

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Antropologie a genetika člověka



Bc. Alexandra Ibrová

Analýza asymetrie faciálního skeletu člověka a její vztah k mastikaci v
období raného středověku

Analysis of facial skeleton asymmetry and its relationship to mastication in
Early Medieval period

Diplomová práce

Školitel: RNDr. Jana Velemínská, Ph.D.

Praha 2015

Prohlášení:

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

V Praze, 4. 5. 2015

Podpis:

Poděkování:

Poděkovat bych chtěla především své školitelce RNDr. Janě Velemínské, Ph.D. za její cenné rady a připomínky. Dále bych chtěla poděkovat za rady a pomoc mým konzultantům RNDr. Petře Stránské a RNDr. Petru Velemínskému, Ph.D. a celému kolektivu laboratoře 3D zobrazovacích a analytických metod. Speciální poděkování patří Mgr. Jánů Dupejovi za odborné rady ohledně statistického zpracování.

Abstrakt

Diplomová práce se zabývá analýzou asymetrie faciálního skeletu v souvislosti s mastikační funkcí. Navazuje na studii „Skull Shape Asymmetry and the Socioeconomic Structure of an Early Medieval Central European Society“ (Bigoni et al., 2013), ve které bylo na základě 3D geometricko-morfometrické analýzy lebek dospělých jedinců z lokality Mikulčice zjištěno, že nejvýraznější direkcionalní asymetrie (DA) se vyskytuje v obličejové části lebky a má rozdílný rozvoj u příslušníků různých socioekonomických tříd (hrad, podhradí). DA faciální části lebky zde byla interpretována jako důsledek nerovnoměrného zatížení čelistí během mastikace. Cílem předkládané práce bylo sledovat souvislost DA faciálního skeletu s účinky mastikace prostřednictvím hodnocení atrice a opotřebení čelistního kloubu. Analyzováno bylo 193 jedinců, a to 125 jedinců pohřbených na hradě a 68 v podhradí. Atrice byla hodnocena u třenových zubů metodou podle Smith (1984) a u stoliček podle Scott (1979). Na dolní čelisti byly snímány 3D koordináty 35 landmarků a bylo hodnoceno opotřebení čelistního kloubu podle Rando and Waldron (2012). V atrici nebyly mezi skupinami nalezeny rozdíly ani ve skóre, ani v DA. Skóre atrice bylo závislé pouze na věku, nikoli na pohlaví ani na lokalitě pohřbení. Forma i tvar dolní čelisti byly signifikantně závislé na pohlaví i na lokalitě pohřbu, ale DA dolní čelisti se mezi skupinami nelišila. Asymetrie opotřebení čelistních kloubů byla statisticky neprůkazná. Testování vztahu DA faciálního skeletu a DA dolní čelisti ukázalo signifikantní závislost, avšak nebyla prokázána souvislost DA atrice s DA faciálního skeletu ani s DA dolní čelisti. Z výsledků vyplývá, že mezi hradem a podhradím nebyly významné rozdíly v subsistenci, neboť se neprojevíly rozdílným stupněm atrice ani rozdílnou DA dolní čelisti. DA atrice ani asymetrie opotřebení čelistních kloubů také nebyly prokázány. Posun landmarků u DA dolní čelisti ovšem podporuje hypotézu pravostranné žvýkací preference souboru. Přestože DA dolní čelisti nevykazovala významný rozdíl vzhledem k pohlaví ani socioekonomickému statusu, prokázalo se, že významně souvisí s DA faciálního skeletu. To ukazuje komplexnost vztahu DA faciálního skeletu a dolní čelisti v důsledku kompenzačně – adaptační funkce dolní čelisti.

Klíčová slova: direkcionalní asymetrie, atrice, dolní čelist (mandibula), faciální skelet, čelistní kloub, mastikace

Abstract

The purpose of this diploma thesis was to analyze facial skeleton asymmetry and its relationship to mastication. It's related to the study „Skull Shape Asymmetry and the Socioeconomic Structure of an Early Medieval Central European Society“ (Bigoni et al., 2013). According to 3D geometric morphometric analysis of adult skulls from the Mikulčice settlement the study revealed the most significant directional asymmetry (DA) in the facial area of the skull and different DA values in individuals from different socioeconomic classes (castle, subcastle). The facial skeleton DA was interpreted as a result of unequal masticatory loading of jaws. The purpose of this thesis was to analyze the relationship of facial skeleton DA and mastication by tooth attrition and temporomandibular joint (TMJ) osteoarthritis. The material consisted of 193 individuals, 125 from castle and 68 from subcastle. The attrition was evaluated in premolars according to Smith (1984) and in molars according to Scott (1979). The 3D coordinates of 35 mandibular landmarks were scanned and the TMJ osteoarthritis was evaluated according to Rando and Waldron (2012). There were no significant differences in attrition and in attrition DA among the groups. The value of attrition was found to be age-dependent, but not sex- neither burial area-dependent. The mandibular form and shape were significantly dependent on both sex and burial area, but the mandibular DA didn't differ among the groups. The TMJ osteoarthritis asymmetry wasn't significant. There was a significant relationship between facial skeleton DA and mandible DA, but no relationship was recorded among attrition DA and DA of the facial skeleton and the mandible. It can be concluded there are no significant subsistence differences between castle and subcastle area, because the areas didn't differ in attrition neither in mandible DA values. Significant attrition DA and TMJ osteoarthritis asymmetry also weren't recorded. The directional changes of mandibular landmarks support the right chewing side preference hypothesis. Eventhough there was no exhibited difference in mandible DA by sex neither by socioeconomic class the significant relationship between facial skeleton DA and mandible DA was recorded. The complexity of facial skeleton and mandible DA relationship was concluded to be a result of compensatory and adaptative function of the mandible.

Key words: directional asymmetry, attrition, mandible, facial skeleton, temporomandibular joint, mastication

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Teoretická část	3
2. 1. Zubní atrice	3
2. 1. 1. Atrice zubů jako součást procesů zubního opotřebení	3
2. 1. 2. Atrice, okluzní vztahy a mechanismy kompenzace	4
2. 1. 3. Atrice jako nástroj analýzy stravy a subsistenční strategie	6
2. 2. Asymetrie	8
2. 2. 1. Skeletální a obličejová asymetrie obecně.....	8
2. 2. 2. Direkcionální asymetrie.....	10
2. 2. 3. Flukтуаční asymetrie	13
2. 3. Mastikace a její vztah k zubní atrici a remodelaci kraniofaciálních struktur.....	17
2. 3. 1. Biomechanika žvýkání	17
2. 3. 2. Vliv stravy na součásti mastikačního systému a kraniofaciální struktury... ..	19
2. 3. 2. 1. Změna mastikační biomechaniky podle typu konzumované stravy	19
2. 3. 2. 2. Zubní atrice a remodelační změny čelistního kloubu v souvislosti se stravou a subsistenční strategií	21
2. 3. 2. 3. Vliv žvýkací síly na kraniofaciální struktury.....	24
3. Hypotézy a cíle práce.....	26
4. Materiál.....	27
5. Metody	28
5. 1. Sběr dat a hodnocení	28
5. 1. 1. 2D metody	28
5. 2. Metody geometrické morfometrie a statistické hodnocení	32
5. 2. 1. Použité metody geometrické morfometrie a výpočet asymetrie	32
5. 2. 1. 1. Výpočet asymetrie	32
5. 2. 1. 3. Analýza hlavních komponent (Principal component analysis, PCA)..	33

5. 2. 1. 4. SVM (Support vector machine) s radiálním jádrem a cross - validací	35
5. 2. 2. Použité statistické metody	35
5. 2. 2. 1. Wilcoxonův dvouvýběrový nepárový test	35
5. 2. 2. 2. ANOVA a MANOVA	36
5. 2. 2. 3. MANCOVA.....	36
6. Výsledky	37
6. 1. Hodnocení zubní atrice	37
6. 1. 1. Skóre zubní atrice a věková distribuce zubního opotřebenění ve zkoumaném populačním vzorku	37
6. 1. 2. Asymetrie atrice.....	42
6. 2. Morfometrické hodnocení mandibuly.....	43
6. 2. 1. Hodnocení formy a tvaru mandibuly v závislosti na pohlaví a lokalitě pohřbení.....	43
6. 2. 2. Hodnocení formy a tvaru v oblastech <i>corpus mandibulae</i> a <i>ramus mandibulae</i>	49
6. 2. 3. Hodnocení asymetrie mandibuly	52
6. 3. Výsledky hodnocení asymetrie opotřebenění čelistního kloubu	55
6. 4. Hodnocení vzájemných vztahů mezi direkcionalními asymetriemi mandibuly, faciálního skeletu a atrice.....	56
6. 4. 1. Testování závislosti direkcionalní asymetrie mandibuly a faciálního skeletu s direkcionalní asymetrií atrice.....	56
6. 4. 1. Testování závislosti direkcionalní asymetrie mandibuly a direkcionalní asymetrie faciálního skeletu	58
7. Diskuze	59
8. Závěr	65
9. Použitá literatura	67

Seznam zkratek

F = ženy

M = muži

H = hrad

P = podhradí

DA = direkcionální asymetrie

FA = fluktuální asymetrie

OA = osteoartritida

1. Úvod

Asymetrie obličejového skeletu může vznikat z mnoha příčin. Asymetrie fluktuální bývá spojována s vývojovým stresem a asymetrie direkcionalní s mastikační zátěží (Graham et al., 2010). Zkoumání vývojového stresu není v bioarcheologických disciplínách jednoduchým úkolem, na rozdíl od toho ke studiu mastikační zátěže může být využito hned několik přístupů.

Mastikační systém je komplexní jednotka složená z čelistí, zubů, čelistních kloubů a žvýkacích svalů. Žvýkací svaly se na skeletálním materiálu sice nedochovávají, ale v místech jejich počátků a úponů je možné pozorovat stopy po jejich funkci. Při žvýkání dochází ke kontaktu antagonistických zubů horního a dolního zubního oblouku, kdy se zuby stýkají svými hrbolky, tyto hrbolky se postupně obrušují a vzniká fyziologické zubní opotřebením zvané zubní atrice (Kaidonis, 2008). Stupeň a typ zubní atrice nesou informaci o stravě a stravovacích návycích, a asymetrické opotřebením zubních kvadrantů ukazuje preferenční žvýkací stranu u zkoumaného jedince. Žvýkání totiž probíhá unilaterálně a na preferenční straně, kterou je obvykle strana pravá (Diernberger et al., 2008), dochází k častějšímu styku antagonistických zubů, což zvyšuje stupeň zubní atrice. Atrice se také zvyšuje u populací, které konzumují stravu o zvýšené tvrdosti nebo abrazivitě, a to umožňuje studovat rozdíly mezi populacemi využívajícími různé subsistenční strategie (Deter, 2009).

Na zvýšenou tvrdost stravy neodpovídá pouze zubní atrice, ale také čelistní kloub (Richards, 1988). Čelistní (temporomandibulární) klouby musí pro rozžvýkání tvrdého sousta působit zvýšenou silou, a to se může projevit opotřebením jejich chrupavek a následně také osteoartritickými změnami kostního povrchu kloubu. Při unilaterálním žvýkání dochází k přetěžování jednoho z kloubů a degenerativní proces probíhá na přetěžovaném kloubu zrychleně.

Vzhledem ke komplexitě mastikačního procesu nepůsobí unilaterální žvýkání změny pouze na dentici a čelistních kloubech, ale také na faciálním skeletu a obzvláště na dolní čelisti. Žvýkací pohyby probíhají díky kontrakcím žvýkacích svalů, které svými počátky a úpony ovlivňují formování faciálního skeletu a dolní čelisti a významně přispívají právě k vzniku direkcionalní asymetrie těchto struktur (Vig and Hewitt, 1975; Ercan et al., 2008).

V této diplomové práci budou analyzovány výše uvedené vztahy mezi asymetrií obličejového skeletu, asymetrií dolní čelisti a opotřebením dentice a čelistních kloubů. Tato diplomová práce navazuje na studii „Skull Shape Asymmetry and the Socioeconomic Structure of an Early Medieval Central European Society” (Bigoni et al., 2013), která se zabývala asymetrií lebky u raně středověké velkomoravské populace z lokality Mikulčice hrad a podhradí a u vzorku recentní populace městské chudiny, známého jako Pachnerova sbírka. Byly nalezeny rozdíly mezi směrnými asymetrií recentní a velkomoravské populace, což bylo interpretováno rozdílnou stravou mezi oběma skupinami. Hodnoty směrných asymetrií byly nejvyšší ve faciální oblasti s pokleslejší pravou stranou obličeje. I tyto výsledky ukazují na vliv mastikační zátěže a byl vysloven předpoklad pravostranné žvýkací preference u velkomoravského souboru. Dalším zjištěním bylo, že všechny rozdíly mezi hradem a podhradím v hodnotách asymetrií byly výraznější u žen, než u mužů, což by naznačovalo odlišné postavení obou pohlaví v raně středověké společnosti. Zajímavým faktem je, že největší morfologická variabilita byla pozorována u žen z hradu. Jako možné vysvětlení byla navržena hypotéza patrilokality v raně středověké společnosti.

Hlavním záměrem této diplomové práce bylo navázat na výše představenou studii Bigoni et al. (2013) a u populačního souboru z lokality Mikulčice hrad a podhradí změřit asymetrii dolní čelisti a otestovat její vztah k asymetrii obličejového skeletu, ohodnotit zubní atrici a degenerativní změny čelistních kloubů, a na základě analýzy jednotlivých vztahů zrekonstruovat subsistenční a socioekonomické rozdíly mezi muži a ženami a hradem a podhradím v tomto raně středověkém souboru.

2. Teoretická část

2. 1. Zubní atrice

2. 1. 1. Atrice zubů jako součást procesů zubního opotřebení

Atrice je jedním z typů zubního opotřebení. Zubní opotřebení je dynamický, nezbytný a přirozený proces zapříčiněný třemi hlavními faktory, a to atricí, abrazí a erozí. Opotřebení dentice prehistorických a historických populací je výsledkem komplexu interakcí mezi atricí a abrazí (Kaidonis, 2008). Stopy po těchto interakcích se vytváří v kontaktních oblastech kvůli interakci antagonistických zubů během mastikace. Zuby po vytvoření kompletní vrstvy skloviny totiž neregenerují svoji původní morfologii a dochází k morfologickému přetvarování okluzních povrchů v důsledku jejich použití. Morfologie antagonistických zubů má tedy schopnost adaptability na funkční požadavky díky atrici a abrazi zubního povrchu (Kullmer et al., 2009). Studie zubního opotřebení minulých populací tak odhalí informace o stravě, demografické struktuře, zdravotním stavu, způsobu zpracování potravin a životním stylu (e. g. Smith, 1984; Lieverse et al., 2007; Belcastro et al., 2007).

Atrice je definována jako mechanické opotřebení způsobené okluzním kontaktem zubů vytvářející jasně definované plošky (Kaidonis, 2008). Progresivní atrice obrušuje sklovinu, obnažuje dentin a mění tvar zubu (Young, 1998). Fyziologická atrice vzniká při žvýkání nebo při styku sousedních zubů jako interproximální opotřebení, ale může vznikat i atrice patologická spojená s různými parafunkcemi, jako je například chronické noční skřípání zuby, známé jako bruxismus (Vreven et al., 2008). Zubní atrice se během funkčního období zubu progresivně vyvíjí, proto jsou data zubního opotřebení často využívána k určení věku. Kontinuální proces atrice však může být během života narušen posunem okluzní zátěže při růstu zubního oblouku, nárůstem žvýkací svaloviny nebo vývojem posteriorních zubů. Vztah věku a atrice je tedy užitečným pomocným nástrojem k určování věku, nicméně musí být brána v potaz možná nelinearita vývoje atrice (Molnar et al., 1983).

Nedílnou součástí vzniku fyziologického opotřebení zubů je abraze, jež je produkována třením exogenních materiálů o povrch zubu. Abraze může být způsobena exogenními částicemi, jako je prach z okolního prostředí a další částice náhodně zanesené do stravy při její přípravě, ale také samotnými potravinami, jež mají samy o sobě více či méně abrazivní charakter (Kaidonis, 2008). Například relativně vysoká

abrazivita rostlinné stravy je dávana do souvislosti s obsahem fytolitů, jejichž krystaly jsou z rostlin uvolněny žvýkáním a zanechávají na povrchu zubu stopy (Danielson and Reinhard, 1998). Interakce mezi stravou s obsahem fytolitů a pohybem zubů produkují stopy opotřebení, které reflektují také orientaci a směr pohybu vzájemně se stýkajících zubů obou čelistí na obou stranách oblouku (Young, 1998). Kromě stravy a exogenních částic je příčinou abrazivního opotřebení používání nástrojů zubní hygieny, a to jak u minulých populací (Frayer and Russell, 1987), tak u populací recentních (Vreven et al., 2008).

2. 1. 2. Atrice, okluzní vztahy a mechanismy kompenzace

Postupná atrice okluzních povrchů dentice je fyziologickým fenoménem objevujícím se u všech druhů savců, u všech civilizací a ve všech historických etapách (Kim et al., 2001). Mnoho druhů si vyvinulo kompenzační mechanismy pro opotřebení. Například u polyfyodontní dentice plazů jsou sety zubů nahrazovány tak často, jak je to nutné. Savčí difyodontní dentice má však pouze dva sety zubů, a tak potřebuje být funkční po celý život. Jako jedním z kompenzačních mechanismů byla vyvinuta kontinuální zubní erupce během života, typická pro řezáky hlodavců, kdy se kořenový apex nikdy neuzavře a je schopný produkovat zubní hmotu během celého života (Kaidonis et al., 2014). U druhů s kontinuální erupcí zubů navíc dochází k regulaci erupce tak, aby kompenzovala zubní opotřebení (Müller et al., 2014; Müller et al., article in press). U jiných druhů, včetně lidí, se kořenový apex zavírá později během života a součástí jsou další kompenzační mechanismy, jako růst alveolární kosti (Kaidonis et al., 2014).

Existují různá schémata okluze závislá na vztahu geometrie zubů, čelistí a čelistních kloubů. Vysoký stupeň zubního opotřebení tento vztah změní a dochází tak i ke změně okluzního schématu. Atrice zformuje morfologii dentice podle funkčních požadavků a způsobí redukci zubních hrbolků, a tím dochází ke změně okluze a modifikacím v mechanismu žvýkání (Kaidonis et al., 2014). Typickým výsledkem těžkého zubního opotřebení je vytvoření specifické zubní okluze oblouku. Existuje několik okluzních tříd, které jsou ovšem použitelné spíše pro recentní populace s měkkou stravou, jejichž zuby mají po celý život přítomny zubní hrbolky. U populací žijících v drsnějších životních podmínkách, které se živí abrazivní stravou, popisujeme okluzi jako funkční. Tato funkční okluze zapříčiněná vysokým stupněm atrice se nazývá

klešťovitý skus (*labiodontie*), kdy se horní a dolní přední zuby stýkají svými incizními hranami (viz. obr. 1.) (Molnar and Molnar, 1990).



Obr. 1. Vysoký stupeň atrice vede k vytvoření klešťovitého typu okluze (převzato podle Kieser et al., 2001).

