

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE

Přírodovědecká fakulta

Studijní program Biologie

Studijní obor Biologie



Barbora Musilová

**Evoluce porodního mechanismu – srovnání průběhu porodu
u primátů**

The Evolution of Modern Human Childbirth – Comparison with
non-human primates

Bakalářská práce

Vedoucí závěrečné práce
Doc. RNDr. Jaroslav Brůžek Ph.D.

Praha 2013

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 dne 15.5.2013

.....

Poděkování

Poděkování patří mému vedoucímu práce Doc., RNDr., Jaroslavu Brůžkovi, Ph.D. za hodnotné rady, odbornou pomoc při psaní práce a dodání literárních podkladů. Díky patří také mé rodině a blízkým za neustálou podporu.

Abstrakt

Vzhledem k relativně malým rozměrům pánve matky a velké hlavičce plodu, je porod anatomicky moderního člověka komplikovaný. Aby byl porod možný, vyvinul se v průběhu evoluce člověka rotační mechanismus. Tímto rotačním mechanismem je naváděna hlavička plodu svým nejmenším poloměrem matčinou pánví. Komplikovaný porod vznikl jako adaptace na bipedii a následnou encefalizaci. Kdy v dlouhé evoluci člověka vznikl rotační mechanismus, napovídá studium primátů jako našich nejbližších žijících příbuzných a zkoumání fosilních ostatků homininů. Bakalářská práce v první části popisuje porod člověka s důrazem kladeným na druhou dobu porodní. V další části práce jsou shrnuty poznatky o porodech makaků, orangutanů, goril, šimpanzů a australopitéků, nálezech druhu *Homo erectus* a neandertálců.

Porod primátů je vnímán jako jednoduchý proces. Zvláštní důraz je proto kladen na studii Hiraty a kolegů, kteří pozorovali porod šimpanzů, který se v mnoha ohledech podobal tomu lidskému. Bakalářská práce dochází k zjištění, že komplikovaný porodní mechanismus anatomicky moderního člověka nemusí být v živočišné říši tak unikátní, jak se předpokládalo; a že se pravděpodobně jedná o evolučně velmi starou adaptaci.

Klíčová slova

Gestace, porod, druhá doba porodní, porodní mechanismus, pánev, evoluce člověka, primáti, homininé, porodnictví

Abstract

Birth of anatomically modern human is complicated process because of relatively small pelvis of mother and big head of fetus. During the evolution birth mechanism was evolved to make this proces possible. Head of fetus goes through birth canal by it's smallest diameter. Complicated birth evolved as an answer to bipedality and encephalization. By study of our closest living relatives – apes and ancient fossils, we can assume when the birth mechanism developed. Thesis describes human labor with emphasis on second stage of labor. Next part of the thesis compares studies about labors of macaques, orangutans, gorillas, shimpanzees and australopithecines, fossils of *Homo erectus* and neanderthals.

Labor of primates is considered as simple process. That is why we focused especially on research published by Hirata and colleagues. They observed chimpanzee's labors, which were very human-like. Bachelor thesis assumed, that complicated birth mechanism of anatomicaly modern human could not be as unique as was expected. There is a possibility, that birth mechanism is evolutionary very old adaptation.

Keywords

Gestation, birth, second stage of labor, birth mechanism, pelvis, human evolution, great apes, hominins, obstetrics

OBSAH:

1. ÚVOD	1
1.1 Cíle práce.....	2
2. TEORETICKÁ ČÁST	3
2.1 Reprodukce u člověka a blízkých primátů	3
2.1.1 Délka gestace.....	3
2.1.2 Lidský porod	4
2.1.2.1 Spouštěcí mechanismy porodu	4
2.1.2.2 První fáze porodní	5
2.1.2.3 Druhá fáze porodní.....	5
2.1.2.3.1 Progrese hlavičky	7
2.1.2.3.2 Flexe hlavičky	8
2.1.2.3.3 Vnitřní rotace.....	8
2.1.2.3.4 Deflexe hlavičky	8
2.1.2.3.5 Zevní rotace hlavičky	9
2.1.2.3.6 Porod ramének.....	9
2.1.2.4 Třetí fáze porodní	12
2.1.3 Porod u primátů	13
2.1.3.1 Fylogeneze primátů	14
2.1.3.2 Porod makaků.....	16
2.1.3.3 Porod orangutanů	17
2.1.3.4 Porod goril.....	17
2.1.3.5 Porod šimpanzů	18
2.1.4 Srovnání porodu člověka s jeho žijícími příbuznými.....	20
2.2 Odhadovaný průběh porodu v evoluci homininů	21
2.2.1 Fylogeneze homininů	21
2.2.1 Australopitéci	22
2.2.2 Homo erectus.....	24
2.2.3 Neandertálci	25
3. ZÁVĚR	27
4. SEZNAM LITERATURY	28

1. ÚVOD

Člověk ve srovnání s ostatními savci disponuje mnoha odlišnostmi, které různou mírou svědčí o jeho taxonomickém postavení. Tím, co člověka odlišuje nejvíce, je bipedie. Jako jediný savec si člověk obligátně osvojil chůzi po dvou končetinách (Trevathan, 1996). Tento znak se stal jakýmsi pomyslným základním kamenem evoluce člověka do podoby, v jaké ho známe dnes. Chůze po dvou změnila tělesnou konstituci a pohled z výšky na svět a s volnými rukama se zasloužil o postupné zvětšování lidského mozku (Boddy et al., 2012). Tyto dva faktory – bipedie a encefalizace – daly člověku možnost adaptovat se k nejrůznějším podmínkám, efektivně komunikovat a vytvářet kulturu. Ovšem v jednom významném bodě mezi těmito výhodnými vlastnostmi dochází ke střetu. Tím bodem je mechanismus porodu. V závislosti na bipedii se posunulo těžiště těla, což způsobilo změny na pánvi a páteři (Lovejoy, 1988, Lovejoy, 2005). A s postupující encefalizací se zvyšovaly nároky také na objem mozku a velikost mozkovny novorozence (Leutenegger, 1987). Porod moderního člověka by byl nemožný bez odpovídajícího porodního mechanismu. Kombinace několika rotací a přesných pohybů (jak dále uvidíme) umožňuje lidskému plodu projít těsným porodním kanálem matky (Trevathan, 1988). Porod se ovšem stává velmi bolestivým a mnohdy je spojen s ohrožením života matky, dítěte či obou (např. Prendiville et al., 1988, Rogers et al., 1998, Cheng et al. 2004, Cheng et al., 2007, Dixon et al., 2013). Porod člověka se tedy zdá být zdatelně komplikovanější a nebezpečnější než u ostatních velkých primátů (Grabowski, 2012).

Kdy se v dlouhé evoluci člověka objevil rotační mechanismus porodu? Podkladem pro zodpovězení otázek je fosilní materiál a naši nejbližší příbuzní - primáti. Kosterních nálezů z rané fáze lidské linie, bohužel, není mnoho. Málo osifikované kostry novorozenců se nezachovaly vůbec a koster dospělých jedinců je také málo. A ještě méně je potom fosilních pánví. Nicméně na základě několika stěžejních nálezů fosilií byly formulovány rozdílné hypotézy mechaniky porodu (např. Tague a Lovejoy, 1986, Berge et al., 1984, Bouhallier et al., 2004, Trevathan a Rosenberg, 2000). K pochopení lidského porodu nám může pomoci také pozorování primátů. Vyšší primáti jsou nám geneticky nejbližší ze všech savců, můžeme se tedy domnívat, že jsou vhodnými objekty pro poznávání lidského porodního mechanismu.

Nižší primáti jsou člověku geneticky sice vzdálenější, ale těsný poměr velikosti hlavičky novorozence a pánve matky je u nich častější než u goril či šimpanzů (Abitbol, 1991)

1.1 Cíle práce

Prvním cílem mé práce je ukázat na jedinečnost lidského porodu a porovnat jej s porody primátů a homininů.

Druhým cílem mé práce je zodpovědět otázku, zda komplikovaný porodní mechanismus anatomicky moderního člověka je jeho jedinečnou charakteristikou nebo zda je obecnější charakteristikou vyšší taxonomické jednotky.

2. TEORETICKÁ ČÁST

2.1 Reprodukce u člověka a příbuzných primátů

2.1.1 Délka gestace

Unikátní cesta, jakou moderní člověk přivádí na svět dítě je kompromisem mezi několika omezeními. Tato omezení jsou pro člověka charakteristická – bipedie, velký mozek a porození altriciálního¹ dítěte. Porodní mechanismus je tvořen po sobě jdoucími rotacemi, které jsou tedy výsledkem historických kompromisů – adaptace jednoho omezení na další (Rosenberg and Trevathan, 1996). Jinak řečeno specifika lidského porodu jsou podmíněna vzpřímenou postavou, jednodukomorovou dělohou uzpůsobenou především na monotokii a dlouhou dobou gestace. Při monotokii - jednočetném těhotenství - se rodí velký plod s velkým mozkiem. (Doležal, 2007). Lidé totiž mají až třikrát větší mozek než je průměrný mozek primátů s obdobnou velikostí těla (Lindburg, 1982).

Gestace u člověka trvá v průměru 40 týdnů (280 dní) po poslední menstruaci s odchylkou až dva týdny (Leifer, 2004). Termín porodu je vypočtené datum, kdy by s největší pravděpodobností mělo dojít k porodu donošeného novorozence. Porod v termínu je tedy ten, ke kterému dojde v období mezi 38. a 40. týdnem těhotenství. Pro vypočítání měsíce a dne, kdy by ideálně mělo dojít k porodu, se nejčastěji používá Naegeleho pravidlo – k prvnímu dni poslední menstruace přičteme 7 dní a odečteme 3 kalendářní měsíce a obdržíme údaj o předpokládaném termínu porodu v roce následujícím. Předpokladem pro použití této metody je ovšem předchozí pravidelná menstruace ženy. Pokud je ovšem známo datum soulože, při které k oplození došlo, stanovený termín může být o mnoho přesnější. Nejpresnější stanovení porodu jinak nabízí vyšetření ultrazvukem. Velikost plodu je totiž nejprůkaznějším parametrem, s jakým mohou lékaři pracovat (Roztočil, 2008).

U primátů, tak jako u všech savců, se délka gestace liší především v závislosti na velikosti těla dospělého. Průměrná délka gestace u makaků je asi 168 dní (Fujiwara a Imamishi, 1966 cit. podle Kemps a Timmermans, 1982), u orangutanů asi 250 dní (Galdikas, 1982), u

¹ Altriciální mláďata – mláďata, která se nedokáží o sebe po narození postarat a jsou odkázána na péči rodičů

goril 8,5 až 9 měsíců, tedy 238 až 252 dní (Steward, 1977), u šimpanzů je průměrná délka gestace 228 dní (Wildman et al., 2011)

2.1.2 Lidský porod

„Porod je děj, při kterém dochází k vypuzení plodového vejce (plod, placenta, pupečník, plodová voda, plodové obaly) porozením z organismu matky“ (Roztočil, 2008).

