

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie  
Studijní obor: Biologie



Lucie Kubátová

**Pohlavní dimorfismus lidské pánve – jeho vznik, evoluční a funkční  
důsledky**

Sexual dimorphism in the human pelvis – its origin, evolutionary and functional  
implications

Bakalářská práce

Vedoucí závěrečné práce: Mgr. Rebeka Rmoutilová

Konzultant: doc. RNDr. Jaroslav Brůžek, Ph.D.

Praha, 2018

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou 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, 9. 5. 2018

Podpis

## **Poděkování**

Tímto bych ráda poděkovala mé vedoucí práce Mgr. Rebece Rmoutilové a mému konzultantovi doc. RNDr. Jaroslavu Brůžkovi, Ph.D. za cenné rady, odbornou pomoc při psaní práce a dodání literárních podkladů. Díky také mé rodině a blízkým za neustálou podporu.

## **Abstrakt**

Pohlavní dimorfismus lidské pánve je obvykle dáván do souvislosti s adaptací na vzpřímený pohyb a porody jedinců s velkým objemem hlavičky. Z toho důvodu byl zapotřebí vývoj odpovídajícího porodního mechanismu. Vztah rozměrů pánve matky a hlavičky donošeného plodu je interpretován jako obstetrické dilema. Pod vlivem tohoto evolučního konceptu je ženská pánev pokládána za strukturu silně evolučně omezenou. Je nutné, aby ženská pánev byla dostatečně široká a zajistila tak bezpečný průchod plodu a zároveň přizpůsobená efektivní bipedii. Nedávné publikace však diskutují nad hypotézou porodnického dilematu, nezkoumají ženskou a mužskou pánev odděleně, ale zabývají se více variabilitou v rámci lidské populace. Objevují se tak nové poznatky o vlivu ekologických faktorů a neutrálních evolučních procesů. V neposlední řadě je také navržena hypotéza vývojového pojetí obstetrického dilematu. Tyto nové poznatky oslabují původní model evoluce lidské pánve založený především na selekčním kompromisu mezi dvěma protichůdnými tlaky. Cílem bakalářské práce je popsat vývoj pánevních struktur v průběhu evoluce, shrnout faktory, které se podílejí na vzniku pohlavního dimorfismu pánve a v neposlední řadě také přiblížit porodní mechanismus člověka ve srovnání s primáty.

## **Klíčová slova**

Pohlavní dimorfismus, pánev, obstetrické dilema, porod, bipedie, encefalizace, evoluce, adaptace, genetický drift, migrace, výživa

## **Abstract**

Sexual dimorphism in the human pelvis is usually being explained as an adaptation to upright walking and giving birth to newborns with large heads. This process led to the formation of a complicated birth mechanism. A relationship between size of the mother's pelvis and a head of the fetus is called an obstetrical dilemma. Under the influence of this evolution concept, the female pelvis is considered a strongly limited evolutionary structure. It is necessary that the female pelvis is wide enough, so that a baby can be born while allowing an effective bipedalism at the same time. Recent publications, however, are discussing this concept focusing more on the pelvic variability in the population. New findings have recently emerged concerning effects of ecological factors and neutral processes. The hypothesis of the developmental concept of the obstetrical dilemma is also proposed. Together, all these findings undermine the original model of human pelvis evolution, which is primarily based on selective compromise between two contradictory forces. The aim of the thesis is to describe the evolution of pelvic structures during evolution, to summarize the factors that contribute to the origin of sexual dimorphism in human pelvis and to approach the birth mechanism of humans compared to primates.

## **Keywords**

Sexual dimorphism, pelvis, obstetrical dilemma, birth, bipedalism, encefalization, evolution, adaptation, genetic drift, migration, nutrition

# Obsah

<b>1. Úvod</b> .....	<b>7</b>
<b>2. Pohlavní dimorfismus pánve</b> .....	<b>8</b>
2. 1 Pohlavně specifické rozdíly na pánevních strukturách.....	10
2. 2 Ontogenetický vývoj pohlavního dimorfismu pánve .....	12
2. 3 Hlavní evoluční procesy ovlivňující pánev .....	13
2. 3. 1 Evoluční vývoj pánevních struktur homininů .....	15
<b>3. Vznik pohlavního dimorfismu pánve</b> .....	<b>17</b>
3. 1 Obstetrické dilema .....	17
3. 1. 1 Porodní mechanismus člověka.....	19
3. 1. 2 Porovnání porodního mechanismu primátů s člověkem .....	24
3. 1. 3 Role dědičnosti porodních parametrů u člověka.....	25
<b>4. Faktory ovlivňující pohlavní dimorfismus pánve</b> .....	<b>27</b>
4. 1 Ekologické vlivy.....	27
4. 2 Vliv neutrálních evolučních procesů .....	28
<b>5. Diskuze</b> .....	<b>29</b>
<b>6. Závěr</b> .....	<b>31</b>
<b>7. Seznam použité literatury</b> .....	<b>32</b>
<b>8. Přílohy</b> .....	<b>38</b>

## 1. Úvod

V evoluci homininů došlo ke dvěma důležitým procesům – přechodu na bipední lokomoci a encefalizaci. Tyto dva fenomény jsou zásadně propojeny. Při přechodu k bipedii došlo k mnohým morfologickým změnám, díky nimž se posunulo těžiště těla až za kyčelní kloub, do středu pánve (Lovejoy, 1988). Zároveň zvětšujícím se objemem mozku vzniká úzký vztah mezi velikostí a tvarem ženského porodního kanálu a velikostí novorozenecké hlavičky (Rosenberg a Trevathan, 2002). Z toho důvodu byl nezbytný vývoj odpovídajícího porodního mechanismu. Porod je u moderních lidí mnohem komplikovanější než u jiných lidoopů a nebyl by možný bez rotací, které umožňují lidskému plodu projít mateřským porodním kanálem (Trevathan, 1988). Po desetiletí byl tento problém, který tato interakce způsobuje, známý jako obstetrické dilema (Washburn, 1960) a byl připisován selektivním tlakům působícím na pohyb a velikost mozku (Wells, 2015).

Navzdory velkému množství literatury, která tvrdí, že selekce a evoluční omezení ovlivňují morfologii lidské pánve, se objevují nové poznatky o vlivu dalších faktorů, které se podílejí na variabilitě pánevních tvarů uvnitř i mezi lidskými populacemi (Betti et al., 2013). Mezi tyto faktory patří například výživa, jejíž nedostatek může omezit pánevní růst (Wells et al., 2012). Dále je to vliv neutrálních evolučních procesů, jako je migrace populace nebo genetický drift (Betti et al., 2014).

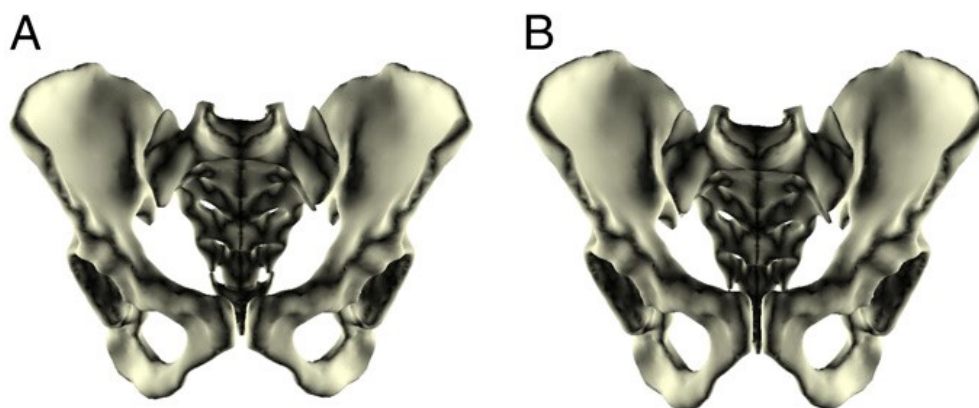
Ve své bakalářské práci se zaměřím na popis evolučního vývoje pánevních struktur, přiblížím složitý porodní mechanismus člověka v porovnání s primáty a také shrnu faktory, které se podílejí na vzniku pohlavního dimorfismu pánve.

## 2. Pohlavní dimorfismus pánve

Pohlavní rozdíly ve tvaru a velikosti pánevní kosti jsou dány odlišnou reprodukční schopností mužů a žen (Bruzek a Murail, 2006). Mužská pánev je úzká, strmá a vysoká, umožňující efektivní bipední lokomoci (Leong, 2006). Strmější postavení kyčelních lopat u mužů je dáno laterálním růstem přední poloviny hřebenu, oproti zadní polovině (Leong, 2006). Pánevní dutina má srdčitý tvar a vnitřní rozměry pánve jsou menší (Čihák, 2001). Výběžky a drsnatiny na kostech jsou masivní a mnohem více nápadné než u žen. Ženská pánev je širší, nižší, plošší a prostornější, přizpůsobená průchodu plodu s velkou hlavičkou (Obr. 1) (Bruzek a Murail, 2006). Kostrč je kratší a pohyblivější. Díky tomu umožňuje při porodu odklonění dozadu (Leong, 2006). Existují určitá omezení ve tvaru ženské pánve, na rozdíl od mužské, biologickým důvodem tohoto rozdílu je obstetrické dilema, koncept definovaný jako anatomický konflikt mezi bipedií a bezpečným narozením jedince, jehož velká hlava vyžaduje větší rozměry v pánevní dutině (González, 2016).

Ačkoli jsou pohlavní rozdíly viditelné zejména v některých rozměrech pánve, nápadné jsou také tvarové rozdíly mezi pohlavími (Leong, 2006). U žen pozorujeme širší a kratší křížovou kost, *promontorium*, které nevyčnívá tolik jako u mužů a přispívá tak k oválnému tvaru pánevního vchodu nebo tvar *incisura ischiadica major*, který se u žen podobá písmenu V (Čihák, 2001; Gonzalez et al., 2009). Rozměry pánevní kosti (vyjma délky pubické kosti), bikristální šířka a délka kosti křížové jsou větší u mužů než u žen. Tento vzorec je v souladu s dimorfismem celkové velikosti těla, přičemž muži jsou v průměru větší než ženy (Ross a Ward, 1982). Naopak biacetabulární šířka, délka pubické kosti a rozměry pánevního kanálu jsou větší u žen (Ross a Ward, 1982; Kurki, 2007). Obecně jsou transverzální pánevní rozměry větší u žen než u mužů (Čihák, 2001). Tyto větší rozměry souvisí s pánevním kanálem, který musí být dostatečně široký pro porod (Rosenberg a Trevathan, 2002). Ženská pánev je absolutně větší v rozměrech pánevního kanálu, ale celková velikost pánevní kosti následuje vzor pohlavního dimorfismu velikosti těla, kdy muži jsou větší než ženy (Betti, 2014).