Dalším důležitým faktorem přispívajícím k variabilitě zubního opotřebení je doba erupce zubů. Posteriorní zuby nefungují po celý život jako jednotka, protože erupce stoliček probíhá sekvencionálně a jejich zapojení do mastikačního procesu tak probíhá v různou dobu (Molnar and Molnar, 1990). Důsledkem toho je, že každá z nich má jiný tvar a stupeň opotřebení, a posteriorních zuby vytváří dohromady okluzi zvanou helikoidální plocha, která byla pozorována u dolních čelistí již ve 20. letech 20. století (Tobias, 1980). Vzniká tak, že bukální hrbolky dolních a palatální hrbolky horních zubů se opotřebují rychleji než linguální hrbolky dolních a bukální hrbolky horních zubů. Sklon okluze M1 je směrem bukálním, buko-linguální linie tedy v prodloužení směřuje ke kosti patrové, *ad palatum*. Okluzní plocha M2 je horizontální a okluzní plocha M3 je opotřebena opačným směrem než M1, tedy *ad linguum* (Kaidonis et al., 2014; Osborn, 1982). Helikoidální plocha nebyla nalezena pouze u recentních populací lovců-sběračů, ale také u nálezů od *Homo habilis* po *Homo sapiens*, takže je považována za průvodní jev tranzice rodu *Homo* (Tobias, 1980).

Atrice sice významně ovlivňuje okluzní vztahy, ale sama je ovlivňována tvarem zubního oblouku, jeho relativní velikostí, šířkou a symetrií. Byla nalezena statisticky signifikantní korelace horizontálního opotřebení a horní čelisti tvaru U. Dolní čelist bývá u horizontálního opotřebení naopak užší, parabolického tvaru, a vyžaduje široký mastikační pohyb ke zpracování tvrdé abrazivní stravy, jež horizontální ploché opotřebení vytváří. Tato dynamická mastikace přivádí do kontaktu buko-linguální

plochy zubů a výsledkem je zplošťování zubních hrbolků. Oblý typ opotřebením je zase asociovaný s parabolicky či hyperbolicky tvarovanou horní čelistí. Parabolický či hyperbolický tvar ukazuje na symetrickou okluzi s parabolicky tvarovanou dolní čelistí (Molnar and Molnar, 1990).

2. 1. 3. Atrice jako nástroj analýzy stravy a subsistenční strategie

Abrazivní částice ve stravě jsou hlavní složkou přispívající k zubní atrici a dentální pozůstatky jsou tak záznamem nabízejícím důkaz o množství a abrazivitě stravy a technik její přípravy (Molnar and Molnar, 1990).

Změny ve stravě, například přechod lovecko-sběračských společností na zemědělství, vedou ke změně atrice. Dentice lovců-sběračů má obvykle ploché horizontální opotřebením kvůli stravě vyžadující široký laterální pohyb mandibuly, naopak zuby zemědělců mají povrchy oblé (Smith, 1984). Oblá atrice u neolitických zemědělců reflektuje intenzivní použití kamenných mlýnků k redukci zrn a obilí, což vedlo k neúmyslnému požití drtě a písku po kontaminaci jídla při jeho zpracování (Arnold et al., 2007). Tato pozorování ukazují, že po zemědělské intenzifikaci došlo k přechodu na stravu vyžadující rozdílný model žvýkání. Změna lovecko-sběračské strategie na zemědělskou, která spoléhá na obilí a potravu vařenou ve vodě, měla efekt na snížení tuhosti, odolnosti a fibrozity potravy, a vedla k redukci žvýkací síly (Smith, 1984).

Australští Aboriginci stáli dlouho v centru pozornosti antropologů, jako recentní populace stále využívající lovecko-sběračské strategie, jejichž dentice vykazuje vysoký stupeň zubní atrice. Nicméně i u Aboriginců dochází postupně k přechodu z jejich původní stravy na stravu evropského typu, a tím i k významné redukci atrice. Jejich stupeň atrice je však i přes podobnost stravy stále vyšší než u člověka moderní společnosti. Hlavním důvodem je styl přípravy pokrmů, kdy jsou do stravy při tradičním pečení na otevřeném ohni introdukována abraziva, jako jsou částice popela nebo písku (Molnar et al., 1983). Technika přípravy stravy může hrát velkou roli, protože je důvodem, proč se některé populace žijící ve stejných ekogeografických podmínkách a využívající tedy stejné spektrum potravních zdrojů, mohou opotřebením zubů značně lišit (e.g Smith, 1972; El Zaatari et al., 2011).

Různé typy stravy mají různé stupně abrazivity, a ta ovlivňuje stupeň zubního opotřebením. Studie na zvířatech prokázaly, že po přechodu na abrazivnější stravu dochází ke zvýšení stupně zubního opotřebením (Müller et al., 2014). U člověka tento

princip funguje také, a díky tomu je možné u minulých populací analýzou plošek zubní atrice určit, jaký typ stravy daná populace preferovala. Specifický typ plošek nacházíme například na stoličkách vegetariánů. Aby došlo k jejich vytvoření, musí při žvýkání působit velkou laterální reakční silou. Ukazuje to na vysokou sekací a řezací schopnost opotřebovaných plošek, protože při drcení by docházelo k většímu oploštění povrchů. Žvýkání syrového rostlinného materiálu, jako je ovoce a zelenina, vedlo k vytvoření specifické stopy atrice. Obecným předpokladem tedy je, že konzumace tvrdého a křehkého materiálu, jako jsou stonky a listy, produkuje horizontálně orientované splynuté plošky s menším sklonem, kvůli pohybům drcení a rozměňování (Kullmer et al., 2009). Charakteristická je přítomnost velkých plošek, vznikajících během linguální fáze I žvýkacího cyklu. Pro jejich vytvoření je nutný intenzivní transversální pohyb dolní čelisti ukazující na příjem tvrdých, abrazivních materiálů, jako kořínky, semínka a jiné rostlinné materiály (Fiorenza et al., 2011). To však neplatí pro všechny rostlinné materiály bez výjimky, protože rostlinná strava je velmi variabilní. Květy a výhonky jsou obvykle měkké, naopak listy, semínka a kořeny patří mezi tvrdé materiály, které je těžké rozseknout, a proto musí být rozdraceny mezi ploššími povrchy (Teaford and Ungar, 2000). Konzumace masa má souvislost s proporcionálním zvýšením výskytu plošek tvořených během žvýkacího cyklu v bukální fázi I, protože tyto oblasti jsou zodpovědné za zpracování stravy o zvýšené tuhosti. Pokud tedy zaznamenáme v dentálním záznamu redukci plošek bukální fáze I, došlo ke snížení závislosti na tuhých fibrozních materiálech, jako je maso (Fiorenza et al., 2011). Pokud jsou plošky okluzního opotřebování variabilně rozloženy, jedinci pravděpodobně obývají prostředí s rozmanitými zdroji potravy (El Zaatari et al., 2011).

S typem subsistenční strategie a s odpovídajícím typem atrice souvisí také tloušťka skloviny. Francouzské studie tloušťky skloviny horní stoličky M2 mesolitické populace lovců-sběračů, populace neolitických zemědělců a populace z období středověku, ukázaly velké rozdíly podle typu stravy typického pro každé zkoumané období. Plochá atrice lovců-sběračů byla asociovaná s tenčí sklovinou, která je homogenně distribuovaná po celé ploše korunky stoličky (Le Luyer et al., 2013). U neolitické populace dominuje buko-linguálně orientované oblé opotřebování a zuby mají tlustší sklovinu, přičemž nejtlustší sklovina byla nalezena v místě, na které je vynakládána největší okluzní zátěž, tedy na disto-linguálním hrbolku (Le Luyer et al., 2014). U středověkého vzorku byly stopy na korunkách více variabilní a vyskytovaly se

různé okluzní formy v různých směrech. S těmito heterogenními stopami atrice korelovala také heterogenní tloušťka skloviny (Le Luyer et al., 2014).

Studium zubního opotřebenění je tedy nedocenitelným nástrojem při rekonstrukci života minulých populací. Zatímco tvar neopotřebeného zubu nám pouze ukazuje, co vše je zub schopný zpracovat, funkční opotřebenění zubu nám říká, k čemu doopravdy byl zub používán (Teaford, 2007).

2. 2. Asymetrie

2. 2. 1. Skeletální a obličejová asymetrie obecně

Symetrie je jedním z hlavních znaků živých organismů, neboť symetrické znaky jsou pro organismy energeticky výhodnější než jejich asymetrické alternativy. Bilaterální, nebo-li zrcadlová symetrie znamená, že pravá strana objektu má svůj zrcadlový odraz na straně levé podle osy symetrie. Je to nejběžnější forma symetrie v celé živočišné říši, a je také hlavním typem symetrie pro listy rostlin. Tuto symetrii narušují například organismy vykazující stranovou preferenci. U lidí je typickým příkladem pravorukost a levorukost (Graham et al., 2010).

Bilaterální symetrie může být buď typ „matching symmetry“, kdy se struktura vyskytuje ve dvou oddělených kopiích lokalizovaných na levé a pravé straně jako zrcadlové obrazy. V tomto případě osa symetrie těmito útvary neprochází. Příkladem jsou křídla mouchy *Drosophila*. Druhý typ symetrie je objektový, a v tomto případě naopak osa symetrie prochází daným objektem, protože objekt tvoří jeden symetrický celek. Takovým příkladem je lidský obličej (Graham et al., 2010). Asymetrie u člověka mohou být klasifikovány podle struktur, které se na nich podílí. Strukturálně rozlišujeme pravou skeletální asymetrii, dentální asymetrii jednoho nebo obou oblouků, a asymetrii funkční, ke které dochází například při posunu mandibuly během zavírání a otevírání čelistí (Bishara et al., 1994).

Asymetrie obecně je definována rozdílem mezi pozicemi protilehlých landmarků na pravé a levé straně pozorované struktury (Graham et al., 2010). Rozlišujeme rozdělení na tři základní typy. Pokud většina jedinců v populaci vykazuje stejnou stranovou preferenci, jedná se o asymetrii direkcionální (DA), nebo-li směrovou. Příkladem směrové asymetrie by mohlo být uložení srdce savců. Direkcionální asymetrie má průměrnou hodnotu vždy odlišnou od nuly. Pokud je populace směsí

jedinců s náhodnou preferencí strany, jedná se o antisymetrii (AS). Další typ asymetrie je flukтуаční (FA), a to je taková asymetrie, jejíž hodnoty jsou symetricky distribuovány kolem průměrné hodnoty nula (Graham et al., 2010). Flukтуаční asymetrii nazýváme malé náhodné odchylky od perfektní symetrie u bilaterálně souměrných struktur, které by měly reflektovat schopnost organismu reagovat na genetický a environmentální stres během vývoje (Özener, 2010). Flukтуаční asymetrie je tak považována za jeden z nejspolehlivějších ukazatelů vývojové nestability (Graham et al., 2010). Celková asymetrie bilaterálního organismu je vlastně součtem asymetrie flukтуаční a směrné (Schaefer et al., 2006). Jednotlivým typům asymetrie budou věnovány samostatně další podkapitoly.

Tato práce se zabývá asymetriemi faciálního, nebo-li obličejového skeletu člověka. Faciální symetrii rozumíme faciální rovnováhu, kdy části obličeje obou stran podle sagitální osy vzájemně korespondují velikostí, formou a uspořádáním (Shah and Joshi, 1978). Faciální komplex sestává z jednotlivých částí, které dávají dohromady jeden celek. Stupeň harmonie mezi těmito částmi určuje symetrii či asymetrii komplexu jako celku (Vig and Hewitt, 1975). Určitý stupeň asymetrie faciálních struktur je velice běžným jevem u většiny lidí. I u na první pohled symetrických tváří s normální zubní okluzí může vyšetření odhalit lehký stupeň asymetrie (e. g. Vig and Hewitt, 1975; Shah and Joshi, 1978). Například asymetrie dentálního oblouku je velmi běžná u dětí, které neprošly ortodontickou léčbou, dětí s kongenitálními malformacemi, interproximálními zubními kazy, syndromem cucání palce a dalších. Může být také výsledkem lokálních faktorů, jako je příliš časná ztráta dočasných zubů (Bishara et al., 1994). Je velmi důležité podotknout, že hranici mezi „normální“ a „abnormální“ asymetrií je velmi těžké určit a měl by být brán ohled na roli asymetrie vzhledem k fyziologické funkci daného systému (Moreira et al., 2008) a v klinické praxi obvykle záleží na pacientově a lékařově percepci (Vig and Hewitt, 1975).

Výsledky ukazují, že stupeň asymetrie faciální oblasti není dominantně ovlivněn mírou asymetrie neurokraniální části lebky, jak by se na první pohled mohlo nabízet. To je díky kompenzačnímu růstu mandibulofaciálních struktur, kdy dolní čelist může kompenzovat vliv neurokraniální asymetrie na obličejovou oblast během růstového období (Kwon et al., 2006). Ke stejným závěrům dospěli již v 70. letech Vig a Hewitt, kteří prováděli měření na dětech nevykazujících žádné klinicky evidentní obličejové asymetrie. Jejich výsledky však ukázaly, že maxilární oblast byla asymetrická, kdežto

mandibulární a dentoalveolární oblast vykazovala větší stupeň symetrie. To ukazuje, že tato oblast opravdu podléhá funkčně adaptačním mechanismům, kde probíhají během růstu kompenzačně-adaptační procesy zajišťující integraci jednotlivých obličejových komponent (Vig and Hewitt, 1975).

Předmětem zájmu této práce je asymetrie faciálního skeletu dospělých jedinců. Jsou však i práce, které se zabývají asymetrií v průběhu vývoje sledovaných skeletálních struktur (e. g. Maurice and Kula 1998; Šlaj et al., 2003; Moreira et al., 2008). Měření kraniofaciálního skeletu je již po dlouhou dobu používáno jako prostředek porozumění růstu a vývoje obličeje, čelistí a dentice (Vig and Hewitt, 1975). Původně byla asymetrie pozorována pomocí postero-anteriorních kefalometrických obrázků a klinických fotografií, ovšem z tohoto zobrazení může být komplikované určit drobné skryté asymetrie a rozpoznat, jakými faktory je asymetrie způsobena. Proto je v dnešní době využíváno ke studiu asymetrie třidimenzionálních geometricko-morfometrických analýz (Park et al., 2012).

2. 2. 2. Direkcionální asymetrie

Direkcionální asymetrie je typ asymetrie, kdy u vzorku jedinců je jedna strana bilaterálně souměrné struktury větší než druhá, a všichni jedinci vzorku sdílí stejnou stranovou preferenci. Principiálně podobným typem jako direkcionální asymetrie je antisymetrie, kdy u vzorku jedinců je jedna strana symetrické struktury opět signifikantně větší než strana druhá, ale oproti asymetrii direkcionální se tato strana mezi jedinci pozorovaného vzorku náhodně liší (Özener, 2010). V obou případech tak jedna struktura velikostně přeroste svoji homologní strukturu na kontralaterální straně (Cassidy et al., 1998). Tyto asymetrie mohou mít adaptivní charakter, mohou být ale i geneticky determinované, nebo mohou být indukované enviromentem, když je jedna strana těla či pozorované struktury používána jinak než ta druhá (Van Dongen, 2006). Typickým příkladem je funkční lateralita horních končetin u lidí, jež má velký vliv na direkcionální asymetrii nejen ruky, ale celého těla. To platí zejména u jedinců, kteří vykonávají fyzicky náročné činnosti (Auerbach and Ruff, 2006; Özener, 2010). Asymetrické použití pravé a levé poloviny těla však není specifické pouze pro člověka, ale naopak je velmi běžným jevem v celé živočišné říši (Van Dongen, 2006).

Přestože může mít direkcionální asymetrie obecně i genetický základ, názory jednotlivých studií na to, zda při vzniku direkcionální asymetrie obličejové oblasti hraje

větší roli dědičnost nebo prostředí a funkční adaptace, nejsou úplně zajedno. Studie dentálních oblouků sourozenců ukázala, že není možné predikovat tvar ani jednoho z dentálních oblouků podle tvaru oblouku sourozence. Heritabilita byla velmi nízká a byl tak vyvozen závěr, že většina variability tvaru zubního oblouku je dána environmentálně (Cassidy et al., 1998). K odlišným výsledkům se však došlo při sledování asymetrií tvrdého patra během vývoje od plodu až do dospělosti. Pozorován byl rozdíl mezi pravou a levou stranou tvrdého patra, co se týče pozice a velikosti. U všech věkových skupin byl objeven určitý stupeň pravo-levé asymetrie a posteriorní část patra se ukázala více asymetrická než anteriorní část. Přestože rozdíly mezi pravou a levou stranou byly malé a nedosáhly stupně statistické signifikance, bylo poukázáno na zajímavý fakt, že asymetrie tvrdého patra se objevuje už ve fetálním období a vzniká tak již v období bez aktivní žvýkací funkce (Moreira et al., 2008). Jakýsi kompromis nabízejí výsledky pozorování asymetrie mandibuly v průběhu období smíšené dentice, kdy se asymetrie čelisti od období časně smíšené dentice do období pozdní smíšené dentice zvyšovala. Důvodem je, že v tomto období dolní čelist podstupuje intenzivní růst a vývojové změny po relativně stabilním období dočasné dentice. V časně smíšené dentici je tak symetrický vývoj čelisti stále ještě pod relativně silným genetickým vlivem s přibývajícím věkem se zvyšuje vliv environmentálních faktorů (Šlaj et al., 2003).

Jednou z hlavních environmentálních a funkčních příčin vzniku direkcionální asymetrie obličejové oblasti je mechanická zátěž vytvářená žvýkacími svaly během mastikace. Doklady o významném vlivu stravy na vývoj faciálního skeletu můžeme najít i v živočišné říši. Byly prováděny pokusy se změnami stravy na novozélandských bílých králících, jejichž mastikační aparát vykazuje velkou podobnost se žvýkacím aparátem antropoidních primátů. Změna stravy neovlivnila u králíků pouze faciální skelet, ale také růst klenby, jež není se žvýkáním nijak přímo spojena (Menegaz et al., 2010). Totéž bylo prokázáno u lidských populací z Nubie, které prošly během zhruba 10 000 let několika změnami subsistenční strategie, a tedy stravy. Studie potvrdila, že změny v mastikační síle prokazatelně způsobují změny lebeční klenby i faciálního skeletu (Carlson and Van Gerven, 1977). Stejný závěr naznačuje pozorování direkcionální asymetrie lebky u raně středověkých Slovanů z hradiště Mikulčice a u moderní české populace. Vyšší hodnoty asymetrie byly zjištěny u Slovanů, nejvyšší u příslušníků nižší společenské vrstvy z Mikulčic-podhradí. Jedinci z lokality Mikulčice-

hrad, příslušníci vyšší společenské vrstvy, vykazovali střední hodnoty direkcionalní asymetrie, a výrazně nejnižší hodnota asymetrie byla zjištěna u české moderní populace, již reprezentovala sbírka skeletálních pozůstatků městské nižší socioekonomické vrstvy. Vzhledem k tomu, že mezi jednotlivými skupinami existují rozdíly v typu přijímané stravy, i tato studie podporuje souvislost direkcionalní asymetrie a mechanické mastikační zátěže (Bigoni et al., 2013). To ukazuje, že strava vedoucí k dlouhodobému zvýšení mastikační síly hraje významnou roli ve vývoji obličejových struktur i v utváření celého krania.

