

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

Studijní program: Biologie



**Barbora Veselá**

**Rekonstrukce kosterního materiálu virtuálními metodami a její přínos v  
paleoantropologii**

Skeletal reconstruction using virtual approach and its contribution to paleoanthropology

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Rebeka Rmoutilová

Praha, 2019

### **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. 2019

Barbora Veselá

## **Poděkování**

Tímto bych chtěla poděkovat své školitelce Mgr. Rebecce Rmoutilové za odbornou pomoc a cenné rady a připomínky při psaní mé bakalářské práce. Dále bych ráda poděkovala své rodině a přátelům, bez jejichž trpělivosti a podpory by tato práce nebyla možná.

## **Abstrakt – ČJ**

Virtuální antropologie je multidisciplinární přístup ke zkoumání fosilního a kosterního materiálu kombinující znalosti z mnoha vědních oborů jako je biologie, matematika, anatomie či výpočetní technika. Fosilní materiál je často nekompletní, fragmentární a náchylný k poničení a virtuální metody přináší mnoho výhod oproti tradičnímu přístupu rekonstrukce kosterního materiálu. Zejména se jedná o lepší zachování původního fosilního a kosterního materiálu, který je už tak křehký, a lepší zachování objektivitu při rekonstrukci. Virtuální metody umožnily velký pokrok ve výzkumu lidské evoluce a poznání minulosti.

**Klíčová slova:** virtuální antropologie, paleoantropologie, rekonstrukce kosterního materiálu, fosilie

## **Abstract – AJ**

Virtual anthropology is a multidisciplinary approach to studying fossil and bone material which combines knowledge from many scientific fields, such as biology, mathematics, anatomy and computational techniques. Fossil material is often incomplete, fragmentary and prone to damage, and virtual methods provide many benefits compared to traditional approaches, such as better preservation of fragile original fossil and bone material, and greater objectivity during reconstruction. Virtual methods have enabled significant progress in study of human past and evolution.

**Key words:** virtual anthropology, paleoanthropology, reconstruction of bone material, fossil

# Obsah

Úvod .....	1
<b>1. Vznik fosilie a jejího poškození .....</b>	<b>2</b>
<b>2. Tradiční metody rekonstrukce .....</b>	<b>5</b>
<b>3. Virtuální metody rekonstrukce .....</b>	<b>7</b>
<b>3.1. Digitalizace .....</b>	<b>7</b>
<b>3.2. Způsoby rekonstrukce .....</b>	<b>8</b>
3.2.1. Cizorodý materiál .....	8
3.2.2. Fragmentárnost .....	9
3.2.3. Nekompletnost .....	10
3.2.3.1. Využití bilaterální symetrie .....	10
3.2.3.2. Rekonstrukce založená na referenčním objektu .....	11
3.2.3.2.1. <i>Výběr referenčního objektu</i> .....	13
3.2.4. Deformace .....	14
<b>4. Rekonstrukce pánve Sts 14 .....</b>	<b>16</b>
<b>4.1. Problematika pánve u raných předků anatomicky moderního člověka .....</b>	<b>17</b>
<b>4.2. Rekonstrukce provedená Robinsonem (1972) .....</b>	<b>18</b>
<b>4.3. Rekonstrukce provedená Häuslerem a Schmidem (1995) .....</b>	<b>19</b>
<b>4.4. Rekonstrukce provedená Abitbolem (1995) .....</b>	<b>20</b>
<b>4.5. Rekonstrukce provedená Bergem a Goularasem (2010) .....</b>	<b>21</b>
<b>4.6. Diskuze .....</b>	<b>22</b>
<b>5. Závěr .....</b>	<b>25</b>
<b>Anotace bakalářské práce .....</b>	<b>26</b>
<b>Použitá literatura .....</b>	<b>27</b>

## Úvod

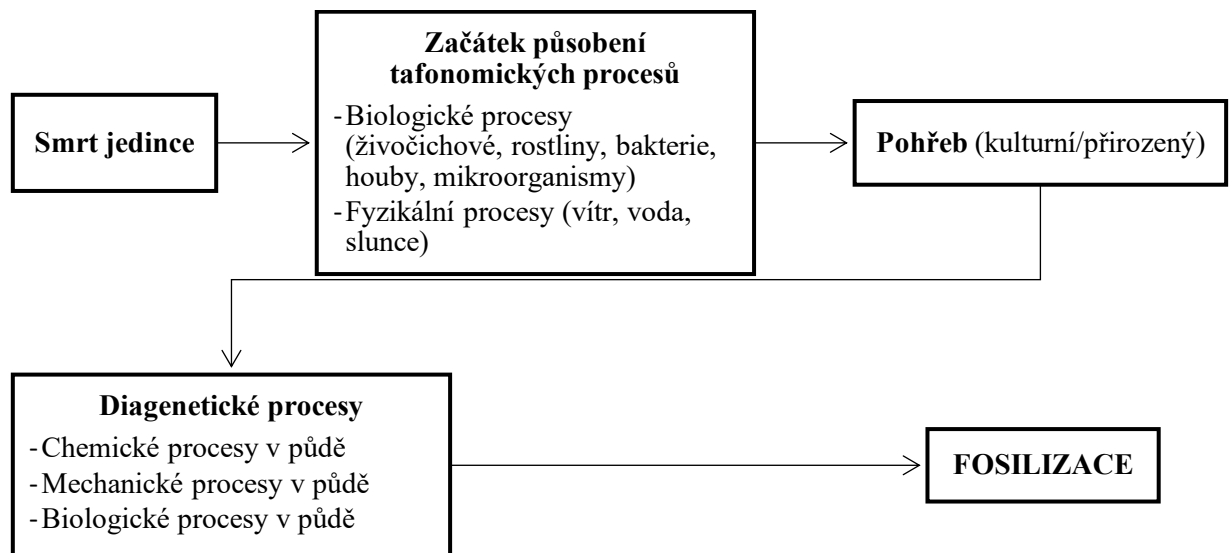
Při zkoumání fosilního materiálu bývá největším problémem jeho zachovalost, která komplikuje jeho studium (Zollikofer, 2002). Lidské tělo může být modifikováno různými patologiemi či kulturními modifikacemi jak během života, tak posmrtnými procesy, mezi které patří tafonomické a diagenetické procesy (Lyman, 1994; Ponce De León and Zollikofer, 1999). Rekonstrukce se pokouší o navrácení fosilního nálezu do stavu *ante mortem*, a proto je důležité všechny výše zmíněné faktory zohlednit a rozlišit. Výsledek rekonstrukce může být následně analyzován a zařazen do širšího spektra studií týkajících se fylogeneze, evoluce, chování atd. (Ogihara *et al.*, 2006; Lautenschlager, 2016) nebo může sloužit při prezentaci veřejnosti v museích (Weber and Bookstein, 2011), či jako podklad pro následnou rekonstrukci měkkých tkání (Benazzi *et al.*, 2009).

Virtuální antropologie je přístup ke zkoumání kosterního a fosilního materiálu kombinující znalosti z několika vědních oborů, především z anatomie, biologie, matematiky, fyziky a výpočetní techniky. Tento přístup přináší mnoho výhod a nových možností, jako je náhled do vnitřní struktury kostí a zubů bez nutnosti originální nález rezat a tím zničit, a dále i snadná dostupnost virtuálních kopií objektů (Weber, 2013). Velkou předností virtuálních rekonstrukcí je šetrnost k fosilnímu materiálu a objektivnější zhodnocení spolehlivosti rekonstrukce. Virtuální rekonstrukce postupuje podle předem jasně popsanych kroků, takže je možné postup zpětně zopakovat a validovat (Weber a Bookstein, 2011).

Cílem bakalářské práce je seznámení s metodami rekonstrukce kosterního materiálu a zhodnotit jejich uplatnění a přínos v paleoantropologii a zejména zhodnotit jejich spolehlivost. Nejprve bude stručně popsána tafonomie a vznik poškození fosilie, dále tradiční metody rekonstrukce, na které naváže popis postupu virtuální rekonstrukce a následné popsání aplikace těchto metod na případu rekonstrukce pánve Sts 14, *Australopithecus africanus*, a srovnání s metodami tradičními.

# 1. Vznik fosilie a jejího poškození

Fosilie nám poskytují informace o daném druhu, jeho morfologii, potravě, interakci s jinými druhy, místě a období jeho výskytu (Lee-Thorp, 2002; Behrensmeyer, 1987; Lyman, 1994; Fiorillo, 1991). Vznik fosilie je komplexní proces závislý na kombinaci mnoha faktorů. Šance, že se daný jedinec stane fosilií, je malá. Z tohoto důvodu fosilní materiál dostatečně nereprezentuje variabilitu celé populace (Behrensmeyer, 1987). Tato kapitola se zabývá procesy ovlivňujícími tělo jedince po jeho smrti a procesy vedoucí k fosilizaci (shrnutí viz Obr. 1).



**Obr. 1:** Tafonomické procesy působící na jedince.

Způsob a místo smrti hrají roli v tom, jestli bude jedinec zachován a jestli projde fosilizací (Trueman a Martill, 2002). Po smrti jedince na něj začínají působit tafonomické procesy, které vedou k přesunu organického materiálu z biosféry do litosféry (Lyman, 1994). Tyto procesy mohou být biologické, fyzikální, chemické nebo mechanické. Mezi biologické procesy patří např. pošlapání jinými živočichy, roznesení a okousání mrchožrouty a predátory, činnost hmyzu, rostlin, bakterií, hub a mikroorganismů (Lyman, 1994; Bell, Skinner a Jones, 1996; Fiorillo, 1991). Mezi fyzikální procesy patří působení živlů (vítr, slunce, proudění vody či spálení ohněm), které urychlují jeho dekompozici, pokud nedojde k okamžitému pohřbení těla. (Lyman, 1994; Behrensmeyer, 1987; Fiorillo, 1991). Veškeré tyto procesy mohou zanechat stopy a poškodit kosterní materiál (Behrensmeyer, 1987).

Organismus nebo jeho část může být přenesen z místa smrti pomocí větru či řeky, může být zavát nebo zasypan sesunem půdy nebo úmyslně pohřben, zahrabán predátorem nebo zanesen do nory (Behrensmeyer, 1987; Lyman, 1994). Při transportu může dojít k poškození a transport také znesnadňuje určení stáří pozůstatků a místa původu. (Thompson *et al.*, 2011). Při pohybu v říčním prostředí záleží na velikosti, tvaru a hustotě kosti. Robustní kosti většinou nejsou transportovány, menší kosti jsou přeneseny snáz. Záleží ovšem i na energii vody a typu sedimentu. Výsledkem tohoto typu transportu může být abraze způsobená omíláním kosti v tekutině se sedimentem (např. štěrk a jíl mají různý vliv na kosterní pozůstatky) (Lyman, 1994; Thompson *et al.*, 2011).

Po překrytí sedimenty nebo kulturním pohřbu organismu na něj začínají působit diagenetické procesy (Lyman, 1994). Diagenetické procesy jsou procesy vedoucí ke změně minerálního složení kosterního materiálu. Sediment, ve kterém se organismus nachází, na něj začíná působit mechanicky a svým chemickým složením. Bioturbace způsobená mikroskopickými organismy jako bakterie či houby může ovlivnit kosterní materiál a stejně tak se o to může postarat hmyz, žížaly a predátoři nebo netopýři v jeskyních (Karkanias *et al.*, 2000; Pfoetzschner, 2004; Hackett, 1981; Piepenbrink, 1989; Lee-Thorp, 2002). Minulé populace člověka, které pohřbívaly, začaly více ovlivňovat způsob a místo pohřbu (např. pohřbívaly v rakvi, odstranily měkké tkáně) a tím narušily některé procesy (Lyman, 1994). Jiné složení prostředí vyústí v jiné složení fosilní kosti (Henderson *et al.*, 1983). Při uložení v jeskyni nebo u minerálních pramenů může dojít k cementaci pozůstatků během ukládání travertinů či dalších forem vápníků a jiných minerálů (Karkanias *et al.*, 2000).

