středověkého naleziště na Pohansku (Břeclav, střední Evropa) a srovnávací středoevropský raně středověký soubor 45 mužů a 28 žen. Vyvinuli jsme nové populačně specifické rovnice pro soubor z Pohanska použitím anatomické rekonstrukce výšky postavy a srovnali jsme procentuální chybu odhadu (%PE) anatomické výšky postavy z délek kostí končetin použitím Pohanských rovnic a rovnic dříve odvozených z evropských a raně středověkých souborů. Z obecných evropských rovnic dávají nejnižší %PE v Pohanském souboru rovnice Formicola a Franceschi (1996) a Ruffa et al. (2012). Nicméně neočekávaně je výběr mezi latitudinálními variantami rovnic z holenní

kosti Ruffa et al. (2012) pohlavně specifický: severní varianta vykazuje nižší %PE pro muže a jižní varianta pro ženy. Rovnice Breitingera (1937), Bacha (1965) a Sjøvolda (1990) poskytují nízkou shodu s anatomickou výškou postavy. Při použití na srovnávacím středoevropském raně středověkém souboru mají naše nové rovnice nižší %PE než dříve vyvinuté rovnice založené na jiných evropských raně středověkých souborech (Maijanen a Niskanen 2010; Vercellotti et al. 2009). Nejlepší shody s anatomickou výškou postavy z našich nově vyvinutých rovnic bylo dosaženo použitím součtu délek stehenní a holenní kosti, následovaného délkou stehenní kosti. Délky kostí horní končetiny vedou k vyšším %PE. Variabilita v holenní kosti pravděpodobně nejvíce přispívá k potenciaálním odchylkám v odhadu výšky postavy.

## 4 Závěry

V této práci jsme analyzovali funkční význam relativní délky dolní končetiny vzhledem k hmotnosti a krurálního indexu v energetické nákladnosti chůze lidí pozdního pleistocénu. Naše výsledky naznačují, že relativní délka dolní končetiny má sama o sobě slabě pozitivní vliv na čisté lokomoční náklady: desetiprocentní prodloužení končetiny vede k nárůstu čistých nákladů na chůzi o 2,3%. Díky pozitivnímu vlivu délky dolní končetiny na rychlost lokomoce, je však vliv relativní délky dolní končetiny na celkové lokomoční náklady zanedbatelně negativní, tj. vede k 0,6% snížení celkových nákladů na chůzi. Efekt délky dolní končetiny na délku kroku, jež má k lokomočním nákladům negativní vztah, byl přibližně vyvážen efektem dolní končetiny na délku ramene reakční síly v kolenním kloubu a na délku svalových snopců, jež mají k lokomočním nákladům pozitivní vztah. Délka dolní končetiny nicméně v rámci současných lidí koreluje s dalšími morfologickými parametry ovlivňujícími nákladnost lokomoce, jako je velikost ramene extenzorů kolenního a hlezenního kloubu, a díky této kovarianci bude v rámci anatomicky moderních lidí relativně delší dolní končetina spojena s nižšími náklady na chůzi. Naše analýza však ukazuje, že délka dolní končetiny není vhodná jako ukazatel nákladnosti lokomoce při srovnávání homininů s odlišnými proporcemi dolní končetiny, např. neandertálců a anatomicky moderních lidí. Krurální index má na základě našich výsledků minimální vliv na čisté i celkové náklady na chůzi po rovině. Jeho manipulací v rozmezí 79,3–83,9 představujícím podstatnou část moderní lidské variability

jsme dosáhli méně než 0,5% změny v lokomočních nákladech. Očekávaný vliv krurálního indexu na rameno reakční síly v kolenním kloubu se nepotvrdil. Vyšší krurální index, tj. relativně delší bérec oproti stehnu, vede k nepatrnému snížení čistých i celkových nákladů na chůzi.