**Obr. 1** Pohlavní dimorfismu lidské pánve. (A) ženská pánev, viditelně nižší a širší (B) mužská pánev, která je naopak vyšší a užší. (převzato podle Fischer a Mitteroecker, 2015).

Pohlavní odlišnosti na pánevních strukturách, ale nejsou u všech populací totožné. Porovnání pohlavního dimorfismu pánve napříč populacemi je omezené, přičemž většina studií se zaměřuje jen na určitý okruh populací, zejména evropských a afrických (Betti, 2014). Kurki (2011) ve své studii uvádí, že přibližně podobné pohlavní rozdíly na pánvi pozorujeme v různých geografických oblastech. Podle nedávno provedených analýz se zjistilo, že variabilita pánevních tvarů v populaci klesá s rostoucí vzdáleností od Afriky (Betti et al., 2012; Betti et al., 2013). Tento objev naznačuje, že na tvarování pánve měla vliv historie původních lidských populací, které expandovaly z Afriky (Betti, 2014). Existují také důkazy o populačních rozdílech ve tvaru pánve (zejména v šířce pánve), v různých klimatických podmínkách (Ruff, 2002). Například populace žijící ve vysokohorských oblastech mají širší pánev, než je tomu u populací žijících v tropech (Ruff, 2002). Touto klimatickou adaptací vysokohorské populace snižují tepelné ztráty (Betti, 2014). Proporce pánve jsou také ovlivněny rozdíly v průměrné velikosti těla u různých populací. Kurki (2007) porovnává velikost těla a rozměry pánve u tří populací. Malá populace Khoe-San<sup>1</sup>, střední portugalská a velká evropsko-americká populace. Výsledky ukázaly, že i když jsou ženy Khoe-San výrazně menší ve velikosti těla, některé rozměry porodního kanálu nejsou významně menší než u ostatních dvou populací. Z toho vyplývá, že určité pánevní rozměry jsou evolučně chráněny a uchovávány nezávisle na velikosti těla (Kurki, 2007).

---

<sup>1</sup> Khoe-San – etnická skupina obyvatel jihozápadní Afriky.

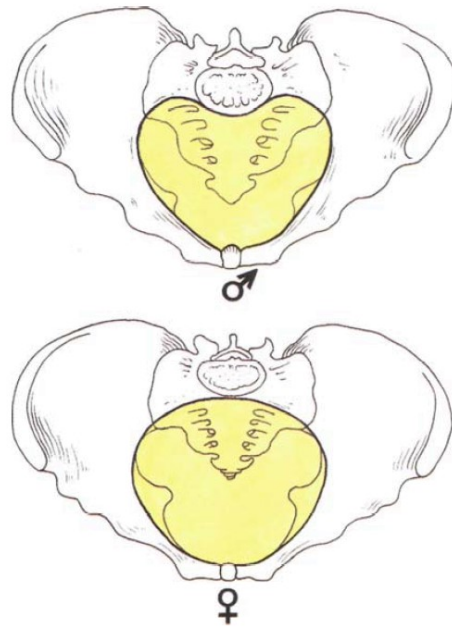
## 2. 1 Pohlavně specifické rozdíly na pánevních strukturách

Pánevní kost můžeme rozdělit na 3 morfologické části – sakroiliakální segment, ischiopubický segment a acetabulární segment (Bruzek a Murail, 2006).

Do sakroiliakálního segmentu patří sakroiliakální kloub a další struktury (Bruzek a Murail, 2006), součástí kterých je *incisura ischiadica major* (velký zářez na sedací kosti), která je na ženské pánvi mělká, tvořena pravidelným obloukem, širším, mělce vykrojeným. U mužů je horní okraj incisury výrazně hlubší a užší (Gonzalez et al., 2009).

Další morfologickou částí je acetabulární modul, jehož součástí je *acetabulum* (Grim a Druga, 2001). *Acetabulum* chrupavčitě spojuje všechny tři kosti – tělo *os ilium*, *os ischii* a *ramus superior ossis pubis* (Grim a Druga, 2001), které tvoří pánev a přispívají k její úplné architektuře (Bruzek a Murail, 2006).

Hlavní pohlavní odlišnosti pozorujeme v dolním ischio-pubickém segmentu. U žen najdeme delší *ramus superior ossis pubis*, který společně s rameny kosti sedací, tvoří *foramen obturatum* (Čihák, 2001). Dalším rozdílem je odlišný subpubický úhel, tvořený dolními rameny stydkých kostí (Čihák, 2001). Subpubický úhel u mužů (*angulus subpubicus*) dosahuje hodnot okolo 70-75 stupňů (Leong, 2006). U žen je subpubický úhel, také často nazýván jako subpubický oblouk (*arcus subpubicus*) (Čihák, 2001), zeširoka otevřený s hodnotami okolo 90 stupňů (Leong, 2006). Rozdíly nacházíme také v úseku tzv. malé pánve. Tato oblast pánve je ohraničena kostí křížovou a kostrčí vzadu, vpředu kostí sedací a kostí stydkou (Čihák, 2001). V závislosti na pohlaví jedince je odlišný vstup do malé pánve. U mužů pozorujeme vyčnívající *promontorium*, proto je vchod do malé pánve srdčitého tvaru, u žen *protomontorium* vyčnívá méně, vchod je tudíž charakteristický tvarem oválným (Obr. 2) (Čihák, 2001). Z toho vyplývá, že u žen je malá pánev ve vstupu široká a vertikálně mělká, naopak u mužů je malá pánev užší ve vstupu a vertikálně hlubší (Mahato, 2010). V souvislosti s větším laterálním růstem sedacích kostí a kratší kostí křížovou, je i výstup z malé pánve širší u žen než u mužů (Šmahel, 2001). Ženy také mají nižší *symphysis pubis* (4,5 cm), u mužů je okolo 5 cm (Washburn, 1948). Výška symfýzy a tvar vstupu do malé pánve nejsou brány natolik pohlavně dimorfní jako rozdíly v ischio-pubickém modulu (Čihák, 2001, s.282; Leong, 2006). Oproti tomu Correia et al. (2005) namítá vysoký stupeň sexuálního dimorfismu v rozměrech malé pánve.



**Obr. 2** Pohlavní odlišnosti na pánvi. Vstup do malé pánve je u mužů srdčitého tvaru (horní obrázek), u žen (dolní obrázek) pozorujeme tvar oválný. (zpracováno podle Čiháka, 2001).

Z porodního hlediska mají v malé pánvi velký význam rozměry a pánevní roviny. Rozlišujeme čtyři typy pánevních rovin – rovina pánevního vchodu (*aditus pelvis*), rovina pánevní šíře (*amplitudo pelvis*), rovina pánevní úžiny (*angustia pelvis*), rovina pánevního východu (*exitus pelvis*). V těchto rovinách určujeme přímé, příčné a šikmé rozměry (Čihák, 2001).

Rovinu pánevního vchodu ohraničuje tzv. *linea terminalis*<sup>2</sup>, vchod má tvar příčného oválu. Určujeme zde přímé průměry – *conjugata anatomica* (měří okolo 11 cm), *conjugata obstetricia* (měří alespoň 10,5 cm) a *conjugata diagonalis* (měří 12,5-13 cm). Dále definujeme průměr příčný – *diameter transversa*, měřící 13 cm a průměr šikmý – *diameter obliqua* s rozměrem 12,5 cm (Čihák, 2001). Rovina šíře pánevní je dána rozhraním křížových obratlů S2 a S3 a má kruhový tvar. Rovinu úžiny pánevní určujeme od kaudálního konce kosti křížové, okrajem *spina ischiadica*, k dolnímu okraji symfýzy. Její tvar je oválný a jedná se o nejužší místo malé pánve. Poslední rovinou je východ pánevní, který se nachází mezi

<sup>2</sup> *Linea terminalis* – čára, která odděluje malou a velkou pánev. Probíhá od promontoria, dále přes kyčelní kost a končí u horního okraje symfýzy.

koncem kostrče, přes *tubera ischiadica* a končí u dolního okraje symfýzy. Tvarem připomíná kosočtverec (Čihák, 2001).

Na pánvi také nacházíme úsek tzv. velké pánve. Tato oblast je vymezená lopatami kyčelních kostí, které ji na bocích uzavírají (Čihák, 2001). Od malé pánve ji odděluje *linea terminalis* (Grim a Druga, 2001).

## 2. 2 Ontogenetický vývoj pohlavního dimorfismu pánve

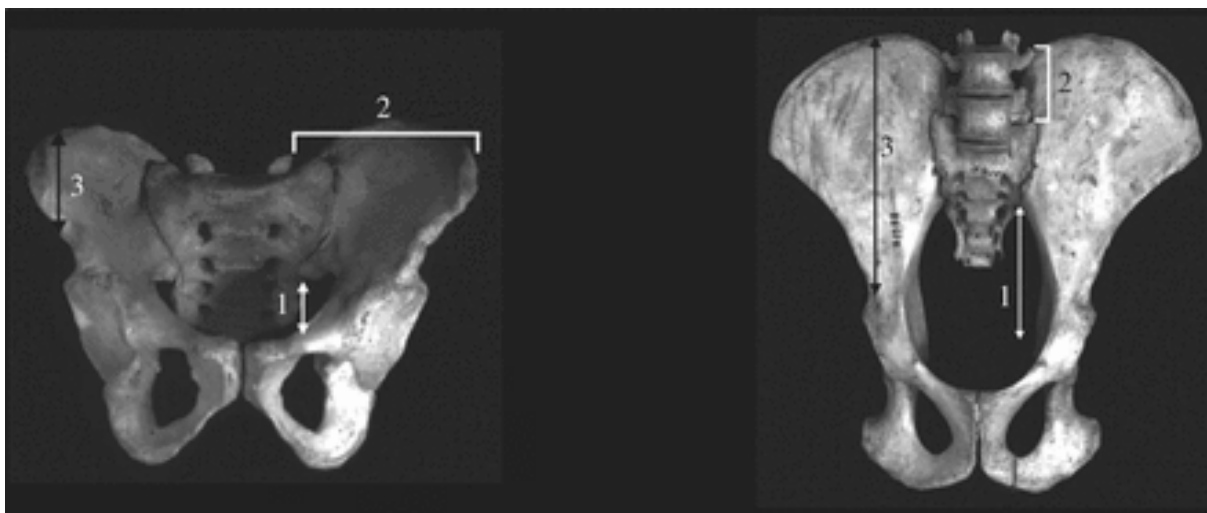
Pohlavní dimorfismus pánve začíná již ve stádiu plodu (Leong, 2006). S postupným vývojem až do dospělého jedince se pohlavní dimorfismus stává výraznějším a odlišnějším. Zatímco jsou některé pohlavní rozdíly viditelné již v dětství, například v oblasti acetabula a *os ischii*, většina sexuálně dimorfních znaků se rozvíjí během dospívání (LaVelle 1995; Leong, 2006).