Vedle mastikační zátěže může být asymetrie lebky důsledkem posteriorní deformační plagiocefalie novorozenců (e. g Turk et al., 1996; Littlefield et al., 2004; Cavalier et al., 2011). Jedná se o plagiocefalii, která nevzniká předčasným srůstem lebečních švů, ale mechanickým tlakem (Kane et al., 1996). Může vznikat již intrauterinně, dále během porodu v důsledku tlaku porodních cest na hlavičku dítěte, a také nevhodným polohováním dítěte během prvních měsíců po narození. Zvýšená incidence deformační plagiocefalie vzniká při preferenčním pokládání dítěte na záda, v jehož důsledku dochází k vytvoření okcipitálního oploštění na té straně hlavy, na kterou je hlavička natočena častěji (e. g. Peitsch et al., 2002; Littlefield et al., 2004). Rozvinutí kraniální asymetrie v důsledku deformační plagiocefalie se dá zabránit aktivní změnou polohy dítěte během dne (Cavalier et al., 2011). Úplně prvotní vytváření asymetrie však začíná již v prenatalním období, neboť kraniofaciální asymetrie nalézáme i na kraniích plodů (Rossi et al., 2003). Vznik prenatalních asymetrií pramení z asymetrického vývoje mozku (Sun and Walsh, 2006), neboť již u novorozenců je vytvořena topologická lateralizace mozku s funkční specializací mozkových hemisfér (Ratnarajah et al., 2013).

Téma souvislosti asymetrie s enviromentálním stresem během vývoje je spojováno především s asymetrií fluktuální. Jsou však i názory, že i mezi asymetrií direkcionalní a enviromentálním stresem jakýsi vztah existuje. Měření direkcionalní asymetrie dolní čelisti u izolované populace podléhající enviromentálnímu stresu prokázalo její přítomnost u této populace. Tento výsledek ukazuje, že přítomnost direkcionalní asymetrie jako jeden z více indikátorů může naznačovat, že populace podléhá nějakému enviromentálnímu stresovému faktoru. Direkcionalní asymetrie je však reakcí na opakovaný efekt enviromentu na symetrii organismu a pouze sama o sobě o přítomnosti enviromentálního stresu nevyovídá, a proto se obvykle pro měření

vývojových nepřesností nevyužívá. Z výsledků nicméně vylývá, že prostředí má fundamentální vliv na asymetrii dolní čelisti (Schaefer et al., 2006).

2. 2. 3. Fluktuální asymetrie

Fluktuální asymetrie u člověka pramení z neschopnosti lidského organismu růst jako jednotka složená ze dvou bilaterálně symetrických homologních struktur. Narozdíl od asymetrie direkcionální zde neexistuje populační stranová preference (Cassidy et al., 1998) a jak již bylo řečeno výše, její hodnoty jsou symetricky distribuovány kolem průměrné hodnoty nula (Graham et al., 2010). Hlavní myšlenkou fluktuální asymetrie je, že obě strany jednoho organismu mohou být brány jako nezávislé repliky jedné vývojové události. Obě strany totiž sdílejí stejný genotyp a homogenní prostředí, jsou pod vlivem stejných vnějších faktorů. V deterministických systémech by korespondující strany organismu vyvinuly stejnou morfologii. Opravdový vyvíjející se organismus však není deterministickým systémem (Klingenberg, 2003), a během vývoje organismus ovlivňují malé náhodné perturbance, které zapříčiňují odchýlení vývojové cesty od své původní trajektorie (Van Dongen, 2006). Tyto procesy probíhají lokálně, mohou ovlivňovat pouze jednu část těla a jejich efekty se tak akumulují buď na pravé či na levé straně, což vede k asymetrickému fenotypu. Citlivost organismu k náhodným perturbancím nazýváme „developmental noise“, takzvaným vývojovým hlukem. Stupeň fluktuální asymetrie je výsledkem působení tohoto vývojového hluku (Van Dongen, 2006).

Výzkum fluktuální asymetrie je neodmyslitelně spojen kromě vývojového hluku také s termíny vývojová stabilita, nestabilita a kanalizace. Stabilita vývoje reflektuje schopnost genotypu udržet stabilní vývoj fenotypu za daných environmentálních podmínek. Proto je vývojová nestabilita výsledkem rušivých efektů environmentálního a genetického stresu (Schaefer et al., 2006). Termíny vývojová stabilita a nestabilita jsou v literatuře týkající se fluktuální asymetrie obvykle rozlišovány, ale mohou být považovány za dvě strany téže mince, neboť jsou pouze opačnými odpověďmi vyvíjejícího se systému na perturbance. Vývojový hluk sice způsobuje rozdíly na opačných stranách těla, ale v jaké míře jsou tyto rozdíly morfologicky manifestovány záleží právě na vývojové stabilitě organismu (Klingenberg, 2003). U znaků bilaterálně symetrických dochází k této manifestaci odchylkami od jejich symetrie, což ukazuje do jaké míry je organismus schopný se s perturbancemi během ontogeneze vypořádat (Schaefer et al., 2006). Kanalizace definuje stabilitu vývoje při různých

enviromentálních a genetických podmínkách. Vývojová stabilita je naopak stabilita vývoje za konstantních enviromentálních a genetických podmínek. Stabilitu obecně můžeme chápat jako schopnost systému opravovat malé fluktuace. Kanalizace se pozoruje na jedincích stejného genotypu žijících v různých životních podmínkách nebo na jedincích různých genotypů žijících v naprosto stejných podmínkách. Vývojová nestabilita se pozoruje na geneticky podobných jedincích žijících ve stejném prostředí. Tím se získá kontrola nad genetickou a enviromentální složkou a zbytková variace je zapříčiněna náhodnými vývojovými ruchy. Ty můžeme pozorovat na mnoha úrovních – od molekulárních přes buněčné a tkáňové až po úroveň celých orgánů (Graham et al., 2010).

Organismus může být z vnějšího okolí zasažen biotickými a abiotickými stresovými faktory. Biotické faktory zahrnují například kompetici, predaci, parazitismus a nemoci. Mezi abiotické patří příliš nízká nebo příliš vysoká teplota prostředí, nedostatek světla, vody nebo živin. Toto vše nazýváme enviromentálním stresem. Díky absenci adaptačních mechanismů je fluktuační asymetrie hojně využívána pro určování působení tohoto enviromentálního stresu na organismus. Nicméně je nutno říci, že určitá dávka náhodných malých variací, je pro normální vývoj nezbytná. Míra fluktuační asymetrie se zvyšuje, pokud adaptivní fyziologické a morfologické modifikace selžou při tlumení účinků stresu na organismus. Fluktuační asymetrie je tedy přesněji řečeno indikátorem toho, že intenzita enviromentálního stresu přesáhla homeostatické schopnosti organismu (Graham et al., 2010).

Spolehlivost fluktuační asymetrie jako ukazatele enviromentálního stresu prokázalo mnoho prací (e. g. Doyle and Johnston, 1977; Schaefer et al, 2006; DeLeon, 2007; Özener and Fink, 2010; Özener, 2010; Bigoni et al., 2013). Příkladem pozitivní korelace fluktuační asymetrie a enviromentálního stresu je studie na mladých mužích, kdy asymetrie končetin byla vyšší u jedinců s nižším socioekonomickým statutem, kteří byli vystaveni většímu enviromentálnímu stresu, například nemocem a různým patogenům (Özener, 2010), nebo studie asymetrie zubních oblouků u reprodukčně izolovaných populací Jadranu, kde neblahé enviromentální podmínky, například špatná lékařská péče, zvýšily fluktuační asymetrii a vliv enviromentu dokonce převyšoval vliv inbreedingu na asymetrii populace (Schaefer et al., 2006). Studie na studentech ze slumové oblasti v Ankaře v Turecku ukázala, že tito studenti měli signifikantně výraznější obličejovou asymetrii v porovnání se studenty z prosperujících městských

oblastí. Obyvatelé slumové oblasti čelí nepoměrně větší míře vývojového stresu způsobeného nemocemi, patogeny a intenzivním znečištěním ovzduší. Zajímavostí je, že asymetrie chlapců slumových oblastí byla signifikantně výraznější než asymetrie dívek, tento vztah ale nebyl prokázán u prosperujících oblastí. Není úplně jasné, proč by jedno pohlaví mělo vykazovat vyšší stupeň vývojové nestability než to druhé (Özener and Fink, 2010). Možným vysvětlením by mohla být hypotéza supresorového efektu androgenních hormonů na imunitní systém (Folstad and Karter, 1992), což by mohlo vést k větší citlivosti mužů vůči efektům enviromentálního stresu (Özener and Fink, 2010). Rozdíly ve flukтуаční asymetrii mezi pohlavími však vyžadují komplexní posouzení, protože vliv mohou mít i kulturně-sociální specifika zkoumané populace. Rozdílný stupeň flukтуаční asymetrie mezi pohlavími byl nalezen i v retrospektivní studii velkomoravské populace raného středověku, kdy mezi dvěma skupinami odlišné socioekonomické stratifikace nebyl objeven žádný rozdíl u mužů, ale zato signifikantní rozdíl u žen. Tento jev lze vysvětlit fenoménem patrilokality, jenž se v raně středověké společnosti pravděpodobně uplatňoval (Bigoni et al., 2013).

Kromě enviromentálního stresu je téma flukтуаční asymetrie spojeno také s výzkumem atraktivity. Mnoho studií potvrzuje, že symetrie hraje důležitou roli v pohlavním výběru, neboť je znakem kvalitního fenotypu a zvyšuje tak reprodukční zdatnost jedince (e. g. Moller and Thornhill, 1998; Thornhill and Gangestad, 1999). Prostřednictvím přírodního výběru dochází ke snaze snížit asymetrii nejvíce viditelných znaků. Jedná se o tzv. signalizační hypotézu, která vysvětluje, proč se nejsymetričtější znaky kraniofaciálního skeletu nachází velmi blízko mediánní roviny obličeje (DeLeon, 2007). Symetrie jako ukazatel kvalitního fenotypu se neuplatňuje pouze u obličejových znaků. Výsledky naznačují, že flukтуаční asymetrie těla a fyzická síla u mužů vykazují vztah negativní korelace. Muži svoji rezistenci vůči vývojovému stresu manifestují fyzickou silou a symetrií tělesných znaků, což může přispět ke zvýšení jejich úspěšnosti v rámci pohlavního výběru (Fink et al., 2014). Tento výsledek však v literatuře není podpořen jednomyslně (Van Dongen, 2014) a autoři se shodují na tom, že je nutné výzkum v oblasti této problematiky rozšířit (Fink et al., 2014; Van Dongen, 2014). Vedle morfologických znaků obličeje a těla může hrát v pohlavním výběru roli i asymetrie sekundárních pohlavních znaků (Thornhill and Moller, 1998). Souvislost mezi nízkou hodnotou flukтуаční asymetrie a fyzickou a reprodukční zdatností nebyla nalezena pouze u lidí. Byla nalezena pozitivní korelace symetrie obličejových znaků a

zdraví a fyzické kondice makaků (Little et al., 2012) a šimpanzů (Sefcek and King, 2007).

Zvýšená flukтуаční asymetrie se může vyskytnout i z různých genetických důvodů. Stupeň asymetrie je často korelován s genomovou heterozygotitou, a obvykle platí, že populace s vyšší heterozygotitou vykazují nižší stupeň asymetrie (Palmer and Strobeck, 1986). Další genetickou příčinou flukтуаční asymetrie může být vysoký stupeň inbreedingu v populaci, kdy se flukтуаční asymetrie zvyšuje se zvyšujícím se stupněm endogamie (Schaefer et al., 2006). Inbreeding totiž opět snižuje heterozygotitu a navíc může dojít k hromadění recesivních alel a zvýšení exprese znaků s nízkou schopností kanalizace (Palmer and Strobeck, 1986).

Flukтуаční asymetrie tedy nepodléhá pouze vnějším podmínkám, ve kterých organismus žije, ale také faktorům genetickým. Rozpory ve výsledcích různých studií mohou tedy pramenit například z rozdílu genetické struktury populací, použití jiných metod nebo také z nesledovaných typů enviromentálního stresu, kterým mohou populace podléhat (Özener, 2010). To by rozhodně nemělo vést k zamítání spolehlivost flukтуаční asymetrie jako indikátoru vývojové nestability, ale naopak k podnícení dalšího výzkumu (Van Dongen, 2006). Flukтуаční asymetrie sice není univerzálním měřítkem vývojového stresu, ani přímým vyjádřením vývojové nestability, ale neexistuje žádný jiný morfologický nebo fyziologický znak, který by tyto události v životě organismu odrážel spolehlivěji (Van Dongen, 2006). Flukтуаční asymetrie je tak užitečným indikátorem stresu, ne proto, že by k němu byla nejvíce senzitivní, ale proto, že ukazuje průměrnou odolnost a stabilitu jedince, který stresu čelí a v tomto ohledu je flukтуаční asymetrie jediným indikátorem odrážejícím vývojovou homeostázi (Graham et al., 2010). Vzhledem k povaze flukтуаční asymetrie je nutné dbát na hodnotu chyby měření. Je nutné stanovit chybu pomocí opakovaných měření a vyloučit její vliv na konečný výsledek, protože chyba měření může uměle zvyšovat hodnoty flukтуаční asymetrie (Graham et al., 2010).

2. 3. Mastikace a její vztah k zubní atrici a remodelaci kraniofaciálních struktur

2. 3. 1. Biomechanika žvýkání

Mastikační systém je funkční jednotka složená se zubů, jejich podpůrných struktur, čelistí, čelistního kloubu, účastnících se svalů, a vaskulárních a nervových tkání. Mastikace, nebo-li žvýkání, je proces rozsekání a rozmělnění stravy a její přípravy ke spolknutí a požití (Soboleva et al., 2005). Po přijetí sousta do dutiny ústní je sousto transportováno k okluznímu povrchu posteriorních zubů, což je první stadium transportu. Poté je sousto zpracováno sérií žvýkacích cyklů, jejichž počet stoupá se zvyšující se tvrdostí a velikostí sousta. To je fáze zpracovávací. Pokud je sousto připraveno ke spolknutí, je posunuto posteriorně do orofaryngu, a hovoříme tak o transportní fázi II (Van der Bilt et al., 2006). V rámci fáze zpracovávací rozpoznáváme ještě další dvě fáze. Během fáze I stoličky horního a dolního zubního oblouku sekají sousto mezi sebou, dokud není dosaženo centrické okluzní pozice. Fáze II sestává z rozmělnovacích pohybů stoliček žvýkací strany oblouku. Stoličky se při těchto pohybech dostávají mimo centrickou okluzní pozici. Fáze I je rozdělena ještě do dvou podfází, a to linguální fáze I a bukální fáze I. Toto rozdělení je podle typu plošek opotřebených vznikajících při fázi I. Určité typy stravy vyžadují žvýkací pohyby způsobující více opotřebených plošek z linguální strany posteriorních zubů a jiné ze strany bukální (Kay and Hiiemae, 1974; Fiorenza et al., 2011).

Počet a doba jednotlivých žvýkacích cyklů během zpracovávací fáze je velmi variabilní. Záleží z větší části na tvrdosti konzumované stravy a velikosti sousta (Miyawaki et al., 2000). Variabilita v počtu žvýkacích cyklů je však dána i tím, že existují rychlí a pomalí "polykači". Určití jedinci přistoupí ke druhé transportní fázi po relativně vysokém, či naopak nízkém počtu žvýkacích cyklů, tedy nehledě na velikost a tvrdost sousta. To je částečně dáno fyziologií jedince a částečně také sociálním kontextem (Van der Bilt et al., 2006). Žvýkací cyklus se také liší v závislosti na pohlaví. Doba žvýkacího cyklu je obecně kratší u mužů než u žen, a vertikální a laterální pohyby mají větší rozsah také u mužů. Rozdíly najdeme i ve frekvenci žvýkání, neboť muži žvýkají rychleji než ženy, ale rytmus a pravidelnost žvýkacích pohybů vykazuje stejnou stabilitu u obou pohlaví (Tamura and Shiga, 2014).

Žvýkáci síla je vytvářena aktivitou žvýkacích svalů. Velikost této síly závisí na objemu svalů, jejich aktivitě a koordinaci (Van der Bilt et al., 2006). Žvýkáci svaly jsou derivátem prvního žaberního oblouku a patří mezi ně sval spánkový (*m.temporalis*), zevní sval žvýkáci (*m. masseter*), vnitřní sval křídlový (*m.pterygoideus medialis*) a zevní sval křídlový (*m. pterygoideus lateralis*). Žvýkání se ještě účastní svaly krku, a to sval jazykočelistní (*m. mylohyoideus*), sval dvojbríškatý (*m. digastricus*) a sval bradojazykový (*m. geniohyoideus*) (Čihák and Grimm, 2001). Pohyb čelistí však není výsledkem činnosti samotných žvýkacích svalů, ale působí prostřednictvím funkce čelistního kloubu (*articulatio temporomandibularis*).

Čelistní kloub je kloubem složeným. Kloubní plochou je mandibulární kondyl, nebo-li hlavice dolní čelisti, která se pohybuje ve *fossa mandibularis* a je v kontaktu s *tuberculum articulare* na *os squamosum*. Mezi kloubní plochy pokryté vazivovou chrupavkou je vložen artikulační disk. Ten je taktéž tvořen vazivovou chrupavkou a směrem doprostřed se ztenčuje. Čelistní kloub je schopen vytvářet protrakci dolní čelisti (směrem vpřed), retrakci (směrem vzad), depresi čelisti při otevírání úst a její elevaci při zavírání úst. Laterální pohyb vzniká při protrakci jedné strany a rotaci strany kontralaterální (Čihák and Grimm, 2001).

Žvýkáci fáze začíná otevřením úst, kdy nejprve dochází k rotaci mandibulárního kondylu kolem horizontální osy, sklouznutí po artikulačním disku a poté kondyl i s diskem klouže v čelistní jamce až k *eminentia articularis*. Deprese čelisti je hlavně výsledkem činnosti krčních svalů. Při zavírání úst, kdy dochází k elevaci mandibuly, jde proces opět nazpátek, kdy nejprve dojde k navrácení disku do původní polohy a ten je následován mandibulárním kondylem. Elevace dolní čelisti je způsoben třemi svaly. *M. masseter*, konkrétně jeho *pars superficialis*, se upíná na *angulus mandibulae*, kde zanechává rozeznatelnou drsnatinu *tuberositas masseterica*. Jeho synergistou je při elevaci čelisti *m. pterygoideus medialis*, který se upíná na vnitřní stranu *angulus mandibulae* a způsobuje svým úponem vznik drsnatiny *tuberositas pterygoidea*. Třetím účastníkem mandibulární elevace je *m. temporalis*, upíná se na *processus coronoideus mandibulae* a táhne tak dolní čelisti superiorně-posteriorním směrem (Čihák and Grimm, 2001). Na začátku fáze uzavírání čelistí je svalová kontrakce rychlejší, než na konci, aby se zpomalila rychlost uzavírání a došlo k ukončení pohybu a dosažení interkuspální pozice (Koolstra and Van Eijden, 1997). Samotný laterální žvýkáci pohyb je způsoben jednostrannou kontrakcí *mm. pterygoidei* a *m. temporalis*. *M. pterygoideus medialis* se

při jednostranné kontrakci stává hlavním iniciátorem žvýkacích pohybů, protože táhne dolní čelist na kontralaterální stranu (Koolstra and Van Eijden, 1999; Čihák and Grimm, 2001). *M. pterygoideus lateralis* se upíná do *fovea pterygoidea* na dolní čelisti, která se nachází pod hlavicí mandibuly, a tak dochází tahem za pouzdro čelistního kloubu k pohybu artikulačního disku. Při jednostranné kontrakci pomáhá vnitřnímu křídlovému svalu při provádění třetího žvýkacího pohybu tažením čelisti na kontralaterální stranu. Dohromady tedy oba *mm. pterygoidei* způsobují rotační typ pohybu kolem svislé osy procházející těsně za mandibulárním kondylem kontralaterální strany spolu s malým laterálním posunem nazývaným Bennettův pohyb. *M. temporalis* způsobuje svou akcí sklouznutí kondylu a artikulačního disku anteriorně-mediálním směrem, tedy protrakci, na ipsilaterální straně (Obrez and Türp, 1998; Čihák and Grimm, 2001). Třídídimenzionální simulační studie ukázala, že se na laterodeviasi ipsilaterální strany dolní čelisti podílí i hluboká vrstva *m. masseter* a přispívá i *m. mylohyoideus* (Koolstra and Van Eijden, 1999).