Naše odhady lokomočních nákladů lidí pozdního pleistocénu nepodporují všeobecně přijímané výrazné energetické znevýhodnění neandertálců oproti anatomicky moderním lidem. Zahrnutím proporcí dolní končetiny do analýz energetické nákladnosti chůze jsme charakterizovali dolní končetinu neandertálců jako energeticky ekonomičtější než je končetina anatomicky moderních lidí. Větší tělesná hmotnost neandertálských mužů však ekonomičnost jejich končetiny převažuje a ve výsledku vede k vyšším lokomočním nákladům ve srovnání anatomicky moderními muži. Námi odhadovaný 9–14% rozdíl v celkových nákladech na chůzi mezi neandertálci a anatomicky moderními lidmi je však téměř třetinový oproti předchozímu třicetiprocentnímu odhadu. Lokomoční náklady neandertálských žen se zdají být srovnatelné s náklady anatomicky moderních žen. Naše odhady dále naznačují, že námi odhadovaný rozdíl v nákladnosti chůze mezi neandertálskými a anatomicky moderními muži představuje přibližně jedno procento denního výdeje energie neandertálských a anatomicky moderních mužů. Energetické znevýhodnění lokomoce neandertálců mělo tudíž zřejmě omezený význam v kompetici s anatomicky moderními lidmi v Evropě pozdního pleistocénu.

Naše analýza vztahu mezi velikostí těla a kinematikou chůze naznačují, že tělesná hmotnost, spíše než délka dolní končetiny, ovlivňuje míru flexe v kolenním kloubu. Analýza robusticity dlouhých kostí končetin velkého souboru kosterního materiálu holocenní Evropy vyjevila postupný pokles mobility od neolitu po dobu železnou související s nástupem a intenzifikací zemědělství. Vyvinuli jsme rovnice k odhadu výšky postavy z délky dlouhých kostí končetin pro holocenní populace Evropy s vyšší spolehlivostí odhadu, než poskytují předchozí rovnice. Dále jsme vyvinuli rovnice pro odhad výšky postavy z délky dlouhých kostí končetin pro raně středověké populace střední Evropy, jež mají vyšší spolehlivost odhadu než dřívější obecné i populačně specifické rovnice používané v střeoevropském archeologickém kontextu.

# 1 Introduction

Lower limb proportions are related to the mode of locomotion (Strasser 1992) and energetic cost of locomotion (Pontzer 2007) at an interspecific level. Changes in lower limb proportions during the hominin evolution are viewed primarily as a consequence of selection for greater effectivity of bipedal locomotion (Bramble a Lieberman 2004; Steudel-Numbers a Tilkens 2004; Steudel-Numbers et al. 2007). However, the lower limb proportions are not fully adjusted to effective locomotion because they are also sensitive to environmental factors acting during the ontogenesis of an individual or his ancestors. Among the key factors affecting lower limb proportions are the climate, nutrition and health (Trinkaus 1981; Ruff 1994; Bogin et al. 2002). Due to these factors, there is a considerable variability in lower limb proportions among recent human populations with little relation to their different locomotor demands (Holliday a Falsetti 1995). Similar level of variability in lower limb proportions can be seen at least since late Pleistocene when it is manifested mainly as the differences between anatomically modern humans of the Middle Paleolithic and Early Upper Paleolithic and Neandertals (Trinkaus 1981; Ruff 1994; Holliday 1997b, 1997a, 1999). Although such differences in lower limb proportions could be a consequence of climate rather than locomotor demands, it can be presumed that differences in lower limb proportions had energetic consequences in locomotion with possible impact on presumed competition of Neandertals with anatomically modern humans and thus on evolutionary success of the anatomically modern humans (Weaver a Steudel-Numbers 2005; Verpoorte 2006; Anwar et al. 2007; MacDonald et al. 2009). In this study, we analyze the significance of the lower limb proportions in energetic cost of locomotion in Late Pleistocene humans and evaluate the consequences of possible differences in energetic cost of locomotion on competition between Neandertals and anatomically modern humans. From the lower limb proportions, we focus on relative lower limb length in relation to body mass and crural index, i.e., the ratio of tibial length to femoral length.