V některých vybraných případech může po pohřbu dojít k fosilizaci. Přeměna na fosilii je složitý proces zahrnující fyzikální, chemické, histologické a mechanické alterace (Stathopoulou *et al.*, 2008). Může být ovlivněn mnoha faktory jako je velikost kosterního pozůstatku, jeho porosita a chemické složení. Mezi další faktory patří také délka intervalů mezi epizodami sedimentace, chemické a mechanické vlastnosti sedimentu, činnost živočichů a rostlin v půdě (Lyman, 1994).

Fosilizace může být zjednodušeně rozdělena na dvě fáze, které mohou a nemusí probíhat současně – na fázi kdy dochází k vyčerpání původního materiálu kosti (kosterní hydroxyapatit a další minerály, kolagen, voda, proteiny, mukopolysacharidy), a na fázi kdy dochází k akumulaci materiálu nového (např. soli železa, různé formy křemene a vápníku, pyritu, uhličitany, a i apatit ze sedimentu) (Cook, Brooks a Ezra-Cohn, 1961; Lee-Thorp, 2002). Kost může být také pokryta rozpustnými solemi z okolí (Lee-Thorp, 2002).

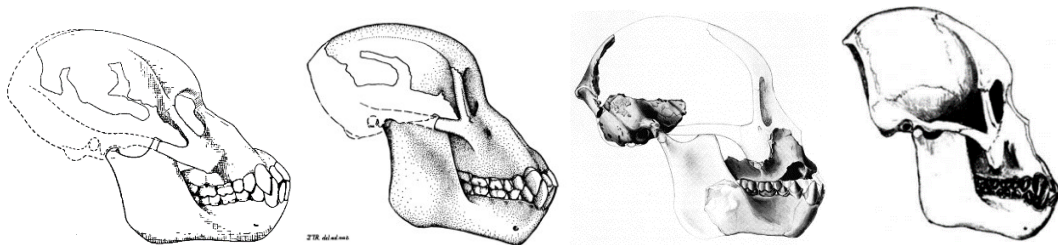


K poškození kosterního a fosilního materiálu může dojít v jakémkoli okamžiku od smrti organismu, jeho objevení při archeologickém výzkumu a následné manipulaci v laboratoři. Poškození kosti může vzniknout mechanickou činností sedimentu (stlačení a následná plastická deformace, fragmentace váhou či jeho posunutím, nebo může dojít k posunu fragmentů do jiné vrstvy sedimentu, než v které se vyskytovaly původně) a také jeho chemickou činností (pH, chemické složení půdy) (Piepenbrink, 1986), činností jiných organismů – jak živočichů, tak i rostlin a mikroorganismů. Více odolné části kostry (*femur*) mají větší šanci, že se zachovají a přežijí než méně odolné části kostry (*os hyoideum*). Pro studium minulých populací a druhů jsou nevhodnější nepoškozené fosilie. To je však málokterá a zahrnutí pouze nepoškozených jedinců velmi limituje danou studii. Proto se provádějí rekonstrukce (Behrensmeyer, 1987).

## 2. Tradiční metody rekonstrukce

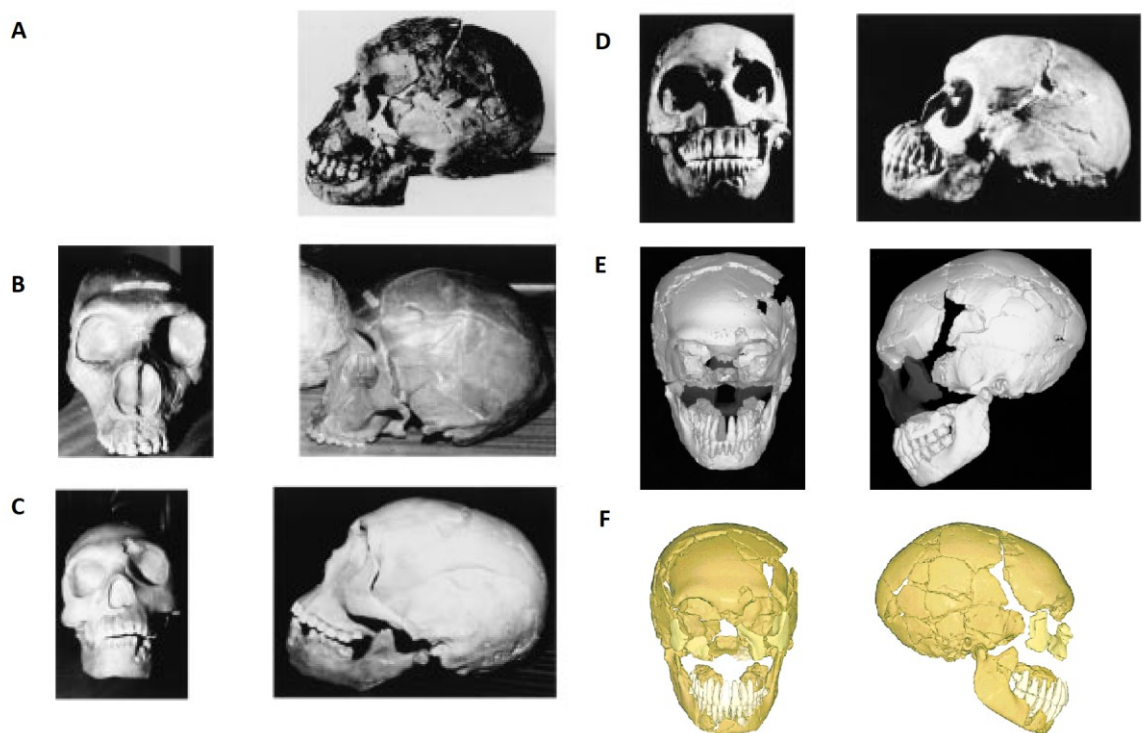
Tradiční i virtuální rekonstrukce se skládá z několika hlavních částí. Pokud je zapotřebí, nejprve by měla být odstraněna cizorodá matrix (např. minerál, ve kterém je kost uložena), která je často tvrdá a znemožňuje zkoumání fosilie (Weber a Bookstein, 2011). K odstranění cizorodého materiálu je používáno klasické kladívko a dláto, zubařská vrtačka, různé druhy kyselin či mechanické obrušování (Robinson, 1972; White a Folkens, 2005), nebo může být odstraněn virtuálně (Weber a Bookstein, 2011). Manuální odstranění materiálu většinou nelze provést bez poškození zpracovávaného vzorku, ať už se jedná o poškození šokem při použití kladiva a dláta, nebo zahlazení detailů při obrušování proudem jemného písku (White a Folkens, 2005).

Fosilní materiál bývá často fragmentární, a proto při rekonstrukci většinou následuje složení jednotlivých fragmentů a případná rekonstrukce chybějících částí. V minulosti před vynalezením počítačových metod bývala rekonstrukce provedena graficky kresbou (viz Obr. 2) (Robinson, 1952; Walker *et al.*, 1983; Davis a Napier, 1963), nebo trojrozměrně pomocí různých hmot a odlitků, plastelíny, vosku a sádry (Martin, 1914; White a Folkens, 2005). Fyzická rekonstrukce by se měla provádět na odlitku fosilie a ne na originálu, protože může dojít k jeho poškození a ztrátě důležitých informací (White a Folkens, 2005). To může ilustrovat případ neandertálské lebky *Le Moustier 1*, která byla několikrát fyzicky rekonstruována a při každém novém pokusu byla ztracena část původní lebky (viz Obr. 3) (Weber a Bookstein, 2011; Ponce De León a Zollikofer, 1999). V případě provedení rekonstrukce na původní fosilní materiál či slepování jasných zlomů by se mělo používat lepidlo, modelovací hmota, vosk nebo pryskyřice, které je možné snadno rozpustit ve vodě nebo acetonu (White a Folkens, 2005, Benazzi *et al.*, 2009).



**Obr. 2:** Grafická rekonstrukce lebky *Proconsul africanus* provedená (z leva) Leakeym (1950), Robinsonem (1952), Davisem a Napierem (1963) a Walkerem (1983), nově přiřazen do rodu *Ekembo heseloni* (McNulty *et al.*, 2006).

Mezi problémy tradičních metod rekonstrukce patří velmi složitá manipulace s často velmi malými částmi a možnost jejich poškození při opakovaném zacházení a transportu. Dále se také jedná o nemožnost detailní a přesné dokumentace rekonstrukčního procesu (Leakey, 1950; Robinson, 1952; Robinson, 1972), což ztěžuje i případné hledání chyb a posléze reprodukovatelnost výsledků jiným týmem. Fyzická rekonstrukce také velmi ztěžuje opravu plastických deformací. Toto dále komplikuje správné spojení fragmentů (Weber a Bookstein, 2011; Ponce De León a Zollikofer, 1999; Ogihara *et al.*, 2006).



**Obr. 3:** Neandrtálská lebka Le Moustier 1, znázornění postupné ztráty centrální části obličeje častými fyzickými rekonstrukcemi provedenými přímo na kosterní materiál. Obrázky (A) – (D) jsou rekonstrukce tradiční, (E) a (F) rekonstrukce virtuální. Rekonstrukce provedená (A) Klaatschem a Hauserem (1908) (podle Thompson a Illerhaus, 1998), (B) Klaatschem (1909) (podle Thompson a Illerhaus, 1998), (C) Krausem, Klaatschem, Kalliussem a Dieckem (1910) (podle Schuchardt (1912) podle Thompson a Illerhaus, 1998), (D) Weinertem (1925) (podle Thompson a Illerhaus, 1998), (E) Thompson a Illerhaus (1998), (F) Ponce De León a Zollikofer (1999).

### 3. Virtuální metody rekonstrukce

Paleoantropologie je poměrně nová věda, zaznamenávající rozkvět zejména od poloviny 19. století, kdy byly objeveny první fosilie vymřelých homininů (Bruner, 2007). Rozvoj technologie v minulém století způsobil obrovský pokrok ve vědeckém výzkumu. Velkým krokem pro rozvoj antropologie byl vynález Röntgenova záření (Wu a Schepartz, 2008) a dále pak výpočetní tomografie (CT, z anglického *computed tomography*) (Bruner, 2007; Weber a Bookstein, 2011). Dalším pokrokem v antropologii byla aplikace geometrické morfometrie a dalších přístupů založených na striktně analytických a matematických postupech (Bruner, 2007).

Vznik virtuální antropologie umožňuje mnoho věcí, které doposud možné nebyly, jako detailní výzkum vnitřních struktur kostí (např. sinusy v kosti čelní), aniž by kost musela být porušena (Bruner a Manzi, 2005; Weber a Bookstein, 2011), možnost podrobných morfometrických a biomechanických analýz a počítačové rekonstrukce fosilií (Zollikofer, Ponce De León a Martin, 1998). Jednou z mnoha výhod je také snížení subjektivity, která hrozí v případě tradičních rekonstrukcí (Benazzi *et al.*, 2009) a s tím související vyšší reprodukovatelnost výsledků zkoumání (Weber a Bookstein, 2011). Virtuální metody jsou nedestruktivní, což je zajištěno zejména digitalizací pomocí již zmíněných CT skenerů a dalších metod (Bruner a Manzi, 2005).