Během žvýkacího cyklu tedy dochází k zapojení všech žvýkacích svalů a mastikace je tak výsledkem jejich kontrahování a relaxování (Čihák and Grimm, 2001).

2. 3. 2. Vliv stravy na součásti mastikačního systému a kraniofaciální struktury

2. 3. 2. 1. Změna mastikační biomechaniky podle typu konzumované stravy

Každý jedinec má unikátní typ žvýkání, který je pod kontrolou mozkového kmene a pod vlivem morfologie zubů a čelistního kloubu. Nejdůležitější část žvýkacího cyklu je ta, kdy dochází k opuštění či návratu do interkuspální pozice (ICP), a antagonistické zuby jsou v maximálním kontaktu. Ideální typ žvýkání je ten, kdy dochází k největšímu kontaktu antagonistických zubů při uzavření dutiny ústní podle specifické dentální anatomie jedince (Yamashita et al., 1999).

Různé potraviny mají však různé fyzikální vlastnosti a liší se tak například tvrdostí, tuhostí či křehkostí. Největší zátěží působí na žvýkací systém potraviny tuhého fibrózního charakteru, jako je například maso, a to obzvláště syrové či sušené. Pokud je potravina tvrdá, ale křehká, jako například syrová zelenina nebo ořechy, je sice nutné vyvinout větší počáteční sílu než u žvýkání měkkých soust, ale díky své křehkosti je tento typ potravin poměrně snadno rozdrčen, a tak nedojde k dislokaci kondylu z artikulační plochy. Při žvýkání tvrdých fibrózních potravin jako je sušené maso, musí

dojít ke zvýšené aktivitě žvýkacích svalů a kondyl může být dislokován ze své artikulační plochy. Artikulační disk je během takového žvýkání silně stlačován kondylem během každého skousnutí a dochází k posunu kondylu posteriorně-superiorním směrem (Komiya et al., 2003). Pokud žvýkání vyžaduje vynaložení větší síly, zvětšuje se laterální pohyb čelisti. Zvětšení laterálního pohybu je výhodné proto, že je dosaženo většího okluzního kontaktu zubů, a zvětšuje se tak efektivita žvýkání (Yamashita et al., 1999). Dalším mechanismem zvýšení efektivity při žvýkání tvrdých soust je podvědomé ovládnutí žvýkacích svalů tak, aby byl minimalizován pohyb částí čelistí, které nejsou v přímém styku se soustem (Miyawaki et al., 2000).

Přestože stupeň tvrdosti je důležitou vlastností potravin ve vztahu k vytváření žvýkací síly, stejně nebo ještě více důležitou charakteristikou je velikost sousta. Ukázalo se, že změna tloušťky konzumovaného sousta má větší efekt na mastikační pohyb než změna tvrdosti potravin, a že percepce tvrdosti potravin záleží významnou měrou na tloušťce sousta, protože větší sousta téže potravin jsou vnímána jako tvrdší (Peyron et al., 1997). Při konzumaci větších soust dochází ke zvýšení maximální rychlosti otevření a zavření čelistí. Tato změna nastane hlavně v bodě první stoličky na žvýkací straně a u kondylu na straně kontralaterální. U větších soust dochází ke zrychlení pohybů mandibuly, zvětšení žvýkací síly a ke zpomalení frekvence žvýkání (Miyawaki et al., 2000). To doložila i analýza zabývající se detailně fází zavírání čelistí při žvýkání potravin o rozdílné tloušťce a tvrdosti. Fázi zavírání čelistí je možné rozdělit na fázi rychlého a pomalého zavírání, podle snižování svalové aktivity před dosažením centrické okluze. Tvrdé potraviny mají v porovnání s potravinami měkkými zvýšenou rychlost při pomalé fázi a sníženou rychlost při fázi rychlé. To pravděpodobně reflektuje rozdílnou lámavost a křehkost materiálů. Pro prokousnutí tvrdého křehkého materiálu je potřeba větší počáteční síla, ale vzhledem k jeho křehkosti dojde k rozlomení snadněji. Energie uschovaná v kontrahovaných žvýkacích svalech se potom musí náhle uvolnit, což může vést ke zvýšení rychlosti pomalé uzavírací fáze. U měkkých materiálů dochází k opačnému působení, a celý efekt je amplifikován tloušťkou materiálu, tedy velikostí sousta (Peyron et al., 1997).

Je nezpochybnitelné, že strava má na žvýkací cyklus velký vliv. Roli hrají nejen vlastnosti jako je tvrdost, tuhost nebo křehkost, ale také velikost sousta.

2. 3. 2. 2. Zubní atrice a remodelační změny čelistního kloubu v souvislosti se stravou a subsistenční strategií

Remodelační změny čelistního kloubu jsou důsledkem opotřebení jeho povrchu. Dochází ke zplošťování, erozi a tvorbě osteofytických výběžků (viz. obr. 2.). Čelistní kloub je anatomická struktura, která je bodem artikulace mezi lebkou a dolní čelistí. Jediný další kontakt mezi lebkou a čelistí zabezpečují zuby. Proto je nasnadě, že tyto dvě struktury se budou vzájemně ovlivňovat (Hinton and Carlson, 1979). Zubní anatomie hraje důležitou roli ve směru čelistí během mastikace. Délka zubního skluzu by se očekávaně měla lišit nejen podle dentální anatomie a typu okluze, ale také podle faktorů jako je opotřebení zubů a typ stravy (Yamashita et al., 1999). Nabízí se tedy existence závislosti výskytu remodelačních změn v čelistním kloubu na určitém typu stravy, tedy subsistenční strategii. Subsistenční strategie zase prokazatelně souvisí se zubním opotřebením (e.g Smith, 1984; Arnold et al., 2007), a tak by výskyt a stupeň zubního opotřebením měl korelovat se změnami v čelistním kloubu. Touto teorií se zabývalo mnoho studií, avšak jejich výsledky rozhodně nemají jednoznačný závěr.



Obr. 2. Příklad degenerativních změn čelistního kloubu (převzato podle Sheridan et al., 1991)

Mnoho studií potvrzuje souvislost atrice s remodelačními, někdy až artrotickými změnami čelistního kloubu (e. g. Seward, 1976; Richards and Brown, 1981; Richards, 1988; Hodges, 1991). Zhruba stejné množství studií však tento vztah u sledovaných populací nenalézají (e. g. Eversole et al., 1985; Whittaaker et al., 1985; Wedel et al., 1998; Magnusson et al., 2008; Levartovsky et al., 2012). Obvykle se práce zabývají okluzním opotřebením dentice a degenerativní remodelací kondylu. Studie prehistorické populace amerických Indiánů se však liší tím, že sleduje závislost mastikační mechaniky a subsistenční strategie pomocí analýzy velikosti kondylu a hodnocení

interproximálního opotřebení dentice. Interproximální opotřebení jsou plošky vytvořené v místě kontaktu sousedních zubů, na mesialní nebo distální straně korunky. Je obvykle důsledkem rozdílného pohybu jednotlivých zubů během mastikace. Byly zkoumány tři skupiny časově navazujících geneticky příbuzných populací. Archaická skupina vykazovala největší frekvenci interproximálního opotřebení oproti ostatním dvěma skupinám v rámci stejného stupně opotřebení okluzního. Stejný trend vykazuje velikost čelistního kondylu a *fossa mandibularis*, kdy největší rozměry kondylu pozorujeme u archaického vzorku. U pozdějších populací se rozměry zmenšují, stejně jako klesá frekvence interproximálních plošek. Jako primární příčina extenzivního interproximálního opotřebení u archaického vzorku byla navržena aplikace velké okluzní síly při zvýšeném počtu žvýkacích cyklů, kvůli potřebě žvýkat odolnou stravu, což mělo také signifikantní vliv na anatomii čelistního kloubu (Hinton, 1982).

Většina jedinců má preferenční žvýkací stranu a žvýká unilaterálně. Unilaterální mastikace je definována tak, že většina žvýkacích cyklů se odehrává na jedné specifické straně zubního oblouku. Větší žvýkací efektivitu však dosahují lidé žvýkající na obou stranách, tedy bilaterálně (Farias Gomes et al., 2010). Proč tedy tak často dochází k unilaterálnímu žvýkání? Podle pákového modelu fungování čelistí (Hylander, 1975) je reakční síla působící na čelistní kloub větší na balanční straně než na žvýkací straně. Proto jedinci s dentálními patologiemi žvýkají preferenčně na zdravé straně oblouku. Žvýkací síla u těchto jedinců prochází od zubů na zdravé straně ke kondylu na straně s dentálním onemocněním, tedy balanční straně. Opačně to probíhá u pacientů s onemocněním čelistního kloubu, jejichž žvýkací síla by měla směřovat od zubů na straně s postiženým kloubem ke kondylu na straně zdravé (Hylander, 1975). Ke vzniku unilaterálního typu žvýkání tedy přispívá unilaterální bolest žvýkacích svalů, zubů či čelistního kloubu, laterální asymetrie síly skousnutí nebo asymetrie okluzních kontaktních ploch (Diernberger et al., 2008). Unilaterální mastikace je tak adaptací, která pomáhá zredukovat bolest během mastikace, ale která je zároveň zdrojem asymetricky působícího stresu, který může teoreticky vést k poškození přetěžovaného kondylu. Tento model potvrdila histologická analýza čelistního kloubu současné populace (Ishibashi et al., 1995). Studie ovšem také ukazují, že většina jedinců žvýká preferenčně na pravé straně (e. g. Diernberger et al., 2008; Farias Gomes et al., 2010; Martínez-Gomis et al., 2009) a asymetrie opotřebenění pravé a levé strany zubních oblouků byla nalezena i u juvenilních jedinců (Costa, 1986), což dokládá, že vztah

unilaterálního žvýkání a dentálních či čelistních patologií je velmi komplexní a nelze jasně říci, co je příčinou a co následkem.

Vedle stranové asymetrie přispívá k vývoji degenerativních změn kondylu také intravitální ztráta posteriorních zubů, přesněji stoliček. Pokud dojde ke ztrátě stoliček, zvýší se frekvence kousání anteriorními zuby, což ještě zvýší sílu vyvíjenou na čelistní kloub, oproti žvýkání stoličkami (Hylander, 1975). Tento princip potvrzují stopy opotřebením populace australských Aboriginců, kdy u jedinců s patologickými změnami čelistního kloubu byl pozorován zvýšený stupeň atrice anteriorních zubů (Richards, 1990). Analýza dentice středověké populace Nubie neprokázala žádný vztah mezi asymetrickým opotřebením zubů a degenerací čelistního kondylu, ale zato potvrdila korelaci osteoartritických změn kondylu a ztráty posteriorních zubů (Sheridan et al., 1991). Tuto korelaci potvrdilo velké množství dalších studií (e. g. Whittaker et al., 1985; Tallents et al., 2002; Pechenkina et al., 2002; Levartovsky et al., 2012). Otázkou je, proč by se změny čelistního kloubu vyvíjely se ztrátou zubů, ale ne s jejich opotřebením. Hlavním vysvětlením může být, že čelist reaguje na tyto dvě události jiným způsobem. Při ztrátě stoliček dojde k využívání předních zubů a to vede k vývinu excesivní zátěže na kloub, pravděpodobně s kompenzační repozicí mandibuly a zvýšenou svalovou aktivitou. Na rozdíl od toho atrice některých populací může být spojena pouze se stupněm abrazivity stravy, ale ne se zvýšením svalové síly nebo se speciálními žvýkacími pohyby (Levartovsky et al., 2012).

Dalším sporným bodem v literatuře týkajícím se vzniku remodelace čelistního kondylu je otázka závislosti na pohlaví. Některé analýzy prokázaly signifikantně větší prevalenci u žen (e. g. Akerman et al., 1984; Sheridan et al., 1991), některé zase u mužů (Magnusson et al., 2008), a jiné ukázaly, že pohlaví není dispozičním faktorem pro vznik degenerativních remodelačních změn na čelistního kloubu (e. g. Hodges, 1991; Widmalm et al., 1994; Luder, 2002; Levartovsky et al., 2012).

V jednom se ale převážná většina prací shodne, a to ve vztahu remodelace čelistního kloubu vzhledem k věku. Remodelační změny se ukazují být signifikantně spojeny se zvyšujícím se věkem (e. g. Whittaker et al., 1985; Richards, 1988; Richards, 1990; Sheridan et al., 1991; Widmalm et al., 1994; Ishibashi et al., 1995; Luder, 2002; Magnusson et al., 2008), ovšem i zde najdeme některé studie, které zjistily mezi věkem a remodelačními změnami kondylu nezávislost (e. g. Richards and Brown, 1981, Pechenkina et al., 2002; Levartovsky et al., 2012). Neprokázání závislosti na věku však

může souviset s velikostí či věkovou distribucí zkoumaného vzorku (Sheridan et al., 1991).

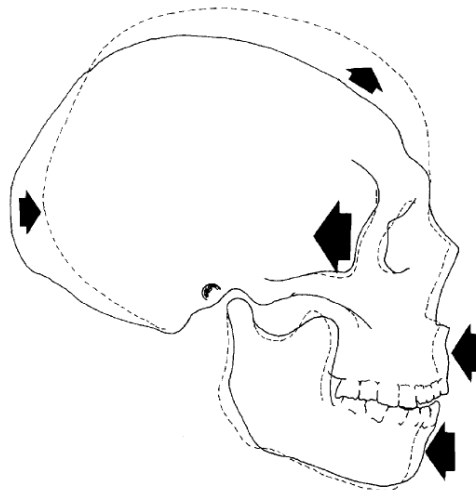
2. 3. 2. 3. Vliv žvýkací síly na kraniofaciální struktury

Experimentální studie na myších ukázaly, že růst mandibuly je silně spojen s mastikační funkcí. Mastikace ovlivňuje rovnováhu mezi diferenciací a proliferací buněk v chrupavce mandibulárního kondylu a kondyl má tedy vysokou adaptační schopnost. Kondylární chrupavka je tlustší u myší krmených tvrdou stravou, protože tvrdá strava indukuje terminální diferenciaci kondylárních chondrocytů (Enomoto et al., 2014). Myši krmené v mládí pouze měkkou stravou navíc vykazují redukci svalové aktivity žvýkacího svalu, a v dospělosti neschopnost efektivně zpracovat tvrdou stravu (Fujishita et al., article in press). Následné snížené mastikační nároky v období adolescence a rané dospělosti mají signifikantní efekt na laterální tvar myších mandibul v porovnání se zvířaty s normální mastikační funkcí. Tato zvířata mají menší čelisti s tvarovými adaptacemi a vyšším dentoalveolárním výběžkem (Ödman et al., 2008). Na zvířecích modelech je jasně patrné, že žvýkací funkce má prostřednictvím stravy velmi významný vliv na utváření anatomie dolní čelisti.

Vliv žvýkací funkce na orofaciální anatomii však můžeme pozorovat i během evoluce člověka. Během evoluce docházelo ke změnám pozice artikulační plochy čelistního kloubu. Změna pozice kloubní plochy má důležitý efekt na pohyb dolních molárů při mastikaci a ovlivňuje tak zpracování stravy, která se u různých druhů v průběhu lidské evoluce měnila (Osborn, 1987). Doklady důležitosti dentální funkce ve vývoji orofaciálních struktur najdeme i ve studiích různých historických populací. Srovnání geneticky nepříbuzných populací, které se shodují v subsistenční strategii a tedy v typu dentální zátěže ukázalo, že morfologie *eminentia articularis* a *fossa mandibularis* podléhají změnám v souvislosti s kumulací funkčního stresu působícího na dentici. Směr reakční síly by měl být ideálně kolmý k artikulačnímu povrchu pro danou konfiguraci zátěže, aby se zamezilo dislokaci kondylu. Zvětšení hloubky a strmosti *fossa mandibularis* pozorujeme u populací, které pravidelně usilovně zatěžují stoličky a přední zuby, protože by jinak mohlo dojít k dislokaci kondylu z artikulační jamky (Hinton, 1981). Stejný trend ukázala studie populace naopak geneticky příbuzné, která však během let prodělala změnu subsistenční strategie. Populace z období přechodu lovecko-sběračské subsistence na zemědělství má větší čelistní kloub, větší *fossa mandibularis* a robustnější žvýkací svaly než populace striktně zemědělská.

Pohlavní dimorfismus se směrem k historicky mladší populaci procentuálně snižuje a dochází k posunu žvýkacích svalů posteriorním směrem. To je doklad, že změna velikosti čelistního kloubu je důsledkem změny intenzity a typu žvýkací funkce a je tedy možná přímou adaptační odpovědí na reakční síly působící na kloub během jeho vývoje (Hinton and Carlson, 1979).

Že mastikační stres nemusí ovlivňovat pouze orofaciální, ale celý kraniofaciální skelet, bylo zmíněno již výše v kapitole věnované direkcionalní asymetrii. Byla sledována změna kraniofaciálního skeletu populace Nubie v průběhu zhruba 10 000 let od mesolitických lovců-sběračů k středověké zemědělské společnosti. Systematická redukce funkčních požadavků na žvýkací systém vedla ke změně růstu kraniofaciálního skeletu. Maxilomandibulární komplex se stával méně robustním a posunul se postero-inferorním směrem oproti lebeční klenbě. Došlo také k relativnímu nárůstu výšky lebeční klenby oproti délce a relativní redukci velikosti dentice, jako odpověď na změnu velikosti a pozice faciálního skeletu (viz. obr. 3.) (Carlson and Van Gerven, 1977). Vliv mastikační aktivity na vývoj kranio- a orofaciálních struktur dokládají také studie věnující se analýze asymetrie lebky, ve kterých je jako příčina vzniku těchto asymetrií navrhována právě unilaterální žvýkací zátěž (e. g. Vig and Hewit, 1975; Ercan et al., 2008; Bigoni et al., 2013).