Remodelace dětské pánve na dospělou je ovlivněna mnoha faktory, které se navzájem ovlivňují, kombinují a doplňují. Kromě hormonálních a genetických faktorů, ovlivňuje přestavbu pánve i funkční matrix. To se v praxi projeví tak, že se pánevní dutiny formují, aby zahrnuly orgány v nich uložené a útvary okolo, dle toho, jak je k nim upnuté svalstvo (Leong, 2006). Rozdíly na pánevních strukturách najdeme již v prenatálním období, příkladem může být vzdálenost mezi oběma *os ischii*. U některých struktur pánve se pohlavní dimorfismus projeví až v dětství (např. rozdíly ve tvaru *incisura ischiadica major*). Největší rozvoj pohlavního dimorfismu pánve je během pubertálního období, v době tzv. pubertálního růstového spurtu (Leong, 2006). Ve stejném časovém období vykazují muži výrazně vyšší růst v acetabulární oblasti, naopak u žen dochází ke zvětšování rozměrů pánevního kanálu (LaVelle, 1995). Je možné, že tvar pánve se u žen nepřestává měnit s ukončením vývoje. Ženská pánev pravděpodobně dosahuje největších proporcí ve věku 25-30 let (Huseynov et al., 2016). Po menopauze se opět obnoví způsob vývoje pánve podobný mužům, což vede ke snížení pánevních rozměrů (Huseynov et al., 2016; Ponce de León et al., 2016). Zvětšování pánevních rozměrů během nejplodnějších let a jejich následné zmenšení kolem čtyřicátého roku života, je pravděpodobně spojeno s odlišnou hladinou hormonu estradiolu (Huseynov et al., 2016). Vztahy mezi úrovní pohlavních hormonů, morfologií ženské pánve, velikostí

plodu a postnatálního vývoje jsou stále tématem intenzivního výzkumu (Ellison, 2008; Wells, 2015).

### **2. 3 Hlavní evoluční procesy ovlivňující pánev**

Hlavním evolučním procesem, který způsobil výraznou změnu ve stavbě pánve, je bipedie. Bipední způsob pohybu se vyvinul už u nejstarších homininů přibližně před 5-7 miliony lety, ale směrem k modernímu člověku se dál vyvíjel nebo měnil (Šmahel, 2005). Během evoluce z kvadrupedie na bipedii samozřejmě došlo k různým morfologickým změnám, např. prodloužení dolní končetiny, propnutí kolenního kloubu, odstranění opozice palce na noze nebo k esovitému zakřivení páteře (Lovejoy, 1988). S nástupem vzpřímené chůze se lidská pánev tvarově výrazně liší od pánve lidoopů (Gruss, 2015). Pánev lidoopů je delší a užší, kyčelní lopaty jsou vysoké a svojí vnitřní plochou směřují anteriorně (Bramble a Lieberman, 2004; Šmahel, 2001). Naopak lidská pánev je široká a nízká, kyčelní lopaty jsou umístěné více bočně, čímž vzniká charakteristický miskovitý tvar pánve, a mají vyvinuté trny (Obr. 3) (Leong, 2006; Gruss, 2015). Na vnější straně kyčelních lopat začíná gluteální svalstvo, které umožňuje vzpřímený pohyb (Gruss, 2015). Jamky kyčelního kloubu jsou větší a kloubní plošky, spojující kost kyčelní s křížovou, jsou posunuty vzad. Těžiště těla je tedy lokalizováno až za kyčelním kloubem, což zvyšuje stabilitu vzpřímeného postoje (Correia et al., 2005). Aby byla vzpřímená chůze co nejméně energeticky náročná a zároveň se předešlo zraněním, je zapotřebí, aby byla pánev dostatečně silná – tzn., zajistila úpony svalům, které umožňují lokomoci (Gruss, 2015).



**Obr. 3** Porovnání pánve u moderního člověka (*Homo sapiens*) (vlevo) a šimpanze (*Pan troglodytes*) (vpravo). U šimpanze viditelně delší pánev (1) s vysokými kyčelními lopatami (3) a dlouhá, úzká křížová kost (2). (zpracováno podle Gruss 2015).

Další vliv, který působil na morfologii pánve, byla encefalizace. Encefalizace úzce souvisí s přechodem k bipedii. Díky vzpřímenému postoji došlo k uvolnění horních končetin, které se využívaly například pro výrobu nástrojů, což následně zvýhodnilo vývoj větších mozků (Lieberman, 2014). Tendence ke zvyšování velikosti mozku začala přibližně před 1,8 miliony lety, avšak nejvýraznější nárůst byl zaznamenán 600 000 let zpět (Rightmire, 2004). Velikost mozku je obstetricky důležitá, protože ovlivňuje velikost plodu při narození (Wittman a Wall, 2007). Porod u lidí je obtížný, protože velikost fetální lebky je velká a rozměry mateřské pánve jsou naopak relativně malé (Rosenberg a Trevathan, 2002). Hlava novorozence je dlouhá přibližně 125 mm a široká 100 mm, ale minimální rozměry porodních cest bývají 113 mm dlouhé a 122 mm široké (Leutenegger, 1974). Aby plod prošel těsným pánevním kanálem je zapotřebí aby se v porodních cestách otočil (Rosenberg a Trevathan, 1995).

V následujících kapitolách jsou zmíněny nejdůležitější milníky v evoluci pánve.

### 2. 3. 1 Evoluční vývoj pánevních struktur homininů

Evoluční vývoj pánevních struktur můžeme demonstrovat na nejvýznamnějších fosilních nálezech zobrazené v Tabulce 1.

Významné nálezy starších homininů pro studium pánve jsou fosilie *Australopithecus afarensis* A.L. 288-1 a *Australopithecus africanus* STS 14 (Gruss, 2015). Pánev A.L. 288-1 je poměrně rozložitá a nízká, s tím souvisejí i změny pánevních rozměrů (VanSickle, 2016). Pánev má kratší předozadní průměr (AP) a naopak došlo k jejímu rozšíření v příčném rozměru (TR) (Abitbol, 1991).

Významným milníkem předmoderních *Homo* byl nález pánve dospělé ženy *Homo erectus* v Etiopii, pojmenované Gona (Ruff, 2010). Pánev Gona BSN49/P27 je celkově širší, porodní kanál získává kulatější tvar, oproti původně plochému, příčně oválnému tvaru s kratším předozadním průměrem (Gruss, 2015). Druhým fosilním pozůstatkem pánve *Homo erectus* byl exemplář mužského, nedospělého jedince KNM-WT 15000 (Nariokotome Boy) (Walker a Leakey, 1993).

Dalším významným nálezem je neandrtálská ženská pánev z Tabunu v Izraeli. Podle výsledků poslední rekonstrukce, kterou provedli Weaver a Hublin (2009), se velikost neandrtálské pánve výrazně neliší od pánve moderního člověka.

Není zcela jisté, z jakého období pocházejí první zmínky o anatomii pánve anatomicky moderního člověka. Předpokládá se, že by to mohlo být někdy ke konci středního Pleistocénu (Gruss, 2015). Nejstarší známá fosilie anatomicky moderního člověka byla nalezena v Etiopii a jednalo se o nekompletní kostru Omo 1 (Pearson et al., 2008).

**Tab. 1** Nejvýznamnější paleoantropologické nálezy pro studium pánve. (zpracováno podle dat Gruss, 2015; Weaver a Hublin, 2009; Pearson et al., 2008; Hammond et al., 2017).

<b>Název fosilie</b>	<b>AL 288-1</b>	<b>Gona</b>	<b>KNM-WT 15000</b>	<b>Tabun C1</b>	<b>Omo 1</b>
<i>Datování</i>	3,6 až 3,9 mil. let	přibližně 1,8 mil. let	přibližně 1,5 mil. let	100 až 60 tisíc let	přibližně 196 tisíc let
<i>Místo nálezu</i>	Hadar, Etiopie	Etiopie	Keňa	Izrael	Etiopie
<i>Taxonomické zařazení</i>	<i>Australopithecus afarensis</i>	<i>Homo erectus</i>	<i>Homo erectus</i>	<i>Homo neanderthalensis</i>	<i>Homo sapiens</i>
<i>os ischii</i>	dlouhá sedací kost	kratší sedací kost	krátká sedací kost	kratší sedací kost	krátká sedací kost
<i>os ilium</i>	široká lopata kyčelní kosti (rozložená do stran)	široká lopata kyčelní kosti	úzká lopata kyčelní kosti	široká lopata kyčelní kosti	užší lopata kyčelní kosti podobná dnešní (vertikálně orientovaná)
<i>Tvar pánve</i>	pánev nízká a rozložitá	pánev široká	pánev vysoká a úzká	pánev poměrně velká a široká	tvar pánve podobný dnešnímu miskovitému typu



### 3. Vznik pohlavního dimorfismu pánve

Typickou vlastností lidské pánve je zejména patrný intersexuální rozdíl ve stavbě. Pohlavní dimorfismus pánve je úzce spojen s adaptivními funkcemi. Na jedné straně musí být pánev adaptovaná pro efektivní bipední lokomoci, na straně druhé je potřeba, aby byla dostatečně přizpůsobená bezpečnému porodu jedince s velkým objemem hlavičky (Leong, 2006). Pánev je proto vystavena různým selekčním tlakům u mužů a žen, které vedly ke vzniku pohlavního dimorfismu pánve (Wood, 1986). Během evoluce se porodní kanál objemově nezmenšil, ale došlo k jeho zploštění, proto se vyvinuly série pohybů hlavičky novorozence během porodu (Trevathan, 2015). Vztah mezi rozměry ženské pánve a velikostí hlavičky novorozence nazýváme obstetrické dilema (Washburn, 1960).