## 2 Aims of the study

The main aims of this study are 1) to analyze the effects of relative lower limb length and crural index on energetic cost of walking in Late Pleistocene humans; and 2) to estimate the energetic cost of walking in late Pleistocene humans accounting for their lower limb proportions. To fulfill these aims, we modeled energetic cost of walking in three Pleistocene and one Holocene groups of *Homo* differing in lower limb proportions. In addition, we manipulated lower limb proportions and watched their effect on energetic cost of walking. Based on previous studies, we expect that the relative length of lower limb will have a negative effect on walking cost through its positive effect on step length and that crural index will have a positive effect on walking cost through its positive effect on moment arm of the ground reaction force at the knee. Further, we expect that due to the inclusion of lower limb proportions in estimation of walking cost, the difference in walking cost between Neandertals and anatomically modern humans will be lower than in previous prediction.

The additional aims of this study are related to the author's participation in other projects regarding lower limb proportions and/or human locomotion. In the study of human locomotion, we focused on testing the effect of body size on knee kinematics during walking. In the study of lower limb proportions, we investigated the significance of inter-population and intra-population variability of lower limb proportions in stature estimation. As part of a greater international project that brought into account both the lower limb proportions and locomotion, we studied temporal changes in skeletal robusticity and mobility levels during the Holocene.

## 3 Summary of the presented publications

**Hora M, Sladek V. 2014. Influence of lower limb configuration on walking cost in Late Pleistocene humans. *Journal of Human Evolution* 67:19–32.**

It has been proposed that Neandertals had about 30% higher gross cost of transport than anatomically modern humans (AMH) and that such difference implies higher daily energy demands and reduced foraging ranges in Neandertals. Thus, reduced walking economy could be among the factors contributing to the Neandertals' loss in competition with their

anatomically modern successors. Previously, Neandertal walking cost had been estimated from just two parameters and based upon a pooled-sex sample. In the present study, we estimate sex-specific walking cost of Neandertals using a model accounting for body mass, lower limb length, lower limb proportions, and other features of lower limb configuration. Our results suggest that Neandertals needed more energy to walk a given distance than did AMH but the difference was less than half of that previously estimated in males and even far less pronounced in females. In contrast, comparison of the estimated walking cost adjusted to body mass indicates that Neandertals spent less energy per kilogram of body mass than AMH thanks to their lower limb configuration, males having 1–5% lower and females 1–3% lower mass-specific net cost of transport than AMH of the same sex. The primary cause of high cost of transport in Neandertal males is thus their great body mass, possibly a consequence of adaptation to cold, which was not fully offset by their cost-moderating lower limb configuration. The estimated differences in absolute energy spent for locomotion between Neandertal and AMH males would account for about 1% of previously estimated daily energy expenditure of Neandertal or AMH males.

**Hora M, Sládek V, Soumar L, Stráníková K, Michálek T. 2012. Influence of body mass and lower limb length on knee flexion angle during walking in humans. *Folia Zoologica* 61:330–339.**

Despite abundant knowledge about the relationship between body size (i.e., body mass, lower limb length) and limb posture during locomotion on the level of interspecies variability, little is known about variation on the intraspecific level. We used an experimental approach to evaluate the relationship between body size and knee posture during walking in humans at specific gait events and at each percentage point of normalized stance phase. We detected significant negative correlation between knee flexion angle and body mass at the second peak of the vertical ground reaction force, but, in contrast to a previous study, we found no significant relationship between knee flexion angle and lower limb length. Although not significant, strengthened correlations between knee flexion angle and lower limb length were detected at late stance phase and these coincide well with the strengthened correlations between knee flexion angle and body mass. Our findings support the view that body size

influences limb posture during locomotion even on the intraspecific level. In humans, larger individuals tend to use more extended knee postures in late stance of walking than do smaller individuals.