#### 3.1. Digitalizace

Prvním krokem virtuální rekonstrukce je digitalizace rekonstruovaného objektu. Existuje mnoho cest pro získání digitálního obrazu. Může se jednat o povrchová data získána technikami fotogrammetrie nebo povrchovými skenery či data o vnitřních strukturách získaná pomocí CT skenerů (Weber, 2013, Lautenschlager, 2016). Jednou z prvních metod vůbec bylo použití Röntgenova záření, které bylo objeveno roku 1895 (Wu a Schepartz, 2008) a krátce nato bylo aplikováno jak v lékařství, tak v antropologii a archeologii (Weber a Bookstein, 2011).

Pro potřeby výzkumu fosilií a jejich vnitřních struktur se v současnosti nejčastěji využívá výpočetní tomografie (Weber, 2013). Výpočetní tomografie byla poprvé použita v 70. letech 20. století a velice rychle našla své využití v antropologii (Scherf, 2013). Použití CT skenerů přineslo mnoho výhod oproti běžnému rentgenovému záření. Jedná se zejména o lepší a detailnější zachycení signálu přicházející z fosilie po jejím ozáření, lepší kontrast

mezi jednotlivými materiály, a hlavně o zobrazení struktur ve 3D namísto 2D obrazu struktur, které se překrývají (Weber a Bookstein, 2011, Wu and Schepartz, 2008).

Základním principem CT je vytvoření 2D řezů skenovaného objektu a jejich následné složení do 3D obrazu. Tento 3D obraz je soubor dat tvořený *voxely* (z anglického *volumetric pixel*) (Scherf, 2013). Voxel je pixel ve třech rozměrech. Oproti pixelu, který tvoří část 2D obrazu, má i tloušťku (Weber, 2013). Každý voxel má určitý odstín šedi (Hounsfieldova stupnice), který odpovídá lokální atenuaci signálu. Atenuace závisí na absorpci a rozptýlení záření při průchodu určitým materiálem (Weber a Bookstein, 2011). Materiál s velmi velkou hustotou nebo tloušťkou (kost) má vysoký atenuační koeficient a na výsledném obraze se objevuje jako světlý až bílý. Velmi lehké a řídké materiály (svaly) mají naopak velmi nízký atenuační koeficient a zobrazují se tmavými barvami (Scherf, 2013).

Během fosilizace může docházet k mnoha procesům (mineralizace, vyplnění dutin tekutinou, která následně zkrystalizuje apod.) (Cook, Brooks a Ezra-Cohn, 1961; Lyman, 1994; Piepenbrink, 1989; Trueman a Martill, 2002; Lee-Thorp, 2002; Scherf, 2013), které vedou k nahrazení původního složení kosti jinými prvky s větší rentgenovou atenuací, ztěžující následné zkoumání objektu (Scherf, 2013). Materiál s určitým odstínem šedi může být pomocí tzv. segmentace odfiltrován a je zobrazen jen požadovaný obraz (Weber a Bookstein, 2011).

## 3.2. Způsoby rekonstrukce

Podle poškození fosilního materiálu je vybrán způsob rekonstrukce (shrnutí viz Tab. 1). Poškození můžeme rozdělit do čtyř kategorií: fragmentárnost, nekompletnost, deformace a přítomnost cizího materiálu. Jednotlivé druhy poškození mohou být různě kombinované, což ztěžuje práci vědců a znamená, že postup každé rekonstrukce bude různý a unikátní podle individuálního poškození dané fosilie (Weber a Bookstein, 2011).

### 3.2.1. Cizorodý materiál

Fosilie se často vyskytují uložené v tvrdém sedimentu, který nelze lehce odstranit a navíc zabraňuje rozeznání přesné morfologie fosilie (Weber a Bookstein, 2011). Jako cizorodý materiál může být introdukován i materiál použitý při tradičních rekonstrukcích.

Metody tradiční antropologie mohou být při odstraňování cizorodé matrix značně škodlivé a invazivní pokud se neprovedou správně (White a Folkens, 2005). Metody virtuální mohou odstranit jakýkoli cizorodý materiál, aniž by původní fosilie byla nějak

změněna či poškozena. Používá se metoda segmentace, která využívá různé stupně šedi CT snímku, podle kterých lze rozlišit cizorodý materiál. Materiál je následně ručně nebo automaticky odpreparován z jednotlivých řezů CT snímku (Weber, 2013, Weber a Bookstein, 2011). Virtuální segmentace může umožnit šetrnější přípravu pro fyzické odstranění tvrdého materiálu (Weber, 2013).

**Tab. 1:** Typy poškození a přístup k jejich opravení (změněno podle Weber a Bookstein, 2011).

Typ poškození		Rekonstrukce
Cizorodý materiál		odstranění cizorodého materiálu na základě různé hustoty, ruční nebo automatická separace
Fragmentárnost		poskládání fragmentů na základě jejich anatomie
Nekompletnost		využití bilaterální symetrie fosilie, využití jiných jedinců
Deformace	Asymetrická uniformní	retrodeformace/postup jako při nekompletnosti
	Asymetrická neuniformní	záleží na rozsahu poškození fosilie
	Symetrická	nelze

### 3.2.2. Fragmentárnost

Rekonstrukci fragmentární fosilie je možné si představit jako 3D puzzle, jednotlivé dílky jsou zachovány, ale není jasné, jak jsou uspořádány v prostoru (Gunz *et al.*, 2009). V případě, že je většina fragmentů zchovalá, se jedná o problém, který má teoreticky pouze jedno řešení. K provedení rekonstrukce slouží anatomie jednotlivých fragmentů, úhel zlomu či barva nebo textura, a ideálně je možné nalézt jen jedno řešení rekonstrukce (Weber a Bookstein, 2011). Čím menší je však fragment, tím hůře je patrná jeho anatomická pozice a je to jako kdyby byl fragment ztracený (Lyman, 1994).

Komplikace nastávají, když se fragmentárnost fosilie vyskytuje v kombinaci s její nekompletností. Některé fragmenty mohou být natočeny v různých úhlech vedoucích k různým výsledkům rekonstrukce a nelze nalézt jedno správné řešení. Lze pouze navrhnout možné modely, které mohou sloužit k testování určité hypotézy. Dále se fragmentárnost může vyskytnout v kombinaci s plastickou deformací a v tomto případě záleží, zda

k plastické deformaci došlo před nebo po rozlomení fosilie na menší fragmenty. V pozdějším případě je napravení téměř nemožné (Ponce De León a Zollikofer, 1999; Weber a Bookstein, 2011).

### 3.2.3. Nekompletnost

Jedním z největších problémů při rekonstrukci fosilií je jejich nekompletnost. U nekompletních fosilií nikdy nezískáme skutečný tvar chybějících částí a rekonstrukce je vždy aproximací originálu (Weber a Bookstein, 2011). Nicméně i v tomto případě lze použít jistá vodítka, která nám mohou umožnit se skutečnosti přiblížit. Vše však záleží na rozšíření poškození fosilie. Pokud se jedná o bilaterálně symetrickou strukturu (např. lebka) a chybějící část je pouze na jedné straně, lze druhou, kompletní, stranu zrcadlit na druhou stranu přes rovinu symetrie (Lautenschlager, 2016), takže samotná fosilie slouží sama sobě jako vzor. Pokud toto není možné, může být použito kompletních jedinců jako vzoru pro danou rekonstrukci. Může se jednat o jednoho jedince či skupinu stejného nebo jiného druhu (Weber a Bookstein, 2011). V některých případech lze i využít duplikace určitých částí, jako například u obratlů (Lautenschlager, 2016), nicméně tento přístup není úplně přesný. Dále může být vytvořena tzv. složená rekonstrukce, kdy se pro jednu rekonstrukci použijí zachovalé části několika jedinců, srovnají se na správnou velikost vůči sobě a je vytvořen jeden složený jedinec (Weber a Bookstein, 2011; Amano *et al.*, 2015).

#### 3.2.3.1. Využití bilaterální symetrie

K rekonstrukci se často využívá bilaterální symetrie anatomických struktur fosilie, ovšem za předpokladu, že alespoň jedna polovina je nepoškozená (Gunz *et al.*, 2009; Lautenschlager, 2016). Existují tři různé metody zrcadlení využívající bilaterální symetrii: zrcadlení přes střední rovinu, zrcadlení pomocí *reflected relabeling* (RR) a zrcadlení pomocí funkce TPS (z anglického *Thin Plate Spline*, metoda ohebných pásků (Macholán, 1999; Gunz *et al.*, 2009). Tyto metody využívají landmarky. Landmarky jsou specifické anatomické body vyskytující se na kostře, které jsou vždy homologní a vyskytují se u všech jedinců (Bookstein, 1991). Jedná se o homologní body vyskytující se např. na průniku švů. Mnoho struktur na kosti, například tvar povrchu neurokrania či úpony svalů, ale nelze popsat jen pomocí klasických anatomických landmarků (Gunz a Mitteroecker, 2013), proto byly zavedeny tzv. semilandmarky neboli *sliding landmarks*, které (Mitteroecker a Gunz, 2009)

umožňují kvantifikovat a analyzovat hladké povrchy (Gunz a Mitteroecker, 2013) a přinášejí lepší výsledky než samotné landmarky (Gunz *et al.*, 2009).

Při zrcadlení přes střední rovinu musí být nejprve nalezena středová rovina. Ta se odhaduje pomocí landmarků ležících v této rovině. Poté může být nepoškozená část zrcadlena na stranu druhou (Gunz *et al.*, 2009; Lautenschlager, 2016).

Při RR není hledána střední rovina jako taková, namísto toho jsou použity spárované landmarky z pravé a levé strany. Prohozením landmarků z pravé na levou stranu vznikne zrcadlový obraz, který je následně proložen s obrazem původním a je mezi nimi dopočítán průměr. Na rozdíl od jednoduchého zrcadlení přes středovou rovinu tato rekonstrukce částečně zachovává informaci z obou polovin, protože vytvoří jejich průměr (Lautenschlager, 2016, Gunz *et al.*, 2009). Čím více párů landmarků se zobrazí, tím je rekonstrukce přesnější (Ogihara *et al.*, 2006).

Také se používá TPS interpolační funkce, kdy jsou nechybějící části zrcadlově převráceny a přeneseny do oblasti kde chybí a párové a nepárové landmarky jsou použity jako kontrolní body při výpočtu povrchu méně zachovalé oblasti (Gunz *et al.*, 2009, Lautenschlager, 2016). O TPS a jejím dalším využití je hovořeno dále v části o rekonstrukci založené na referenčních objektech.

Využití bilaterální symetrie samotné fosilie pro její rekonstrukci je pravděpodobně jednou z dosud nejpřesnějších metod, protože využívá morfologie jedince, kterého se snažíme zrekonstruovat, a tudíž není zavedena chyba týkající se variability různých jedinců či jiného druhu. Nicméně nevýhodou je zanedbání přirozenou asymetrie biologických struktur (Gunz *et al.*, 2009, Lautenschlager, 2016).