#### 3. 1 Obstetrické dilema

Typický tvar lidské pánve byl spojen se změnou lokomoce, která se objevila už u nejstarších homininů (Bramble a Lieberman, 2004). Potřeba vyvážit celé tělo během chůze nebo běhu upřednostňovala poměrně úzkou pánev (Lovejoy, 1988), naopak díky zvětšujícím se rozměrům fetálního mozku bylo zapotřebí přizpůsobit tvar ženské pánve bezpečnému porodu (Rosenberg a Trevathan, 1995). Konflikt, mezi tvarovými požadavky pánve na efektivní bipedii a pro bezpečný průchod novorozence pánevním kanálem, popsal Washburn (1960) jako obstetrické dilema. Tento pojem můžeme také chápat jako určitý evoluční kompromis. Na jedné straně musí ženská pánev umožnit průchod plodu s velkou hlavičkou a velkým tělem porodním kanálem, proto musí být dostatečně široká. Na straně druhé je ale pravděpodobně nedostatečně přizpůsobená efektivní chůzi po dvou, která vyžaduje užší pánev (Rosenberg a Trevathan, 1995). Výsledkem tohoto kompromisu je velmi těsné spojení mezi hlavou plodu a mateřským porodním kanálem (Rosenberg, 1992). Díky tomu se dá předpokládat silné evoluční omezení ve tvaru ženské pánve (Grabowski, 2013).

Předpokladem efektivní bipedie je užší pánev. Užší biacetabulární vzdálenost snižuje rotaci kyčelního kloubu během pohybu, čímž se zvyšuje účinnost vzpřímené chůze. Současně by ale užší biacetabulární šířka vedla k méně prostornému pánevnímu kanálu, což by zvýšilo riziko složitého porodu (Rosenberg, 1992). Vnímání pánevní struktury jako přísného kompromisu mezi dvěma protichůdnými selektivními tlaky však bylo přehodnoceno.

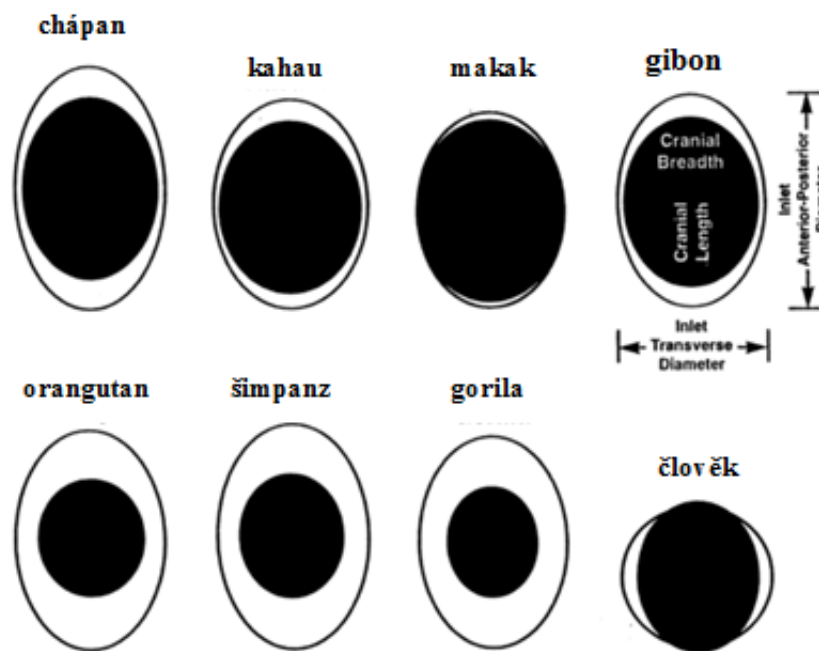
Washburnova hypotéza obstetrického dilematu (Washburn, 1960) byla zpochybněna výzkumníky, kteří hodnotili, zda širší pánevní rozměry snižují účinnost efektivní bipedie (Dunsworth et al., 2012; Warrener et al., 2015). Studie pohybu mužů a žen ve skutečnosti odhalily velmi podobnou úroveň efektivity lokomoce, navzdory širší biacetabulární šířce u žen (Dunsworth et al., 2012; Warrener et al., 2015). Malé rozšíření pánevního kanálu žen zvětšuje prostor, kterým prochází plod, ale je nepravděpodobné, že by toto rozšíření významně ovlivnilo výdej energie při chůzi. Pokud tomu tak skutečně je, omezení velikosti pánevního kanálu by nepocházelo z konfliktu s požadavky na lokomoci (Dunsworth et al., 2012; Warrener et al., 2015). Toto zjištění tak nechává otevřenou otázku, proč se u lidí nevyvinul širší porodní kanál, vzhledem k rizikům, které složitý porod přináší (Betti, 2017). Polemizuje se s myšlenkou, že evoluční omezení bránící rozšíření pánevního kanálu, které by zmírňovalo disproporci mezi hlavou plodu a rozměry mateřské pánve, mohou být způsobeny potřebou podpory břišních orgánů (Huseynov et al., 2016). Zajímavý je i koncept vývojového pojetí obstetrického dilematu (DOD<sup>3</sup>), který naznačuje vývojovou adaptaci pánve na problém porodu jedince s velkou hlavou a tělem (Huseynov et al., 2016). Z hypotézy DOD vyplývá několik bodů. Prvním z nich je výskyt pohlavně specifických znaků v morfologii pánve po pubertě. Druhým předpokladem je, že ženská pánev dosáhne nejvhodnější morfologie pro porod kolem věku nejvyšší fertility. Posledním bodem je mírné zmenšení pánevních rozměrů v době po menopauze (Huseynov et al., 2016). Tyto vývojové změny jsou s největší pravděpodobností zprostředkovány hormonálními změnami během puberty a menopauzy (Huseynov et al., 2016; Ponce de León et al., 2016).

Z hlediska fitness se v průběhu evoluce investovalo mnoho do nákladů spojených s porodem, avšak stále není porodní kanál ve všech směrech širší než hlavička plodu – tento jev se nazývá kefalopelvicový nepoměr (Obr. 4) (Fischer a Mitteroecker, 2015). Během těsného průchodu plodu porodním kanálem může nastat mnoho komplikací, které mohou negativně působit jak na matku, tak na novorozence. Proto je překvapivé, že se během našeho vývoje nevytvořil širší porodní kanál, který by zajistil bezpečnější průchod jedince (Betti, 2017). Grabowski (2013) přišel s myšlenkou, že ženská pánev neměla dostatek času přizpůsobit se rychlému tempu encefalizace, která začala u homininů ve středním pleistocénu. Dalším možným vysvětlením nedostatečně širokého porodního kanálu je, že problém těsného průchodu hlavičky je relativně nedávným důsledkem změny stravování a podmínek prostředí (Wells et al., 2012). Odlišná fenotypová plasticita ženské pánve a hlavičky novorozence může

---

<sup>3</sup> DOD – developmental obstetric dilemma.

znamenat, že pravděpodobnost kefalopelvické disproporce se bude lišit v závislosti na podmínkách prostředí (Wells et al., 2012). Posun ke kaloričtější stravě souvisí s přechodem k zemědělství a může výrazně zhoršit těsný vztah mezi mateřskou pánví a velikostí hlavy a celého těla plodu (Wells et al., 2012). Složitý porodní mechanismus je velkým problémem zejména v rozvojových částech světa, kde je přístup k porodnickým službám omezen, což vede k vysoké úmrtnosti žen v produktivním věku (Wittman a Wall, 2007).



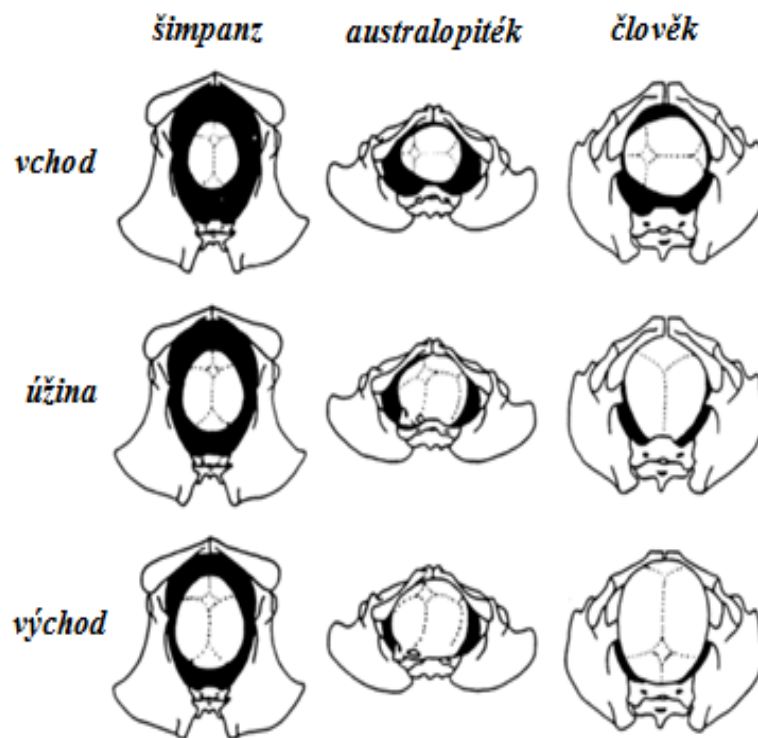
**Obr. 4** Vztah mezi velikostí pánve matky (bílá elipsa) a hlavičkou plodu (černá elipsa).  
(převzato podle Rosenberg a Trevathan, 2002).