**Ruff CB, Holt BM, Niskanen M, Sladek V, Berner M, Garofalo E, Garvin HM, Hora M, Maijanen H, Niinimäki S, Salo K, Schuplerová E, Tompkins D. 2012. Stature and body mass estimation from skeletal remains in the European Holocene. *American Journal of Physical Anthropology* 148:601–617.**

Techniques that are currently available for estimating stature and body mass from European skeletal remains are all subject to various limitations. Here, we develop new prediction equations based on large skeletal samples representing much of the continent and temporal periods ranging from the Mesolithic to the 20th century. Anatomical reconstruction of stature is carried out for 501 individuals, and body mass is calculated from estimated stature and iliac breadth in 1,145 individuals. These data are used to derive stature estimation formulae based on long bone lengths and body mass estimation formulae based on femoral head breadth. Prediction accuracy is superior to that of previously available methods. No systematic geographic or temporal variation in prediction errors is apparent, except in tibial estimation of stature, where northern and southern European formulae are necessary because of the presence of relatively longer tibiae in southern samples. Thus, these equations should be broadly applicable to European Holocene skeletal samples.

**Ruff CB, Holt B, Niskanen M, Sladek V, Berner M, Garofalo E, Garvin HM, Hora M, Junno J-A, Schuplerova E, Vilkkama R, Whitley E. 2015. Gradual decline in mobility with the adoption of food production in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112:7147–7152.**

Increased sedentism during the Holocene has been proposed as a major cause of decreased skeletal robusticity (bone strength relative to body size) in modern humans. When and why declining mobility occurred has profound implications for reconstructing past population history and health, but it has proven difficult to characterize archaeologically. In this study we evaluate temporal trends in relative strength of the upper and lower limb bones

in a sample of 1,842 individuals from across Europe extending from the Upper Paleolithic [11,000–33,000 calibrated years (Cal y) B.P.] through the 20th century. A large decline in anteroposterior bending strength of the femur and tibia occurs beginning in the Neolithic (~4,000–7,000 Cal y B.P.) and continues through the Iron/Roman period (~2,000 Cal y B.P.), with no subsequent directional change. Declines in mediolateral bending strength of the lower limb bones and strength of the humerus are much smaller and less consistent. Together these results strongly implicate declining mobility as the specific behavioral factor underlying these changes. Mobility levels first declined at the onset of food production, but the transition to a more sedentary lifestyle was gradual, extending through later agricultural intensification. This finding only partially supports models that tie increased sedentism to a relatively abrupt Neolithic Demographic Transition in Europe. The lack of subsequent change in relative bone strength indicates that increasing mechanization and urbanization had only relatively small effects on skeletal robusticity, suggesting that moderate changes in activity level are not sufficient stimuli for bone deposition or resorption.

**Sládek V, Macháček J, Ruff CB, Schuplerová E, Přichystalová R, Hora M. 2015. Population-Specific Stature Estimation from Long Bones in the Early Medieval Human Population at Pohansko (Czech Republic). *American Journal of Physical Anthropology* 158:312–324.**

We tested the effect of population-specific linear body proportions on stature estimation. We used a skeletal sample of 31 males and 20 females from the Early Medieval site at Pohansko (Břeclav, Central Europe) and a comparative Central European Early Medieval sample of 45 males and 28 females. We developed new population specific equations for the Pohansko sample using anatomical reconstructions of stature, then compared percentage prediction errors (%PEs) of anatomical stature from limb bone lengths using the derived Pohansko equations with those previously derived from more general European and other Early Medieval samples. Among general European equations, the lowest %PEs for the Pohansko sample were obtained using the equations of Formicola and Franceschi (1996) and Ruff et al. (2012). However, unexpectedly, the choice between tibial latitudinal variants proposed by Ruff et al. (2012) appeared to be sex-specific, with northern and southern



variants producing lower %PEs for males and females, respectively. Equations from Breitinger (1937), Bach (1965), and Sjøvold (1990) provided poor agreement with anatomical stature. When applied to the comparative Central European Early Medieval sample, our new formulae have generally lower %PE than previously derived formulae based on other European Early Medieval samples (Maijanen and Niskanen 2010; Vercellotti et al. 2009). The best agreement with anatomical stature among our newly developed equations was obtained using femoral+tibial length, followed by femoral length. Upper limb bone lengths resulted in higher %PEs. Variation in the tibia is likely to contribute most to potential bias in stature estimation.