2.1.2.1 Spouštěcí mechanismy porodu

Faktor vyvolávající porod není jeden. Přesné příčiny zahájení porodu nejsou zcela objasněny, ale jedná se o proces postupný, který trvá dny či týdny před začátkem děložní činnosti (Roztočil, 2008). V posledních letech se nejpreferovanějšími projevy, které iniciují začátek porodu, staly hormonální změny v organismu matky. Konkrétně změny v hladině hormonů progesteronu a estrogenu, zvýšení produkce prostaglandinů a oxytocinu a zvýšená hladina kortikoliberinu a kortizolu (Kamel, 2010). Regulační roli začátku samotného porodu hraje plod (Dawood et al., 1978). Bylo pozorováno prokazatelné zvýšení hladiny oxytocinu ve fetálním oběhu a v amniotické tekutině v průběhu spontánního porodu, který následně putoval do oběhu matky. Nicméně koncentrace oxytocinových receptorů výrazně stoupá již v průběhu těhotenství pravděpodobně kvůli zvýšené hladině estrogenu. Fetální oxytocin také způsobuje zvyšování produkce prostaglandinů v začátku porodu (Fuchs et al., 1982).

Kromě hormonálních změn ovlivňují délku těhotenství a nepřímo i počátek porodu také například pohlaví plodu. Pravděpodobnost předčasného porodu je vyšší u matek očekávající potomky mužského pohlaví. Může to být způsobeno vyšší hmotností plodů mužského pohlaví v nižším gestačním stadiu ve srovnání s plody ženského pohlaví. S tím souvisí vyšší riziko těhotenské cukrovky, makrosomie – porození neadekvátně velkého novorozence a celkově větší riziko v druhé fázi porodní. Také císařské řezy jsou mnohem frekventovanější u plodů mužského pohlaví (Di Renzo et al., 2007).

Existuje tedy mnoho faktorů, které ovlivňují iniciaci porodu. Porod obvykle začíná tehdy, když je plod dostatečně zralý pro přežití mimo matčino lůno a zároveň jeho velikost umožňuje průchod matčinou pávní. Za normálních okolností je to mezi 38. a 42. týdnem po matčině poslední menstruaci (Leifer, 2004).

2.1.2.2 První fáze porodní

Děložní kontrakce jsou primární porodní silou během první doby porodní. Jsou to stahy hladkého děložního svalstva, které matka nemůže vědomě vyvolat ani zastavit. Kontrakce způsobují postupné ztenčování a otevírání děložního hrdla (dilataci), a tak umožňují sestup plodu do porodního kanálu. Takzvaná úplná dilatace nastává při otevření na 10 cm (Leifer, 2004). Mechanismus děložních kontrakcí není přesně znám. Předpokládá se vliv prostaglandinů a oxytocinu. Děložní kontrakce zpravidla začíná v levém horním rohu těla děložního a lavinovitě se šíří směrem k dolnímu segmentu. Rodička zpravidla vnímá tyto kontrakce bolestivě. Děložní aktivitu hodnotíme v montevideských jednotkách, což je násobek intenzity děložní kontrakce v torrech a frekvence děložních kontrakcí za 10 minut (Roztočil, 2008).

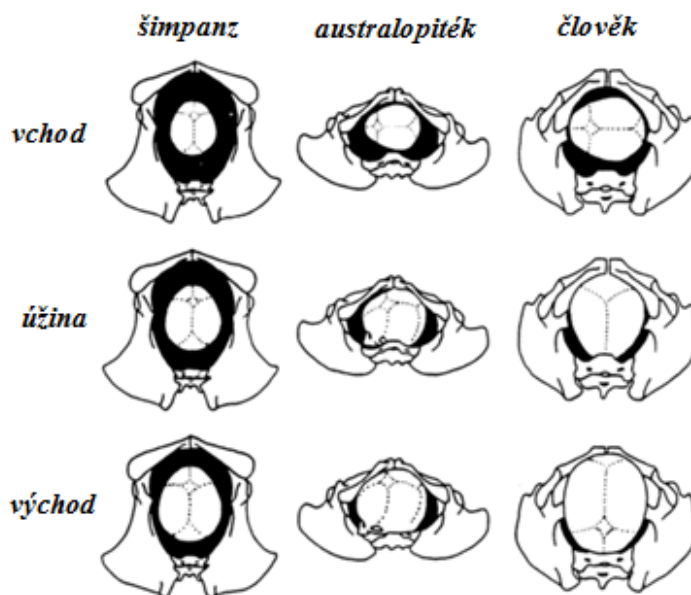
Při prvních kontrakcích často spojených s rupturou plodových obalů se rodička ve většině industrializovaných zemí přesouvá do porodnice. Jestliže došlo k ruptuře plodových obalů, je přijata i přesto, že samotný porod ještě nezačal, jinak k příjmu dochází ve chvíli, kdy jsou pozorovatelné změny na děložním hrdle (Leifer, 2004).

Pokud je počátek první fáze porodní definován jako doba, kdy u rodičky pozorujeme kontrakce každých 3-5 minut, je průměrná délka první fáze porodní je u prvorodiček 8,1 hodiny a u vícerodiček 5,7 hodiny (Kilpatrick a Laros, 1989).

2.1.2.3 Druhá fáze porodní

Aby se člověk mohl efektivně pohybovat po dvou končetinách, musely nezbytně nastat změny v jeho tělesné stavbě. Můžeme pozorovat mnoho takových změn – prodloužení dolních končetin a jejich extenzi v kolenním kloubu a rotaci kotníku, esovité zakřivení páteře, vyrovnání palce u nohy atd. Mnoho změn pomohlo přesunout těžiště těla do středu pánve (Lovejoy, 1988). A právě na pánev, jejíž anatomie nejvíce ovlivňuje samotný porod, je třeba se zaměřit. Oproti ostatním primátům by se pánev člověka dala popsat jako zatočený kanál. Změny na pánvi vedly k tomu, že pánevní vchod je nejširší ve svém transverzálním průměru, naopak pánevní východ je nejširší v sagitálním průměru (Obr. 1). Lidský plod, jehož hlavička je nejširší v sagitálním průměru, tedy za normálních okolností vstupuje do porodního kanálu

v příčné nebo šikmé pozici a poté v průběhu druhé fáze porodní rotuje o 45 nebo 135 stupňů (Trevathan, 1988).



Obr. 1 Srovnání pánevních rovin u šimpanze, australopitéka a člověka. Zakreslena je hlavička novorozence při průchodu jednotlivými rovinami pánve. Zřetelný je rozdíl mezi šimpanzem a člověkem. Rekonstrukce pánve a porodu hlavičky u australopiteků není plně akceptována.

(zpracováno podle Tague a Lovejoy, 1986).

Druhá doba porodní představuje nejdramatičtější a nejlabilnější část porodu. Takzvaná doba vypuzovací začíná zánikem porodnické branky a končí porozením dítěte (Doležal, 2007). Trvání této fáze je závislé na různých faktorech, z nichž nejvýraznější je ten, zda je žena prvorodička nebo jestli už dříve rodila. Průměrná délka druhé fáze porodní trvá u prvorodiček 54 minut a u vícerodiček 19 minut (Kilpatrick a Laros, 1989). Recentnější publikace Cheng et al., 2007 uvádí, že z celkového počtu 5158 rodiček u 79,7% proběhla druhá fáze porodní do jedné hodiny, 10,7% porodilo v intervalu od jedné do dvou hodin, 4,6% v intervalu dvou až tří hodin a zbylých 5% rodilo déle než tři hodiny. Délka druhé doby porodní je velice debatovanou záležitostí. Studie totiž poukazují na fakt, že čím delší druhá doba porodní je, tím se zvyšuje riziko zranění pánevního dna matky či jiných komplikací (Cheng et al., 2004, Cheng et al., 2007, Valsky et al., 2009).

Publikace se mnohdy neshodují v rozdělení druhé fáze porodní. V novějších pracích je rozdíl v pohledu na zahájení této fáze. V české publikaci (Roztočil, 2008) je uvedeno, že vypuzovací fázi porodní rozdělujeme na porod hlavičky (flexe, vnitřní rotace, deflexe, zevní

rotace), porod ramének a porod trupu a hýždí. V americké publikaci (Gabbe, 2012) je porod rozdělen na 6 částí – sestup plodu, flexe, vnitřní rotace, extenze, zevní rotace, vypuzení. Navzdory mírným rozdílům v pohledu na počátek a konec druhé fáze porodní se obě porodnické školy shodují v nejdůležitějším – v mechanice průchodu hlavičky pánví (Obr.2). V následujících odstavcích budou tyto publikace použity jako stavební kameny naší studie a budou různou měrou podporovány dalšími autory.

Průběh porodu velmi závisí na anatomii pánve rodičky. Na základě pánevních rozměrů byla navržena typologie pánví, která se z praktických důvodů stále používá, a tak rozlišujeme tvary gynekoidní, anthropoidní, androidní a platypeloidní pánve. Díky velkému pánevnímu vchodu elipsovitého tvaru je pro porod dítěte nejvýhodnější gynekoidní typ pánve (Caldwell a Moloy, 1938). Velikost pánve také pozitivně koreluje s velikostí těla napříč populacemi (Kurki, 2013). Průběh porodu je výrazně ovlivněn také polohou plodu. Ideálně je osa plodu kolmá k ose dělohy a hlavička směřuje dolů – takové pozice se nazývá podélná záhlavím. Osy jsou na sebe kolmé ještě v druhém případě, a to v pozici podélné koncem pánevním, ovšem v tomto případě se jedná o značně komplikovanější polohu. Pokud je osa plodu kolmá na osu dělohy jedná se o postavení příčné a svírají-li osy ostrý úhel, mluvíme o poloze šikmé (Walrath, 2003).

Následující kapitoly jsou věnovány „ideálnímu“ porodu, kdy pánev ženy je gynekoidního typu a plod je v poloze podélné. Porod je i v této „ideální“ formě velmi variabilní/individuální událost a není předmětem této práce uvádět komplikovanější možnosti porodního procesu.

2.1.2.3.1 Progrese hlavičky

Vlivem kontrakcí po odtoku plodové vody v první fázi porodní se napřimuje páteř plodu a hlavička začíná sestupovat kaudálně, tedy tlačí na hráz. Hlavička, která měla šev šípový v pánevním vchodu v průměru šikmém či příčném (Obr. 2, část 1), začíná rotovat. Orientuje se do přímého průměru pánve efektem „knoflíkové dírky“² (Doležal, 2007). Nejznatelnější sestup plodu nastává již během první doby porodní a pokračuje v průběhu druhé doby porodní (Gabbe, 2012). V první době porodní je hlavička tlačena do pánve

² Efekt knoflíkové dírky – jev, kdy dochází k průchodu jedině tehdy, když se objekt natočí svým nejmenším průměrem

děložními kontrakcemi o síle 60mmHg (8 kPa). V druhé době porodní se k děložním kontrakcím připojuje ještě břišní lis, tlak působící na plod vzrůstá na 120mmHg (16 kPa) (Pařízek, 2002).