### 3. 1. 1 Porodní mechanismus člověka

U člověka je porod velmi komplikovaným procesem, zejména z toho důvodu, že hlavička novorozence je větší, než jsou rozměry ženské pánve. (Fischer a Mitteroecker, 2015). Velikost hlavy je dána rozvíjejícím se mozkem plodu a její obvod je u novorozence větší než obvod hrudníku (Correia et al., 2005). Lidský mozek je několikrát větší než mozek primátů, s podobnou velikostí těla (Lindburg, 1982). Další obtíží je, že dochází k porodu poměrně těžkého jedince. Průměrný novorozenec váží více než tři kilogramy, což je přibližně

6 % matčiny tělesné váhy, naproti tomu u šimpanzů to jsou pouhá 3 % tělesné váhy matky (DeSilva, 2011).

Vlivem evolučních změn, zejména díky adaptaci na bipedii, můžeme lidskou pánev popsat jako zatočený kanál. Oproti ostatním primátům, je pánevní vstup nejširší v transverzálním rozměru, kdežto pánevní východ je nejširší ve svém sagitálním rozměru (Obr. 5) (Trevathan, 2015). Hlavička plodu, která je nejširší v sagitálním průměru, vstupuje do porodního kanálu příčně nebo šikmo (Rosenberg a Trevathan, 2002), proto musí v pánevním kanálu rotovat (Trevathan, 1988). Rotace je většinou o 45 stupňů nebo o 135 stupňů (Trevathan, 1988).



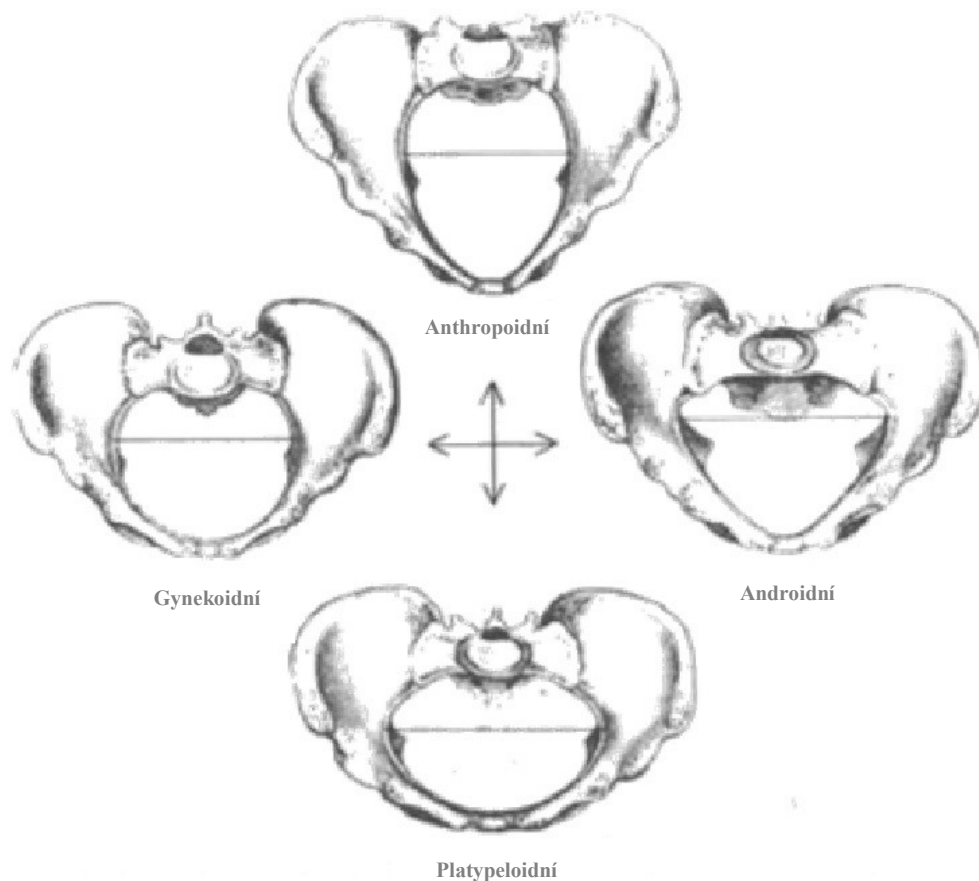
**Obr. 5** Porovnání rovin pánve u šimpanze, australopitéka a člověka. Znáznorněna je hlavička plodu při průchodu třemi pánevními rovinami. (zpracováno podle Tague a Lovejoy, 1986).

Lidský porod dělíme do tří porodních fází. První doba porodní neboli otevírací, začíná kontrakcemi dělohy a končí zánikem děložní branky. Nastává druhá porodní

doba – vypuzovací, která je zahájena zánikem děložní branky a ukončena porodem dítěte. Poslední fází je třetí doba porodní, zvaná také doba k lůžku, během které dochází k porodu placenty, pupečníku a plodových obalů (Roztočil, 2008).

Druhá doba porodní je nejsložitější a představuje nejdramatičtější část porodu. Tato fáze je zajímavá zejména díky pohybům hlavičky novorozence během porodu. Dobu vypuzovací dělíme na porod hlavičky (flexe, vnitřní rotace, deflexe a zevní rotace), porod ramének a porod trupu a hýždí (Roztočil, 2008).

Náročnost a celkový průběh porodu závisí na anatomii pánve rodící ženy. Caldwell a Moloy (1938) ve své studii klasifikovali čtyři základní tvary pánve. Rozlišujeme anthropoidní, androidní, platypeloidní a gynekoidní pánevní tvar (Obr. 6). Anthropoidní pánev je dlouhá, úzká a oválná. Tento typ pozorujeme především u primátů. Androidní typ pánve morfologicky odpovídá mužské pánvi. Její vstup je klínovitý nebo tupý ve tvaru srdce. Platypeloidní pánev je poměrně široká, příčně oválná. Posledním typem je gynekoidní pánev, která vykazuje všechny známé podobnosti s klasickou ženskou pánví, a je tak pro porod nejvýhodnější (Caldwell a Moloy, 1938).



**Obr. 6** Čtyři základní typy pánve. (převzato podle Caldwell a Moloy, 1938).

Série otáček, které musí lidský plod podstoupit, souvisí s morfológickou změnou pánve, při přechodu na bipední způsob pohybu. Všechna tato přizpůsobení nevznikla současně, ale postupně jako reakce na působící selektivní tlaky (Rosenberg a Trevathan, 2002). Díky švům a fontanelám hlavička plodu během porodu mění tvar (Leifer, 2004). Pro jednodušší vysvětlení jednotlivých pohybů hlavičky předpokládáme, že rodička má gynekoidní tvar pánve a plod je v podélné pozici.

Prvním pohybem, který hlavička jedince vykonává je flexe. Při postupném vstupu hlavičky do porodního kanálu, dochází k jejímu přitahování směrem k hrudníku. Vedoucím bodem hlavičky se v této chvíli stává malá fontanela a zůstane jím až do konce porodu. Přitážením hlavy k hrudníku je dáno zakřivením páteře a odporem pánevního dna (Roztočil, 2008). Hlavička vstupuje hlouběji do pánevního vchodu a porodními cestami prochází svým nejmenším obvodem. (Gabbe et al., 2012). Tento obvod nazýváme subokcipitobregmatický a měří v průměru 32 cm (Roztočil, 2008).

Dále hlavička vykonává vnitřní rotaci. Ta je vyvolána vstupem hlavičky do pánevních rovin, které se liší tvarem i rozměry. Nezanedbatelný vliv na tento proces, mají svaly pánevního dna, konkrétně *musculus ileococcygeus* a *musculus coccygeus* (Gabbe et al., 2012). Tyto svaly mají za úkol navádět hlavičku anteriorním směrem. Při přechodu z příčného průměru v pánevním vchodu do přímého průměru v pánevní úžině se šípový šev hlavičky jedince otočí o 90 stupňů. Vnitřní rotace je ukončena ve chvíli, kdy se hlavička dostane záhlavím za stydkou sponu (Roztočil, 2008).

Jakmile je dokončena vnitřní rotace v rovině pánevního východu, začíná další pohyb hlavičky – deflexe. Záhlaví hlavičky tlačí na dolní okraj stydké spony a v této chvíli je již porozená oblast malé fontanely. Místo na hlavě plodu, které se opírá o stydkou sponu, se nazývá *hypomochlion*<sup>4</sup>. Směr pánevní osy nutí hlavičku k pohybu dopředu a vzhůru ke sponě stydké, kolem které hlavička rotuje a dostává se z flexe do deflexe. Současně s deflexí se rodí postupně temeno, čelo, obličej a brada (Roztočil, 2008).

Posledním pohybem je zevní rotace. Po porodu hlavičky dochází k jejímu natočení, a tak se dostane do polohy podle svého těla. Tato rotace souvisí s mechanismem porodu ramének (Roztočil, 2008). Hlava se rotací dostává do transverzální pozice a dochází tak k zarovnání s rameny v pánevním východu (Trevathan, 1988).

Vzhledem k okcipitálně – anteriorní pozici novorozence a pohybům, které vykonává pro usnadnění průchodu porodními cestami, by bylo velmi obtížné vytáhnout bezpečně plod a porodit svépomocí (Dunsworth a Eccleston, 2015). Mláďata primátů se zachytí za srst matky, ale lidský novorozenec je slabý, proto je potřeba asistence ostatních lidí během celého porodu (Rosenberg a Trevathan, 2002). Mnoho současných lidských populací zaznamenává vysokou hodnotu mateřské a novorozenecké úmrtnosti jako důsledek složitého porodu (WHO, 2006).

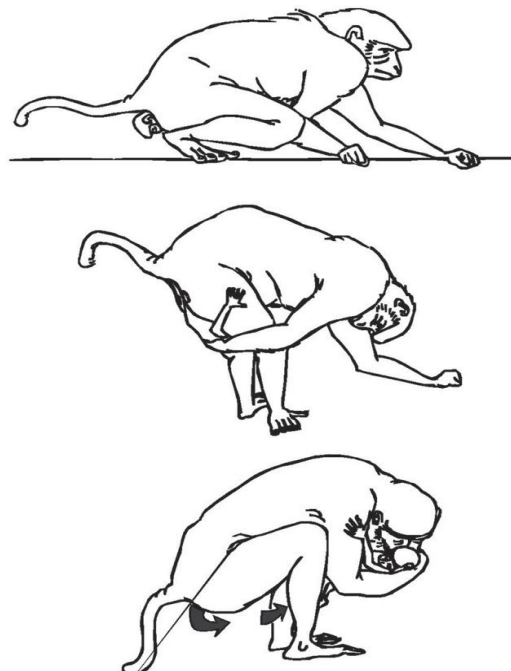
---

<sup>4</sup> Hypomochlion – styčný bod, kolem kterého hlavička plodu vykonává deflexi, přitom se opírá o symfýzu.