### 3.2.3.2. Rekonstrukce založená na referenčním objektu

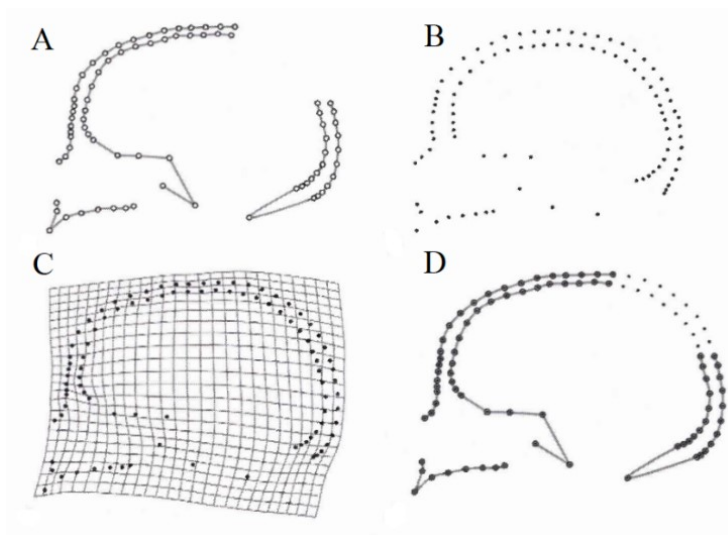
Pokud se vyskytuje takové poškození, které nejde napravit pomocí bilaterální symetrie, použije se rekonstrukce pomocí referenčních jedinců (Gunz, 2004). Existuje několik přístupů k takové rekonstrukci – metoda průměrné substituce, geometrická rekonstrukce a statistická rekonstrukce.

Metoda průměrné substituce je tou nejméně složitou, ale také nejméně přesnou metodou, jak zrekonstruovat chybějící landmarky. Chybějící landmarky jsou nahrazeny průměrnou hodnotou pozice landmarků v celém souboru jedinců, kteří jsou použiti pro rekonstrukci poškozeného jedince (Gunz *et al.*, 2004; Gunz *et al.*, 2009; Neeser, Ackermann a Gain, 2009).



Geometrická rekonstrukce používající funkci TPS (Obr. 5) je založená na jednom referenčním vzorku, ať už se jedná o jedince stejného druhu či druhu jiného, nebo o průměrného jedince ze souboru. Vytvoří se mapa homologních landmarků a jejich souřadnic na referenčním a cílovém objektu. Následně se vypočítá funkce, která referenční objekt deformuje a přenesení na cílového jedince a chybějící část je tím nejlepším možným způsobem vyplněna. Nejlepší možný způsob odpovídá nejmenší velikosti deformační energie mezi referenčním a cílovým jedincem. Deformační energie vyjadřuje tvarový rozdíl mezi dvěma objekty, v tomto případě mezi jedincem referenčním a jedincem cílovým. (Macholán, 1999; Gunz *et al.*, 2009; Neeser, Ackermann a Gain, 2009; Senck *et al.*, 2015). Čím více landmarků a semilandmarků je přítomno v okolí chybějící části, tím je rekonstrukce přesnější (Gunz *et al.*, 2009; Senck *et al.*, 2015; Amano *et al.*, 2015). Pokud chybí velká část fosilie, rekonstrukce by příliš připomínala její vzor a proto tato metoda není vhodná pro rekonstrukci značně poškozených fosilií (Benazzi *et al.*, 2009). Tento přístup je vhodný v případech, kdy není dostupné velké množství jedinců stejného druhu (Zollikofer, 2002), což je v paleoantropologii častá situace.

Pro statistickou rekonstrukci je potřeba velký soubor jedinců, podle kterých je dopočítána a odhadnuta chybějící část fosilie (Weber and Bookstein, 2011, Gunz, 2004). Velký soubor může být výhodou, protože v sobě obsahuje možnou populační variabilitu, kterou jeden referenční jedinec nezachytí (Gunz *et al.*, 2004, Neeser, Ackermann a Gain, 2009). V paleoantropologickém kontextu se ale špatně hledá soubor jedinců stejného druhu a bez velkého souboru je tento druh rekonstrukce zatížen velkou chybou (Gunz *et al.*, 2009). Navíc je dále problém se zahrnutím takového jedince do dalších statistických studií, protože díky tomu na sebe přejímá znaky celé populace a je podobný všem jedincům v této populaci (Senck *et al.*, 2015). Přesnost obou metod závisí na rozsahu poškození, morfologii zachovalých a chybějících částí, distribuci těchto částí na fosilii a variabilitě znaků v populaci (Gunz *et al.*, 2009).



**Obr. 5:** Geometrická rekonstrukce pomocí funkce TPS, (A) fosilie s chybějícími landmarky v parietální oblasti, (B) referenční vzor bez poškození, (C) deformační mřížka (znázornění deformační energie, viz. dále) vypočítána mezi rekonstruovanou fosilií a referenčním vzorkem, (D) fosilie s nahrazenými chybějícími landmarky pomocí referenčního vzorku (Gunz, 2004).

#### 3.2.3.2.1. Výběr referenčního objektu

Správný výběr referenčního objektu je klíčový pro rekonstrukci fosilie. Morfologie vzoru totiž ovlivňuje provedenou rekonstrukci (Lautenschlager, 2016). Referenční objekt může být cokoliv, co má homologní landmarky (popř. semilandmarky), ale musí být přesně definované důvody, proč je vybrán přesně tento vzor. Preferovaná teorie či jen nepozornost by neměla ovlivnit výsledný vzhled rekonstrukce (Gunz *et al.*, 2009). I neúmyslné použití špatné reference může mít za následek potvrzení či vznik chybné teorie.

Nejlepším referenčním vzorem pro rekonstrukci je jedinec stejného druhu, pohlaví a věku jako námi rekonstruovaný jedinec, nejlépe jedinec ze stejné populace. Jedinec by měl reprezentovat znaky svého taxonu a neměl by nést znaky odvozené. Čím více je vzorový jedinec podobný jedinci rekonstruovanému, tím větší je jistota správnosti rekonstrukce (Senck *et al.*, 2015). Nalézt nepoškozenou fosilii takového jedince však není snadné. Každý jedinec je navíc unikátní, a i sebelepší referenční vzorek a jeho rekonstrukce ho nenahradí.

Rekonstrukce lze provést i pomocí jedinců jiného druhu v případech, že neexistuje jedinec stejného druhu jako náš rekonstruovaný jedinec. Jeho použití však záleží na typu studie, ve kterém je takto zrekonstruovaný jedinec použit, např. studie zabývající se morfologií jednotlivých druhů. Tento druh studií by mohl být navíc upřesněn, pokud jsou

např. veškeré poškozené fosilie zrekonstruovány pomocí stejného jedince či pokud jsou nepoškození jedinci zesymetrizováni stejnou metodou, jako poškození jedinci při zrcadlení. K použití referenčního jedince jiného druhu k rekonstrukci by však nemělo docházet, pokud se jedná o studii zaměřenou na taxonomii daného jedince, protože to přináší riziko ve formě zanesená evolučně více archaických a odvozených znaků (Gunz *et al.*, 2009; Senck *et al.*, 2015, Lautenschlager, 2016). Nicméně pokud se rekonstrukce provede s opatrností, poškození není veliké a je známo velké množství landmarků, je rekonstrukce poměrně přesná (Gunz *et al.*, 2009).

#### 3.2.4. Deformace

K deformačnímu procesu dochází, když je kost čerstvá a obsahuje velké množství kolagenu. Sediment nad kostmi tlačí dolů nebo i ze stran a tím kost deformuje (Bruner a Manzi, 2005; Di Vincenzo *et al.*, 2017). Kost se může následně rozpadnout na fragmenty nebo může dojít k plastické deformaci, kdy je morfologie fosilie změněna, aniž by došlo ke zlomu (Lautenschlager, 2016). V některých případech může dojít k rozpadu na fragmenty a poté k deformaci, což je v tomto případě nemožné opravit (Ponce De León a Zollikofer, 1999).

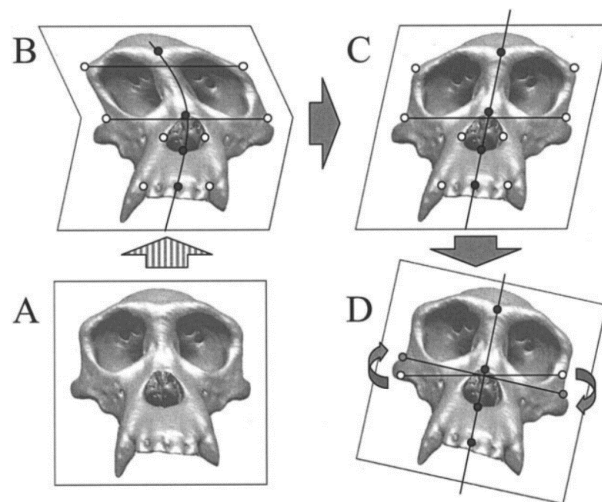
Plastická deformace se může vyskytovat jako symetrická deformace nebo deformace asymetrická, která může být uniformní nebo neuniformní. Při symetrické deformaci je kost deformovaná na obou stranách, deformační síla působí mediolaterálně, dorsoventrálně či v anteriorposteriorním směru. V tomto případě nemůže být provedena oprava plastické deformace, protože není jasné, jak velká síla působila a není možné použít žádná vodítka nalézající se na této fosilii (Lautenschlager, 2016, Ogihara *et al.*, 2006).

Pokud se jedná o asymetrickou deformaci, pokud se poškození vyskytuje jen na jedné straně fosilie, a nebo pokud je kost ovlivněna uniformně jako celek, lze postupovat několika způsoby (Gunz *et al.*, 2009). Podle rozsahu deformace může být využito postupů jako v případě nekompletnosti fosilního materiálu a využít bilaterální symetrie fosilie. Za určitých podmínek může být také zrekonstruován směr působení sil a jejich velikost v procesu zvaném retrodeformace (Lautenschlager, 2016; Ponce De León a Zollikofer, 1999). K tomu pomáhá informace o poloze fosilie při vykopávkách, která umožňuje odhadnout směr a velikost působení deformační síly (Ponce De León a Zollikofer, 1999).

V některých případech však může dojít k deformaci neuniformní – v případě různých po sobě následujících deformačních událostí, které od sebe nelze rozlišit (Ponce De León a

Zollikofer, 1999) a tento proces by vyžadoval daleko komplexnější postup při rekonstrukci, a znalosti jako velikost působících sil, vlastnosti materiálu v sedimentu a samotné vlastnosti fosilie v průběhu času, což je v současné době nemožné (Ogihara *et al.*, 2006).

Rozpoznat samotné deformace však také není snadné, ani u bilaterálně symetrických struktur není zajištěna perfektní symetrie (Benazzi *et al.*, 2011) a při malé asymetrii není jasné, zda se jedná o *post mortem* deformaci nebo o přirozenou asymetrii vzniklou během ontogeneze či o deformaci vzniklou kulturními praktikami (Zollikofer, 2002, Ponce De León a Zollikofer, 1999). *Post mortem* plastickou deformaci lze rozpoznat až tehdy, když přesahuje očekávání anatomické variability a funkčnosti pro daný druh (Ponce De León a Zollikofer, 1999).