2.1.2.3.2 Flexe hlavičky

Hlavička plodu se dostává do flexe pasivním procesem. Kvůli zakřivení pánve a odporu, který kladou měkké tkáně pánevního dna se hlavička při vstupu do porodního kanálu automaticky přitahuje k hrudníku (Obr. 2, část 2). Hlavička plodu je v částečné flexi již před začátkem porodu, ale k maximální flexi dochází až v této fázi, kdy hlavička prochází svým nejmenším poloměrem (Gabbe et al., 2012). Tento poloměr se nazývá subokcipitobregmatický a v průměru měří 9,5 cm a po obvodu měří 32 cm. Vedoucím bodem na hlavičce plodu se tak stává oblast malé fontanely a zůstává jí až do úplného konce porodu (Roztočil, 2008).

2.1.2.3.3 Vnitřní rotace

Vnitřní rotace je odpovědí na vstup hlavičky plodu do pánevních rovin, které se liší tvarem a rozměry. Jedná se tedy opět o pasivní proces, jako tomu bylo u flexe hlavičky. Významnou roli v tomto procesu mají svaly pánevního dna, konkrétně musculus coccygeus a musculus ileococcygeus, které navádějí hlavičku anteriorně (Gabbe et al., 2012). Šípový šev hlavičky se při přechodu z příčného průměru v pánevním vchodu otočí o 90° do přímého průměru v pánevní úžině. Jak tedy hlavička postupuje pánevními rovinami, dostává se záhlavím za stydkou sponu (Obr. 2, část 4). V této fázi je ukončena vnitřní rotace (Roztočil, 2008).

2.1.2.3.4 Deflexe hlavičky

Ve chvíli, kdy je dokončena vnitřní rotace a záhlaví plodu naléhá na dolní okraj stydké spony, je již porozená oblast malé fontanely. Místo na hlavičce, které se opírá o stydkou sponu se nazývá hypomochlion³. V této fázi se porodní kanál zvedá nahoru, hlavička rotuje kolem stydké kosti a dochází tak k její deflexi (Obr. 2, část 5) (Roztočil, 2008). Plod je v této fázi tlačěn dolů děložními kontrakcemi a nahoru svaly pánevního dna (Gabbe et al., 2012) .

³ Hypomochlion hlavičky – místo na hlavě plodu, které se při porodu opírá o stydkou kost, anatomicky odpovídá tuberculum occipitale minor

Současně s deflexí dochází k takzvané „korunovaci“ – přes hráz se postupně rodí temeno, čelo, oči, nos, ústa a brada.

2.1.2.3.5 Zevní rotace hlavičky

Po porození celé obličejové části se hlavička otáčí a dostává se do polohy, kdy je v anatomicky správném postavení ke zbytku těla. Dostává se tak do příčného průměru, a to k jaké straně bude směřovat se řídí polohou neporozeného těla (Obr. 2, část 6). Opět se jedná o pasivní pohyb, který je zapříčiněn tvarem matčiny pánve a svaly pánevního dna (Gabbe et al., 2012). Jinak řečeno to znamená, že hlavička rotuje do transverzální pozice a dojde tak k zarovnání hlavy a ramen v sagitálním směru pánevního východu (Trevathan, 1988).

2.1.2.3.6 Porod ramének

Velikost hlavičky plodu v poměru k rozměrům porodního kanálu matky byl bezpochyby důvod pro vznik rotačního mechanismu. Ovšem rotace také umožňují, aby došlo k porození širokých a relativně neohebných ramének dítěte. Při vnitřní rotaci se hlavička natáčí transverzálně do pánevního kanálu a ramena zůstávají v šikmé nebo příčné pozici. Vnější rotace pak vede k tomu, že se hlavička vyrovná do stejné pozice, v jaké jsou ramena (Rosenberg a Trevathan, 2000).

V této fázi dochází k porodu hrudníku a paží. Největší rozměr je biakromiální – rozměr ramének. Jeho šíři ovlivňuje například velikost hrudníku, šířka manubria, délka klíčních kostí, velikost lopatek nebo to, jak jsou vyvinuté svaly plodu. Tyto segmenty jsou spojeny různě pevnými spojeními. Díky tomu jsou sice pohyby hrudníku možné všemi směry, ale ve velmi omezeném rozsahu (Doležal, 2007).

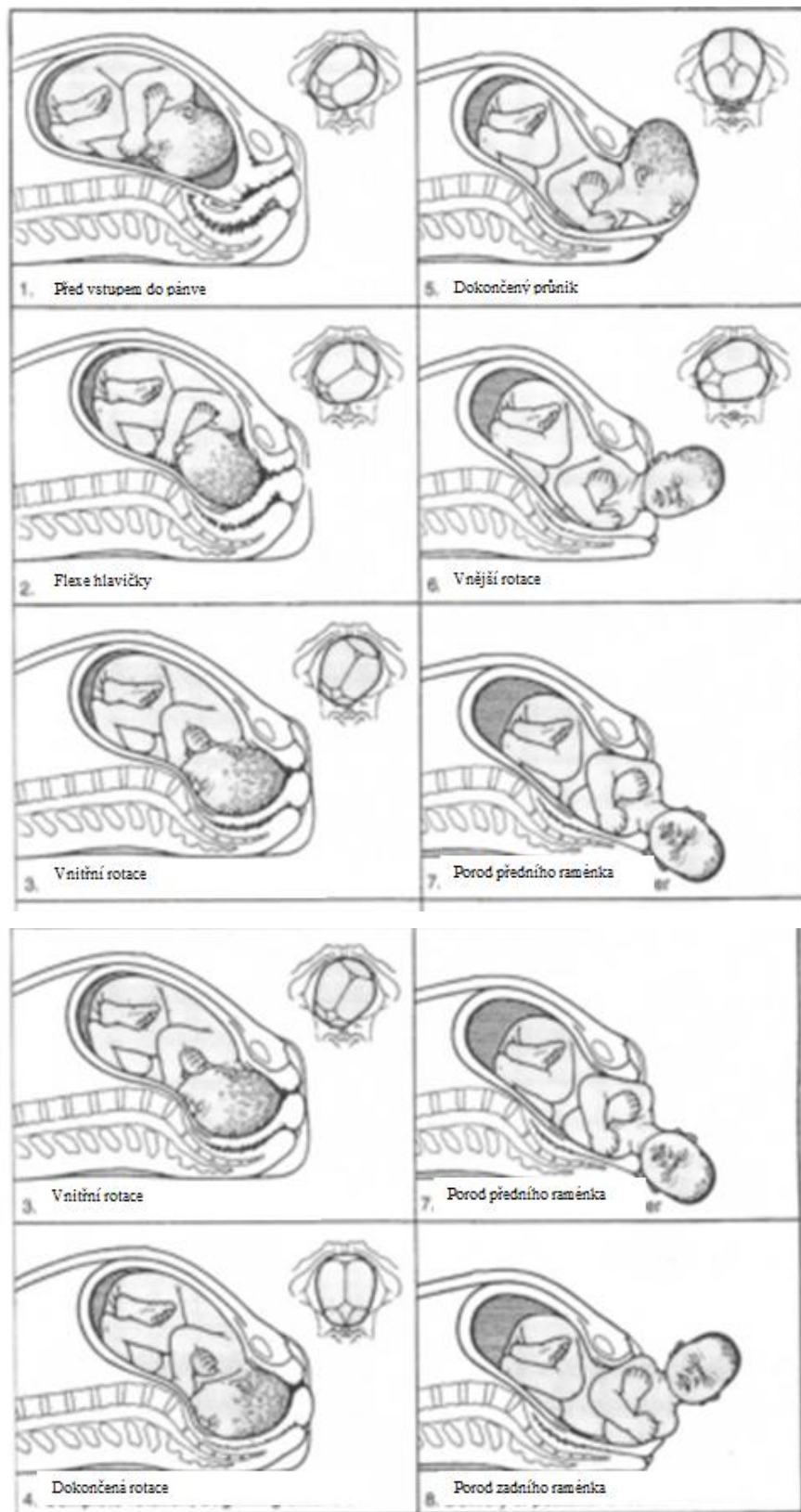
Ve chvíli, kdy hlavička plodu vstoupí do pánevního východu, vstupují raménka do pánevní úžiny. Po porození hlavičky se vedoucím bodem těla stává přední raménko. To, zda bude vedoucí levé či pravé rameno je dáno orientací plodu. Následuje stejný princip jako u vybavení hlavičky – vedoucí rameno se opře hypomochlionem⁴ o symfýzu stydké kosti a rotací trupu okolo tohoto bodu dojde k porození druhého raménka (Obr. 2, část 7) (Roztočil, 2008).

⁴ Hypomochlion – v tomto případě bod na raménku plodu, kde dochází ke styku se symfýzou stydké kosti, anatomicky odpovídá úponu deltového svalu

Po porození hlavičky je často zbytek těla novorozence vypuzen snadno. Ovšem porod ramének sebou nese značná rizika. Pokud raménka nevstoupí do pánevní úžiny nebo nevykonávají rotaci, hlavička se zasekne na hrázi a nedochází k postupu plodu. Těto poruše porodního mechanismu říkáme dystokie ramének. Jedná se o velice závažnou situaci, která mnohdy nastává neočekávaně a ohrožuje zdraví matky i dítěte. Pravděpodobnost, že k této poruše dojde se zvyšuje se vzrůstající porodní vahou dítěte (Harris, 1984).

Dalším důvodem, kvůli kterému dochází u ženy k poruše porodního mechanismu, je pánev platypeloidního tvaru. U velkých opic neshledáváme porod ramének problematickým vzhledem k poměru těla plodu a porodních cest. Ovšem vymřelý druh *Australopithecus afarensis* podle dostupných nálezů chodil po dvou končetinách a jeho pánev byla právě platypeloidní. Díky tomuto faktu je možné říci, že minimálně rotace ramének byla součástí porodu. (Trevathan, 1988).

Porození hýždí a nohou už žádný specifický mechanismus nemá. Po porodu ramének je zbytek tělíčka vypuzen většinou bez potíží (Gabbe et al., 2012).



Obr. 2 Znárodnění jednotlivých fází druhé doby porodní (zpracováno podle Cunningham et al., 2001).

2.1.2.4 Třetí fáze porodní

Třetí fáze porodní je známa jako tzv. doba k lůžku. V této fázi porodu dochází k porodu placenty, pupečníku, plodových obalů a retroplacentárního hematomu z organismu matky. Následně dochází k retrakci myometria – děloha se začíná smršťovat (Roztočil, 2008). Jedná se však ještě o poměrně komplikovaný proces, který stále může ohrozit zdraví matky. Největším rizikem je velká ztráta krve při zdlouhavém či neúplném odloučení placenty. Poporodní krvácení je jednou z vůbec nejčastějších příčin úmrtí matky. Podle statistik WHO⁵ je jedna čtvrtina mateřských úmrtí způsobená právě poporodním krvácením. V brožuře vydané WHO je porodníkům doporučeno, aby v této fázi přecházeli k aktivnímu vedení porodu placenty (Recommendations for the prevention of postpartum haemorrhage, 2007).