Obr. 3. Změna kraniofaciálního skeletu populace Nubie v důsledku snížení žvýkacích funkčních požadavků po přechodu na rozdílnou subsistenční strategii (převzato podle Carlson and Van Gerven, 1977)

3. Hypotézy a cíle práce

Hypotézy

1. V důsledku rozdílných stravovacích návyků a odlišného postavení žen ve velkomoravské společnosti existuje rozdíl ve skóre atrice mezi H/P (hrad/podhradí) a F/M (ženy/muži).
2. Směr direkcionální asymetrie atrice a směr direkcionální asymetrie mandibuly odpovídají pravostranné žvýkací preferenci studovaného souboru.
3. Existuje vztah asymetrie atrice a asymetrie mandibuly.
4. Existuje souvislost asymetrie mandibuly a asymetrie faciálního skeletu v důsledku kompenzačně – adaptační funkce mandibuly.

Cíle

- Ohodnotit zubní atrici třenových zubů a stoliček obou čelistí.
- Vypočítat asymetrii zubní atrice.
- Provést 3D geometricko-morfometrickou analýzu formy a tvaru dolní čelisti.
- Provést 3D geometricko-morfometrickou analýzu asymetrie dolní čelisti.
- Ohodnotit opotřebení čelistních kloubů.
- Zrekonstruovat rozdíly mezi hradem a podhradím v souladu s výsledky jednotlivých analýz.

4. Materiál

Tato diplomová práce navazuje na publikaci *Skull Shape Asymmetry and the Socioeconomic Structure of an Early Medieval Central European Society* (Bigoni et al., 2013), ve které je studována asymetrie lebky v závislosti na socioekonomickém statusu u raně středověkého skeletálního souboru z lokality Mikulčice – hrad a Mikulčice - podhradí. Z lokality Mikulčice – hrad byli analyzováni jedinci z pohřebiště kolem II., III., IV. a XI. kostela. Jedinci z lokality Mikulčice – podhradí pocházeli z pohřebiště Kostelisko, Kláštersko a z okolí IX. kostela. Ze souboru hodnoceného ve výše zmíněné publikaci byli vybráni jedinci, u kterých bylo s ohledem na zachovalost skeletálního materiálu možné hodnotit atrici zubů, osteoartrické změny čelistního kloubu a snímat množinu landmarků na dolní čelisti. S ohledem na charakter vzniku pozorovaných znaků byli vyloučeni juvenilní jedinci.

V této práci bylo hodnoceno celkem 193 dospělých jedinců určeného věku a pohlaví (Stloukal and Vyhnánek, 1976; Stloukal, 1989; Velemínský et al., 2005). Počty jedinců podle lokality a pohlaví jsou uvedeny v tabulce č. 1. Počty jedinců se v jednotlivých analýzách liší z důvodu různé zachovalosti skeletálního materiálu. Konkrétní počty jedinců jsou uvedeny u výsledků jednotlivých analýz. Pro analýzu vztahů asymetrie mezi faciálním skeletem, dolní čelistí a atrici byla poskytnuta data z výchozí publikace (Bigoni et al., 2013) měřená Mgr. Lucií Bigoni, Ph.D. Jednalo se o 3D koordináty faciálního skeletu 77 jedinců, pro jejichž snímání byla použita stejná metodologie, jako pro snímání 3D koordinátů dolní čelisti v této diplomové práci.

Tabulka 1. Počty mužů a žen v hradu a podhradí

	Počet jedinců		
	ženy	muži	celkem
hrad	55	70	125
podhradí	37	31	68
celkem	92	101	193

5. Metody

5. 1. Sběr dat a hodnocení

5. 1. 1. 2D metody

Hodnocení zubní atrice

Zubní atrice byla hodnocena u třenových zubů (premoláry) a u všech tří stoliček (moláry) horní i dolní čelisti. Každému jedinci byla založena zubní karta, kam byly zaznamenávány nejen hodnoty atrice, ale také zubní vzorec a celkový zdravotní stav chrupu. K hodnocení atrice byly použity dvě metody.

Třenové zuby byly hodnoceny podle metody Smith (1984), kdy je hodnoceno opotřebení celé plochy zubu na škále 1 – 8. Skóre s hodnotou 1 znamená zub bez známek opotřebení a skóre 8 znamená naopak nejvyšší stupeň opotřebení doprovázený ztrátou korunky. Stoličky byly hodnoceny metodou podle Scott (1979), která umožňuje hodnotit i směr atrice v rámci jednoho zubu, protože hodnotí každý kvadrant každého zubu zvlášť na škále 0 – 10. Hodnota 0 znamená zub chybějící nebo nedosahující okluze, hodnota 1 značí kvadrant bez známek opotřebení a nejvyšší hodnota 10 ukazuje na kvadrant s kompletním obnažením dentinu. Celkové skóre pro každý zub je aritmetickým průměrem hodnocení všech čtyř kvadrantů.

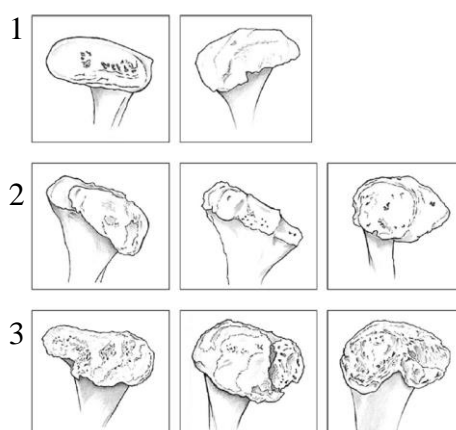
Pro stanovení chyby měření bylo 20 náhodných jedinců ohodnoceno dvakrát s několikedenní pauzou. Byl vypočítán Kendallův koeficient konkordance a Cohenův koeficient kappa. Kendallův koeficient konkordance W se pohybuje mezi hodnotami 0 (žádná shoda) a 1 (úplná shoda). Cohenův koeficient kappa ukazuje výbornou shodu při hodnotě $\kappa > 0,75$. Rozdílem je, že Kendallův koeficient konkordance zohledňuje i velikost rozdílu mezi oběma pozorováními, proto je jeho hodnota v tabulce č. 2 lehce vyšší, než hodnota Cohenova koeficientu kappa, kde je hodnocena pouze shoda nebo neshoda měření bez ohledu na velikost rozdílu. I přesto spadá výsledek Cohenova koeficientu kappa do kategorie "almost perfect agreement" (viz tab. č. 2).

Tabulka 2. Výsledky chyby hodnocení atrice

Typ testu	Hodnota koeficientu
Kendallův koeficient konkordance	$W = 0,977$
Cohenův koeficient kappa	$\kappa = 0,953$

Hodnocení osteoartrtických změn čelistního kloubu

Osteoartrtické změny čelistních kloubů byly hodnoceny podle Rando and Waldron (2012), jejichž hodnocení vychází z diagnostických kritérií podle Rogers and Waldron (1995). Každý čelistní kondyl byl ohodnocen na škále 0 – 3, kdy hodnota 0 značí kloubní hlavici beze změn a hodnota 3 značí maximální expresi osteoartrtických změn (viz obr. č. 4).



Obr. 4. Ukázka různé exprese a projevu osteoartrtických změn čelistního kondylu podle použité metody Rando and Waldron (2012) (převzato podle Rando and Waldron, 2012).

5. 1. 2. 3D metody

K získání 3D koordinátů pro hodnocení asymetrie dolní čelisti byl použit dotykový skener MicroScribe G2X, pomocí něhož bylo snímáno původně 35 landmarků mandibuly. V analýzách asymetrie nebylo použito 5 nepárových landmarků nacházejících se v mediální rovině a do finální analýzy bylo zahrnuto zbylých 15 párových landmarků. Všechny snímané landmarky jsou uvedeny v tabulce č. 3 s použitou zkratkou a referencí. Trojici kalibračních landmarků tvořily body infradentale (Id), lingulare sinister (Lin sin) a lingulare dexter (Lin dex). Nejprve byla sledována variabilita formy a tvaru celé dolní čelisti v rámci sledovaného vzorku. Dále byla vizualizována variabilita pomocí landmarků v oblasti těla dolní čelisti (*corpus mandibulae*) a landmarků v oblasti větve dolní čelisti (*ramus mandibulae*) v prvních dvou komponentách PC1 a PC2, neboť *ramus mandibulae* je oblastí úponu žvýkacích svalů a bylo tak možné sledovat rozdíly ve tvaru a formě této oblasti mezi pohlavími a lokalitami pohřbu.

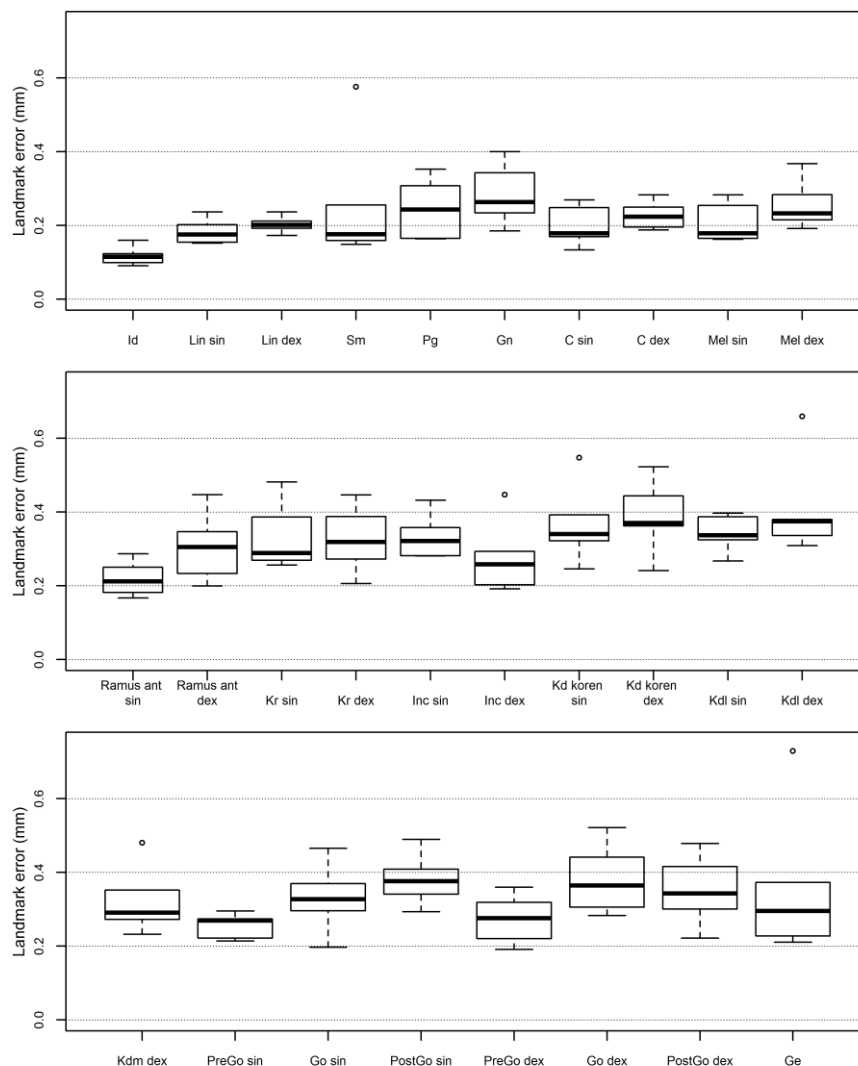
Tabulka 3. Snímané landmarky dolní čelisti

Landmark	Zkratka	Reference
Infradentale	Id	Nicholson and Harvati (2006)
Lingulare	Lin sin, Lin dex	Martin and Saller (1959)
Supramentale	Sm	Franklin et al. (2008)
Pogonion	Pg	Williams and Richtsmeier (2003)
Gnathion	Gn	Nicholson and Harvati (2006)
Canin	C sin, C dex	Rosas and Bastir (2004)
M1	M1 sin, M1 dex	Rosas and Bastir (2004)
M3	M3 sin, M3 dex	Rosas and Bastir (2004)
Mentale	Mel sin, Mel dex	Williams and Richtsmeier (2003)
Ramus anterior	Ramus ant sin, Ramus ant dex	Williams and Richtsmeier (2003)
Posterior alveolar	Pa sin, Pa dex	modifikováno podle Franklin et al. (2008)
Koronion	Kr sin, Kr dex	Nicholson and Harvati (2006)
Incisurale	Inc sin, Inc dex	Nicholson and Harvati (2006)
Kořen proc. condylaris	Kd kořen sin, Kd kořen dex	Nicholson and Harvati (2006)
Kondyilion lateralis	Kdl sin, Kdl dex	Nicholson and Harvati (2006)
Kondyilion medialis	Kdm sin, Kdm dex	Nicholson and Harvati (2006)
Pregonion	PreGo sin, PreGo dex	Šmahel and Brejcha (1983)
Gonion	Go sin, Go dex	Franklin et al. (2008)
Postgonion	PostGo sin, PostGo dex	Šmahel and Brejcha (1983)
Genion	Ge	Williams and Richtsmeier (2003)

Pro stanovení chyby měření byly skenerem snímány všechny landmarky mandibuly u 6 jedinců šestkrát, což bylo po týdnu zopakováno a výpočet chyby byl proveden v programu Morphome3cs 2.0. (von Cramon-Taubadel et al., 2007). Chyba byla stanovena na 0,289 mm (viz tab. č. 4). Chyba měření pro každý landmark byla vizualizována pomocí krabicových grafů v obrázku č. 5. Vynechány byly landmarky M1sin, M1dex, M3sin, M3 dex, Pa sin, Pa dex a Kdm sin (zkratky landmarků viz tab. č. 3), neboť každý z těchto bodů u jednoho či více jedinců chyběl.

Tabulka 4. Chyba měření snímané množiny landmarků

Minimum	Medián	Průměr	Maximum
0,117 mm	0,294 mm	0,289 mm	0,406 mm



Obr. 5. Vizualizace chyby měření pro každý landmark (zkratky landmarků viz tab.č. 3).

5. 2. Metody geometrické morfometrie a statistické hodnocení

Pro hodnocení dat byl použit program Morphome3cs 2.0. a statistický program R 3.1.2.

5. 2. 1. Použité metody geometrické morfometrie a výpočet asymetrie

Metody geometrické morfometrie umožňují získávat, zpracovávat a analyzovat tvarové proměnné s uchováním všech geometrických informací, které data obsahují. Hodnocení tvaru probíhá na základě 3D souřadnic landmarků, tj. biologicky významných bodů, jež charakterizují analyzovanou strukturu (Slice, 2005). V této práci byly použity výpočty asymetrie atrice pro zjištění strany žvýkací preference, výpočty asymetrie pro zjištění direkcionální asymetrie dolní čelisti, analýza hlavních komponent (PCA) pro popis variability ve formě a tvaru dolní čelisti a klasifikátor SVM (Support vector machine) s radiálním jádrem a cross – validací pro nalezení klasifikační funkce v případě signifikantního vlivu pohlaví.

5. 2. 1. 1. Výpočet asymetrie

Byla hodnocena asymetrie atrice, jež byla stanovena jako průměrný rozdíl atričního skóre pravých a levých kvadrantů. Také byla hodnocena asymetrie dolní čelisti. Prvním krokem je k landmarkům X_i jedince (i) vytvořit jejich zrcadlový obraz Y_i . Jedna z os je vynásobena hodnotou (-1) a dojde k přehození landmarků podle párovosti. Následuje zarovnání pomocí generalizované prokrustovské analýzy (Generalized Procrustes Analysis, GPA), při které dojde k zarovnání tvarů definovaných pozicemi landmarků k referenčnímu tvaru pomocí translace a rotace landmarků (Gower, 1975). Poté je možné spočítat individuální asymetrii jedince (IA), jež je dána rozdílem mezi landmarky přesného zrcadlově symetrického obrazu struktury a opravdovými landmarky pozorované struktury (Graham et al., 2010), podle vzorce:

$$IA_i = \bar{X}_i - \bar{Y}_i \quad i = 1 \dots N$$

Individuální asymetrie se dá také vyjádřit součtem asymetrie direkcionální (DA) a asymetrie fluktuační (FA). Lze ji vyjádřit dle vzorce:

$$IA_i = DA + FA_i$$

Dále je spočítána direkcionální asymetrie DA celého vzorku, jež je průměrem IA všech (N) jedinců vzorku podle vzorce:

$$DA = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N IA_i$$

Flukтуаční asymetrie FA je odchylkou od DA a je tedy dána rozdílem IA a DA. Pro hodnocení vzájemných vztahů byla použita absolutní (celková) asymetrie jedince TFA, jež je dána součtem asymetrií (j) všech landmarků (M) daného jedince podle vzorce:

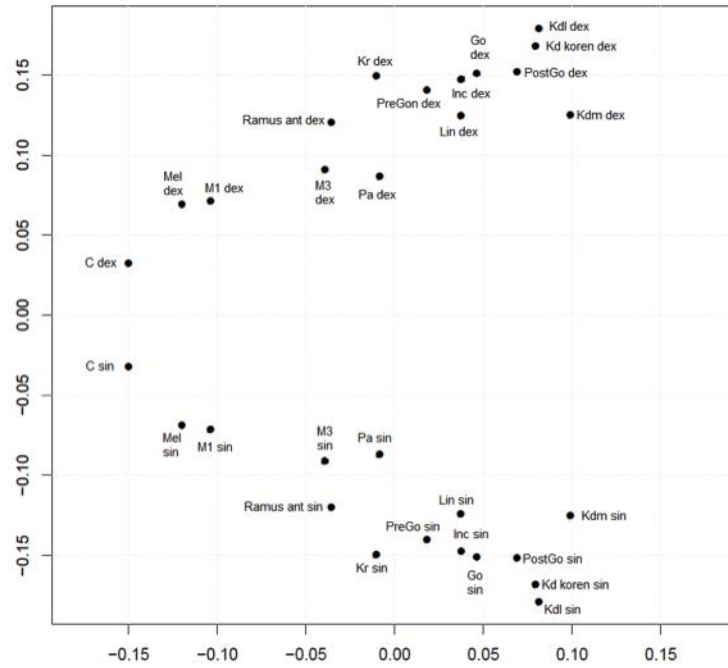
$$TFA_i = \frac{1}{M} \sum_j^M \|IA_{ij} - DA_{ij}\| \quad i = 1, \dots, N$$

5. 2. 1. 3. Analýza hlavních komponent (Principal component analysis, PCA)

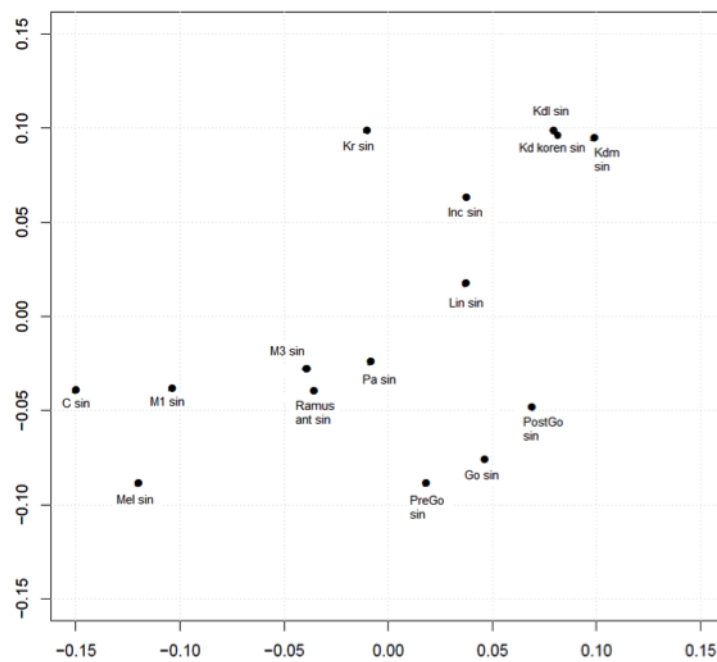
Analýza hlavních komponent je nástrojem pro zjednodušení popisu variability mezi jedinci v rámci vzorku. Vytváří nový set proměnných, tzv. hlavních komponent, které jsou nezávislými lineárními kombinacemi původních proměnných. U vícedimenzionálních dat je výhodou PCA možnost redukce dimenze s minimální ztrátou informace.