## 4 Conclusions

In this study, we analyzed functional aspects of relative lower limb length (in relation to body mass) and crural index in energetic cost of walking in Late Pleistocene humans. Our results suggest that the relative lower limb length has a weak positive effect on net cost of transport (i.e., the energy used exclusively for locomotion): the ten percent prolongation of the lower limb length increases the net cost of transport by 2.3%. However, due to the positive effect of the lower limb length on walking speed, the relative lower limb length has negligibly negative effect (by 0.6%) on gross cost of transport (i.e., the cost to travel a given distance including the costs of keeping a vertical body position and costs of general metabolism during locomotion). The effect of the lower limb length on step length, which has negative effect on walking cost, was approximately offset by the effect of lower limb on the moment arm of the ground reaction force at the knee and on the length of the muscle fascicles, which both have positive effect on walking cost. However, the lower limb length correlates with other morphological parameters affecting walking cost such as the moment arms of the knee extensors and ankle plantar flexors in recent humans. Thus, it will be associated with lower walking cost due to this covariation. However, our analysis shows that the lower limb length is not an appropriate indicator of locomotor cost when hominins of different lower limb proportions are compared. The crural index has, according to our results, negligible effect on both the net cost of transport and gross cost of transport. By its manipulation in the range of 79.3–83.9, which represent much of the recent human variability, we obtained less than 0.5%

change in walking cost. The expected effect of crural index on the moment arm of the ground reaction force at the knee was not confirmed. Higher crural index, i.e., the longer shank relatively to thigh, results in negligible increase of net and gross cost of transport.

Our estimates of walking cost of Late Pleistocene humans do not support the generally accepted great energetic disadvantage of Neandertals in comparison to anatomically modern humans. By accounting for the lower limb proportions in locomotor cost estimation, we characterize the Neandertal lower limb as more energetically efficient than that of the anatomically modern humans. However, the greater body mass of Neandertal males offsets the efficiency of their lower limb and results in greater walking cost in comparison to anatomically modern humans. The estimated 9–14% difference in gross cost of transport is, however, only one third of the previously estimated 30% difference. The walking cost of Neandertal females are comparable to those of anatomically modern females. Our results further suggest, that the estimated difference in walking cost between Neandertal and anatomically modern males would account for about 1% of previously estimated daily energy expenditure of Neandertal or AMH males. Thus, the energetic disadvantage of Neandertal locomotion had likely only a limited significance in their competition with anatomically modern humans in Late Pleistocene Europe.

Our analysis of the relationship between body size and kinematics of walking suggests that it is body mass rather than lower limb length that affects the knee flexion. The analysis of the robusticity of limb bones based on a large sample of skeletal material representing Holocene Europe showed gradual decline of mobility from Neolithic through the Iron/Roman period associated with the onset of food production and later agricultural intensification. We developed equations for stature estimation from long bones of limbs applicable to Holocene European populations which are more accurate than previous formulas. Further, we developed equations for stature estimation from long bones of limbs applicable to Central European Early Medieval populations, which are more accurate than previous general and population-specific formulas used in the archeological context of Central Europe.