Vedení třetí fáze porodní může totiž probíhat pasivně, což znamená, že matka porodí placentu spontánně, nebo může být vedena porodníkem aktivně. Vedení aktivní znamená, že je rodičce ještě před porozením placenty podán oxytocin, počátek pupeční šňůry je zasvorkován a odstříhnut a k porození placenty se pomáhá mírným tahem za zbytek pupečníku (Brucker, 2001). Aktivní vedení porodu výrazně snižuje objem ztracené krve. Průměrná ztráta krve u matek vedených k porodu placenty aktivně činí 535ml a 680ml u matek, kterým nebylo asistováno. Ztrátu krve větší než 1000ml utrpělo 10% matek s aktivně vedeným porodem placenty a 16,8% žen, kterým nebylo asistováno (Jangsten et al., 2010). Řada dalších studií poukazuje, že při aktivním vedení třetí fáze porodní dochází k prokazatelně menším ztrátám krve matky (Spencer, 1962, Prendiville et al., 1988, Prendiville, 1996, Rogers et al., 1998, Dixon et al., 2013).

Třetí dobu porodní lze rozdělit na tři fáze – odlučovací, vypuzovací, hemostatickou (Roztočil, 2008). V první fázi odlučovací dochází k viditelnému zmenšování dělohy. Přibližně po 5 minutách se opět objevují kontrakce, které mají ovšem mnohem menší sílu než kontrakce předchozí a rodička je mnohdy nemusí pociťovat vůbec. Dochází ke zkracování hladkých svalových vláken děložní stěny – myometria a děložní stěna se stahuje. Placenta se ovšem zmenšit nemůže, a proto dochází k jejímu postupnému odlupování od dělohy. Při tomto procesu dochází k praskání uteroplacentárních cév, což zapříčiňuje krvácení mezi placentou a děložní stěnou. To vede ke vzniku retroplacentárního hematomu – krevní sraženiny, která pomáhá mechanicky odlupovat placentu.

Ve fázi vypuzovací pokračují kontrakce a ve chvíli, kdy je placenta zcela odloučena, žena sama nebo s asistencí placentu a blány porodí.

⁵ WHO - World Health Organization – Světová zdravotnická organizace

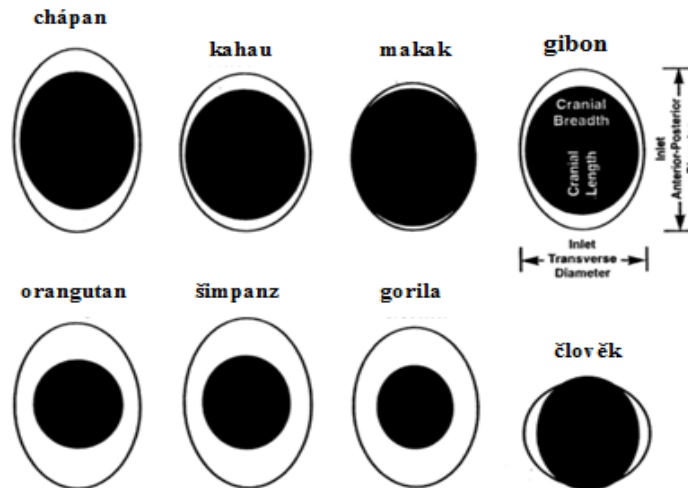
Ve třetí fázi hemostatické dochází k výraznému krvácení. Po porození placenty je ve stěně dělohy mnoho otevřených cév, které se hemokoagulační aktivitou postupně uzavírají. K dobré trombotizaci cév jsou třeba přibližně 3 hodiny. Tomuto časovému intervalu po porodu placenty se říká doba poporodní a rodička je nejvíce ohrožena krvácením dělohy (Roztočil, 2008).

Na základě ultrazvukového sledování v průběhu třetí fáze porodní, ji můžeme rozdělit do čtyř fází – latentní, kontraktální, odlučovací a vypouzečí (Herman et al., 1993). Na rozdíl od rozdělení předchozího, které bylo postaveno především na fyziologickém průběhu u matky, toto rozdělení odráží pohyb odlučované placenty.

2.1.3 Porod u primátů

Porod moderního člověka můžeme s pomocí moderních technologií zkoumat velmi podrobně. Ovšem to, jak mechanismus porodu vznikl můžeme pouze předpokládat. Jednou z možností, jak dozvědět o evoluci porodu, jsou naši příbuzní žijící primáti. Existuje mnoho studií, které popisují porod nejrůznějších druhů primátů ať už v zajetí či ve volné přírodě. Pozorovat primáty při porodu ve volné přírodě je velice obtížné. Primáti převážně rodí v noci a o samotě, stranou od skupiny (Hirata, 2011).

Nesnadný porod s člověkem sdílí menší primáti, např. makaci, giboni, tamarini atd. Poměr jejich malého těla a relativně velké hlavičky novorozeného mláděte je docela blízký lidskému cefalopelvickému poměru (Obr.3).



Obr. 3 Vztah mezi velikostí pánve matky (bílá elipsa) a hlavičky novorozeného mláděte (černá elipsa) (zpracováno podle Rosenberg a Trevathan, 2002).

Velcí primáti – orangutáni, gorily a šimpanzi – jsou nám geneticky nejbližší. Ovšem jejich cefalopelvický poměr se od toho lidského dost liší. U člověka hlavička plodu prochází porodním kanálem velice těsně, naopak pánevní východ velkých primátů je o dost větší než hlavička jejich rozených mláďat (Rosenberg a Trevathan, 2002). Tento poměr by tedy na jejich porod neměl mít vliv. Většina zaznamenaných porodů probíhá relativně jednoduše s mládětem rodícím se v okcipitálně-posteriorní pozici, tedy tváří k matčině stydké kosti (Trevathan, 1988). S převratným pozorováním ovšem přišel Hirata s kolegy, který popsal porody tří šimpanzích samic, jejichž mláďata byla porozena v okcipitálně-anteriorní pozici – obličejem směřujícím k matčině kosti křížové. Tedy směrem, jaký je vlastní lidským porodům (Hirata et al., 2011).

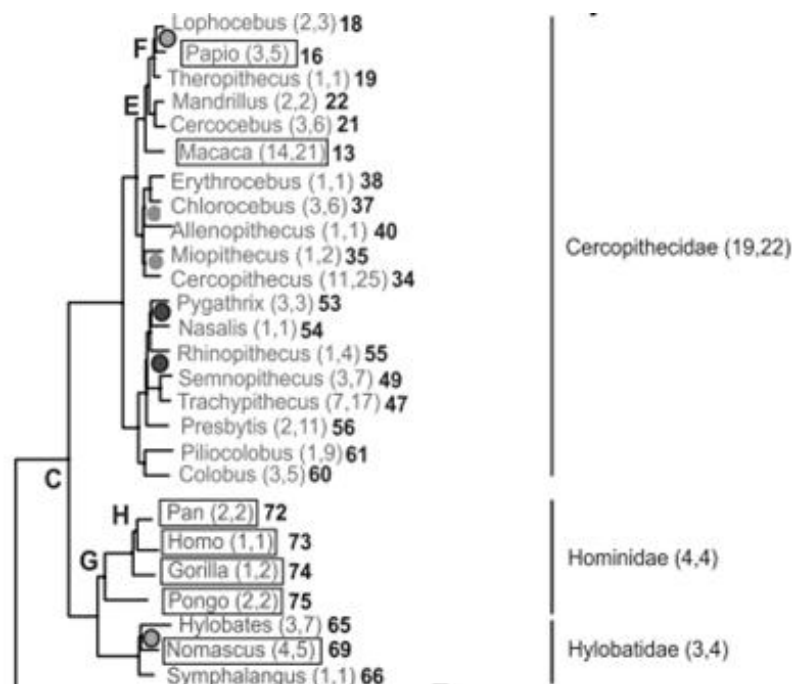
Následují kapitoly, které se zabývají porody různých druhů primátů. V poslední kapitole této části je potom srovnání porodu člověka s porody primátů.

2.1.3.1 Fylogeneze primátů

Navzdory mnohdy i velmi těsné genetické podobnosti dělí primáty od člověka mnoho milionů let. Perelman s kolegy se v aktuální studii zabývali molekulární analýzou žijících primátů. Poslední společný předek ploskonosých a úzkonosých opic žil přibližně před 36 - 50 miliony let. Skupina úzkonosých primátů se poté dělí do dvou nadčeledí – Cercopithecidae (kočkodanovití) a Hominoidea (hominoidi). Tyto dvě nadčeledi se od sebe

oddělily přibližně v období oligocénu. Nadčeleď Hominoidea se poté dále rozděluje na dvě čeledi – Hylobatidae (gibonovití) a Hominidae (hominidi) (Perelman et al., 2011).

Ze současně žijících primátů se od linie vedoucí k člověku jako první oddělili orangutani. Podle Goodmana se rod *Pongo* (orangutani) oddělil od společné linie před asi 13,9 milionu let, rod *Gorilla* (gorily) se oddělil před asi 7,2 milionu let a rod *Pan* (šimpanzi) před asi 5,9 milionu let (Goodman, 1996). V této studii z poloviny devadesátých let nacházíme velice konkrétní časové údaje. Ovšem ani v současné době, o skoro dvě desetiletí později, nejsme schopni pomocí vyspělé molekulární analýzy určit čísla přesnější a vlastně ani tak „přesná“, jaká přednesl Goodman. Glazko a Nei určili, že k oddělení šimpanzů od homininní linie došlo asi před 6 miliony lety, k oddělení goril před 7 miliony let orangutanů před 13 miliony let (Glazko a Nei, 2003). Tato data podporuje i dosavadní nejkomplexnější analýza primátů (Obr. 4), kterou provedli Perelman s kolegy. Rod *Pongo* se podle jejich zkoumání oddělil od linie vedoucí k člověku někdy před 13 - 18 miliony let a k oddělení rodu *Gorilla* od Homo-Pan linie došlo v období mezi 6 - 7 miliony let (Perelman et al., 2011).



Obr. 4 Fylogeneze úzkonosých opic. (převzato podle Perelman, 2011)

Následující kapitoly budou řazeny právě podle fylogeneze. Nejprve tedy jsou představeny porody primátů, kteří jsou nám fylogeneticky nejvzdálenější a postupně se budeme přibližovat k lidské vývojové linii. Zaměřeno je především na ty druhy, u kterých

máme dostatečnou dokumentaci. Porod u primátů je většinou totiž rychlý a určit jeho načasování rozhodně není jednoduché (Hirata, 2011).

2.1.3.2 Porod makaků

Makakové patří do čeledi Cercopithecidae (kočkodanovití). Ta je dále rozdělena na dvě podčeledi - *Cercopithecinae* (kočkodani) a *Colobinae* (hulmani). Makaci spadají do podčeledi *Cercopithecinae*, ve které patří do tribu *Papionini* (paviáni).