**Obr. 6:** Znáornění nápravy plastické deformace pomocí bilaterální symetrie jedince (A) lebka bez deformace, (B) deformovaná lebka, (C) landmarky, které se mají nalézat na střední rovině byly posunuty na střední rovinu, (D) páry landmarků byly srovnány přes střední rovinu a lebka byla symetrizována (podle Ogihara *et al.*, 2006).

## 4. Rekonstrukce pánve Sts 14

Fosilie Sts 14 je vedle AL 288-1 jednou z mála zachovaných pánví, které patří jednomu z druhů australopitéků (Berge and Goularas, 2010). V případě Sts 14 se jedná o druh *Australopithecus africanus* a v případě AL 288-1 se jedná o druh *Australopithecus afarensis*. Pánev Sts 14 byla objevena v roce 1947 Robertem Broomem a Johnem Robinsonem v Sterkfontein v Jihoafrické republice (Robinson, 1972; Berge a Goularas, 2010). Téměř kompletní pánev se skládá ze skoro nedotčené pravé kosti pánevní, více poškozené levé kosti pánevní a levé části dvou křížových obratlů. Prakticky veškeré chybějící fragmenty na levé straně jsou přítomné na straně druhé (Robinson, 1972; Abitbol, 1995; Häusler and Schmid, 1995). Pánev je datována do období mezi 2,4 a 2,8 milionem let (Häusler a Schmid, 1995; Abitbol, 1995).

V této kapitole je nejprve shrnuta obecná problematika pánve u raných předků moderního člověka a následně jsou popsány a srovnány jednotlivé rekonstrukce provedené na pánvi Sts 14. U prvních čtyř rekonstrukcí se jedná o rekonstrukci tradiční, u páté o rekonstrukci virtuální. Shrnutí všech rekonstrukcí se nalézá v tabulce 3.

**Tab. 3:** Tabulka shrnující rekonstrukce provedené na pánvi Sts 14 1) Robinson, 1972 2) Häusler a Schmid, 1995 3) Abitbol, 1995 4) Berge a Goularas, 2010

Rekonstrukce		1	2	3	4
Způsob rekonstrukce		tradiční	tradiční	tradiční	virtuální
Rekonstrukce		-	dráty, zrcadlení a modelování pomocí vosku	extrapolace z více kompletních jedinců, zrcadlení	zrcadlení, superimpozice
Tvar pánve v rovinách	Vchod	-	trans. oválný	trans. oválný	trans. oválný
	Úžina	-	kulatá	trans. oválná	trans. oválná
	Východ	-	trans. oválný	trans. oválný	trans. oválný
Pozice plodu při vstupu do porodního kanálu		-	diagonálně	-	diag./trans.
Porod		-	rotační	nerotační	rotační

#### 4.1. Problematika pánve u raných předků anatomicky moderního člověka

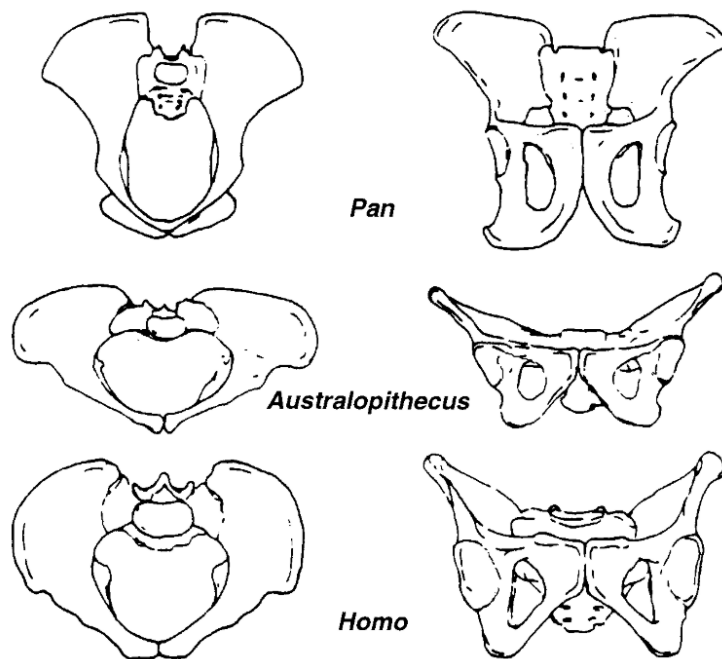
Pánev hraje centrální roli v evoluci chůze po dvou a moderního způsobu porodu (Häusler a Schmid, 1995), a tím dále poskytuje informace o subsistenci a ekologii daného druhu, prostředí a klimatu, ve kterém se vyskytoval, a také informace o velikosti lebky a mozku a sekundární altricitě. (Rosenberg a Trevathan, 1995; Wittman a Wall, 2007; Trombert *et al.*, 2014; Gruss a Schmitt, 2015). Tvar pánve je výsledkem kombinace lokomočních, porodních a termoregulačních požadavků a u pozdějších druhů rodu *Homo* požadavkem na rození relativně velkých novorozenců s velkou hlavou (Ruff, 1993; Rosenberg a Trevathan, 1995; Wittman a Wall, 2007; Trombert *et al.*, 2014; Gruss a Schmitt, 2015; Dunsworth a Eccleston, 2015; DeSilva *et al.*, 2017).

Nároky na termoregulaci jsou různé v různých prostředích a tvar těla jednotlivých skupin lidí toto reflektuje – ať už při pohledu na současné populace moderního člověka (Pygmejové vs. kmeny žijící na savaně), nebo na populace minulé (rod *Australopithecus* x *Homo erectus sensu lato*). Termoregulace ovlivňuje šířku pánve a tím i šířku a tvar porodního kanálu (Ruff, 1993; Gruss a Schmitt, 2015). Morfologie pánve u raných předků anatomicky moderního člověka ale byla více ovlivněna jinými faktory – zejména přechodem k obligatorní bipedii.

Změna způsobu lokomoce byla pravděpodobně způsobena změnou podmínek prostředí a nutností překonat větší vzdálenost mezi jednotlivými zdroji potravy (Wittman a Wall, 2007). Změny se týkaly především lumbární lordózy (za kterou je mimo jiné zodpovědný tvar kosti křížové), a zkrácení a změna pozice kostí kyčelních (Obr. 7). Lumbární lordóza napomáhá hlavně s rovnováhou horní části těla, zatímco tvar a pozice pánevních lopat zajišťují snížení rovnovážného bodu těla a umožňují lepší uchycení svalů potřebných při chůzi po dvou (Wittman a Wall, 2007; Gruss a Schmitt, 2015).

Porodní kanál u primátů je téměř vždy orientován posteriorně, s největším rozměrem sagitálním ve všech rovinách pánve (Rosenberg a Trevathan, 1995). U rodu *Australopithecus* je porodní kanál většinou platypeloidní, tzn. širší v transverzálním rozměru, ve všech rovinách (Gruss a Schmitt, 2015). Oproti tomu u anatomicky moderního člověka je porodní kanál orientován více anteriorně, pánevní vchod je širší transverzálně, kdežto pánevní úžina a východ jsou větší v sagitálním rozměru. Jiný tvar porodního kanálu vede k jinému porodnímu mechanismu. U velkého množství primátů, zejména u lidoopů, novorozenec prochází skrz porodní kanál bez rotace a čelí směrem k anteriorní části matky (Rosenberg a Trevathan, 1995; Trombert *et al.*, 2014; Gruss a Schmitt, 2015), kdežto u anatomicky

moderního člověka novorozenec vstupuje do porodního kanálu obličejem nasměřovaným laterálně kvůli větší transverzální šířce pánve v této rovině. Během průchodu pánevní šíří a úžinou rotuje tak, aby při porodu čelil směrem k posteriorní části matky (Čihák, 1987; Rosenberg a Trevathan, 1995; Gruss a Schmitt, 2015). Po porodu hlavy musí navíc novorozenec rotovat znovu kvůli šířce jeho ramen (Gruss a Schmitt, 2015). Nicméně u některých druhů primátů existují výjimky, u kterých není porodní mechanismus tak snadný a dochází i k rotačnímu porodu. Jedná se však o jiný mechanismus než u anatomicky moderních lidí, a vždy se rodí čelem směrem k přední straně matky, matka tak může sama sobě asistovat při porodu bez ohrožení novorozence (Dunsworth a Eccleston, 2015; Rosenberg a Trevathan, 1995). Porodní mechanismus u rodu *Australopithecus* je sporný a předmětem této kapitoly.



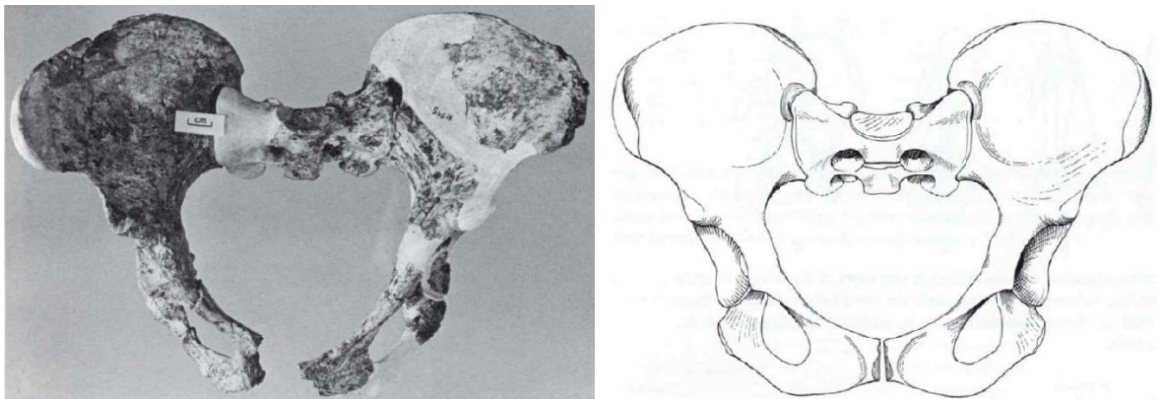
**Obr. 7:** Srovnání tvaru pánve u rodu *Pan*, *Australopithecus* a moderního člověka (Rosenberg and Trevathan, 1995).

#### 4.2. Rekonstrukce provedená Robinsonem (1972)

První rekonstrukce pánve Sts 14 byla provedena Robinsonem (1972) (Obr. 8). Tato rekonstrukce se však brzy stala terčem kritiky (Day, 1973, podle Häusler and Schmid, 1995). Robinson (1972) klasifikuje Sts 14 jako *Homo africanus*, tato klasifikace však není přijímána. Robinson (1972) příliš nepopisuje svůj postup při rekonstrukci, pracoval však na původní fosilii a pozdější rekonstrukce (Berge and Goularas, 2010) objevily sádku, lepidlo a

kovovou tyč uvnitř levé kosti stydké. Poloha jednotlivých fragmentů a kostí byla značně zkreslená.

Z ohodnocení kosterních pozůstatků a své rekonstrukce Robinson usuzuje, že morfologie pánve Sts 14 je tvarem i funkcí velice podobná morfologii anatomicky moderních lidí s velmi malými rozdíly. Podle Robinsona byl jedinec Sts 14 plně bipední a z velikosti pánve v porovnání s velikostmi dalších fragmentů odvozuje, že novorozenec byl relativně veliký. Robinson určil ženské pohlaví na základě podobného pohlavního dimorfismu jako u moderního člověka. Toto je však vysoce zavádějící a sám Robinson (1972) na to upozorňuje. Robinson (1972) také zhodnotil věk tohoto jedince – jedná se o dospělého jedince, avšak s několika nesrostlými křížovými obratli.