## Použitá literatura / References

- ANWAR, N., K. MACDONALD, W. ROEBROEKS a A. VERPOORTE, 2007. The Evolution of the Human Niche: Integrating Models with the Fossil Record. In: Wil ROEBROEKS, ed. *Guts and brains: an integrative approach to the hominin record*. Leiden: Leiden University Press, s. 235–270.
- BACH, Herbert, 1965. Zur Berechnung der Körperhöhe aus den langen Gliedmaßenknochen weiblicher Skelette. *Anthropologischer Anzeiger*. roč. 29, s. 12–21.
- BOGIN, B., P. SMITH, A. B. ORDEN, M. I. VARELA SILVA a J. LOUCKY, 2002. Rapid change in height and body proportions of Maya American children. *American Journal of Human Biology: The Official Journal of the Human Biology Council*. roč. 14, č. 6, s. 753–761.
- BRAMBLE, D. M. a D. E. LIEBERMAN, 2004. Endurance running and the evolution of Homo. *Nature*. roč. 432, s. 345–352.
- BREITINGER, Emil, 1937. Zur Berechnung der Körperhöhe aus den langen Gliedmaßenknochen. *Anthropologischer Anzeiger*. roč. 14, s. 249–274.
- FORMICOLA, Vincenzo a Marcello FRANCESCHI, 1996. Regression equations for estimating stature from long bones of early Holocene European samples. *American Journal of Physical Anthropology*. roč. 100, č. 1, s. 83–88.
- HOLLIDAY, Trenton W., 1997a. Body proportions in Late Pleistocene Europe and modern human origins. *Journal of Human Evolution*. roč. 32, č. 5, s. 423–447.
- HOLLIDAY, Trenton W., 1997b. Postcranial evidence of cold adaptation in European Neandertals. *American Journal of Physical Anthropology*. roč. 104, č. 2, s. 245–258.
- HOLLIDAY, Trenton W., 1999. Brachial and crural indices of European Late Upper Paleolithic and Mesolithic humans. *Journal of human evolution*. roč. 36, č. 5, s. 549–566.

- HOLLIDAY, Trenton W. a Anthony B. FALSETTI, 1995. Lower limb length of European early modern humans in relation to mobility and climate. *Journal of Human Evolution*. roč. 29, č. 2, s. 141–153.
- MACDONALD, Katharine, Wil ROEBROEKS a Alexander VERPOORTE, 2009. An Energetics Perspective on the Neandertal Record. In: Jean-Jacques HUBLIN a Michael P. RICHARDS, ed. *The Evolution of Hominin Diets*. B.m.: Springer Netherlands, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology, s. 211–220.
- MAIJANEN, H. a M. NISKANEN, 2010. New regression equations for stature estimation for medieval Scandinavians. *International Journal of Osteoarchaeology*. roč. 20, č. 4, s. 472–480.
- PONTZER, Herman, 2007. Effective limb length and the scaling of locomotor cost in terrestrial animals. *Journal of Experimental Biology*. roč. 210, č. 10, s. 1752–1761.
- RUFF, Christopher B., 1994. Morphological adaptation to climate in modern and fossil hominids. *Yearbook of Physical Anthropology*. roč. 37, s. 65–107.
- RUFF, Christopher B., Brigitte M. HOLT, Markku NISKANEN, Vladimir SLADEK, Margit BERNER, Evan GAROFALO, Heather M. GARVIN, Martin HORA, Heli MAIJANEN, Sirpa NIINIMÄKI, Kati SALO, Eliška SCHUPLEROVÁ a Dannielle TOMPKINS, 2012. Stature and body mass estimation from skeletal remains in the European Holocene. *American Journal of Physical Anthropology*. roč. 148, č. 4, s. 601–617.
- SJØVOLD, T., 1990. Estimation of stature from long bones utilizing the line of organic correlation. *Human Evolution*. roč. 5, č. 5, s. 431–447.
- STEUDEL-NUMBERS, Karen L. a Michael J. TILKENS, 2004. The effect of lower limb length on the energetic cost of locomotion: implications for fossil hominins. *Journal of Human Evolution*. roč. 47, č. 1-2, s. 95–109.
- STEUDEL-NUMBERS, Karen L., Timothy D. WEAVER a Cara M. WALL-SCHEFFLER, 2007. The evolution of human running: Effects of changes in lower-limb length on locomotor economy. *Journal of Human Evolution*. roč. 53, č. 2, s. 191–196.