Samice makaků vykazují stejné znaky v chování v průběhu porodu – dotýkají se vulvy a následně si olizují prsty, rodí v pozici v dřepu a rukama napomáhají plodu při vybavení. Rozdíly mezi samicemi se objevily například v délce jednotlivých částí porodu, ve fyzickém stavu novorozených mláďat a v chování matek bezprostředně po porodu (Turner et al., 2010).

Porody čtyř samic druhu Makak červenolící (*Macaca fuscata*) analyzovali Turner s kolegy v Awajishima Monkey Center (AMC) v Japonsku. Tři samice pocházely přímo z AMC a přivedly na svět živá mláďata. Dva porody byly natočeny přímo a jeden porod byl analyzován z videozáznamu z roku 1993. Čtvrtý porod, který je v práci analyzován, byl natočen v roce 2006 v Primate Research Institute⁶ Univerzity v Kyoto. Při tomto porodu přišlo na svět mrtvé mládě (Turner et al., 2010).

Turner s kolegy rozdělili průběh porodu na tři měřitelné části 1) fáze předporodní - od chvíle, kdy samice začaly kontrakce, do momentu zahlédnutí hlavičky mláděte; 2) fáze porodní - od zahlédnutí hlavičky do úplného vypuzení mláděte; 3) fáze poporodní – čištění po porodu, konzumace placenty (Turner et al., 2010).

U tří samic, jejichž porod skončil porozením živého mláděte, trvala předporodní fáze 51:45 min, 10:58 min, 32:28 min. U čtvrté samice, která porodila mrtvé mládě trvala první fáze 3:02:57 hod (Turner et al., 2010). Pro srovnání první fáze porodní u žen vícerodiček je 5,7 hodiny (Kilpatrick and Laros, 1989). Fáze porodní trvala u samic 1:55 min, 2:52 min, 42:16 min. U čtvrté samice trvala i tato fáze nejdéle ze všech pozorovaných – 51:16 min. Z toho lze usuzovat, že délka porodu je spjatá s fyzickým stavem plodu a jeho pozicí. Selektce zjevně vede k co nejkratším porodům (Turner et al., 2010). Pro porovnání fáze vypuzovací u ženy vícerodičky trvá v průměru 19 minut (Kilpatrick and Laros, 1989).

⁶ Primate Research Institute – Institut na výzkum primátů

Tři samice, které přivedly na svět živé mládě, vykazovaly při porodu standartní znaky. Rodily v podřepu, olizovaly mládě a pomáhaly jeho porození a zkonzumovaly placentu. Všechna tato mláďata se rodila v okcipitálně-posteriorní pozici hlavičky vůči matce, tak jak je u makaků běžné a všechny samice manuálně napomáhaly průchodu porodním kanálem (Turner et al., 2010). Podobné projevy chování pozorovali například Kemps a Timmermans, na pěti samicích druhu *Macaca fascicularis* (Makak jávský) (Kemps a Timmermans, 1982).

2.1.3.3 Porod orangutanů

Jak již bylo zmíněno výše, rod *Pongo* se oddělil od linie vedoucí k člověku někdy před 13 - 18 miliony let (Perelman et al., 2011). V současné době existují pouze dva druhy tohoto rodu - *Pongo pygmaeus* (orangutan bornejský) a *Pongo abelii* (orangutan sumaterský) (Brandon-Jones et al., 2004).

Galdikas popisuje dva porody samic orangutána bornejského, které byly zaznamenány ve volné přírodě. Jedná se o vůbec první porody tohoto druhu spatřené ve volné přírodě. Studie tedy převážně porovnává poznatky nově získané s poznatky, které byly vypořizovány u orangutanů v zajetí. První porod byl pozorován v roce 1977 a samice Fern byla prvorodička. Druhý porod byl pozorován v roce 1979 a jednalo se o víceroďičku Fran, konkrétně matku první pozorované samice.

Porod Fern trval asi 14 hodin a probíhal ve vystavěném hnízdě, přes které nebylo možné pozorovat celý průběh. Druhá samice Fran porodila v noci a přesný průběh také nebyl zaznamenán. Ovšem byly pozorovány značné rozdíly v chování jednotlivých samic v období před začátkem porodu i v jeho pozdějších fázích. Tyto rozdíly je možné přisuzovat rozdílnému věku a hlavně tomu, o kolikáté těhotenství v pořadí se jednalo. U prvorodičky Fern byla několik dní před porodem pozorována výrazně snížená fyzická aktivita a většinu času trávila ve vystavěném hnízdě. Naopak chování víceroďičky Fran se v době před porodem nijak výrazně nezměnilo, pohybovala se, jedla a komunikovala s ostatními jako předtím. Po porodu také bezprostředně pozřela placentu na rozdíl od mladší Fern (Galdikas, 1982).

2.1.3.4 Porod goril

Rod *Gorilla* se od společné linie vedoucí k člověku a šimpanzům oddělil někdy před 6-7 miliony let (Perelman et al., 2011). V současnosti žijí dva druhy goril, a to *Gorilla*

beringei (gorila východní /horská) a *Gorilla gorilla* (gorila západní/nížinná). Tyto dva druhy se dále rozdělují na několik poddruhů.

Skupinu goril východních/horských pozorovala Steward 23 měsíců ve Rwandě. V daném období se ve skupině odehrál jeden porod. Rodící samice byla pojmenována Marchessa a jednalo se o vícerodičku. Na Marchesse nebyly pozorovány nijak výrazné známky těhotenství. Její chování se až do doby těsně před porodem víceméně nezměnilo a fyzické změny jako nápadné zvětšení břicha také nebyly nápadné. V průběhu samotného porodu byla dle pozorování velice neklidná, což se projevovalo častými změnami pozice, obzvláště v první fázi porodu. Předporodní fáze trvala přibližně 30 minut. Poté, co se objevila hlavička mláděte trvalo asi 3 minuty než došlo k jeho porození. Následně se asi na 40 minut vzdálila a při jejím návratu už bylo mládě kompletně očištěné a nikde nebyly stopy po krvi ani placentě. (Steward, 1977).

Gorily nížinné jsou úspěšně chovány i v pražské ZOO. V posledních 8 letech proběhlo na půdě pražské ZOO několik porodů. Prvním narozeným mládětem v Tróji byla Moja, narozena 13.12.2004 samici Kijivu. Některé z porodů byly zaznamenány na video a porody z posledních let komentuje ředitel ZOO Miroslav Bobek, ovšem oficiální výsledky a pozorování většinou zůstaly nepublikovány.

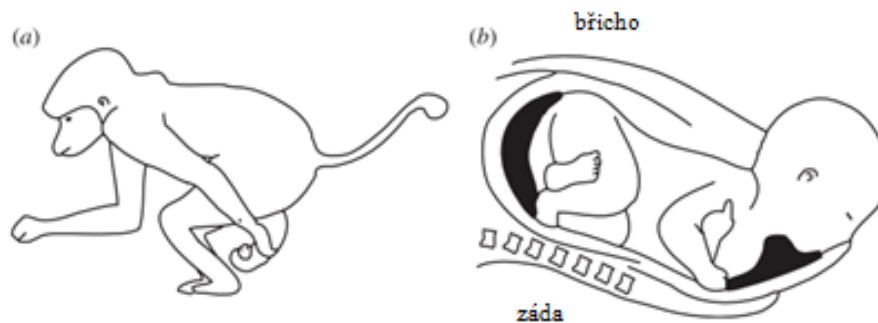
2.1.3.5 Porod šimpanzů

Šimpanzi jsou nejbližší žijící příbuzní člověka, kteří se od homininní linie oddělili přibližně před 6 miliony let (Glazko a Nei, 2003). Známe dva žijící druhy *Pan troglodydes* (šimpanz učenlivý) a *Pan paniscus* (šimpanz bonobo) (Videan a McGrew, 2001).

Pánev u *Pan troglodydes* (šimpanz učenlivý) je víceméně stejná jako u ostatních primátů vyjma člověka. Všechny pánevní roviny jsou předozadně oválné a zadní stěna porodního kanálu je spíše svalová než kostěná. Plod při porodu vykonává rotace pokud se setkává s odporem porodních cest. Vzhledem k velikosti pánve matky a hlavičky mláděte, není u šimpanze nutné, aby plod v porodním kanálu rotoval. To, v jak velké flexi bude hlavička rodícího se mláděte, rozhoduje odpor, jaký kladou měkké tkáně (Tague a Lovejoy, 1986).

Jedno z kritérií, které dělá lidský porod vyjimečným je pozice, v jaké se dítě rodí. Hlavička dítěte se za standartních okolností rodí v okcipitálně-anteriorní pozici – tedy

obličejem směrem od matky (Trevathan, 1988). Toto tvrzení bylo mnohokrát potvrzeno pozorováním ostatních primátů, jejichž porod se vyznačuje porozením mláděte v okcipitálně-posteriorní pozici – tedy obličejem směrem ke stydké kosti matky (Obr. 5).



Obr. 5 Schématický nákres porodu hlavičky novorozence. (a) okcipitálně-posteriorní pozice u opic, (b) okcipitálně-anteriorní pozice u člověka (zpracováno podle Hirata et al., 2011).

Ovšem jak se v nedávné době ukázalo, nemusí to být zcela pravda. Hirata s kolegy, pozoroval porodní mechanismus u tří samic šimpanze (*Pan troglodytes*) v Great Ape Research Institute⁷ v Japonsku.

Vzhledem k tomu, že samice byly chovány v zajetí pod dozorem veterinářů a vědců, byla zachycena velmi přesná data. Jednalo se tedy o tři samice – Tsubaki, Misaki, Mizuki.

Všechny tři byly prvoroďičky, všechny tři porodily potomka ženského pohlaví a jak ukázala následná analýza DNA, všechny se úspěšně pářily s jedním samcem. Samicím byly pravidelně odebírány vzorky moči, na základě kterých byla přesně určená délka gestace (Tsubaki – 248 dní, Misaki – 243 dní, Mizuki – 235 dní). V počátku porodu byly samice separovány od ostatních členů skupiny. Dále jejich porod probíhal přirozeně, bez zásahu člověka (Hirata et al., 2011).

Ve všech případech se mláďata narodila v okcipitálně-anteriorní pozici. První s přetočením asi o 30° vpravo, druhé asi o 15° vlevo a třetí téměř bez naklonění. Raménka všech tří mláďat byla při porodu rovnoběžně se sagitálním průměrem.

Hirata et al., 2011, tvrdí, že i hlavička šimpanzů rotuje v závislosti na poloze zbytku těla v porodním kanálu. Hlavička tedy vykonává vnější rotaci na stejném principu, jako je tomu u lidského porodu. Hlavička rotuje, aby se dostala do přirozené pozici vůči ramenům, která zůstávají v porodním kanále.

⁷ Great Ape Research Institute – Institut pro výzkum lidoopů

Člověk i šimpanz se oba vyznačují širokými rameny. Ovšem vzhledem k velikosti porodního kanálu lidoopů a relativně malé hlavičce mláděte, se to nejevilo jako významný aspekt ovlivňující porod (Trevathan and Rosenberg, 2000). Zjištění Hiraty a jeho kolegů může výrazně změnit naše názory a předpoklady o vzniku rotačního porodního mechanismu.