**Obr. 8:** Rekonstrukce pánve Sts 14 provedená Robinsonem (1972) (změněno podle Robinson, 1972). Na srovnání kresby rekonstrukce a samotné fotografie rekonstrukce si lze povšimnout nekonzistence v poloze symfýzy kostí stydkých, která se na fotografii nenalézá ve střeně rovině, kdežto na kresbě ano.

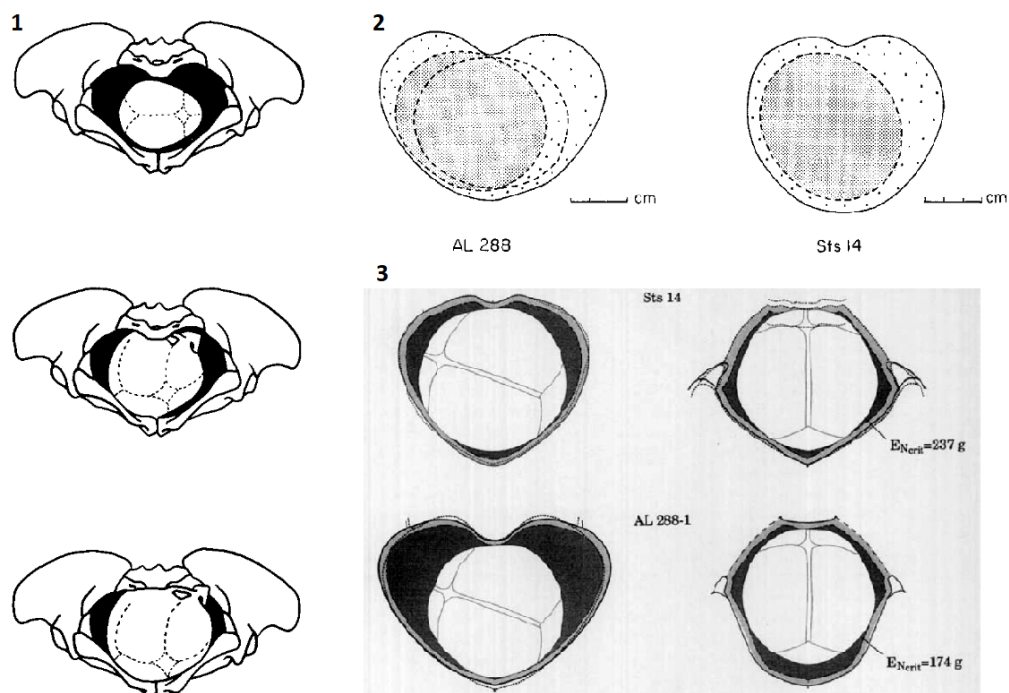
#### **4.3. Rekonstrukce provedená Häuslerem a Schmidem (1995)**

Při rekonstrukci provedené Häuslerem a Schmidem (1995) byl odlitek rekonstrukce provedené Robinsonem (1972) rozřezán na jednotlivé fragmenty, které byly pospojované drátem a chybějící části byly domodelovány pomocí fyzického zrcadlení a vosku. Byly vytvořeny dvě možné rekonstrukce kvůli nejasnosti ve velikosti subpubického úhlu. Tyto dvě rekonstrukce se liší zejména v rozměrech úžiny a pánevního východu. Tato nejasnost byla napravena v pozdějších rekonstrukcích. Häusler a Schmid provedli dvě rekonstrukce, protože nevzali v úvahu nesrostlou epifýzovou destičku kosti křížové (Berge and Goularas, 2010).



Porodní kanál těchto rekonstrukcí Sts 14 se svým tvarem liší od tvaru porodního kanálu moderních lidí – pánevní vchod je transversálně oválný stejně jako u moderních lidí, liší se však v pozici svého nejširšího rozměru. Pánevní úžina je spíše kulatá, není sagitálně prodloužená jako u moderních lidí, pánevní východ je transversálně oválný, u moderních lidí je kulatý. Kost křížová je méně zakřivená.

Häusler a Schmid argumentují ve prospěch rotačního porodu u Sts 14, novorozenec by podle nich rotoval stejným způsobem jako u moderního člověka (Obr. 9(3)). Toto se shoduje s názorem Berge *et al.* (1984) ohledně porodu u australopitéků (Obr. 9(2)), nikoli však již s Taguem a Lovejoyem (1986) (Obr. 9(1)), kteří jsou toho názoru, že pánev australopitéků byla platypeloidní ve všech pánevních rovinách a novorozenec procházel porodním kanálem čelíc laterálně.

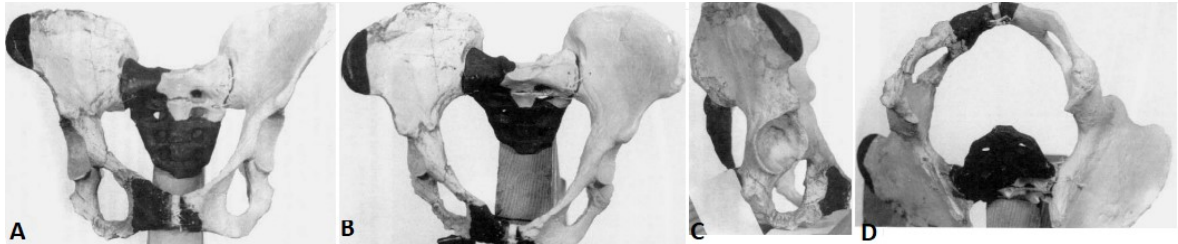


**Obr. 9:** Porod u rodu *Australopithecus* (1) porod u AL 288-1, *Australopithecus africanus*, podle Taguea a Lovejoye (1986), (2) Porod u AL 288-1 a Sts 14, *Australopithecus afarensis*, podle Berge *et al* (1984), (3) Porod u AL 288-1 a Sts 14 podle Häuslera a Schmid (1995).

#### 4.4. Rekonstrukce provedená Abitbolem (1995)

Následující rekonstrukce byla provedená Abitbolem (1995) (Obr. 10). Stejně jako Häusler a Schmid (1995) pracoval na odlitku pánve Sts 14 provedeném Robinsonem (1972). První dva křížové obratle zrekonstruoval zrcadlením přítomných fragmentů, zbytek chybějících křížových obratlů zrekonstruoval extrapolací z dalších hominidů (13 šimpanzů,

26 moderních lidí, AL 288-1). Chybějící části na kosti pánevní zrekonstruoval pomocí zrcadlení. Tvar porodního kanálu u této rekonstrukce se více blíží rekonstrukci AL 288-1 Taguea a Lovejoye (1986) v tom, že je platypeloidní ve všech rozměrech, ale méně výrazně.

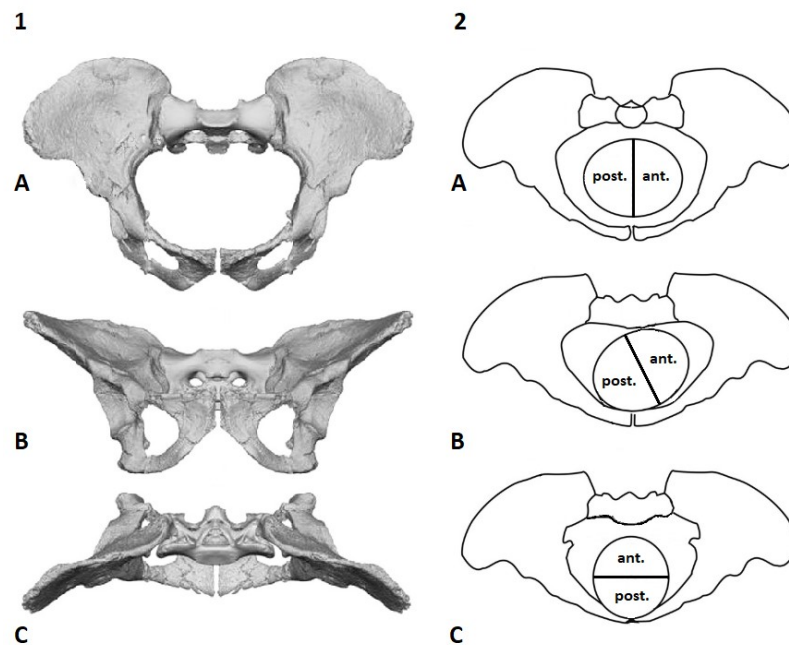


**Obr. 10:** Rekonstrukce provedená Abitbolem (1995). (A) Anteriorní, (B) superiorní, (C) laterální a (D) inferiorní pohled. Upraveno podle Abitbol (1995).

#### 4.5. Rekonstrukce provedená Bergem a Goularasem (2010)

V roce 2010 Berge a Goularas provedli první virtuální rekonstrukci Sts 14 (Obr. 11(1)). Provedli CT sken původní fosilie, při kterém objevili Robinsonovi (1972) pokusy o rekonstrukci včetně kovové tyče v levé kosti stydké. Virtuálními metodami zrekonstruovali povrch kosti a pomocí zrcadlení a superimpozice zrekonstruovali chybějící části na obou stranách kostí pánevních a dvou prvních obratlů kosti křížové. Při skládání jednotlivých elementů vzali v potaz plně nesrostlé obratle kosti křížové, již povšimnuté Robinsonem (1972), a nesrostlou epifýzovou destičku kosti křížové – toto ovlivnilo pozici kosti křížové vůči kosti kyčelní a tím i šířku pánve.

Berge a Goularas (2010) popisují porodní kanál jako transversálně oválný ve všech rovinách a celkovou morfologii popisují jako mozaiku odvozených a více archaických znaků. Jejich a Abitbolova (1995) rekonstrukce je nejvíce podobná AL 288-1 rekonstruované Taguem a Lovejoyem (1986). Zastávají hypotézu, že Sts 14 a další australopitékové měli rotační porod podobný porodu u anatomicky moderního člověka, což odůvodnili směrem působení síly, kterou vyvolávají kontrakce dělohy a pánevních svalů. Novorozenec podle nich vstupoval do porodního kanálu orientován buď laterálně nebo diagonálně jako novorozenec moderního člověka a následně rotoval tak, aby se jeho sagitální rozměry shodovaly se sagitálními rozměry pánve (Obr. 11(2)).



**Obr. 11:** Rekonstrukce (1) a znázornění porodu (2) Sts 14 provedené Berge a Goularasem (2010). (1) Znázornění rekonstrukce v anteriosuperiorním (A), anteriorním (B) a posteriorním úhlu. (2) Porod u Sts, ant. – anteriorní, post. – posteriorní část lebky novorozence, (A) vchod, (B) úžina, (C) východ. Upraveno podle Berge a Goularasem (2010).

#### 4.6. Diskuze

Několikačetná rekonstrukce pánve Sts 14 tak poukazuje na mnohé přednosti virtuálních rekonstrukcí. Jedná se zejména o nedestruktivnost těchto metod a lepší zachování původního fosilního materiálu, lepší záznam postupu a vytváření přesnějších rekonstrukcí a modelů. Na zápory rekonstrukce prováděné tradičními metodami ukazuje zejména rekonstrukce provedená Robinsonem (1972). Nejenže použil nevhodné metody k rekonstrukci, což bylo kritizováno již v době publikování této rekonstrukce (Day, 1973, podle Häusler and Schmid, 1995), neposkytuje ani postup, kterým k rekonstrukci došel. Dále je patrný rozdíl mezi jeho fyzickou rekonstrukcí pánve Sts 14 a nákresem dané rekonstrukce (Obr. 8).