První komponenta PC1 vždy představuje charakteristiku s největším procentem celkové variability a má tedy největší rozptyl. Druhé nejvyšší procento variability je obsaženo v druhé komponentě PC2. Každou další komponentou je ta, jež má další největší možný rozptyl podle ortogonální osy ke všem předchozím komponentám, neboť po sobě jdoucí komponenty musí splňovat kritérium nezávislosti. Hodnota variability dat je vyjádřena prostřednictvím vlastních čísel (tzv. eigenvalues), které mají svůj korespondující vlastní vektor (tzv. eigenvektor). Vlastní vektory jsou seřazeny tak, aby jejich vlastní čísla tvořila sekvenci od největšího po nejmenší a rozptyl první hlavní komponenty PC1 je vlastní vektor s největším vlastním číslem (Zelditch et al., 2004).

Tato analýza byla použita pro vyjádření variability ve formě a tvaru dolní čelisti. Pro lepší orientaci v následujícím textu v kapitolách 6. 2. 1. a 6. 2. 3. je na následujících obrázcích č. 6 a č. 7 udána lokalizace jednotlivých bodů na grafech typu „lollipop“, jež byly využity pro vizualizaci vlivu prvních dvou komponent PC1 a PC2 a pro vizualizaci směru posunu landmarků způsobených direkcionální asymetrií. Zkratky landmarků jsou uvedeny v tab. č. 3.



Obr. 6. Ukázka lokalizace jednotlivých landmarků v grafech typu „lollipop“ při pohledu shora.



Obr. 7. Ukázka lokalizace jednotlivých landmarků v grafech typu „lollipop“ při pohledu ze strany.

5. 2. 1. 4. SVM (Support vector machine) s radiálním jádrem a cross - validací

SVM je klasifikátor založený na principu strojového učení, jež hledá na základě množiny trénovacích dat funkci, pomocí níž by bylo možné rozdělit data do dvou skupin. Pro rozdělení dat je nalezena optimální nadrovina, jež má maximální odstup od vektorů obou skupin. K nalezení optimální nadroviny je použito metody kvadratického programování a pro konstrukci této nadroviny jsou nutná pouze ta trénovací data, jejichž vektory jsou této nadrovině nejbližší (tzv. support vectors). Klasifikace probíhá tak, že vstupní vektor je transformován do vícedimenzionálního prostoru, aby mohly být i původně nelineární data lineárně rozděleny na dvě skupiny. Tato transformace do vícedimenzionálního prostoru se nazývá „the kernel trick“, protože dochází k aplikaci jádrové (kernelové) funkce. Jednou z těchto funkcí je funkce radiálního jádra RBF (radial basis function). (Cortes and Vapnik, 1995; Shashua, 2009).

Cross - validace slouží k ověření úspěšnosti klasifikátoru. Při cross – validaci se rozdělí datový soubor do několika menších podsouborů o stejné velikosti. Každý podsoubor je testován podle modelu naučeném na zbývajících podsouborech. Učením na jednom podsouboru a klasifikací zbývajících se simuluje schopnost klasifikátoru zevšeobecnit to, co se naučil. Úspěšnost cross – validace je procentuální množství dat, jež bylo klasifikováno správně (Hsu et al., 2003).

Metoda bude využita v případě, že se projeví signifikantní vliv pohlaví ve formě či tvaru dolní čelisti.

5. 2. 2. Použité statistické metody

5. 2. 2. 1. Wilcoxonův dvouvýběrový nepárový test

Dvouvýběrové nepárové testy porovnávají střední hodnotu pozorované veličiny a používají se pro testování rozdílu mezi dvěma nezávislými výběry. Vzhledem k tomu, že data některých testovaných skupin nesplňují podle Shapiro-Wilkova testu normality kritéria normálního rozdělení, byl použit dvouvýběrový Wilcoxonův test. Tímto testem byly testovány vztahy mezi jednotlivými skupinami dat v analyzovaném souboru. Data byla testována na hladině významnosti $\alpha = 0,05$ (Zvára, 2006).

5. 2. 2. 2. ANOVA a MANOVA

ANOVA, neboli z anglického „ANalysis Of Variance“, je analýza rozptylu jednoduchého třídění, která slouží k porovnání variability mezi výběry s variabilitou uvnitř výběrů. Jedná se o zobecněnou verzi dvouvýběrového testu, aby bylo možné porovnat více, než pouze dva výběry dat. I zde musí data splňovat kritérium nezávislosti. U jednoduchého třídění se sleduje vliv pouze jedné veličiny na dané výběry. V případě, že se jedná o dvojné třídění a testuje se tedy závislost spojitě proměnné na dvou kategorických proměnných, je nutné ještě otestovat interakce mezi proměnnými. MANOVA („Multivariate ANalysis Of VAriance“) funguje principiálně stejným způsobem jako analýza rozptylu, ale testuje závislost dvou a více proměnných na jedné či více proměnných nezávislých (Zvára, 2006).

Test ANOVA byl použit na zjištění závislosti skóre atrice na věku, pohlaví a lokalitě pohřbu. Test MANOVA byl použit pro statistické hodnocení rozdílů ve formě a tvaru dolní čelisti v souvislosti s pohlavím a lokalitou pohřbu a byly do něj zařazeny první čtyři hlavní komponenty.

5. 2. 2. 3. MANCOVA

MANCOVA (Multivariate ANalysis of COVariance), nebo-li vícerozměrná analýza kovariance, je modifikací testu ANCOVA (analýza kovariance) pro případy, kdy je nutné testovat více než jednu závislou proměnnou (Smith, 1958). ANCOVA spojuje test ANOVA a regresní analýzu a jedná se o rozšíření ANOVA o spojitě nezávislé proměnné, tzv. kovariáty (Chambers, 1992). Test MANCOVA byl použit pro testování vztahů mezi direkcionalními asymetriemi jednotlivých struktur, neboť z jedné asymetrie byly testovány první čtyři hlavní komponenty PC1 – PC4, jež představují 4 závislé proměnné. Tyto proměnné byly testovány proti celkové (absolutní) asymetrii TFA.

6. Výsledky

Kapitola výsledků je členěna do více podkapitol. U skeletálního materiálu bylo hodnoceno několik odlišných anatomických struktur odlišným způsobem a výsledky analýz jsou tak pro přehlednost pro každou hodnocenou anatomickou strukturu uvedeny v samostatné podkapitole. Bylo provedeno hodnocení zubní atrice, a to z hlediska celkového skóre, závislosti na věku a z hlediska asymetrie atrice. Dále byla hodnocena mandibula a to z hlediska variability formy a tvaru celé čelisti a formy a tvaru *corpus mandibulae* a *ramus mandibulae*. Další hodnocenou strukturou byl čelistní (temporomandibulární) kloub, a to konkrétně asymetrie opotřebení kloubů v rámci jedné čelisti, a naposledy byly analyzovány jednotlivé vztahy mezi DA atrice a DA mandibuly a faciálního skeletu a také souvislost DA mandibuly s DA faciálního skeletu.

6. 1. Hodnocení zubní atrice

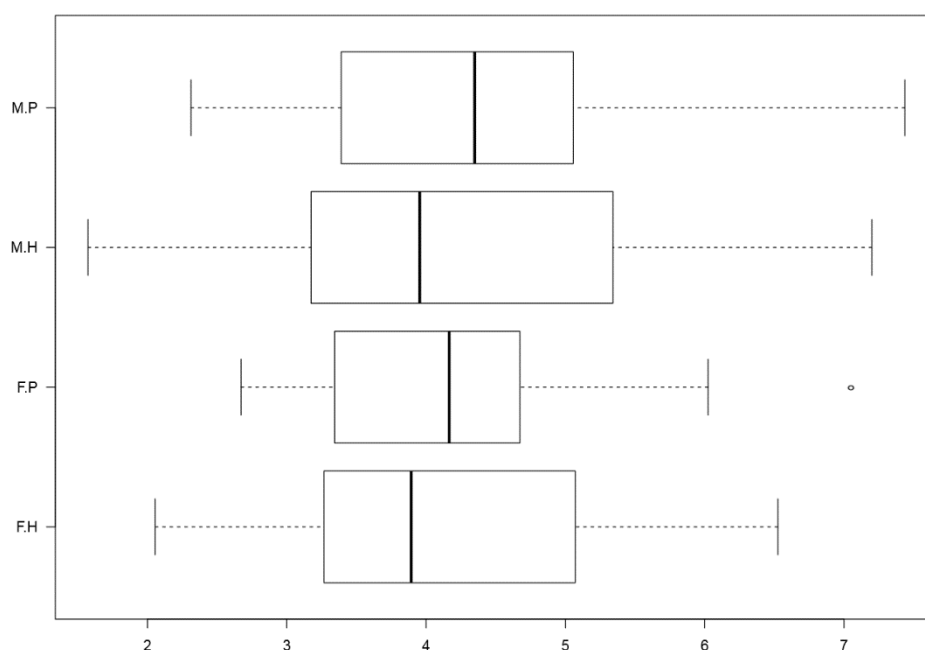
6. 1. 1. Skóre zubní atrice a věková distribuce zubního opotřebení ve zkoumaném populačním vzorku

Nejprve bylo vyhodnoceno průměrné skóre zubní atrice jednoho zuby v jednotlivých skupinách. Průměrné hodnoty skóre atrice u obou pohlaví a obou lokalit pohřbu jsou uvedeny v tab. č. 5. V grafu na obr. č. 8 můžeme vidět, že tendence k vyššímu stupni opotřebení je u jedinců z podhradí, ale střední hodnota (zde medián) opotřebení dosahuje u všech skupin velmi podobné hodnoty. U mužů se vyskytuje větší variabilita hodnot průměrného skóre jednoho zuby než u žen. U mužů z hradu je největší rozptyl mezi minimální a maximální průměrnou hodnotou. V tab. č. 6 jsou uvedeny průměrné hodnoty skóre v jednotlivých skupinách. Pro zjištění, zda se atrice projevuje ve stejné míře na zubech dolní i horní čelisti byl proveden výpočet průměrných hodnot atrice jednoho zuby pro každou čelist zvlášť. Hodnoty jsou uvedeny v tabulkách č. 7 a č. 8. Podle těchto průměrných hodnot se dá říci, že průměrné skóre atrice se mezi zuby horní a dolní čelisti významně neliší.

Tabulka 5. Průměrné hodnoty skóre atrice jednoho zubu u obou pohlaví a obou lokalit pohřbu (N = 189)

	F	M	H	P
Průměrná hodnota	4,132	4,262	4,169	4,273
Směrodatná odchylka	1,123	1,37	1,321	1,164

F = ženy; M = muži; H = hrad; P = podhradí



Obr. 8. Průměrné skóre zubní atrice jednoho zubu podle jednotlivých skupin (N = 189).

F.H = ženy z hradu, F.P = ženy z podhradí, M.H = muži z hradu, M.P = muži z podhradí

Tabulka 6. Průměrné skóre atrice jednoho zubu v jednotlivých skupinách (N = 189)

	F.H	F.P	M.H	M.P
Průměrná hodnota	4,085	4,146	4,221	4,352
Směrodatná odchylka	1,153	1,12	1,461	1,235

F.H = ženy z hradu, F.P = ženy z podhradí, M.H = muži z hradu, M.P = muži z podhradí

Tabulka 7. Průměrné skóre atrice jednoho zubu na dolní čelisti (N = 189)

	F.H	F.P	M.H	M.P
Průměrná hodnota	3,936	4,031	4,301	4,157
Směrodatná odchylka	1,247	1,167	1,534	1,038

F.H = ženy z hradu, F.P = ženy z podhradí, M.H = muži z hradu, M.P = muži z podhradí

Tabulka 8. Průměrné skóre atrice jednoho zubu na horní čelisti (N = 189)

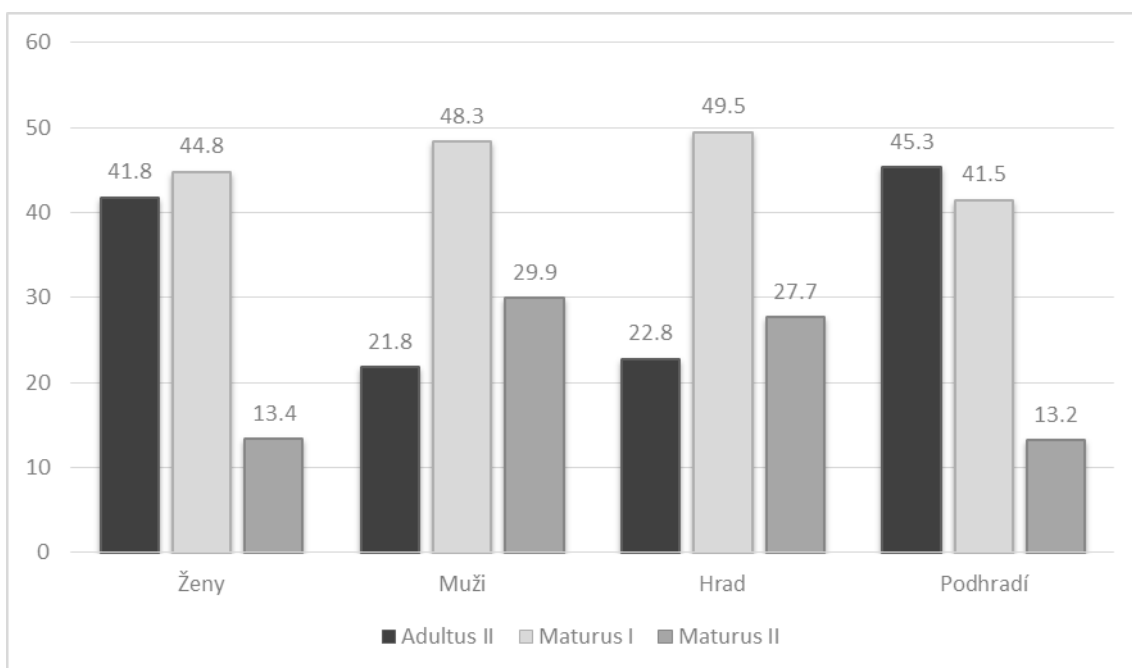
	F.H	F.P	M.H	M.P
Průměrná hodnota	4,226	4,379	4,15	4,471
Směrodatná odchylka	1,368	1,446	1,468	1,382

F.H = ženy z hradu, F.P = ženy z podhradí, M.H = muži z hradu, M.P = muži z podhradí

Protože stupeň zubní atrice je jeden z indikátorů při určování věku u dospělých jedinců, bylo nutné otestovat, zda je stupeň zubní atrice v našem vzorku závislý na věku. V tab. č. 9 jsou počty jedinců ve třech nejčastějších věkových skupinách v hodnoceném populačním vzorku, a to ve skupině adultus II, maturus I a maturus II. Podle tab. č. 9 i podle sloupcového grafu na obr. č. 9, kde je zobrazeno procentuální zastoupení věkových kategorií v jednotlivých skupinách jedinců je vidět, že věkové kategorie nejsou zastoupeny ve skupinách rovnoměrně. Proto bylo nutné otestovat souvislost stupně atrice s věkovými kategoriemi.

Tabulka 9. Počty jedinců ve vybraných věkových skupinách podle pohlaví a lokality

	Adultus II	Maturus I	Maturus II	Celkem
Ženy (F)	28	30	9	67
Muži (M)	19	42	26	87
Hrad (H)	23	50	28	101
Podhradí (P)	24	22	7	53

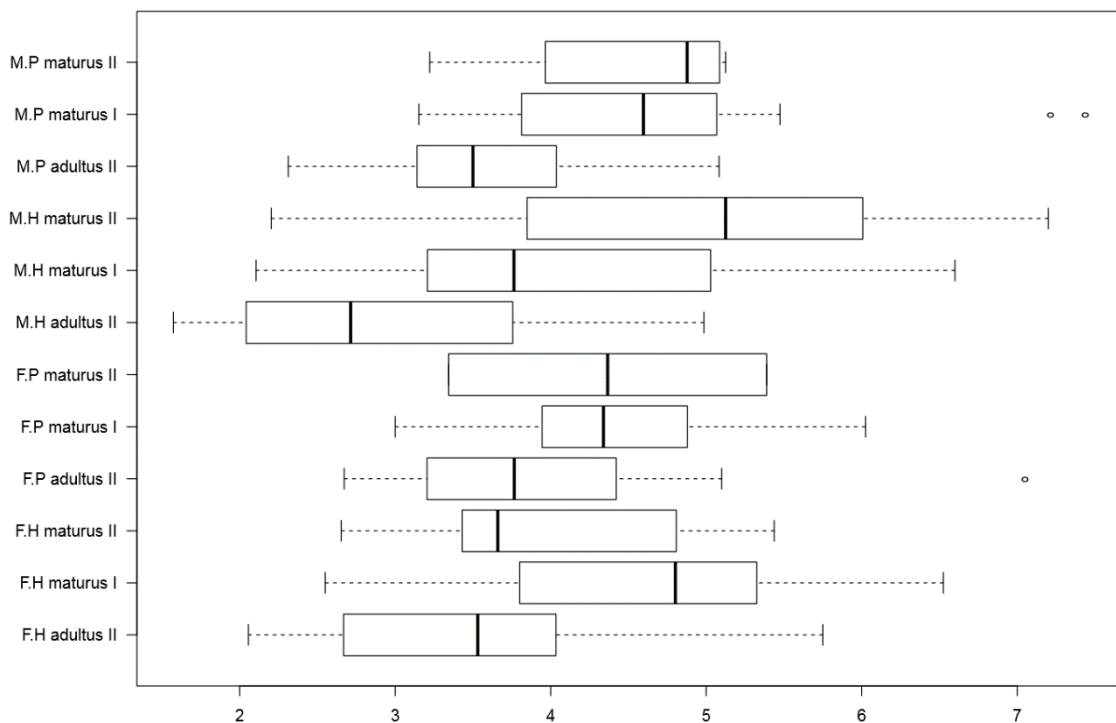


Obr. 9. Procentuální zastoupení vybraných věkových kategorií v jednotlivých skupinách.