2.1.4 Srovnání porodu člověka s jeho žijícími příbuznými

Pokud zatím nebudeme brát v potaz studii Hiraty a jeho kolegů, jejíž závěry vyžadují ověření, jsou všeobecně největší rozdíly mezi porodem člověka a porodem nehumánních primátů tyto:

1. Hlavička lidského donošeného plodu vstupuje do porodního kanálu v přímé či příčné pozici, kdežto mláďata ostatních primátů vstupují do porodních cest v pozici sagitální.
2. Lidský plod při průchodu porodním kanálem mívá kost křížovou a kost stydkou ve stejný moment, kdežto většina mláďat nehumánních primátů nejprve mívá kost křížovou a následně kost stydkou.
3. Plod u člověka vykonává vnitřní rotaci, aby si usnadnilo průchod porodními cestami a následně vykonává vnější rotaci, aby vyrovnalo pozici s raménky. Mláďata ostatních primátů nevykonávají rotace vzhledem k větší velikosti porodního kanálu samice.
4. Hlavička novorozence se vybavuje v okcipitálně-anteriorní pozici, kdežto rodič se hlavička mláděte u ostatních primátů se vybavuje v okcipitálně-posteriorní pozici, kdy je samice schopna sama svému mláděti uvolnit dýchací cesty a pomoci si rukama porodit zbytek těla.

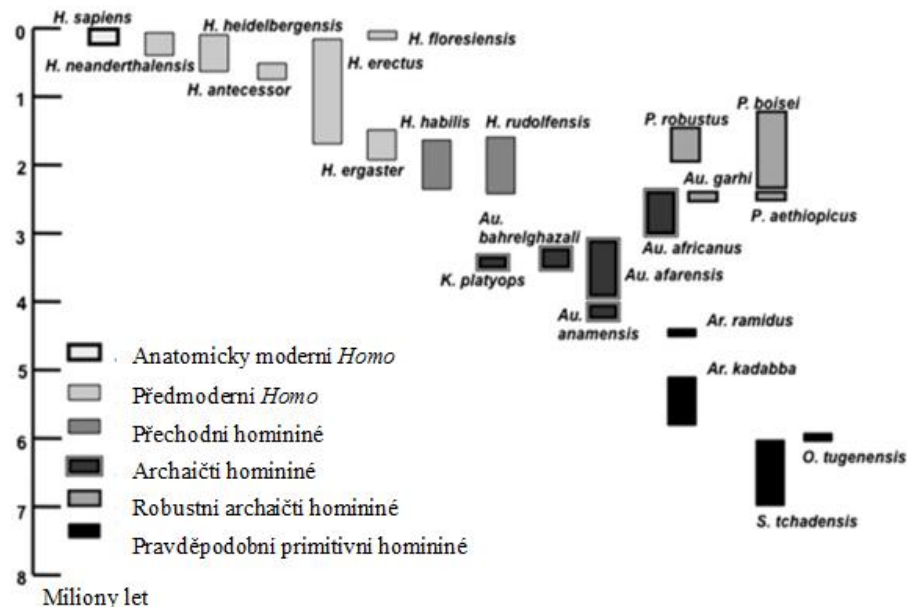
Tradičně je proces porodu u primátů až na výjimky považován za jednoduchý proces (Trevathan, 1988).

Ovšem pokud vezmeme v potaz studii Hirata a kolegů, mechanismus lidského porodu není tak unikátní, jak bylo celá desetiletí předpokládáno. Lze si klást otázku, zda se nemůže jednat o ancestrální preadaptaci, která sahá dál za australopitéky? O nichž si jako o prvních homininech myslíme, že součástí jejich porodu mohly být rotace hlavičky plodu při průchodu pánevním kanálem matky. Nebo je možné, že se jedná o adaptaci relativně mladší či nedávnou?

2.2 Odhadovaný průběh porodu v evoluci homininů

2.2.1 Fylogeneze homininů

Poslední společný předek, kterého člověk sdílel s šimpanzem, žil přibližně před 6 - 7 milony let (Perelman et al., 2011). Koncem miocénu se tedy v Africe objevují primáti, kteří vykazují homininní znaky.



Obr. 6 Rozdělení homininů a jejich umístění na časové ose (zpracováno podle Wood, 2010).

Podle rozdělení fosilních nálezů, které použil Wood (Obr. 6), do takzvaných pravděpodobných homininů řadíme *S. tchadensis*, *O. tugenensis*, *Ar. kadabba* a *Ar. ramidus* (Wood, 2010). Za nejstaršího zástupce homininní linie je považován *Sahelanthropus tchadensis*. V Čadu byla nalezena téměř kompletní lebka, tři spodní čelisti a několik zubů. Podle spodiny lebeční se dá usuzovat, že se *Sahelanthropus tchadensis* pohyboval vzpřímeně po dvou končetinách (Zollikofer et al., 2005). Dalším nálezem z počátku lidské linie je nález stehenní kosti, jejíž stáří bylo odhadnuto na 6 milionů let. Jedná se o druh *Orrorin tugenensis* a podle nalezeného femuru je pravděpodobné, že se jednalo o bipedního jedince (Richmond a Jungers, 2008). *Ardipithecus ramidus* žil ve východní Africe. Vykazuje znaky, které jsou blíže člověku než opici. Byl schopný chodit vzpřímeně a špičáky samců nedominují chrupu tak výrazně jako je tomu například u šimpanzů (Lovejoy, 2009).

Do skupiny archaických homininů podle Wooda patří všichni známí zástupci rodu *Australopithecus* a *Kenyanthropus platyops* (Wood, 2010). V příbuznostech mezi

jednotlivými druhy australopitéků je mnoho nejasností, ovšem díky nedávnému nálezu Woranso-Mille se můžeme s větší pravděpodobností domnívat, že *Au. anamensis* a *Au. afarensis* jsou ve vztahu předek - potomek (Haile-Selassie et al, 2010). V této skupině je nutno hledat kořeny lidské evoluční linie.

Do takzvaných předmoderních zástupců rodu *Homo* patří mimo jiné i *H. erectus* a *H. neanderthalensis* (Wood, 2010), kterým budou věnovány samostatné kapitoly.

V následujících kapitolách se zaměříme pouze na homininy, u kterých máme fosilní nálezy pánve či jejích fragmentů.

2.2.1 Australopitéci

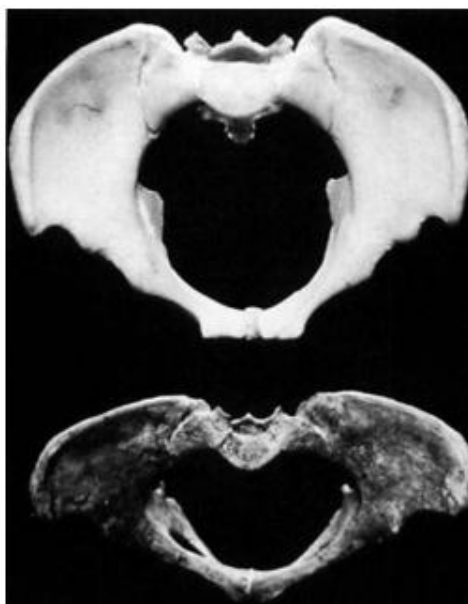
Nejtěžejnější nálezy pro studium pánve a s ním spojeného porodního mechanismu jsou nálezy *Au. afarensis* A.L. 288-1 a *Au. africanus* STS 14. Jejich stáří je přibližně 3,6 - 3,9 milionu let (Haile-Selassie et al., 2010).

Pánev A.L. 288-1 vykazuje znaky chůze po dvou. Rozdíly, které bychom mohli sledovat při srovnání s velkými primáty jsou výsledkem raných adaptací na vzpřímený postoj. Stále větší převaha pohybování se po dvou vyústila ve změnu pánevních parametrů. Předozadní rozměr (AP) se zkrátil a pánev se rozšířila v příčném rozměru (TR). Pánev Lucy má ve srovnání s člověkem menší AP/TR poměr. U člověka je to konkrétně: pánevní vchod 0,88, pánevní úžina 1,10, pánevní východ 1,05; u Lucy je to ve stejném pořadí 0,58, 0,59 a 0,74. Na základě těchto výsledků a dalších měření lze odvodit, že pánev AL 288-1 byla přibližně stejně široká, avšak mnohem užší v předozadním rozměru (Abitbol, 1991).

Princip mechanismu porodu spočívá v tom, že hlavička novorozence je orientována tak, aby její největší rozměr korespondoval s nejširším pánevním rozměrem. Díky tomu vznikají rotace, kdy hlavička vykonává pohyb, aby se přizpůsobila pánevním rozměrům matky (Abitbol, 1991). Vzhledem k velikosti mozkovny dospělého jedince můžeme odhadnout, že mozkovna novorozence nebyla větší než mozkovna mláděte šimpanze (Leutenegger, 1987).

Pánev A.L. 288-1 je platypeloidního tvaru (Obr. 7). U současných žen, které mají platypeloidní pánev je porod poměrně obtížný a většinou je vhodnější provést císařský řez (Walrath, 2003).

Pokud budeme usuzovat, že hlavička novorozence A.L. 288-1 byla stejně velká jako šimpanzího mláděte, její rozměry by byly 7,1 cm v biparietálním rozměru a 8,3 cm v okcipitofrontálním rozměru. Anteroposteriorní rozměr pánve A.L. 288-1 je 7,2 cm v úžině pánevní a 7,1 cm v pánevním východu. Novorozenec se tedy pravděpodobně rodil v pozici, kdy okcipitofrontální rozměr jeho hlavičky byl souběžný s transverzálním rozměrem a biparietální byl souběžný s anteroposteriorním rozměrem pánve (Tague a Lovejoy, 1986). Pravděpodobně byl jejich porod těžší než porod u současných opic, ale méně náročný než je porod člověka (Tague a Lovejoy, 1998).



Obr. 7 Porovnání dvou pánví. V horní části obrázku pánve Homo sapiens a ve spodní části rekonstruovaná pánve A.L. 288 (převzato podle Abitbol, 1991).

Opačný názor na problematiku porodu A.L. 288-1 má Berge a její kolegové. Podle jejich výzkumu je porodní mechanismus australopitéků charakterizován vnitřní rotací a flexí hlavičky (Berge et al., 1984). Porovnáním rozměrů pánve A.L. 288-1 a STS 14 s pánvemi šimpanzů a člověka bylo zjištěno, že pánve australopitéků jsou podobnější lidským pánvím více než šimpanzím (Bouhallier et al., 2004). Pravděpodobně tedy i porodní mechanismus byl více podobný lidskému. Ovšem zakřivení osy pánve nebylo takové jako u moderní ženy a plod australopitéků nejspíš nevykonával tak komplikovaný soubor rotací. Toto zjištění by dokládalo to, že unikátní lidský porodní mechanismus je velice starou záležitostí (Bouhallier et al., 2004).