Rekonstrukce pánve Sts 14 se většinou shodují ve tvaru pánevního kanálu (viz. Tab. 3), ve všech diskutovaných případech jde o pánev platypeloidní. Jediný rozdíl se vyskytuje v rekonstrukci provedené Häuslerem a Schmidem (1995) – jejich rekonstrukce má spíše kruhový tvar pánevní úžiny. Robinson (1972) tvar pánve u své rekonstrukce nepopisuje,

nicméně Abitbol (1995) poznamenává, že jeho rekonstrukce se příliš neliší od Robinsonovy, tudíž může být usouzeno, že jeho rekonstrukce má také platypeloidní tvar.

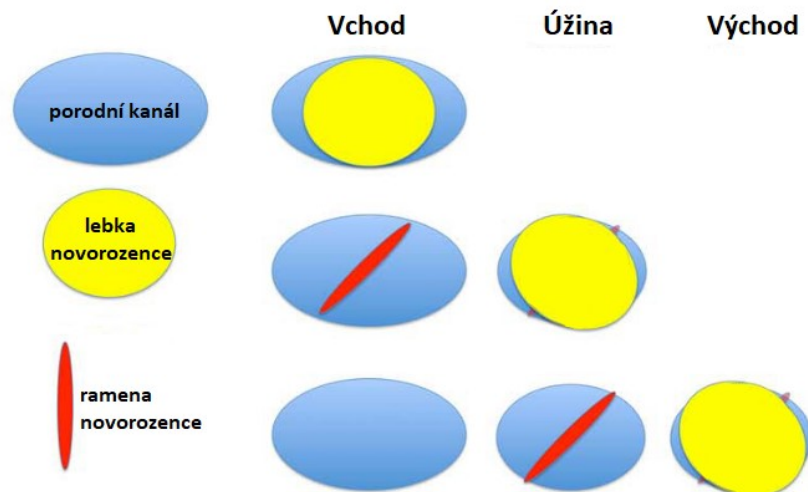
Rekonstrukce pánve Sts 14 se však neshodují v hypotéze ohledně porodního mechanismu. Robinson (1972) kromě velikosti novorozence nevyvozuje o způsobu porodu žádný závěr, následující čtyři rekonstrukce se však liší. Abitbol (1995) prosazuje porod nerotační, to se shoduje i s tvrzením Taguea a Lovejoye (1986) ohledně porodního mechanismu u AL 288-1 (*A. afarensis*). Häusler a Schmid (1995) a Berge a Goularas (2010) ale mluví o rotačním porodu se stejným mechanismem jako u anatomicky moderního člověka u Sts 14, a také u AL 288-1 (Berge *et al.*, 1984).

Jak již bylo zmíněno v podkapitole o problematice pánve, u anatomicky moderního člověka však musí novorozenec po porodu hlavy rotovat znovu, aby nedošlo k uvíznutí ramen (Rosenberg a Trevathan, 1995; Gruss a Schmitt, 2015; DeSilva *et al.*, 2017). Uvíznutí ramen je komplikací porodu i u anatomicky moderního člověka a může vyústit ve zranění jak novorozence, tak i matky (Rosenberg a Trevathan, 1995; DeSilva *et al.*, 2017). Proto je při modelaci porodu nutné počítat nejen s velikostí lebky novorozence, ale i se šíří jeho ramen (DeSilva *et al.*, 2017). Při nerotačním porodu, kdy novorozenec čelí laterálně, jak je tomu u rekonstrukcí provedených Abitbolem (1995) a Taguem a Lovejoyem (1986), by došlo k uvíznutí ramen již v pánevní úžině. Naopak při rotačním porodu se stejným mechanismem jako u anatomicky moderního člověka, jako navrhuje Häusler a Schmid (1995) a Berge a Goularas (2010), by došlo k uvíznutí při rotaci, protože platypeloidní pánev Sts 14 i AL 288-1 je příliš úzká v sagitálním rozměru (DeSilva *et al.*, 2017). Z tohoto důvodu DeSilva *et al.* (2017) navrhuje částečně rotační porod u rodu *Australopithecus* (Obr. 12). Novorozenec vstupuje do porodního kanálu čelíc laterálně, v úžině však dochází k rotaci, takže novorozenec směřuje diagonálně a k porodu ramen také dochází diagonálně.

Je také pravděpodobné, že různé populace rodu *Australopithecus* a jiných archaických lidí měli plně či částečně rotační porod zatímco jiné ne (Gruss a Schmitt, 2015; DeSilva *et al.*, 2017) a během evoluce začal převažovat porod plně rotační (Gruss a Schmitt, 2015). Většina primátů má nerotační porod (Rosenberg a Trevathan, 1995; Trombert *et al.*, 2014; Gruss a Schmitt, 2015), takže by bylo logické, že společný předek lidí se šimpanzi měl také nerotační porod a plně rotační porod se objevil až později v evoluci lidí v důsledku větší encefalizace. (Rosenberg a Trevathan, 1995; Wittman a Wall, 2007; Trombert *et al.*, 2014; Gruss a Schmitt, 2015; Dunsworth a Eccleston, 2015; DeSilva *et al.*, 2017). Moderní způsob porodu se pravděpodobně objevil až s *Homo erectus* (Rosenberg a Trevathan, 1995;

Wittman a Wall, 2007; Trombert *et al.*, 2014) nebo až anatomicky moderních lidí (Gruss a Schmitt, 2015).

Bez ohledu na to jak to ve skutečnosti bylo, nikdy si nemůžeme být jistí, jaké pohlaví daná pánev reprezentuje (Gruss a Schmitt, 2015) a že daná pánev neskončila ve fosilním záznamu kvůli problémům s porodem (Dunsworth a Eccleston, 2015).



**Obr. 12.** Porodní mechanismus navrhovaný DeSilva *et al.* (2017). Novorozenec rotuje v pánevní úžině, kde také dochází k rotaci ramen. Upraveno podle DeSilva *et al.* (2017).

## 5. Závěr

Rekonstrukce kosterního materiálu je komplikovaná disciplína, která s sebou přináší mnohá úskalí a která nevede, a nemůže vést již ze své podstaty, ke stoprocentně správným výsledkům. Přesto se ale jedná o disciplínu s nevyčísitelnými výsledky pro objasnění evoluce a pochopení naší dávné i více současné historie.

Kost může být před a během fosilizace často změněna či poškozena. Může být fragmentována tlakem sedimentu nebo při pošlapání živočichy, může být změněno její složení, dojít k její plastické deformaci či může být na pevně zabudována do tvrdého cizorodého materiálu.

Tradiční metody rekonstrukce jsou prováděny pomocí kreseb či modelů vytvořených pomocí vosku či plastelíny nebo odlitků fosilie. Rekonstrukce prováděné přímo na fosilní materiál pomocí tradičních metod by měly být šetrné a snažit se tento materiál nepoškodit. Při manipulaci s takto křehkým materiálem však nevyhnutelně dochází k jeho poškození, a proto virtuální rekonstrukce, které snižují potřebu s materiálem ručně manipulovat, představují v tomto ohledu výhodu. Virtuální rekonstrukce také umožňují opravit poškození, která nejdou opravit tradičními metodami (např. plastická deformace), snižují subjektivitu a zvyšují možnost přesného záznamu postupu při rekonstrukci. Toto vše lze vidět na případě rekonstrukce Sts 14.

Ať se jedná o rekonstrukci tradiční nebo rekonstrukci virtuální, výsledek nikdy nebude úplně přesný a nikdy nebude jasné, jak jedinec vypadal za života. Je důležité a nutné přiznat limitace výzkumu a přiznat, že něco nejde zjistit či zrekonstruovat. Rekonstrukce je jen tak přesná, jak přesný je software či metody, které jsou použity.

## **Anotace bakalářské práce**

### **Rekonstrukce kosterního materiálu virtuálními metodami a její přínos v paleoantropologii**

### **Skeletal reconstruction using virtual approach and its contribution to paleoanthropology**

Školitel: Mgr. Rebeka Rmoutilová

Rekonstrukce kosterního materiálu je důležitou součástí antropologických studií a hraje významnou úlohu především v paleoantropologii. Fosilní nálezy jsou často nekompletní a z mála je potřeba získat co nejvíce informací. K tomu dnes pomáhá rozvoj moderních počítačových metod jako zobrazovací techniky či geometrická morfometrie. Na nich stojí i virtuální rekonstrukce, která má mnohé výhody oproti klasické manuální rekonstrukci. Každá rekonstrukce však závisí na předem stanovených předpokladech, které musí být brány v úvahu při následném vyvozování závěrů.

Cílem bakalářské práce je seznámit čtenáře s hlavními metodami virtuální rekonstrukce a kriticky zanalyzovat vybranou problematiku z oboru paleoantropologie, ve které sehrála virtuální rekonstrukce významnou roli.

Základní literatura u školitele.

## Použitá literatura

\* sekundární citace

Abitbol, M. M. (1995) 'Reconstruction of the STS 14 (*Australopithecus africanus*) Pelvis', *American Journal of Physical Anthropology*, 96, pp. 143–158.

Amano, H. *et al.* (2015) 'Virtual reconstruction of the Neanderthal Amud 1 cranium', *American Journal of Physical Anthropology*, 158(2). doi: 10.1002/ajpa.22777.

Behrensmeier, A. K. (1987) 'Taphonomy and the Fossil Record', *American Scientist*, 72, pp. 558–566.

Bell, L. S., Skinner, M. F. and Jones, S. J. (1996) 'The speed of post mortem change to the human skeleton and its taphonomic significance', *Forensic Science International*, 82(2), pp. 129–140. doi: 10.1016/0379-0738(96)01984-6.

Benazzi, S. *et al.* (2009) 'Geometric morphometric methods for three-dimensional virtual reconstruction of a fragmented cranium: The case of Angelo Poliziano', *International Journal of Legal Medicine*, 123(4), pp. 333–344. doi: 10.1007/s00414-009-0339-6.

Benazzi, S. *et al.* (2011) 'A new OH5 reconstruction with an assessment of its uncertainty', *Journal of Human Evolution*. Elsevier Ltd, 61(1), pp. 75–88. doi: 10.1016/j.jhevol.2011.02.005.

Berge, C. and Goularas, D. (2010) 'A new reconstruction of Sts 14 pelvis (*Australopithecus africanus*) from computed tomography and three-dimensional modeling techniques', *Journal of Human Evolution*. Elsevier Ltd, 58(3), pp. 262–272. doi: 10.1016/j.jhevol.2009.11.006.

Berge, C., Orban-Segebarth, R. and Schmid, P. (1984) 'Obstetrical interpretation of the australopithecine pelvic cavity', *Journal of Human Evolution*, 13(7), pp. 573–587. doi: 10.1016/S0047-2484(84)80029-9.

Bookstein, F. L. (1991) *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. Cambridge University Press.



Bruner, E. (2007) 'Cranial shape and size variation in human evolution: Structural and functional perspectives', *Child's Nervous System*, 23(12), pp. 1357–1365. doi: 10.1007/s00381-007-0434-2.

Bruner, E. and Manzi, G. (2005) 'CT-based description and phyletic evaluation of the archaic human calvarium from Ceprano, Italy', *Anatomical Record - Part A Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology*, 285A(1), pp. 643–658. doi: 10.1002/ar.a.20205.

Čihák, R. (1987) *Anatomie I*. 1st edn. Avicenum.