Byla provedena analýza rozptylu a otestována závislost atrice na věku, pohlaví a lokalitě pohřbu, tedy hradu a podhradí. V tab. č. 10 jsou výsledky testu, které ukázaly, že stupeň zubní atrice v našem populačním vzorku vykazuje závislost na věku. Signifikantní závislost se však neprokázala ani na pohlaví a ani lokalitě pohřbu. Pro znázornění byl vytvořen graf distribuce zubního opotřebení ve věkových skupinách adultus II, maturus I a maturus II pro obě pohlaví a obě lokality pohřbu (viz obr. č. 10). Z grafu na obr. č. 10 je patrné, že stupeň zubní atrice se se zvyšujícím se věkem zvyšuje, a to hlavně u mužů z obou lokalit a u žen z podhradí. U žen z hradu je největší opotřebení ve skupině maturus I a ve skupině maturus II se průměrné opotřebení opět snižuje. Z grafu na obr. č. 10 je patrné, že v souladu s výsledky testu ANOVA uvedených v tab. č. 10 distribuce průměrného skóre atrice na jeden zub ve stejných věkových skupinách příliš nezáleží ani na pohlaví, ani na lokalitě pohřbu. Největší variabilita průměrného skóre atrice se vyskytovala u mužů z hradu, a to ve věkové skupině maturus II. Průměrné hodnoty skóre atrice pro vybrané věkové skupiny jsou uvedeny v tab. č. 11.

Tabulka 10. Testování závislosti skóre atrice na věku, pohlaví a lokalitě pomocí analýzy rozptylu (N = 154)

Sledované faktory	Počet stupňů volnosti	Suma čtverců	Průměr čtverců	F hodnota testu	P – hodnota
Věk	2	24,13	12,064	8,407	3,71x10 ⁻⁴ ***
Pohlaví	1	0,37	0,365	0,255	0,615
Lokalita pohřbu	1	3,07	3,072	2,141	0,146



Obr. 10. Průměrné skóre atrice na jeden zub v jednotlivých skupinách podle pohlaví, lokality pohřbu a věkové skupiny (N = 154).

F.H = ženy z hradu, F.P = ženy z podhradí, M.H = muži z hradu, M.P = muži z podhradí

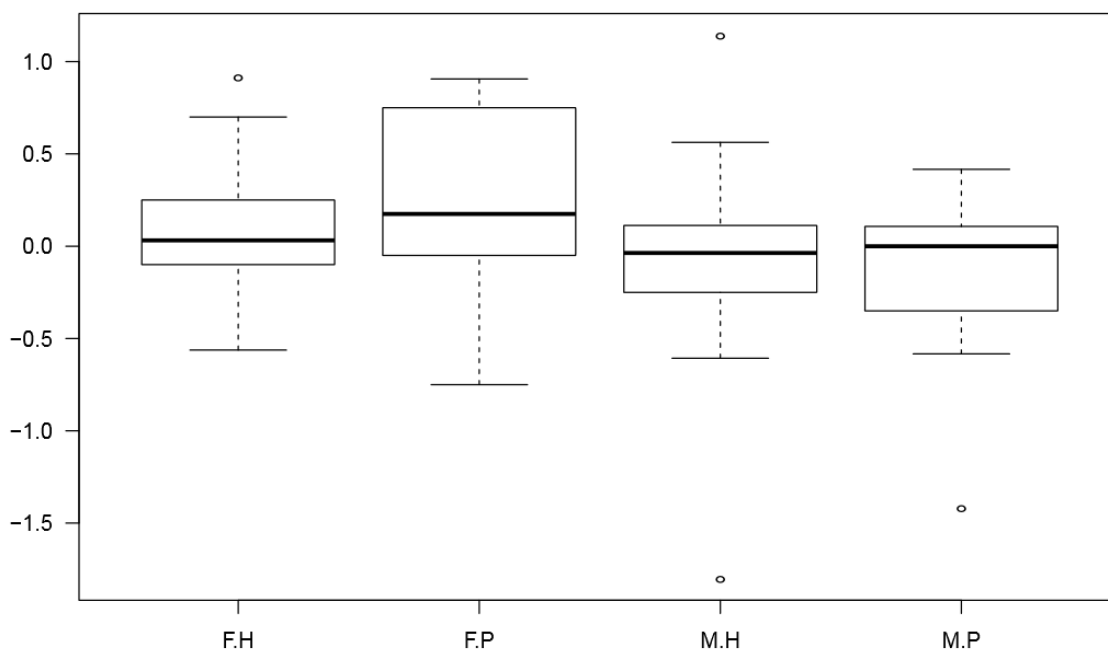
Tabulka 11. Průměrné skóre atrice ve vybraných věkových skupinách (N = 154)

	Adultus II	Maturus I	Maturus II
Průměrná hodnota	3,572	4,398	4,637
Směrodatná odchylka	1,118	1,19	1,316

6. 1. 2. Asymetrie atrice

Asymetrie atrice byla stanovena jako průměr rozdílů mezi hodnotami atrice zubů na levé a pravé straně zubního oblouku. Hodnocena je asymetrie na obou čelistech a pak zvlášť na dolní čelisti (mandibula) a na čelisti horní (maxila). Atrice je hodnocena ve vztahu k pohlaví a k lokalitě pohřbu.

Graf na obr. č. 11 znázorňuje direkcionální asymetrii zubní atrice v jednotlivých skupinách. Mezi skupinami není viditelný rozdíl, všechny střední hodnoty (zde medián) jsou velmi blízko hodnotě 0, což je patrné i z průměrných hodnot asymetrie atrice uvedených v tab. č. 12. Největší variabilitu v direkcionální asymetrii vykazují ženy z podhradí, což je v grafu na obr. č. 11 znázorněno největším rozpětím hodnot u skupiny F.H. Průměrné hodnoty asymetrie jsou uvedeny v tab. č. 12, kde kladné hodnoty ukazují na větší opotřebení vpravo a záporné hodnoty na větší opotřebení vlevo. Kladné hodnoty vykazují ženy z obou lokalit pohřbu a záporné hodnoty vykazují muži, také z obou lokalit pohřbu. Nicméně vzhledem k tomu, že průměrná hodnota skóre atrice, o kterou se liší zuby na pravé a levé straně oblouku, nedosahuje u žádné skupiny rozdílu ani jednoho bodu skóre, se dá říci, že ve studovaném populačním vzorku nepozorujeme asymetrické opotřebení dentice.



Obr. 11. Direkcionální asymetrie zubní atrice v jednotlivých skupinách (N = 189).

F.H = ženy z hradu; F.P = ženy z podhradí; M.H = muži z hradu; M.P = muži z podhradí

Tabulka 12. Průměrné hodnoty direkcionální asymetrie v jednotlivých skupinách (N = 189)

	F.H	F.P	M.H	M.P
průměrná hodnota	0,102	0,263	-0,085	-0,167
směrodatná odchylka	0,386	0,517	0,453	0,563

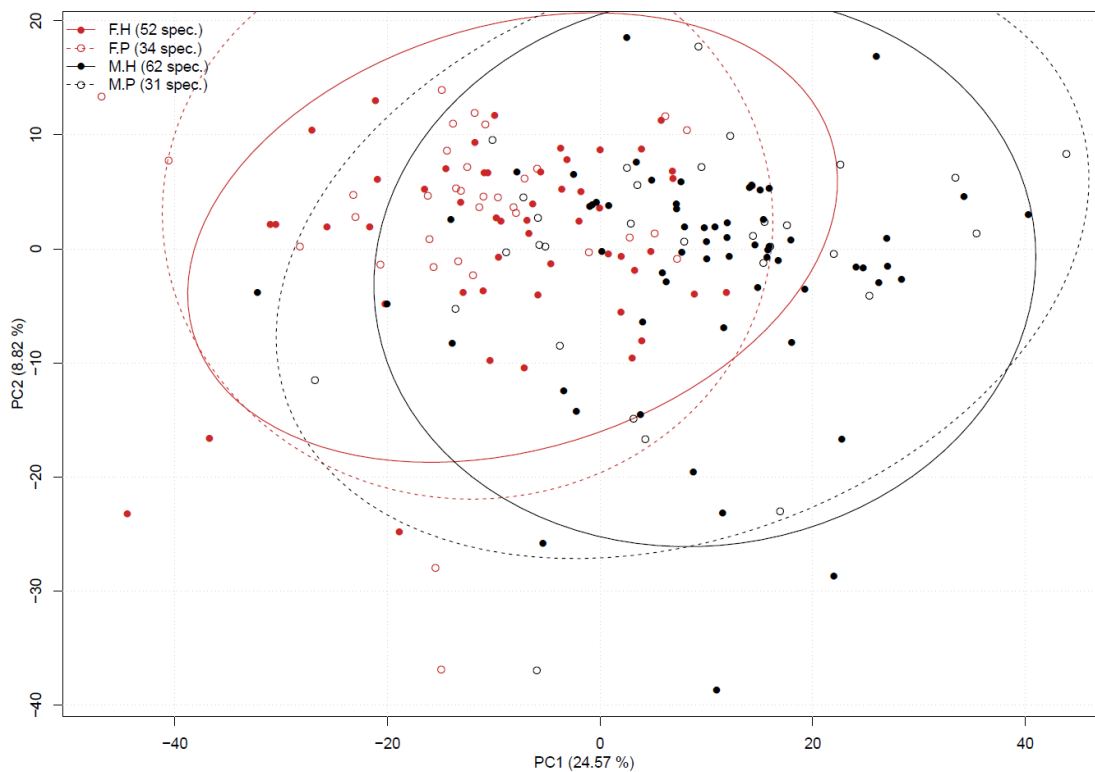
F.H = ženy z hradu; F.P = ženy z podhradí; M.H = muži z hradu; M.P = muži z podhradí

6. 2. Morfometrické hodnocení mandibuly

6. 2. 1. Hodnocení formy a tvaru mandibuly v závislosti na pohlaví a lokalitě pohřbení

Tvar a forma dolní čelisti (mandibuly) byly hodnoceny metodami geometrické morfometrie. Pro popis variability ve tvaru a formě ve studovaném populačním vzorku byla použita metoda PCA (analýza hlavních komponent) a rozdíly ve formě a tvaru v prvních čtyřech komponentách v souvislosti s pohlavím a lokalitou pohřbení byly hodnoceny pomocí vícerozměrné analýzy rozptylu (MANOVA). Interakce mezi pohlavím a lokalitami pohřbu nebyly určeny jako významné a analýza mohla být testována jako model bez interakcí. Vzhledem k tomu, že test MANOVA ukázal signifikantní rozdíl ve tvaru a formě mezi pohlavími byl na data nakonec aplikován klasifikátor SVM (Support vector machines) s radiálním jádrem a cross - validací, který měl podle naučené funkce rozhodnout pohlaví. Grafy na obrázcích č. 12 a č. 13 znázorňují, jak se liší tvar a forma dolní čelisti v závislosti na pohlaví a lokalitě. Pro analýzu byly použity všechny landmarky a u jedinců s nekompletními daty kvůli zachovalosti byly landmarky dopočítány.

Graf na obr. č. 12 ukazuje formu, která obsahuje velikost i tvar. První komponentou PC1 je v grafu na obr. č. 12 především velikost. V grafu je viditelná tendence k vyšším hodnotám první komponenty u mužů, než u žen. Vícerozměrná analýza rozptylu dat opravdu ukázala signifikantní rozdíl mezi pohlavími i lokalitou pohřbení ve formě dolní čelisti (viz tab. č. 13). Graf na obr. č. 12 tyto rozdíly příliš názorně neilustroval, neboť jsou v něm zobrazeny rozdíly v pouze prvních dvou hlavních komponentách PC1 a PC2. Nakonec byla data vložena do SVM klasifikátoru, který podle naučené funkce dosáhl v určování pohlaví podle formy úspěšnosti 80,44 %.



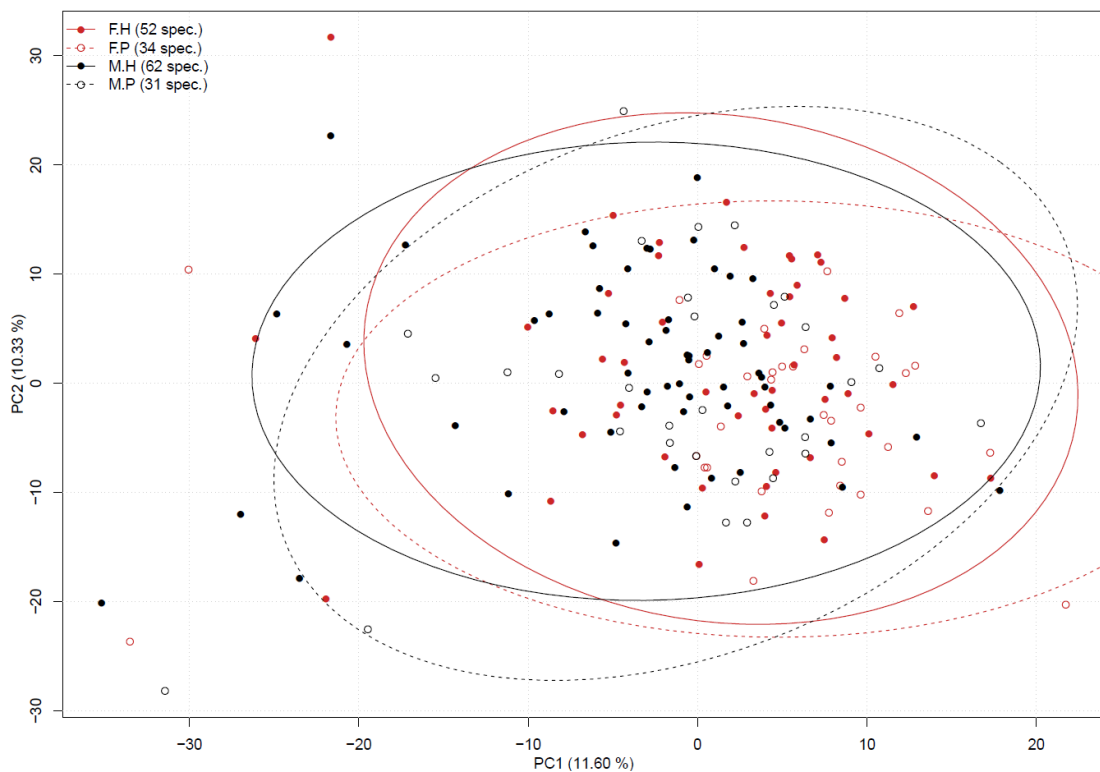
Obr. 12. Variabilita formy mandibuly vyjádřená pomocí prvních dvou hlavních komponent PC1 a PC2 (N = 179).

F.H = ženy z hradu; F.P = ženy z podhradí; M.H = muži z hradu; M.P = muži z podhradí

Tabulka 13. Testování rozdílu ve formě mandibuly v souvislosti s pohlavím a lokalitou pohřbu pomocí vícerozměrné analýzy rozptylu (N = 179)

	Počet stupňů volnosti	Pillai – Bartlettova stopa	F hodnota testu	Stupně volnosti multivariačního F – rozdělení	P – hodnota	
Pohlaví	1	0,403	29,239	4	173	$2,2e^{-16}$ ***
Lokalita pohřbu	1	0,103	4,96	4	173	$8,264 \times 10^{-4}$ ***

Graf na obr. č. 13 zobrazuje rozdíly pouze ve tvaru, který dostaneme po odfiltrování velikosti. Z grafu sice nejsou patrné výrazné rozdíly, protože je stejně jako u formy zobrazen vliv pouze prvních dvou komponent PC1 a PC2 a skupiny se tak z větší části překrývají, ale vícerozměrná analýza rozptylu opět ukázala vliv pohlaví i lokality pohřbu o vysoké signifikanci. P – hodnoty jsou uvedeny v tab. č. 14. SVM klasifikátor dosáhl v určování pohlaví podle tvaru o něco nižší úspěšnosti než u formy, a to 72,07 %.



Obr. 13. Variabilita tvaru mandibuly vyjádřená pomocí prvních dvou hlavních komponent PC1 a PC2 (N = 179).

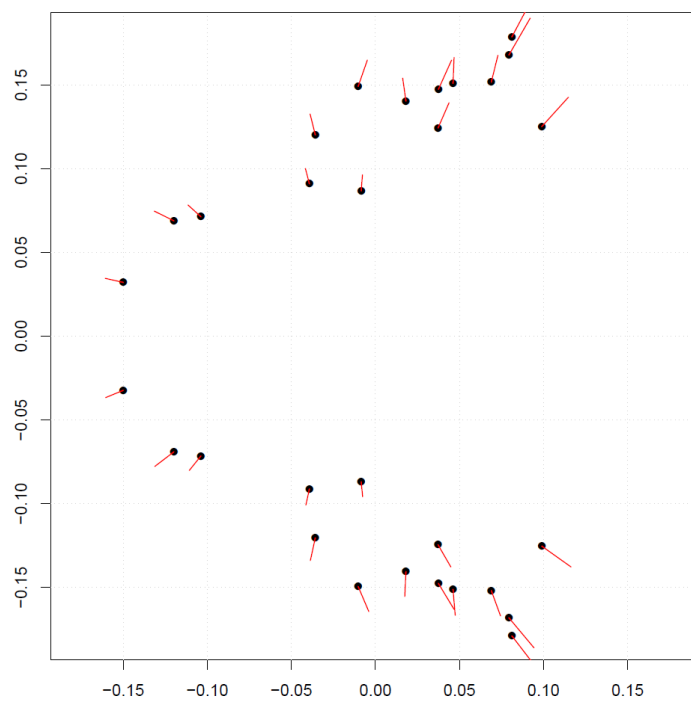
F.H = ženy z hradu; F.P = ženy z podhradí; M.H = muži z hradu; M.P = muži z podhradí

Tabulka 14. Testování rozdílů ve tvaru mandibuly v souvislosti s pohlavím a lokalitou pohřbu pomocí vícerozměrné analýzy rozptylu (N = 179)

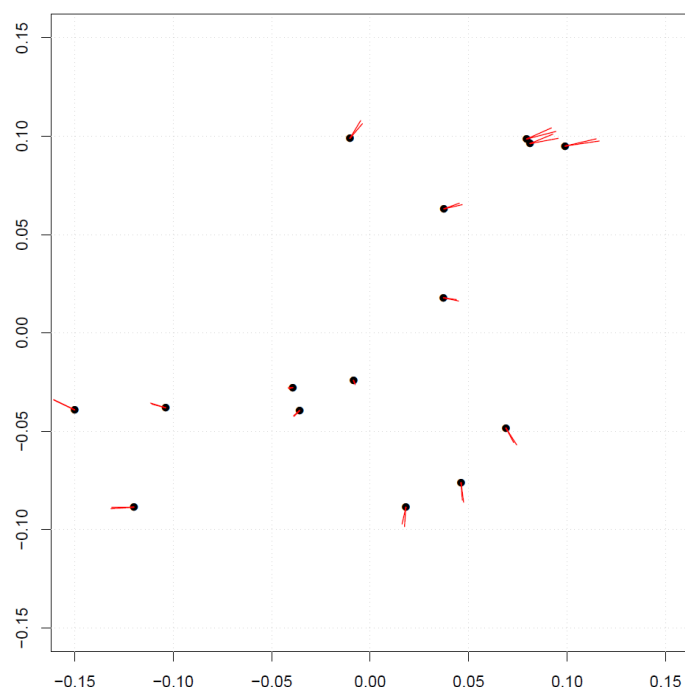
	Počet stupňů volnosti	Pillai – Bartlettova stopa	F hodnota testu	Stupně volnosti multivariačního F – rozdělení	P – hodnota	
Pohlaví	1	0,219	12,114	4	173	1,054e ⁻⁰⁸ ***
Lokalita pohřbu	1	0,091	4,349	4	173	0,002 **

Vliv první hlavní komponenty PC1 a druhé hlavní komponenty PC2 na tvar dolní čelisti je znázorněn grafy typu “lollipop” na obr. č. 14, č. 15, č. 16 a č. 17. Na obrázcích je vidět směr a velikost posunu jednotlivých landmarků při pohledu shora a ze strany. Názvy landmarků na jednotlivých pozicích jsou uvedeny na obr. č. 6 a č. 7.