Dalším stěžejním materiálem jsou dvě částečné pánve *Australopithecus sediba* nalezené v Jižní Africe. Stáří těchto ostatků se datuje do období 1,95 - 1,78 milionu let. Tyto kosterní nálezy vykazují některé znaky typické pro australopitéky obzvláště v kraniodentální oblasti. Ovšem převážně postkranialní části těla vykazují spíše znaky typické pro rod *Homo* (Berger et al., 2010). Tento druh se pravděpodobně vyvinul z *Australopithecis africanus* a mohl by být přímým předkem moderního člověka (Berger, 2012).

V případě prvního nálezu (MH1) se jedná o nedospělého jedince mužského pohlaví. Mozková kapacita tohoto jedince byla 420 až 440 cm³ (Berger et al., 2010). Mozek novorozenců *Au. sediba* pravděpodobně nebyl větší než u ostatních australopitéků, tedy přibližně 153 až 201 cm³ a nejspíš ani velikost těla žen se mezi australopitéky nijak výrazně nelišila (Berger et al., 2010).

Pánev jedince MH2 je svými proporcemi relativně podobná dříve zkoumaným fosiliím A.L. 288 a STS 14. Ovšem pánevní vchod MH2 je širší v sagitálním rozměru, tedy více než u platypeloidní pánve A.L. 288, a tak připomíná pánev gynekoidního typu, se kterou se setkáváme u anatomicky moderního člověka (Kibii et al., 2011). Navzdory malým rozdílům mezi pánevemi *Au. afarensis*, *Au. africanus* a *Au. sediba* je pravděpodobné, že tyto druhy sdílely velmi podobný porodní mechanismus.

Trevathan a Rosenberg definují porodní mechanismus moderního člověka jako adaptaci, která vznikla jako přizpůsobení na průchod velké hlavičky a širokých ramen novorozence pánevním kanálem. Široká ramena jsou specifická pro všechny velké žijící primáty, nicméně díky velkým rozměrům samičí pánve a malým rozměrům plodu, nepředstavují u primátů mimo člověka velké riziko při porodu. Podle Trevathan a Rosenberg u australopitéků nutně nedocházelo k rotaci hlavičky. Ovšem po jejím porození byl okcipitofrontální rozměr souběžně s transverzálním rozměrem pánve, což pravděpodobně neumožňovalo porodit raménka. V tom okamžiku musela proběhnout rotace hlavičky, která by vyrovnala její pozici vůči raménkům (Trevathan a Rosenberg, 2000).

2.2.2. Homo erectus

Nalezených fosilních pozůstatků pánve *H. erectus* je velmi málo. Pánve je možné studovat pouze na dvou nálezech, a to nálezu KNM-WT 15000 (Nariokotome Boy) mužského pohlaví (Walker a Leakey, 1993) a na BSN49/P27 ženského pohlaví (Simpson et al., 2008).

Všeobecně se má za to, že *H. erectus* byl jedním z prvních homininů, kteří kolonizovali Eurasijský kontinent (Rightmire, 2004). Protože KNM-WT 15000 je navíc nedospělý jedinec, lze se opřít pouze o nález pánve z oblasti Gona.

Pánev ženy *H. erectus*, která byla nalezena v Goně v Etiopii, vykazuje moderní znaky, ale také mnohé znaky které jsme mohli pozorovat u australopitéků. Ovšem je lépe přizpůsobená na porod novorozenců s velkým mozkem (Simpson et al., 2008). Průměrná kapacita mozkovny *H. erectus* je 973 cm^3 (Rightmire, 2004). Pro porovnání kapacita mozkovny moderního člověka je asi 1350 cm^3 (Foley a Lee, 1991). Z nalezených pánví je možné odhadovat, že ženy *H. erectus* byly schopné porodit dítě s mozkovnou o kapacitě 315 cm^3 (Simpson et al., 2008). Pozůstatky nalezené u jezera Turkana v Keni, jsou signifikantně menší než lidské pánve a porod novorozence o velikosti současného dítěte by pro ně byl nemožný. Novorozenci *H. erectus* byly pravděpodobně sekundárně altriciální, stejně jako je tomu u *H. sapiens* (Brown et al., 1985).

Homo erectus měl pravděpodobně rotační mechanismus porodu, nicméně ne v takové podobě, v jaké ho má moderní člověk. Relativně hladký porod hlavičky byl doplněn externí rotací hlavičky na vyrovnání osy těla a snadnému porození ramen (Rosenberg a Trevathan, 2002).

2.2.3 Neandertálci

Weaver a Hublin provedli rekonstrukci pánevních fragmentů z Tabunu v Izraeli, které se datují do období před 100-60 tisíci lety. Podle jejich výsledků se velikost pánve ani mozkovny dospělců a novorozenců *H. neanderthalensis* nijak výrazně neliší od *H. sapiens*. Neandertálci tedy podle nich měli porodní mechanismus již stejně složitý jako moderní lidé (Weaver a Hublin, 2009).

Jejich teorii částečně podporuje i tvrzení Rosenberg, která předpokládá, že velikost pánve určuje u obou druhů stejný mechanismus. Délka pubické kosti u neandrtálské ženy se blíží horní hranici variability, kterou nacházíme u moderních žen. Podle Rosenberg a kolektivu je délka pubické kosti a velikost porodního kanálu závislá na velikosti plodu, který je ovlivněn váhou matky. Tedy v robustních populacích se rodily velké děti a ženy v takových populacích měly delší stydkou kost než ženy v populacích gracilnějších (Rosenberg et al., 1988).

Neandertáci měli větší objem mozkovny než má anatomicky moderní člověk. Ovšem to, jak velký mozek měli novorozenci lze jen spekulovat (Ruff et al., 1997). K objasnění této otázky přispěly nálezy tří dětských koster ve věku asi 2 týdny (Mezmaiskaya, Rusko), 1,6 roku a 2 roky (Dederiyech cave, Sýrie). Mozková kapacita prvního zmíněného dítěte, které zemřelo jeden až dva týdny po porodu, je v rozmezí 422 - 436 cm³ (Ponce de León et al., 2008). Díky tomu je možné předpokládat, že vývoj mozku probíhal u neandertálce a anatomicky moderního člověka podobnou rychlostí. Nově zrekonstruovaná byla pánev neandertálské ženy Tabun C1, která žila asi před 60 – 100 tisíci lety. Rekonstrukce vedla k zjištění, že porodní kanál, jeho objem ani úhel osy jednotlivých rovin (vchod, úžina a východ) se příliš neliší od porodního kanálu současného člověka (Weaver a Hublin, 2009). Podobná velikost hlavičky novorozence a velikost mateřské pánve (Obr. 8) by znamenala, že neandertálci měli stejně komplikovaný porodní mechanismus jako anatomicky moderní člověk.



Obr. 8 Rekonstruovaná pánev Tabun C1 a v ní vložená hlavička novorozence z Mezmaiskaye (převzato podle Ponce de León et al., 2008)

Opačný názor zastává Franciscus, který na základě rekonstrukce pánve Tabun C1 míní, že porod neandertálců se přeci jen lišil od porodu anatomicky moderního člověka. Pánevní východ Tabun C1 je totiž oválný v transverzálním průměru. To by mohlo znamenat, že hlavička dítěte vešla do porodního kanálu v okcipitálně posteriorní pozici a v této pozici pokračovala cestu porodními cestami až k samotnému vybavení – tedy bez rotace (Franciscus, 2009).

3. ZÁVĚR

Porod člověka je v mnoha ohledech velmi specifický. Bakalářská práce byla orientována především na výjimečnost druhé fáze porodní, při které dochází k samotnému porození dítěte. Tato fáze je provázena komplikovaným rotačním mechanismem, kdy je hlavička plodu naváděna svým nejmenším poloměrem matčinou pánví. Jako součást rotačního mechanismu je chápán i mechanismus porodu ramének, kdy se ramena orientují postupně do porodního kanálu.

Vznik rotací je evoluční odpovědí na bipedii a značnou cefalizaci – dva jevy, které člověka odlišují od ostatních primátů. Díky tomu je odlišný i průběh jejich porodu. Lidský plod vstupuje do porodního kanálu hlavičkou v transverzální pozici a po sérii rotací je porozen v okcipitálně-anteriorní pozici. U primátů plod vstupuje do porodního kanálu v sagitální pozici a hlavička je porozena v okcipitálně-posteriorní pozici. Porodní mechanismus primátů se tedy zdá být mnohem primitivnější. Nedávná studie Hiraty a kolegů ukazuje, že mechanismus lidského porodu nemusí být tak unikátní, jak bylo předpokládáno. Tato studie by měla iniciovat další pozorování v dané oblasti.

Nelze vyloučit, že se jedná o ancestrální preadaptaci, kterou mohl mít náš společný předek. Na základě nashromážděných poznatků se domníváme, že porodní mechanismus člověka je evolučně velice starou záležitostí. Zda hlavička rotovala v pánvi je velmi náročné na posouzení, nicméně přikláníme se ke studii Berge a kolegů, kteří předpokládají jednoduchý rotační mechanismus již u australopitéků. Za součást rotačního mechanismu považujeme i rotace ramének, které porod australopitéků také velmi pravděpodobně provázely.

4. SEZNAM LITERATURY

- Abitbol M. 1991. Ontogeny and Evolution of Pelvic Diameters in Anthropoid Primates and in *Australopithecus Afarensis* (AL 288-1). *American journal of physical anthropology* 85:135–148.
- Berge C, Orban-Segebarth R, Schmid P. 1984. Obstetrical interpretation of the australopithecine pelvic cavity. *Journal of Human Evolution* 13:573-587.
- Berger LR, Ruiters D, Churchill S, Schmid P, Carlson K, Dirks P, and Kibii J. 2010. *Australopithecus sediba* : A New Species of Homo-Like Australopithec from South Africa. *Science* 328:195–204.
- Berger LR. 2012. *Australopithecus sediba* and the earliest origins of the genus *Homo*. *Journal of Anthropological Sciences* 90:1–16.
- Boddy a M, McGowen MR, Sherwood CC, Grossman LI, Goodman M, and Wildman DE. 2012. Comparative analysis of encephalization in mammals reveals relaxed constraints on anthropoid primate and cetacean brain scaling. *Journal of evolutionary biology* 25:981–94.
- Bouhallier J, Berge C, and Penin X. 2004. Analyse Procuste de la cavité pelvienne des australopithèques (AL 288, Sts 14), des humains et des chimpanzés : conséquences obstétricales. *C.R. Palevol* 3:295–304.
- Brandon-Jones D, Eudey AA, Geissmann T, Groves CP, Melnick DJ, Morales JC, Shekelle M, and Stewart C. 2004. Asian Primate Classification. *International Journal of Primatology* 25:97–164.
- Brown F, Harris J, Leakey R, and Walker A. 1985. Early *Homo erectus* skeleton from west lake Turkana, Kenya. *Nature* 316:788–791.
- Brucker MC. 2001. Management of the third stage of labor: An evidence-based approach. *Journal of Midwifery and Women's Health*