Cook, S. F., Brooks, S. T. and Ezra-Cohn, H. (1961) 'The process of fossilization', *Southwestern Journal of Anthropology*, 17(4), pp. 355–364. Available at: <http://ir.obihiro.ac.jp/dspace/handle/10322/3933>.

Davis, P. R. and Napier, J. (1963) 'A Reconstruction of the Skull of *Proconsul africanus* (R.S.51)', *Folia Primatologica*, pp. 20–28. doi: 10.1159/000164878.

DeSilva, J. M. *et al.* (2017) 'Neonatal Shoulder Width Suggests a Semirotational, Oblique Birth Mechanism in *Australopithecus afarensis*', *Anatomical Record*, 300(5), pp. 890–899. doi: 10.1002/ar.23573.

Dunsworth, H. and Eccleston, L. (2015) 'The Evolution of Difficult Childbirth and Helpless Hominin Infants', *Annual Review of Anthropology*, 44, pp. 55–69. doi: 10.1146/annurev-anthro-102214-013918.

Fiorillo, A. R. (1991) 'Pattern and process in bone modification', *Anthropologie*, 29(3), pp. 157–161.

Gruss, L. T. and 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(1663). doi: 10.1098/rstb.2014.0063.

Gunz, P. (2004) 'Computer aided reconstruction of human crania', 79(March), pp. 28–31.

Gunz, P. *et al.* (2009) 'Principles for the virtual reconstruction of hominin crania', *Journal of Human Evolution*. Elsevier Ltd, 57(1), pp. 48–62. doi: 10.1016/j.jhevol.2009.04.004.

- Gunz, P. and Mitteroecker, P. (2013) 'Semilandmarks: A method for quantifying curves and surfaces', *Hystrix*, 24(1). doi: 10.4404/hystrix-24.1-6292.
- Hackett, C. J. (1981) 'Microscopical Focal Destruction (Tunnels) in Exhumed Human Bones', *Medicine, Science and the Law*, 21(4), pp. 243–265. doi: 10.1177/002580248102100403.
- Häusler, M. and Schmid, P. (1995) 'Comparison of the pelves of Sts 14 and AL288-1: implications for birth and sexual dimorphism in australopithecines', *Journal of Human Evolution*, (29), pp. 363–383.
- Henderson, P. *et al.* (1983) 'Patterns of chemical change during bone fossilization', *Nature*, pp. 358–360. doi: 10.1038/306358a0.
- Karkanis, P. *et al.* (2000) 'Diagenesis in prehistoric caves: The use of minerals that form in situ to assess the completeness of the archaeological record', *Journal of Archaeological Science*, 27(10), pp. 915–929. doi: 10.1006/jasc.1999.0506.
- \* Klaatsch, H. (1909) *Der primitive Mensch der Vergangenheit und der Gegenwart*. In (A. Wangerin, Ed.) *Verhandlungen der Gesellschaft Deutscher Naturforscher und Ärzte*. Leipzig: Verlag von F. C. W. Vogel.
- \* Klaatsch, H. and Hauser, O. (1908) 'Homo mousteriensis Hauseri: ein altdiluvialer Skelettfund im Departement Dordogne und seine Zugehörigkeit zum Neandertaltypus', *Arch Anthropol (new series)*, (7), pp. 287–297.
- Lautenschlager, S. (2016) 'Reconstructing the past: methods and techniques for the digital restoration of fossils', *Royal Society Open Science*, 3(10), p. 160342. doi: 10.1098/rsos.160342.
- Leakey, L. S. B. (1950) 'New Paleontological Evidence Bearing on the Evolution of the Hominoidea', *Quart. J. Geol. SOC. Lond.*, cv, pp. 225–259.
- Lee-Thorp, J. (2002) 'Two decades of progress towards understanding fossilization processes and isotopic signals in calcified tissue minerals', *Archaeometry*, 44(3), pp. 435–446. doi: 10.1111/1475-4754.t01-1-00076.

- Lyman, R. L. (1994) *Vertebrate Taphonomy*. Cambridge University Press.
- Macholán, M. (1999) 'Prokrustes, deformace a nová morfometrie', *Vesmír*, pp. 35–39.
- Martin, R. (1914) *Lehrbuch der Anthropologie in systematischer Darstellung: mit besonderer Berücksichtigung der anthropologischen Methoden: für Studierende, Ärzte und Forschungsreisende*. Jena: Jena: Gustav Fischer.
- McNulty, K. P. *et al.* (2006) 'A systematic revision of *Proconsul* with the description of a new genus of early Miocene hominoid', *Journal of Human Evolution*. Elsevier Ltd, 84, pp. 42–61. doi: 10.1016/j.jhevol.2015.03.009.
- Mitteroecker, P. and Gunz, P. (2009) 'Advances in Geometric morphometrics', *Evolutionary Biology*, 36(2), pp. 235–247. doi: 10.1007/s11692-009-9055-x.
- Neeser, R., Ackermann, R. R. and Gain, J. (2009) 'Comparing the accuracy and precision of three techniques used for estimating missing landmarks when reconstructing fossil hominin crania', *American Journal of Physical Anthropology*, 140(1), pp. 1–18. doi: 10.1002/ajpa.21023.
- Ogihara, N. *et al.* (2006) 'Computerized restoration of nonhomogeneous deformation of a fossil cranium based on bilateral symmetry', *American Journal of Physical Anthropology*, 130(1), pp. 1–9. doi: 10.1002/ajpa.20332.
- Pfretzschner, H. U. (2004) 'Fossilization of Haversian bone in aquatic environments', *Comptes Rendus - Palevol*, 3(6–7 SPEC.ISS.), pp. 605–616. doi: 10.1016/j.crpv.2004.07.006.
- Piepenbrink, H. (1986) 'Two examples of biogenous dead bone decomposition and their consequences for taphonomic interpretation', *Journal of Archaeological Science*, 13(5), pp. 417–430. doi: 10.1016/0305-4403(86)90012-9.
- Piepenbrink, H. (1989) 'Examples of chemical changes during fossilisation', *Applied Geochemistry*, 4(3), pp. 273–280. doi: 10.1016/0883-2927(89)90029-2.
- Ponce De León, M. S. and Zollikofer, C. P. E. (1999) 'New evidence from Le Moustier 1: Computer-assisted reconstruction and morphometry of the skull', *Anatomical Record*, 254(4), pp. 474–489. doi: 10.1002/(SICI)1097-0185(19990401)254:4<474::AID-AR3>3.3.CO;2-V.

Robinson, J. T. (1952) 'Note on the skull of *Proconsul africanus*', *American Journal of Physical Anthropology*, 10, pp. 7–12.

Robinson, J. T. (1972) *Early Hominid Posture and Locomotion*. The University of Chicago Press.

Rosenberg, K. and Trevathan, W. (1995) 'Bipedalism and human birth: The obstetrical dilemma revisited', *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 4(5), pp. 161–168. doi: 10.1002/evan.1360040506.

Ruff, C. (1993) 'Climatic Adaptation and Hominid Evolution : The Thermoregulatory Imperative', *Evolutionary Anthropology*, 1.

Scherf, H. (2013) 'Computed tomography in paleoanthropology - an overview', *Archaeological and Anthropological Sciences*, 5(3), pp. 205–214. doi: 10.1007/s12520-013-0128-5.

\* Schuchardt, C. (1912) *Die neue Zusammensetzung des Schädels vom Homo moustieriensis Hauseri. Amtliche Berichte aus den Königlichen Kunstsammlungen 34:10.*

Senck, S. *et al.* (2015) 'Virtual Reconstruction of Modern and Fossil Hominoid Crania: Consequences of Reference Sample Choice', *Anatomical Record*, 298(5), pp. 827–841. doi: 10.1002/ar.23104.

Stathopoulou, E. T. *et al.* (2008) 'Bone diagenesis: New data from infrared spectroscopy and X-ray diffraction', *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 266(3–4), pp. 168–174. doi: 10.1016/j.palaeo.2008.03.022.

Tague, R. G. and Lovejoy, C. O. (1986) 'The obstetric pelvis of A.L. 288-1 (Lucy)', *Journal of Human Evolution*, 15(4), pp. 237–255. doi: 10.1016/S0047-2484(86)80052-5.

Thompson, C. E. L. *et al.* (2011) 'The abrasion of modern and archaeological bones by mobile sediments: The importance of transport modes', *Journal of Archaeological Science*. Elsevier Ltd, 38(4), pp. 784–793. doi: 10.1016/j.jas.2010.11.001.

- Thompson, J. L. and Illerhaus, B. (1998) 'A new reconstruction of the Le Moustier 1 skull and investigation of internal structures using 3-D- $\mu$ CT data', *Journal of Human Evolution*, 35(6), pp. 647–665. doi: 10.1006/jhev.1998.0261.
- Trombert, B. *et al.* (2014) 'A species' Odyssey: evolution of obstetrical mechanics from Australopithecus Lucy to nowadays', *European Journal of Obstetrics & Gynecology and Reproductive Biology*. Elsevier Ireland Ltd, 181, pp. 316–320. doi: 10.1016/j.ejogrb.2014.08.027.
- Trueman, C. N. and Martill, D. M. (2002) 'The long-term survival of bone: The role of bioerosion', *Archaeometry*, 44(3), pp. 371–382.
- Di Vincenzo, F. *et al.* (2017) 'Digital reconstruction of the Ceprano calvarium (Italy), and implications for its interpretation', *Scientific Reports*, 7(1), pp. 1–11. doi: 10.1038/s41598-017-14437-2.
- Walker, A. *et al.* (1983) 'The skull of *Proconsul africanus*: reconstruction and cranial capacity', *Nature*, pp. 525–527. doi: 10.1109/TIFS.2016.2530043.
- Weber, G. W. (2013) 'Another link between archaeology and anthropology: Virtual anthropology', *Digital Applications in Archaeology and Cultural Heritage*. Elsevier, 1(1), pp. 3–11. doi: 10.1016/j.daach.2013.04.001.
- Weber, G. W. and Bookstein, F. L. (2011) *Virtual anthropology: a guide to a new interdisciplinary field*. 1st edn. Springer Vienna.
- \* Weinert, H. (1925) 'Der Schädel des eiszeitlichen Menschen von Le Moustier in neuer Zusammensetzung.', *Berlin: Springer*.
- White, T. D. and Folkens, P. A. (2005) *The human bone manual*. Elsevier.
- Wittman, A. B. and Wall, L. L. (2007) 'The Evolutionary Origins of Obstructed Labor: Bipedalism, Encephalization, and the Human Obstetric Dilemma', *CME Review Article*, 62(11), pp. 739–748. doi: 10.1097/01.ogx.0000286584.04310.5c.
- Wu, X. and Schepartz, L. A. (2008) 'Application of computed tomography in paleoanthropological research', *Progress in Natural Science*, (19), pp. 913–921. doi: 10.1016/j.pnsc.2008.10.009.

Zollikofer, C. P. E. (2002) 'A Computational Approach to Paleoanthropology', *Evolutionary Anthropology*, 11(SUPPL. 1), pp. 64–67. doi: 10.1002/evan.10059.

Zollikofer, C. P. E., Ponce De León, M. S. and Martin, R. D. (1998) 'Computer-assisted paleoanthropology', *Evolutionary Anthropology*, 6(2), pp. 41–54. doi: 10.1002/(SICI)1520-6505(1998)6:2<41::AID-EVAN2>3.0.CO;2-Z.