### 3. 1. 2 Porovnání porodního mechanismu primátů s člověkem

Porod menších primátů, jako jsou třeba makakové nebo giboni, nápadně připomíná obtížnost porodu člověka. Rozměry novorozenecké lebky jsou totiž jen o něco málo menší, než jsou rozměry mateřské pánve (Franciscus, 2009).

U velkých primátů – šimpanzů, orangutanů a goril, se nesetkáváme s problémem kefalopelvického nepoměru. Jejich pánevní východ je o dost větší než hlavička mláděte, nedochází tedy k těsnému průchodu pánevním kanálem a není zapotřebí rotace hlavičky (Rosenberg a Trevathan, 2002). Hirata et al., (2011) namítají, že v závislosti na poloze zbytku těla, dochází k rotaci hlavy šimpanzů v porodním kanále. Pokud ale není rotace zapotřebí, je pro matku poměrně snadné, vyvést své mládě z porodního kanálu, které je v pozici okcipitálně-posteriorní (obličejem k matčině stydké kosti) a uvolnit mláděti dýchací cesty (Obr. 7) (Trevathan, 1988; Franciscus, 2009). Během porodu nejprve mládě míjí kost křížovou a až poté kost stydkou. Tím se liší od lidských novorozenců, kdy hlavička plodu míjí obě kosti současně (Trevathan, 1988).

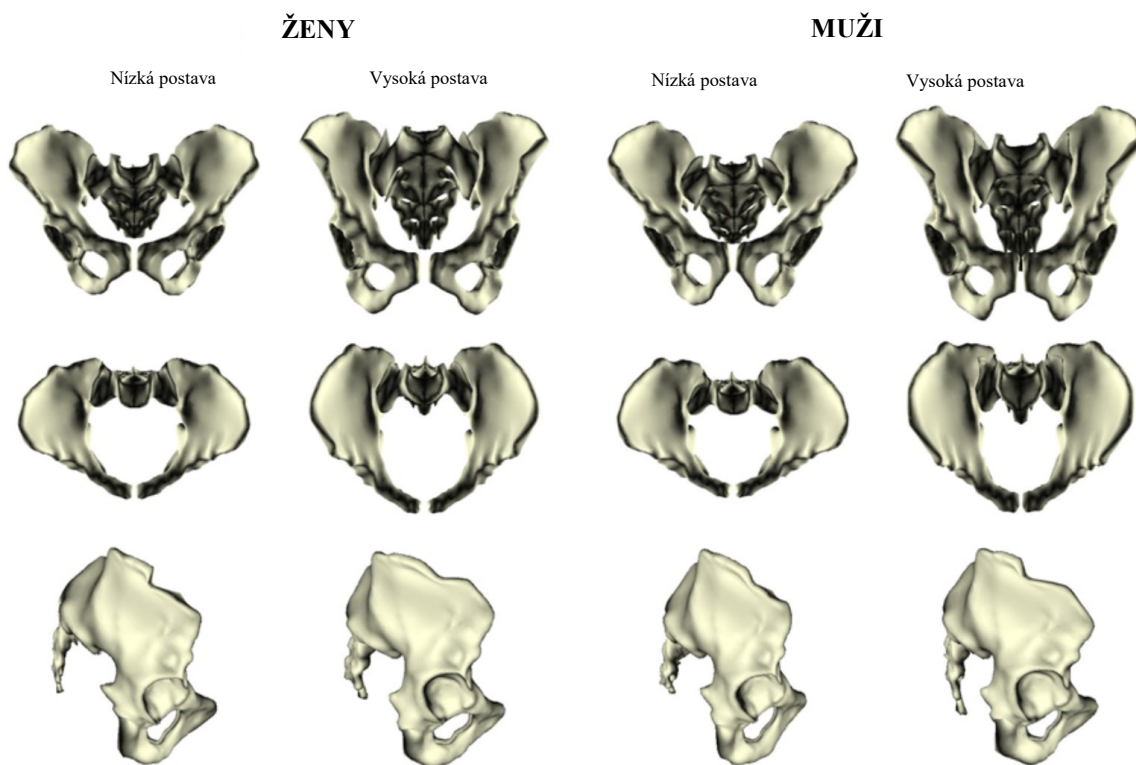


**Obr. 7** Tři postoje, které zaujímá opičí matka během porodu. Mládě se rodí v okcipitálně-posteriorní pozici – tváří k matce. Sám novorozenec napomáhá vlastnímu narození pomocí rukou. (převzato od Rosenberg a Trevathan, 2002).



### *3. 1. 3 Role dědičnosti porodních parametrů u člověka*

Rozměry a tvar pánve a velikost hlavy jsou v lidské populaci dědičné a koreluje s postavou (Obr. 8) (Fischer a Mitteroecker, 2015). Na základě dědičnosti se dá předpokládat, že ženy, které měly při narození větší rozměry hlavy, budou mít porodní kanál lépe přizpůsobený pro porod plodu také s větší hlavou. Naopak ženy s menší hlavou, budou mít potomky také s menší hlavou. Vliv na to má ale i výška otce. Pokud je otec mnohem vyšší než žena, je možné, že žena nižšího vzrůstu s malými rozměry pánve porodí novorozence s relativně velkou hlavou, kterou zdědil po otci (Fischer a Mitteroecker, 2015). Vzhledem k vysoké míře dědičnosti vzrůstu předpokládáme, že čím silněji působí selekční tlak na ženy nižší postavy, tím více mají tvar pánve přizpůsobený složitým porodním požadavkům. Určitý kompromis, mezi dostatečně širokým porodním kanálem a úzkou pávní není jednotný v celé populaci, spíše se odvíjí od velikosti hlavy a celkové výšky postavy obou rodičů (Fischer a Mitteroecker, 2015). U obou pohlaví pozorujeme, že jedinci s menší hlavou mají v průměru spíše oválný pánevní vstup (větší předozadní poměr oproti příčnému), zatímco osoby s větší hlavou mají kulatější vstup pánevní. Podobně i vyšší jedinci mají v průměru relativně vyšší a užší pánev s oválným pánevním vstupem, než je tomu u osob nižší postavy (Tague, 2000). Avšak existují odlišnosti, které nepozorujeme u obou pohlaví. U žen se kost křížová odklání směrem dozadu, čímž se zvětší porodní kanál, to se u mužů nevyskytuje (Fischer a Mitteroecker, 2015).



**Obr. 8** Tvar pánve u mužů a žen odlišné výšky. Znázorněno z anteriorního, superiorního a laterálního pohledu (převzato z Fischer a Mitteroecker, 2015).

Pánevní alometrií neboli asociací vztahu mezi tvarem pánve a výškou postavy se zabývali ve své studii Fischer a Mitteroecker (2017). Alometrie byla podobná u žen i u mužů. Spolu s celkovými proporcemi těla se pánev stává vyšší a užší s rostoucím věkem. Vzhledem k tomu, že muži jsou v průměru vyšší než ženy, některé aspekty sexuálního dimorfismu ve tvaru pánve mohou vyplývat z alometrie (Fischer a Mitteroecker, 2017). Například dimorfismus v poměru výšky k šířce pánve, včetně orientace kyčelních lopat, je převážně alometrický, tzn. dochází ke změně se zvyšující se výškou. Zatímco subpubický úhel a relativní velikosti acetabula se nemění s výškou těla. Sexuální dimorfismus v těchto rysech tedy nemůže být vysvětlen alometrií (Fischer a Mitteroecker, 2017).

## 4. Faktory ovlivňující pohlavní dimorfismus pánve

Obvykle je pohlavní dimorfismus lidské pánve interpretován v souvislosti s adaptací na bipední lokomoci a porody jedinců s velkým objemem hlavičky. Díky nedávným studiím se však zkoumají i ostatní vlivy, které způsobují variabilitu tvaru pánve uvnitř i mezi populacemi (Dunsworth et al., 2012; Warrener et al., 2015; Betti, 2017).

### 4.1 Ekologické vlivy

Velikost a tvar lidského těla se liší v různých klimatických podmínkách. *Homo sapiens* se vyvinuli v Africe, kde je většina regionů charakterizována teplým klimatem. Aby si zde lidé udrželi stálou tělesnou teplotu, musí efektivně odvádět teplo skrz odpařování potu na povrchu těla. Po expanzi z Afriky do vyšších zeměpisných šířek přirozený výběr favorizoval robustnější postavu s kratšími končetinami, což napomáhá bránit tepelným ztrátám v chladnějším klimatu (Schreider, 1950; Betti, 2017). Jedná se o takzvané Bergmannovo pravidlo pro velikost těla (1847) a Allenovo pravidlo pro velikost končetin (1877). Rozdíly v šířce pánve mezi moderními lidskými populacemi jsou často interpretovány jako termoregulační adaptace (Ruff, 1994). Při porovnání devíti populací z různých kontinentů se zjistil vztah mezi zeměpisnou šířkou a tvarem pánevního kanálu (Kurki, 2013). Drobnější tělo u populací žijících v teplém prostředí limituje transverzální šířku pánevního kanálu, a tím se zároveň zvětšuje antero-posteriorní průměr (Betti, 2017). Výhodou užšího těla, a tím pádem i užší pánve v tropickém podnebí, je účinnější odvod tepla. Naopak lidé žijící v chladnějším oblastech mají poměrně širokou pánev, která pomáhá snížit tepelné ztráty tím, že snižuje poměr povrchu těla k jeho objemu (Ruff, 1994).

Dalším faktorem, který působí na rozměry ženské pánve a i na velikost hlavičky novorozence, je výživa (Fischer a Mitteroecker, 2015). Strava také koreluje s výškou postavy, kdy nedostatečná výživa vede k malému vzrůstu a tím je omezen i pánevní růst (Wells et al., 2012). Tato skutečnost napovídá tomu, že ženy nižšího vzrůstu mají v průměru těžší a komplikovanější porody, než je tomu u vysokých žen (Baird, 1952; Camilleri, 1981). Nutriční nedostatky u matek mohou výrazně přispět ke kefalopelvicke disproporcii (Fischer a Mitteroecker, 2015). Na druhé straně dostupnost vysoce kalorického jídla, které mnoho

populací konzumuje, způsobuje zvětšení průměrné velikosti novorozenců, a tím se zvětšuje riziko komplikací při porodu dítěte (Wells et al., 2012).