STRASSER, Elizabeth, 1992. Hindlimb proportions, allometry, and biomechanics in old world monkeys (primates, cercopithecidae). *American Journal of Physical Anthropology*. roč. 87, č. 2, s. 187–213.

TRINKAUS, Erik, 1981. Neanderthal limb proportions and cold adaptation. In: C. B. STRINGER, ed. *Aspects of human evolution*. London: Taylor and Francis, Symposia of the Society for the Study of Human Biology, s. 187–224.

VERCELLOTTI, Giuseppe, Amanda M. AGNEW, Hedy M. JUSTUS a Paul W. SCIULLI, 2009. Stature estimation in an early medieval (XI-XII c.) Polish population: Testing the accuracy of regression equations in a bioarcheological sample. *American Journal of Physical Anthropology*. roč. 140, č. 1, s. 135–142.

VERPOORTE, Alexander, 2006. Neanderthal energetics and spatial behaviour. *Before Farming*. roč. 3, s. 1–6.

WEAVER, Timothy D. a K. STEUDEL-NUMBERS, 2005. Does Climate or Mobility Explain the Differences in Body Proportions Between Neandertals and Their Upper Paleolithic Successors? *Evolutionary Anthropology*. roč. 14, č. 6, s. 218–223.

## Curriculum vitae

Adresa: Katedra antropologie a genetiky člověka, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova v Praze, Viničná 7, 128 43, Praha 2, Česká republika  
Telefon: +420 22195 1610; +420 22195 1617 (Laboratoř antropologie kostní tkáně)  
E-mail: mrtnh@seznam.cz; horam@natur.cuni.cz

### Vzdělání

2009–dosud doktorské studium, Antropologie a genetika člověka; Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta; disertace: *Proporce dolní končetiny a energetická nákladnost lokomoce lidí svrchního pleistocénu.*  
2007–2009 Mgr., Antropologie populací minulosti; Západočeská univerzita, Filozofická fakulta; diplomová práce: *Vztah mezi výškou postavy a proporcemi končetin.*  
2002–2006 Bc., Sociální a kulturní antropologie; Západočeská univerzita, Filozofická fakulta; bakalářská práce: *Studium mimických projevů ve 20. století.*

### Zaměstnání

2014–dosud Asistent se zaměřením na biologickou antropologii, PřF, UK v Praze  
2012–2014 Vědecký pracovník, PřF, UK v Praze

### Výzkumné granty

2014–2016 Grantová agentura České republiky (GAČR 14-22823S): Lidé na sklonku Velké Moravy: bioarcheologická a tafonomická analýza nového pohřebiště u rotundy na severovýchodním předhradí Pohanska u Břeclavi; spolupracovník (hlavní řešitel: Vladimír Sládek, spoluřešitelé: Jiří Macháček, Petr Velemínský)  
2014–2016 Grantová agentura Univerzity Karlovy (1506314): Ontogeneze hutné kostní tkáně: Mikro-CT analýza geometrických vlastností průřezů dlouhých kostí končetin nedospělých jedinců ze sklonku Velké Moravy (Pohansko u Břeclavi); spolupracovník (hlavní řešitel: Kristýna Farkašová)  
2010–2012 Grantová agentura Univerzity Karlovy (169310): Proporce dolní končetiny ve vztahu k lokomoci a termoregulaci; hlavní řešitel

## **Terénní výzkum**

- 2008–2014 Všeruby, Česká republika (archeologický výzkum hřbitova)  
2010 Golčův Jeníkov, Česká republika (průzkum lidských pozůstatků v hrobce)

## **Pedagogická činnost**

Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta

- 2010–dosud Antropologie (MB110P03; kurz pro bakalářské studenty; 17%)  
2012–dosud Ekologie člověka (MB110P07; kurz pro bakalářské studenty; 33%)  
2012–dosud Praktikum z antropologie (MB110P82; kurz pro bakalářské studenty; 25%)  
2012–dosud Evoluce člověka (MB110P85; kurz pro magisterské studenty; 33%)  
2013–dosud Repetitorium biologie podle RVP G III (MB180P27; kurz pro magisterské studenty; 8%)