- Caldwell W, and Moloy H. 1938. Anatomical Variations in the Female Pelvis: Their Classification and Obstetrical Significance. *Section of Obstetrics and Gynecology* 32:1–30.
- Cunningham FG. 2005. *Williams Obstetrics*. Vol 122. New York: McGraw-Hill.
- Dawood M, Wang C, Gupta R, and Fuchs F. 1978. Fetal contribution to oxytocin in human labor. *Obstetrics and gynecology* 52:205–209.
- Di Renzo G, Rosati A, Sarti R, Cruciani L, and Cutuli A. 2007. Does Fetal Sex Affect Pregnancy Outcome? *Gender Medicine* 4:19–30.
- Dixon L, Tracy SK, Guilliland K, Fletcher L, Hendry C, and Pairman S. 2013. Outcomes of physiological and active third stage labour care amongst women in New Zealand. *Midwifery* 29:67–74.
- Doležal A. 2007. *Porodnické operace*. Praha: Grada Publishin a.s.
- Foley R, Lee P, and Al. E. 1991. Ecology and energetics of encephalization in hominid evolution. *The Royal Society* 334:223–232.
- Franciscus RG. 2009. When did the modern human pattern of childbirth arise? New insights from an old Neandertal pelvis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106:9125–6.
- Fuchs A-R, Fuchs F, Husslein P, Soloff M, and Fernstrom M. 1982. Oxytocin Receptors and Human Parturition: A dual role for oxytocin in the initiation of labor. *Science* 215:1396–1398.
- *Fujiwara T, Imamichi T. 1966. Breeding of cynomolgus monkeys as an experimental animal. *Japanese journal of medical science & biology* 19:225, cit podle Kemps A, and Timmermans P. 1982. Parturition behaviour in pluriparous Java-macaques (*Macaca fascicularis*). *Primates* 23:75–88.
- Gabbe S. 2012. *Obstetrics: Normal and problem pregnancies*. Philadelphia: Elsevier Saunders.

- Galdikas B. 1982. Wild Orangutan Birth at Tanjung Puting Reserve. *Primates* 23:500–510.
- Glazko G V., and Nei M. 2003. Estimation of Divergence Times for Major Lineages of Primate Species. *Molecular Biology and Evolution* 20:424–434.
- Goodman M. 1996. Epilogue : A Personal Account of the Origins of a New Paradigm. *Molecular phylogenetics and evolution* 5:269–285.
- Grabowski MW. 2012. Hominin Obstetrics and the Evolution of Constraints. *Evolutionary Biology* 40:57–75.
- Haile-selassie Y, Saylor BZ, Deino A, Alene M, and Latimer BM. 2010. New Hominid Fossils From Woranso-Mille (Central Afar , Ethiopia) and Taxonomy of Early *Australopithecus*. 417:406–417.
- Harris B. 1984. Shoulder Dystocia. *Clinical Obstetrics and Gynecology* 27:106–111.
- Herman A, Weinraub Z, Bukovsky I, Arieli S, Zabow P, Caspi E, Ron-El R. 1993. Dynamic ultrasonographic imaging of the third stage of labor: new perspectives into third-stage mechanisms. *American journal of obstetrics and gynecology* 168:1496-1499
- Hirata S, Fuwa K, Sugama K, Kusunoki K, and Takeshita H. 2011. Mechanism of birth in chimpanzees: humans are not unique among primates. *Biology letters* 7:686–8.
- Cheng YW, Hopkins LM, and Caughey AB. 2004. How long is too long : Does a prolonged second stage of labor in nulliparous women affect maternal and neonatal outcomes? *American Journal of Obstetrics and Gynecology* 191:933–938.
- Cheng YW, Hopkins LM, Jr RKL, and Caughey AB. 2007. Duration of the second stage of labor in multiparous women : maternal and neonatal outcomes. *American Journal of Obstetrics and Gynecology* 196:585.e1–585.e6.
- Jangsten E, Mattsson L-A, Lyckestam I, Hellstrom A-L, and Berg M. 2010. A comparison of active management and expectant management of the third stage of labour : a Swedish randomised controlled trial. *An International Journal of Obstetrics and Gynecology*:362–369.

- Kamel RM. 2010. The onset of human parturition. *Archives of gynecology and obstetrics* 281:975–82.
- Kemps A, and Timmermans P. 1982. Parturition behaviour in pluriparous Java-macaques (*Macaca fascicularis*). *Primates* 23:75–88.
- Kibii JM, Churchill SE, Schmid P, Carlson KJ, Reed ND, De Ruiter DJ, and Berger LR. 2011. A partial pelvis of *Australopithecus sediba*. *Science (New York, N.Y.)* 333:1407–11.
- Kilpatrick SJ, Laros Jr RK. 1989. Characteristics of normal labor. *Obstetrics & Gynecology*, stránky 85-87.
- Kurki HK. 2013. Bony pelvic canal size and shape in relation to body proportionality in humans. *American Journal of Physical Anthropology* 000:1–14.
- Leifer G. 2004. Úvod do porodnického a pediatrického ošetrovatelství. Praha: Grada Publishing a.s.
- Leutenegger W. 1987. Neonatal brain size and neurocranial dimensions in Pliocene hominids: implications for obstetrics. *Journal of Human Evolution* 16:291–296.
- Lindburg DG. 1982. Primate obstetrics: The biology of birth. *American Journal of Primatology* 3:193–199.
- Lovejoy CO. 1988. Evolution of human walking. *Scientific American* 259:118–125.
- Lovejoy CO. 2005. The natural history of human gait and posture. Part 1. Spine and pelvis. *Gait & posture* 21:95–112.
- Lovejoy CO. 2009. Reexamining Human Origins in Light of *Ardipithecus ramidus*. *Science* 326:74–74e8.
- Pařízek A. 2002. Porodnická anestezie a analgezie. Praha: Grada Publishing a.s.
- Perelman P, Johnson WE, Roos C, Seuá HN, Moreira MAM, Kessing B, Pontius J, Roelke M, Rumpler Y, et al. 2011. A Molecular Phylogeny of Living Primates. *Primate Phylogeny* 7:1–17.

- Ponce de León MS, Golovanova L, Doronichev V, Romanova G, Akazawa T, Kondo O, Ishida H, and Zollikofer CPE. 2008. Neanderthal brain size at birth provides insights into the evolution of human life history. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105:13764–8.
- Prendiville W. 1996. The prevention of post partum haemorrhage : optimising routine management of the third stage of labour. *European Journal of Obstetrics and Gynecology and Reproductive Biology* 69:19–24.
- Prendiville WJ, Harding JE, Elbourne DR, and Stirrat GM. 1988. The Bristol third stage trial : active versus physiological management of third stage of labour. *British Medical Journal* 297:1295–1300.
- Rightmire GP. 2004. Brain Size and Encephalization in Early to Mid-Pleistocene Homo. *American Journal of Physical Anthropology* 123:109–123.
- Richmond BG, and Jungers WL. 2008. *Orrorin tugenensis* Femoral Morphology and the Evolution of Hominin Bipedalism. *Science* 319:1662–1665.
- Rogers J, Wood J, Mccandlish R, Ayers S, Truesdale A, and Elbourne D. 1998. Active versus expectant management of third stage of labour : the Hinchingsbrooke randomised controlled trial. *The Lancet* 351:693–699.
- Rosenberg K, Trevathan W. 1996. Bipedalism and human birth: The obstetrical dilemma revisited. *Evolutionary Anthropology:Issues, News, and Reviews* 4:161–168.
- Rosenberg KR, and Trevathan WR. 2002. Birth, obstetrics and human evolution. *International Journal of Obstetrics and Gynaecology* 109:1199–1206.
- Rosenberg KR, Brace CL, Frayer DW, Geise MC, Greene L, Tague RG, Tappen NC, Trevathan WR, Trinkaus E, et al. 1988. The Functional Significance of Neanderthal Pubic Length. *Current Anthropology* 29:595–617.
- Roztočil A. 2008. *Moderní porodnictví*. Praha: Grada Publishing a.s.
- Ruff C, Trinkaus E, and Holliday T. 1997. Body mass and encephalization in Pleistocene Homo. *Nature* 387:173–176.

- Simpson SW, Quade J, Levin NE, Butler R, and Dupont-nivet G. 2008. A Female Homo erectus Pelvis from Gona, Ethiopia. *Science* 322:1089–1092.
- Spencer P. 1962. Controlled Cord Traction in Management of the Third Stage of Labour. *British Medical Journal* 23:1728–1732.
- Stewart KJ. 1977. The Birth in wild mountain gorilla. *Primates* 18:965–976.
- Tague RG, Lovejoy GO. 1986. The Obstetric Pelvis of A.L. 288-1 (Lucy). *Journal of Human Evolution* 15:237-255
- Trevathan W, and Rosenberg K. 2000. The shoulders follow the head: postcranial constraints on human childbirth. *Journal of human evolution* 39:583–6.
- Trevathan W. 1988. Fetal emergence patterns in evolutionary perspective. *American anthropologist* 90:674–681.
- Trevathan WR. 1996. The evolution of bipedalism and assisted birth. *Medical anthropology quarterly* 10:287–90.
- Turner SE, Fedigan LM, Nakamichi M, Matthews HD, McKenna K, Nobuhara H, Nobuhara T, and Shimizu K. 2010. Birth in Free-ranging *Macaca fuscata*. *International Journal of Primatology* 31:15–37.
- Valsky DV, et al. 2009. Fetal head circumference and length of second stage of labor are risk factors for levator ani muscle injury, diagnosed by 3-dimensional transperineal ultrasound in primiparous women. *American journal of obstetrics and gynecology* 201.1: 91. e1-91.
- Videan EN, and McGrew WC. 2001. Are bonobos (*Pan paniscus*) really more bipedal than chimpanzees (*Pan troglodytes*)? *American journal of primatology*. 54:233–9.
- Walker A, Leakey RE. 1993. The Reconstruction of the Pelvis. The Nariokotome Homo Erectus Skeleton. 221-224
- Walrath D. 2003. Rethinking Pelvic Typologies and the Human Birth Mechanism. *Current Anthropology* 44:5–31.

- Weaver TD, and Hublin J-J. 2009. Neandertal birth canal shape and the evolution of human childbirth. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106:8151–6.
- WHO DoMPS. 2007, WHO Recommendations for the Prevention of Postpartum Haemorrhage. Geneva: World Health Organization.
- Wildman DE, Uddin M, Romero R, Gonzalez JM, Than NG, Murphy J, Hou Z-C, and Fritz J. 2011. Spontaneous abortion and preterm labor and delivery in nonhuman primates: evidence from a captive colony of chimpanzees (*Pan troglodytes*). *PloS one* 6:e24509.
- Wittman A, and Wall L. 2007. The Evolutionary origins of obstructed labor. *Obstetrical and Gynecological survey* 62:739–748.
- Wood B. 2010. Reconstructing human evolution : Achievements , challenges , and opportunities. *PNAS* 107:8902–8909.
- Zollikofer CPE, Ponce de León MS, Lieberman DE, Guy F, Pilbeam D, Likius A, Mackaye HT, Vignaud P, and Brunet M. 2005. Virtual cranial reconstruction of *Sahelanthropus tchadensis*. *Nature* 434:755–759.