#### **4. 2 Vliv neutrálních evolučních procesů**

Část tvarové variability pánve mezi moderními populacemi byla také utvářena neutrálními evolučními procesy, jako je genetický drift nebo migrace (Betti et al., 2014). Jednou z hlavních událostí v historii moderního člověka byla expanze z Afriky. Rychlá geografická expanze byla doprovázena snížením rozmanitosti tvaru pánve s rostoucí vzdáleností od Afriky (Prugnolle et al., 2005). Snížení diverzity souvisí s působením genetického driftu (Betti, 2017).

Poměrně velké rozdíly ve tvaru pánve a pánevního kanálu nasvědčují nízkému evolučnímu omezení působící na pánevní strukturu (Grabowski, 2013). Tento výsledek je překvapující v tom, že u člověka pozorujeme úzký vztah mezi hlavou plodu a porodním kanálem. (Abitbol, 1991; Rosenberg a Trevathan, 2002), což by mělo naznačovat silnější evoluční omezení velikosti a tvaru ženského pánevního kanálu. Evoluční omezení jsou výsledkem interakce mezi selektivními tlaky a genetickými omezeními (Grabowski, 2013). Nedostatek silných evolučních omezení na tvar pánve pomáhá pochopit širokou variabilitu pánve uvnitř i mezi populacemi (Grabowski, 2013). Vyšší plasticita způsobuje, že je pánev přístupná ke změně, a umožní tak genetickému driftu zvýšit fenotypové rozdíly mezi populacemi (Betti, 2017).

## 5. Diskuze

Chápání pánve jako přísného kompromisu mezi dvěma selektivními tlaky bylo zpochybněno (Dunsworth et al., 2012; Warrener et al., 2015). Původní interpretace obstetrického dilematu zní, že úzká pánev, tzn. menší biacetabulární vzdálenost, je vhodná pro efektivní bipedii a zároveň je zapotřebí široký pánevní kanál k snadnějšímu porodu (Washburn, 1960). Nejnovější studie však ukázaly, že široká pánev není spojená s méně účinným pohybem (Dunsworth et al., 2012; Warrener et al., 2015). Proto se nyní zamýšlíme nad otázkou, proč se v průběhu evoluce nevyvinul širší ženský pánevní kanál (Betti, 2017). Jak už bylo zmíněno výše, jedním z možných vysvětlení je relativně nedávná událost, a to dostupnost vysoce kalorických potravin, které mnoho obyvatel požívá (Betti, 2017). Zvyšuje se tím totiž riziko porodních komplikací, protože se zvýší průměrná velikost novorozenců (Wells et al., 2012). Pokud by se tato domněnka potvrdila, předpokládaná selektivní výhoda většího porodního kanálu by byla poměrně nedávným jevem. Dalším vysvětlením evolučního omezení znemožňující rozšíření pánevního kanálu může být potřeba podpory břišních orgánů namísto zvýšené pohybové účinnosti (Huseynov et al., 2016). Většina důležitých ligamentů, které tvoří pánevní dno, je ukotvena k trnům sedací kosti (Abitbol, 1988). Trny sedací kosti společně s ligamenty v podstatě omezují rozměry pánevního kanálu, ale poskytují podporu břišních a pánevních orgánů (Abitbol, 1988). Na základě této úvahy se předpokládá, že by ženská pánev mohla být kompromisem mezi bezpečným porodem a stabilitou v abdomino-pánevní oblasti (Huseynov et al., 2016).

Polemizuje se tudíž s myšlenkou, zda hypotéza obstetrického dilematu existuje (Dunsworth et al., 2012; Warrener et al., 2015). Zpochybňuje se existence silných evolučních omezení působící na pánev, které by logicky podpořily Washburnovu hypotézu (Kurki, 2007; Kurki 2013; Betti et al., 2014). Široká rozmanitost pánevních tvarů, kterou pozorujeme u moderních populací žijících v různých prostředích je totiž jedním z ukazatelů nízkého evolučního omezení pánve (Grabowski, 2013). Zatímco geografické rozdíly v morfologii pánve jsou vysvětleny jako klimatické přizpůsobení, nové výzkumy odhalily vliv neutrálních evolučních procesů, které způsobují populační rozdíly ve tvaru pánve (Betti, 2017).

Není tedy zcela jasné, které faktory jsou zodpovědné za pohlavně specifické rozdíly v morfologii pánve (Huseynov et al., 2016). Nicméně je zapotřebí, aby další studie, které budou posuzovat platnost Washburnovy hypotézy, byly založeny na větších velikostech

souborů a zohlednily velkou morfologickou variabilitu pánve v rámci pohlaví (Fischer a Mitteroecker, 2017).

## 6. Závěr

Kostěná pánev dospělých lidí vykazuje výrazný sexuální dimorfismus, který je tradičně interpretován v rámci hypotézy porodnického dilematu. V evoluci prošla mnoha změnami, zejména při přechodu na bipední lokomoci a vyvíjející se encefalizaci. Postupný vývoj pánevních struktur, od dlouhé a úzké pánve po typický miskovitý tvar u lidí, můžeme demonstrovat na paleoantropologických nálezích předků člověka. Změny na pánvi a zvětšující se velikost mozku novorozenců vedly ke vzniku rotačního porodního mechanismu, kterým se člověk odlišuje od ostatních primátů. Příčinou obtíží složitého porodního mechanismu moderních lidí je pravděpodobně kombinace genetických omezení, selektivních tlaků a případně i nedostatek času, během kterého se ženská pánev nedokázala přizpůsobit zvětšené velikosti hlavičky novorozenců.

Sexuální dimorfismus lidské pánve je široce studované téma, ale stále není jasné, do jaké míry se mění mezi lidskými populacemi. Ve studiu lidské evoluce a diverzity se vysvětluje variabilita nejen pánve ale i celého skeletu jako přímý účinek přirozeného výběru, zatímco účinky neutrálních procesů byly z velké části opomíjeny. Avšak existují doklady naznačující, že mikroevoluční procesy, jak neutrální (migrace a genetický drift), tak selektivní (související s termoregulační adaptací), přispívají k vysvětlení variability pánve u populací. Avšak rozsah, v němž tyto faktory ovlivňují sexuální dimorfismus pánve, je zatím neznámý.

Díky nashromážděným poznatkům se domníváme, že hypotéza porodnického dilematu nemusí být platná. Důkazů vyvrácení Washburnovy teorie je několik, ať už je to zpochybnění, že širší ženská pánev snižuje účinnost bipedie nebo náznaky ne tak silného evolučního působení na strukturu pánve, jak se původně předpokládalo. Avšak je zapotřebí dalšího bádání, které by myšlenku porodnického dilematu potvrdilo nebo naopak vyvrátilo.

## 7. Seznam použité literatury

- Abitbol, M. M. (1988). Evolution of the ischial spine and of the pelvic floor in the Hominoidea. *American Journal of Physical Anthropology*, 75, 53–67.
- Abitbol, M. M. (1991). Ontogeny and evolution of pelvic diameters in anthropoid primates and in *Australopithecus aferensis* (AL 288-1). *American Journal of Physical Anthropology*, 85, 135–148.
- Allen, J. A. (1877). The influence of physical conditions in the genesis of species. *Radical review*, 1, 108–140.
- Baird, D. (1952). The cause and prevention of difficult labour. *American Journal of Obstetrics and Gynecology*, 63(6), 1200–1212.
- Bergmann, C. (1847). *Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse*. *Göttinger studien*, 3, 595–708.
- Betti, L. (2014). Sexual dimorphism in the size and shape of the os coxae and the effects of microevolutionary processes. *American Journal of Physical Anthropology*, 153, 167–177.
- Betti, L. (2017). Human variation in pelvic shape and the effects of climate and past population history. *The Anatomical Record*, 300, 687–697.
- Betti, L., von Cramon-Taubadel, N., & Lycett, S. J. (2012). Human pelvis and long bones reveal differential preservation of ancient population history and migration out of Africa. *Human Biology*, 84, 139–152.
- Betti, L., von Cramon-Taubadel, N., Manica, A., & Lycett, S. J. (2013). Global geometric morphometric analyses of the human pelvis reveal substantial neutral population history effects, even across sexes. *PloS one*, 8, e55909.
- Betti, L., von Cramon-Taubadel, N., Manica, A., & Lycett, S. J. (2014). The interaction of neutral evolutionary processes with climatically-driven adaptive changes in the 3D shape of the human os coxae. *Journal of Human Evolution*, 73, 64–74.
- Bramble, D. M., & Lieberman, D. E. (2004). Endurance running and the evolution of *Homo*. *Nature*, 432, 345.
- Bruzek, J., & Murail, P. (2006). Methodology and reliability of sex determination from the skeleton. In *Forensic Anthropology and Medicine*. Humana Press, 225–242.
- Caldwell, W. E., & Moloy, H. C. (1938). Anatomical variations in the female pelvis: their classification and obstetrical significance. *Section of Obstetrics and Gynecology*, 32, 1–30.