## Seznam publikací / Selected publications

### *Seznam předkládaných publikací*

- Hora M, Sladek V. 2014. Influence of lower limb configuration on walking cost in Late Pleistocene humans. *Journal of Human Evolution* 67:19–32. (IF: 3,867)
- Hora M, Sládek V, Soumar L, Stráníková K, Michálek T. 2012. Influence of body mass and lower limb length on knee flexion angle during walking in humans. *Folia Zoologica* 61:330–339. (IF: 0,554)
- Ruff CB, Holt BM, Niskanen M, Sladek V, Berner M, Garofalo E, Garvin HM, Hora M, Maijanen H, Niinimäki S, Salo K, Schuplerová E, Tompkins D. 2012. Stature and body mass estimation from skeletal remains in the European Holocene. *American Journal of Physical Anthropology* 148:601–617. (IF: 2,824)
- Ruff CB, Holt B, Niskanen M, Sladek V, Berner M, Garofalo E, Garvin HM, Hora M, Junno J-A, Schuplerova E, Vilkkama R, Whittey E. 2015. Gradual decline in mobility with the adoption of food production in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112:7147–7152. (IF: 9,674)
- Sládek V, Macháček J, Ruff CB, Schuplerová E, Přichystalová R, Hora M. 2015. Population-Specific Stature Estimation from Long Bones in the Early Medieval Human Population at Pohansko (Czech Republic). *American Journal of Physical Anthropology* 158:312–324. (IF: 2,379)

### *Seznam dalších výsledků*

#### **Abstrakta**

- Agostini G, Reedy S, Holt B, Ruff C, Tompkins D, Niskanen M, Sládek V, Berner M, Garvin H, Garofalo E, Schuplerova E, Hora M, Roman J. 2012 Age-related patterns in postcranial robusticity. *American Journal of Physical Anthropology* 147 (S54): 80–81.
- Berner M, Sládek V, Ruff C, Holt B, Niskanen M, Galeta P, Schuplerová E, Hora M, Roman J, Garvin H, Garofalo E, Tompkins D. 2012 Variation in sexual dimorphism of



- postcranial robusticity and body proportions in European Holocene populations. *American Journal of Physical Anthropology* 147 (S54): 98.
- Hora M, Sládek V. 2011. The metabolic cost of walking in Neandertals and Upper Paleolithic Europeans. *American Journal of Physical Anthropology* 144 (S52):167.
- Hora M, Sladek V. 2013. Neandertal adaptation to close-range hunting: metabolic cost of bent-hip bent-knee gait. In: *Proceedings of the European Society for the study of Human Evolution*. Vol. 2. Wien. p 115.
- Hora M, Sladek V. 2015. Tibial loading during walking and running in Late Pleistocene humans. *American Journal of Physical Anthropology* 156 (S60):170.
- Hora M, Soumar L, Stráníková K, Michálek T, Sládek V. 2012. The influence of lower limb length and body mass on walking kinematics at the knee and ankle. *American Journal of Physical Anthropology* 147 (S54):168.
- Sladek V, Machacek J, Ruff C, Schuplerova E, Prichystalova R, Hora M. 2014. Stature estimation from long bones in the Early Medieval population at Pohansko (Czech Republic): Applicability of regression equations. *American Journal of Physical Anthropology* 153 (S58): 242.
- Sládek V, Berner M, Ruff C, Sosna D., Galeta P, Velemínský P, Schuplerová E, Hora M, Roman J, Pankowská A. 2012 Human postcranial morphology: Trends in the Central European Holocene record. *American Journal of Physical Anthropology* 147 (S54): 271.

### **Popularizační publikace**

- Hora M, Andrlé M. 2014. Neandertálci s námi drželi krok. *Přírodovědci.cz* 3:5.
- Hora M, Sládek V. 2014. Efektivita chůze a běhu v evoluci člověka. *Živa* 62:156–158.