- Camilleri, A. P. (1981). The obstetric significance of short stature. *European Journal of Obstetrics & Gynecology*, 12, 347–356.
- Correia, H., Balseiro, S., & De Areia, M. (2005). Sexual dimorphism in the human pelvis: testing a new hypothesis. *HOMO – Journal of Comparative Human Biology*, 56, 153–160.
- Čihák, R. (2001). *Anatomie I*. Praha: Grada.
- DeSilva, J. M. (2011). A shift toward birthing relatively large infants early in human evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 1022–1027.
- Dunsworth, H., & Eccleston, L. (2015). The evolution of difficult childbirth and helpless hominin infants. *Annual Review of Anthropology*, 44, 55–69.
- Dunsworth, H., Warrener, A. G., Deacon, T., Ellison, P. T., & Pontzer, H. (2012). Metabolic hypothesis for human altriciality. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109, 15212–15216.
- Ellison, P., T. (2008). Energetics, reproductive ecology, and human evolution. *PaleoAnthropology*, 172–200.
- Fischer, B., & Mitteroecker, P. (2015). Covariation between human pelvis shape, stature, and head size alleviates the obstetric dilemma. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112, 5655–5660.
- Fischer, B., & Mitteroecker, P. (2017). Allometry and sexual dimorphism in the human pelvis. *The Anatomical Record*, 300, 698–705.
- Franciscus, R. G. (2009). When did the modern human pattern of childbirth arise? New insights from an old Neandertal pelvis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 9125–9126.
- Gabbe, S. G., Niebyl, J. R., Simpson, J. L., Landon, M. B., Galan, H. L., Jauniaux, E. R., & Grobman, W. A. (2012). *Obstetrics: Normal and problem pregnancies*. Philadelphia: Elsevier Saunders.
- González, N. C., Rascón Pérez, J., Chamero, B., Cambra-Moo, O., & González Martín, A. (2016). Geometric morphometrics reveals restrictions on the shape of the female os coxae. *Journal of Anatomy*, 230, 66–74.
- Gonzalez, P. N., Bernal, V., & Perez, S. I. (2009). Geometric morphometric approach to sex estimation of human pelvis. *Forensic Science International*, 189, 68–74.
- Grabowski, M. W. (2013). Hominin obstetrics and the evolution of constraints. *Evolutionary Biology*, 40, 57–75.

- Grim, M., & Druga, R. (2001). *Základy anatomie: 1. Obecná anatomie a pohybový systém*. Praha: Galén.
- Gruss, L. T., & Schmitt, D. (2015). The evolution of the human pelvis: changing adaptations to bipedalism, obstetrics and thermoregulation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370, 20140063.
- Hammond, A. S., Royer, D. F., & Fleagle, J. G. (2017). The Omo-Kibish I pelvis. *Journal of Human Evolution*, 108, 199–219.
- Hirata, S., Fuwa, K., Sugama, K., Kusunoki, K., & Takeshita, H. (2011). Mechanism of birth in chimpanzees: humans are not unique among primates. *Biology letters*, 7, 686–688.
- Huseynov, A., Zollikofer, C. P., Coudyzer, W., Gascho, D., Kellenberger, C., Hinzpeter, R., & Ponce de León, M. S. (2016). Developmental evidence for obstetric adaptation of the human female pelvis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113, 5227–5232.
- Kurki, H. K. (2007). Protection of obstetric dimensions in a small-bodied human sample. *American Journal of Physical Anthropology*, 133, 1152–1165.
- Kurki, H. K. (2011). Pelvic dimorphism in relation to body size and body size dimorphism in humans. *Journal of Human Evolution*, 61, 631–643.
- Kurki, H. K. (2013). Bony pelvic canal size and shape in relation to body proportionality in humans. *American Journal of Physical Anthropology*, 151, 88–101.
- LaVelle, M. (1995). Natural selection and developmental sexual variation in the human pelvis. *American Journal of Physical Anthropology*, 98, 59–72.
- Leifer, G. (2004). *Úvod do porodnického a pediatrického ošetrovatelství*. Grada Publishing as.
- Leong, A. (2006). Sexual dimorphism of the pelvic architecture: a struggling response to destructive and parsimonious forces by natural & mate selection. *McGill Journal of Medicine: MJM*, 9, 61–66.
- Leutenegger, W. (1974). Functional aspects of pelvic morphology in simian primates. *Journal of Human Evolution*, 3, 207–222.
- Lieberman, D. (2014). *The story of the human body: evolution, health, and disease*. Vintage.
- Lindburg, D. G. (1982). Primate obstetrics: The biology of birth. *American Journal of Primatology*, 3, 193–199.
- Lovejoy, C. O. (1988). Evolution of human walking. *Scientific American*, 259, 118–125.

- Mahato, N. (2010). Assessment of pelvic dimensions and evaluation of new morphometric indices for determination of sex in human hip bones. *Australian Journal of Forensic Sciences*, 42, 123–135.
- Pearson, O., Royer, D. F., Grine, F. E., & Fleagle, J. G. (2008). A description of the Omo I postcranial skeleton, including newly discovered fossils. *Journal of Human Evolution*, 55, 421–437.
- Ponce de León, M. S., Huseynov, A., & Zollikofer, C. P. (2016). Reply to Mitteroecker and Fischer: Developmental solutions to the obstetrical dilemma are not Gouldian spandrels. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113, E3597–E3598.
- Prugnolle, F., Manica, A., & Ballouy, F. (2005). Geography predicts neutral genetic diversity of human populations. *Current Biology*, 15, 159–160.
- Rightmire, G. P. (2004). Brain size and encephalization in Early to Mid-Pleistocene Homo. *American Journal of Physical Anthropology*, 124, 109–123.
- Rosenberg, K. (1992). The evolution of modern human childbirth. *American Journal of Physical Anthropology*, 35, 89–124.
- Rosenberg, K., & Trevathan, W. (1995). Bipedalism and human birth: The obstetrical dilemma revisited. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 4, 161–168.
- Rosenberg, K., & Trevathan, W. (2002). Birth, obstetrics and human evolution. *BJOG: An International Journal of Obstetrics & Gynecology*, 109, 1199–1206.
- Ross, W. D., Ward, R. (1982). Human proportionality and sexual dimorphism. In: Hall RL, editor. *Sexual dimorphism in Homo sapiens*. New York: Praeger, 317–362.
- Roztočil, A. (2008). *Moderní porodnictví*. Praha: Grada Publishing a.s.
- Ruff, C. (1994). Morphological adaptation to climate in modern and fossil hominids. *American Journal of Physical Anthropology*, 37, 65–107.
- Ruff, C. (2002). Variation in human body size and shape. *Annual Review of Anthropology*, 31, 211–232.
- Ruff, C. (2010). Body size and body shape in early hominins – implications of the Gona pelvis. *Journal of Human Evolution*, 58, 166–178.
- Schreider, E. (1950). Geographical distribution of the body-weight/body-surface ratio. *Nature*, 165, 286.
- Šmahel, Z. (2001). *Principy, teorie a metody auxologie*. Karolinum.

- Šmahel, Z. (2005). Příběh lidského rodu. Moravské zemské muzeum.
- Tague, R. G. (2000). Do big females have big pelvises? *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 112, 377–393.
- Tague, R. G., & Lovejoy, C. O. (1986). The obstetric pelvis of AL 288-1 (Lucy). *Journal of Human Evolution*, 15, 237–255.
- Trevathan, W. (1988). Fetal emergence patterns in evolutionary perspective. *American Anthropologist*, 90, 674–681.
- Trevathan, W. (2015). Primate pelvic anatomy and implications for birth. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370, 20140065.
- VanSickle, C. (2016). An Updated Prehistory of the Human Pelvis Recent fossil discoveries are raising new questions about how the modern human pelvis developed its unique shape. *American Scientist*, 104, 354-361.
- Walker A., & Leakey R. (1993). The reconstruction of the pelvis. The Nariokotome Homo Erectus skeleton. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 221–224.
- Warrener, A. G., Lewton, K. L., Pontzer, H., & Lieberman, D. E. (2015). A wider pelvis does not increase locomotor cost in humans, with implications for the evolution of childbirth. *PloS one*, 10, e0118903.
- Washburn, S. L. (1948). Sex differences in the pubic bone. *American Journal of Physical Anthropology*, 6, 199–208.
- Washburn, S. L. (1960). Tools and human evolution. *Scientific American*, 203, 63–75.
- Weaver, T. D., & Hublin, J. J. (2009). Neandertal birth canal shape and the evolution of human childbirth. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 8151-8156.
- Wells, J. C. (2015). Between Scylla and Charybdis: Renegotiating resolution of the “obstetric dilemma” in response to ecological change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370, 20140067.
- Wells, J. C., DeSilva J. M., & Stock, J. T. (2012). The obstetric dilemma: an ancient game of Russian roulette, or a variable dilemma sensitive to ecology? *American Journal of Physical Anthropology*, 149, 40–71.
- Wittman, A. B., & Wall, L. L. (2007). The evolutionary origins of obstructed labor: bipedalism, encephalization, and the human obstetric dilemma. *Obstetrical & Gynecological Survey*, 62, 739–748.

Wood, B. A., & Chamberlain, A. T. (1986). The primate pelvis: allometry or sexual dimorphism? *Journal of Human Evolution*, 15, 257–263

World Health Organization. (2006). Neonatal and perinatal mortality: country, regional and global estimates.

## 8. Přílohy

### Příloha 1

#### Zadání práce

#### **Pohlavní dimorfismus lidské pánve - jeho vznik, evoluční a funkční důsledky Sexual dimorphism in the human pelvis - its origin, evolutionary and functional implications**

Vedoucí: Mgr. Rebeka Rmoutilová

Konzultant: doc. RNDr. Jaroslav Brůžek, Ph.D.

Tradičně je pohlavní dimorfismus lidské pánve dáván do souvislosti s adaptací na bipedii a porody novorozenců s velkým objemem hlavičky. Tento stav vyvolal potřebu složitějšího porodního mechanismu. Od doby Washburna (1960) je vztah rozměrů pánve matky a hlavičky donošeného plodu nazýván obšetrické dilema. Pod vlivem tohoto paradigmatu je ženská pánev pokládána za strukturu ovlivněnou silnou stabilizační selekcí (González et al., 2016), která spočívá v nutnosti zvětšení pánevního kanálu na pozadí bipední lokomoce. Nedávné publikace však polemizují s tímto názorem (Grabowski, 2013; Warrener et al., 2015); odstupují od typologického pojetí mužské a ženské pánve a zabývají se více variabilitou v rámci celé lidské populace. Vynořují se tak nové poznatky o vlivu ekologických faktorů (Betti, 2014; Wells and Wells, 2015) a neutrální selekce (Betti et al., 2013) či bouřlivě diskutované vývojové pojetí obšetrického dilematu (Huseynov et al., 2016; Mitteroecker and Fischer, 2016; Ponce de León et al., 2016). Všechny tyto poznatky mají přitom společné to, že oslabují původní model evoluce lidské pánve založený především na selekčním kompromisu mezi dvěma protichůdnými tlaky.

Cílem BP je shrnout faktory podílející se na vzniku pohlavního dimorfismu pánve, porovnat a kriticky zhodnotit argumentaci uvedených badatelů ve světle poznatků dalších publikovaných studií.