V grafech na obrázcích č. 14 a č. 15 je vizualizace vlivu první komponenty PC1 na tvar dolní čelisti průměrného jedince při pohledu shora a ze strany. Pro znázornění vlivu komponenty PC1 je pohyb landmarků zobrazen přidáním hodnoty 0.1 k původnímu skóre. PCA byla počítána na všech landmarcích, ale pro názornost jsou v grafu zobrazeny posuny pouze landmarků párových. Komponenta PC1 pohybuje s landmarky na *corpus mandibulae* anteriorním směrem, s landmarky v oblasti *ramus mandibuale* pohybuje posteriolaterálním směrem a s landmarky oblasti *angulus mandibulae* inferiolaterálním směrem.

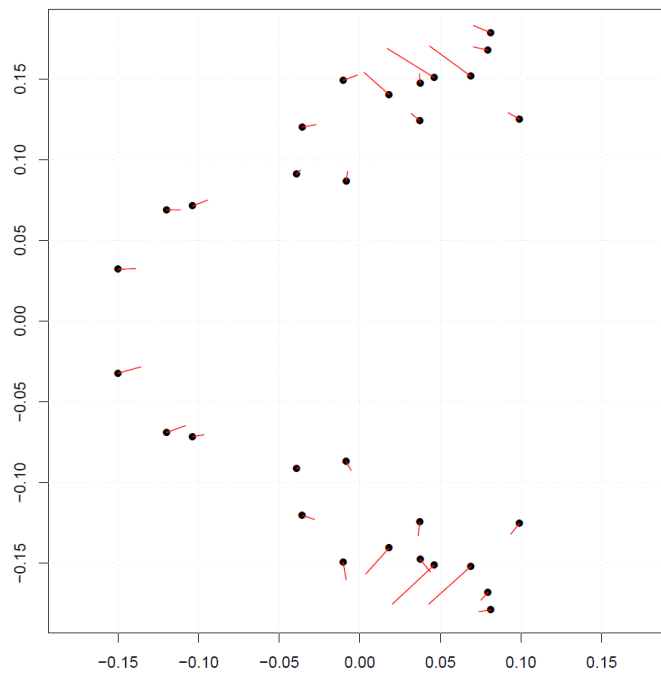


Obr. 14. Vizualizace vlivu komponenty PC1 na tvar dolní čelisti z pohledu shora.

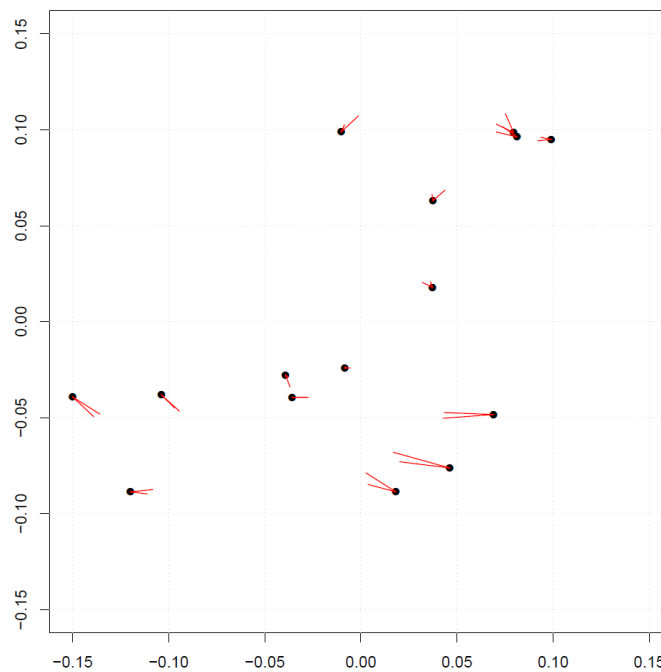


Obr. 15. Vizualizace vlivu komponenty PC1 na tvar dolní čelisti z pohledu ze strany.

V grafech na obrázcích č. 16 a č. 17 je vizualizace vlivu druhé komponenty PC2 na tvar dolní čelisti při pohledu shora a ze strany vytvořený stejným způsobem jako grafy na obrázcích č. 14 a č. 15. Komponenta PC2 posunuje landmarky *corpus mandibulae* posterioinferiorním směrem a dále ovlivňuje hlavně landmarky oblasti *angulus mandibulae* a posunuje je anterolaterálním směrem.



Obr. 16. Vizualizace vlivu komponenty PC2 na tvar dolní čelisti z pohledu shora.



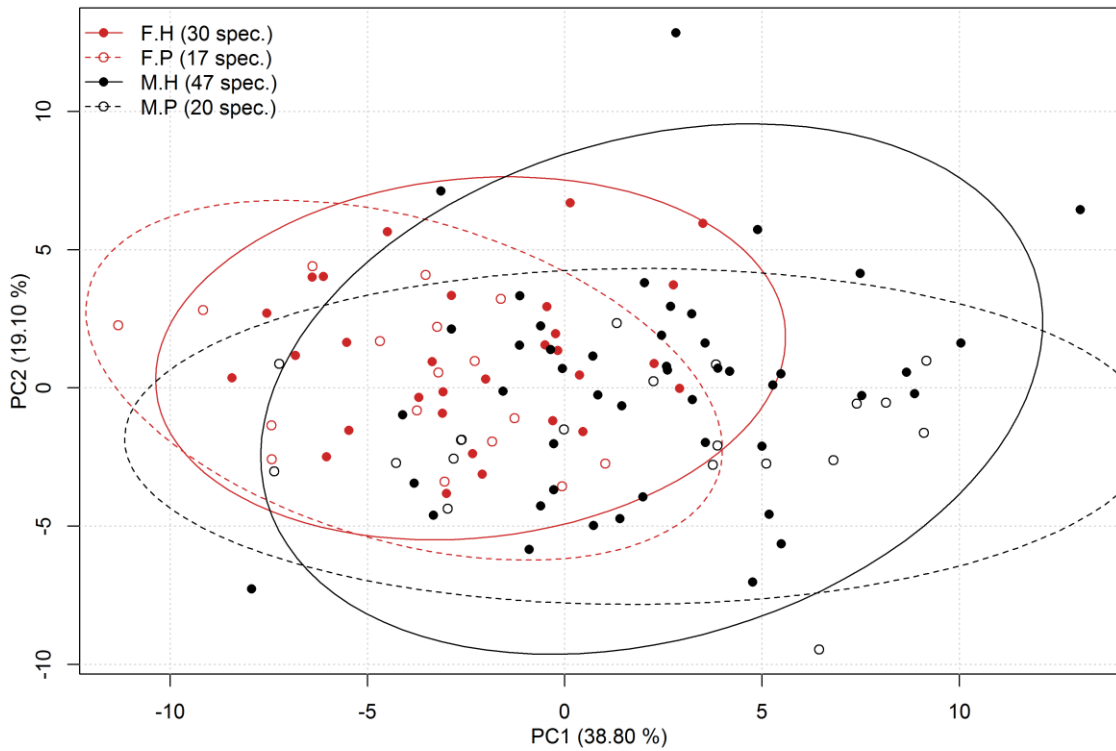
Obr. 17. Vizualizace vlivu komponenty PC2 na tvar dolní čelisti z pohledu ze strany.

6. 2. 2. Hodnocení formy a tvaru v oblastech *corpus mandibulae* a *ramus mandibulae*

Pro ověření rozdílného vlivu žvýkací funkce na jednotlivé části dolní čelisti byly landmarky dolní čelisti rozděleny na dvě skupiny a analyzovány zvlášť. Jednou analyzovanou skupinou landmarků byla skupina tvořící mandibulární oblouk *corpus mandibulae*, na nějž by žvýkací funkce měla mít menší přímý vliv než na druhou hodnocenou skupinu landmarků, což byly landmarky oblasti *ramus mandibulae*, jež by měly být žvýkací funkcí ovlivněny více, neboť tato oblast je místem úponů většiny žvýkacích svalů.

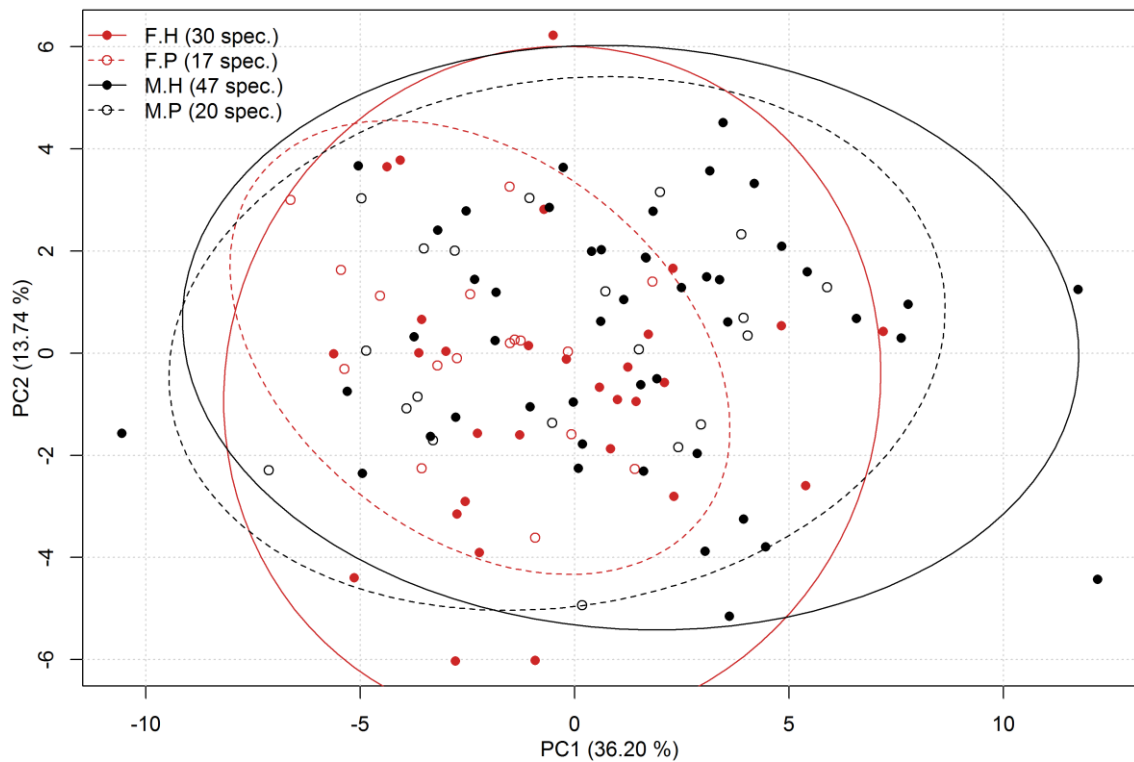
V grafu na obr. č. 18 je zobrazena variabilita ve formě oblasti *corpus mandibulae*. Ženy z hradu i podhradí vykazují menší rozptyl v první komponentě PC1, kterou je především velikost. Menší variabilita je ve srovnání s muži viditelná i v komponentě PC2. Variabilita v první komponentě PC1 je větší u mužů obou lokalit a mužští jedinci zasahují v grafu do vyšších hodnot PC1, což značí tendenci k větší velikosti *corpus mandibulae* u mužů než u žen v hodnoceném souboru.

Graf na obr. č. 19 zobrazuje variabilitu ve tvaru oblasti *corpus mandibulae* v jednotlivých skupinách, tedy variabilitu po odfiltrování vlivu velikosti. Pokud přestane hrát roli velikost, rozdíly mezi skupinami, viditelné v grafu na obr. č. 18 u formy, se smazávají a grafy se začnou překrývat. Jedinou skupinou, která se vyčleňuje svojí nejmenší variabilitou v obou komponentách, je skupina žen z podhradí.



Obr. 18. Variabilita formy *corpus mandibulae* v komponentách PC1 a PC2 (N = 114).

F.H = ženy z hradu; F.P = ženy z podhradí; M.H = muži z hradu; M.P = muži z podhradí

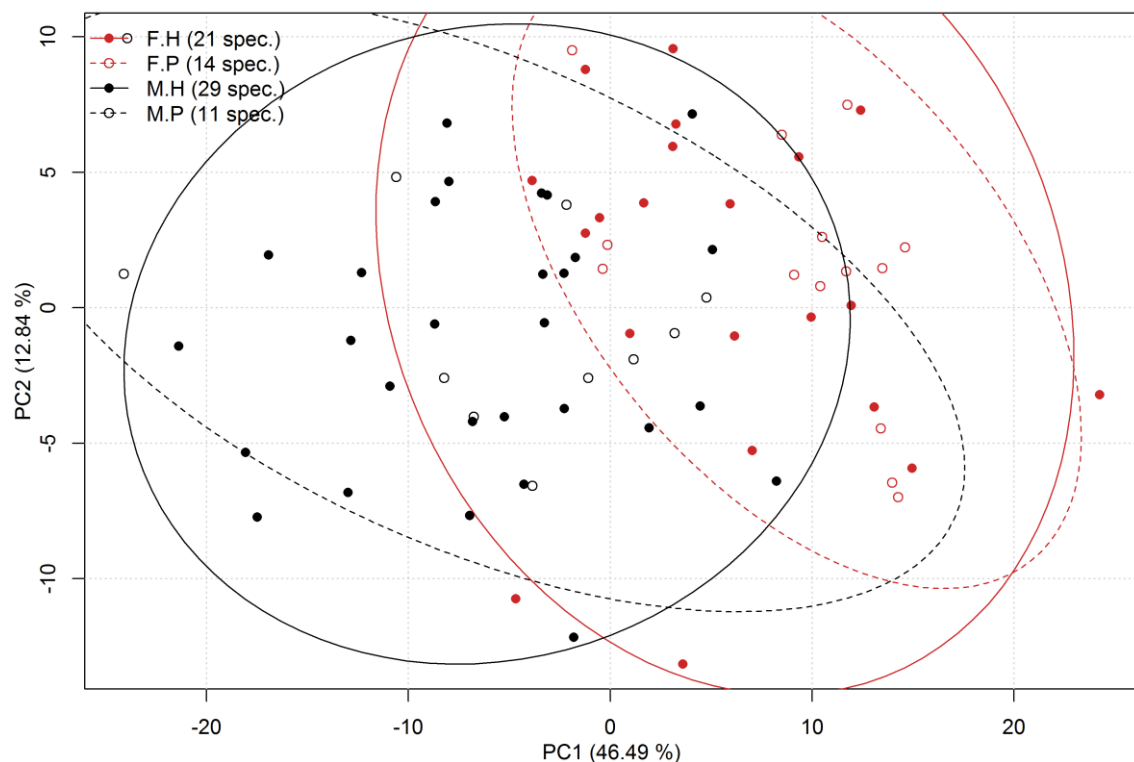


Obr. 19. Variabilita tvaru *corpus mandibulae* v komponentách z PC1 a PC2 (N = 114).

F.H = ženy z hradu; F.P = ženy z podhradí; M.H = muži z hradu; M.P = muži z podhradí

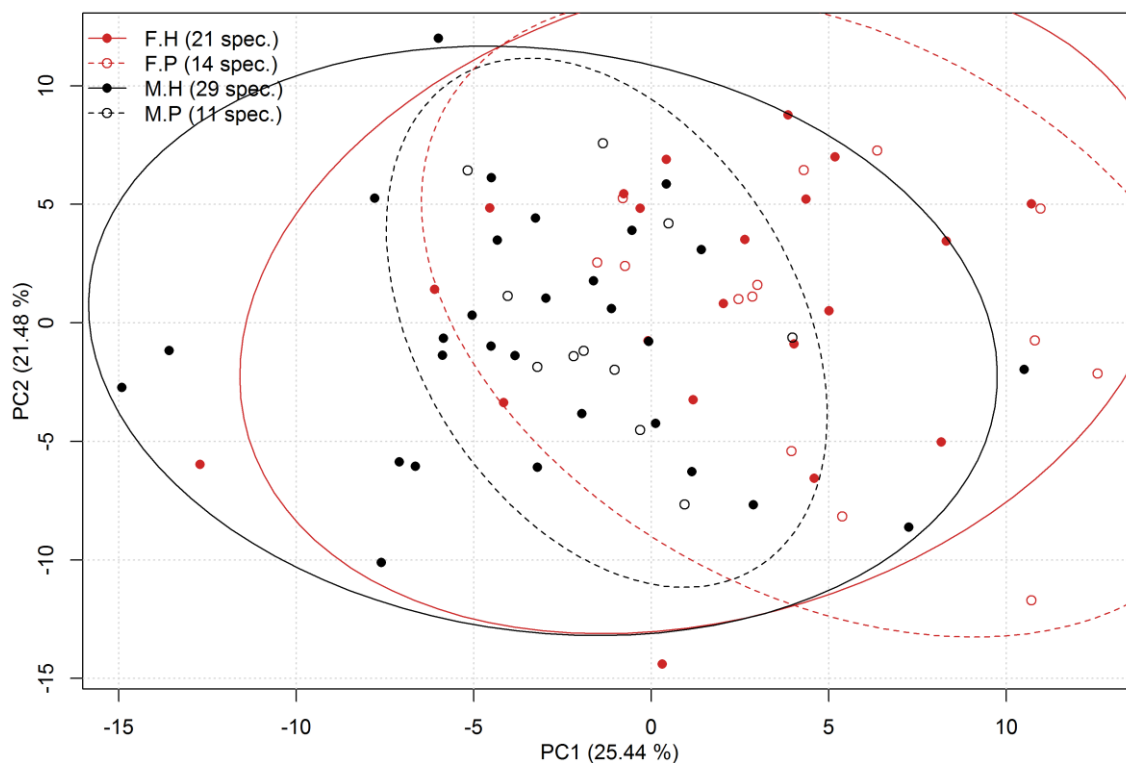
Variabilita v oblasti *ramus mandibulae* je vizualizována pomocí grafů na obrázcích č. 20 a č. 21. V grafu na obr. č. 20 je znázorněna variabilita formy této oblasti a první komponentou PC1 zde tedy bude opět především velikost. Mužští jedinci jsou v grafu opět více rozptýlení, než ženy, ale na rozdíl od grafu na obr. č. 18 se zde směrem k vyšším hodnotám posouvají ženy. V druhé komponentě mezi skupinami není z grafu patrný žádný významný rozdíl, protože všechny skupiny se ve směru osy druhé komponenty PC2 překrývají.

Graf na obr. č. 21 je znázorněním variability u tvaru, takže v tomto hodnocení nehraje roli velikost. Všechny skupiny kromě mužů z podhradí vykazují značnou variabilitu. Muži z podhradí mají podobnou pozici v grafu, jako ženy z podhradí ve tvaru *corpus mandibulae*. Ty naopak vykazují v oblasti *ramus mandibulae* srovnatelnou variabilitu, jako jedinci z hradu.



Obr. 20. Variabilita formy *ramus mandibulae* v komponentách PC1 a PC2 (N = 75).

F.H = ženy z hradu; F.P = ženy z podhradí; M.H = muži z hradu; M.P = muži z podhradí



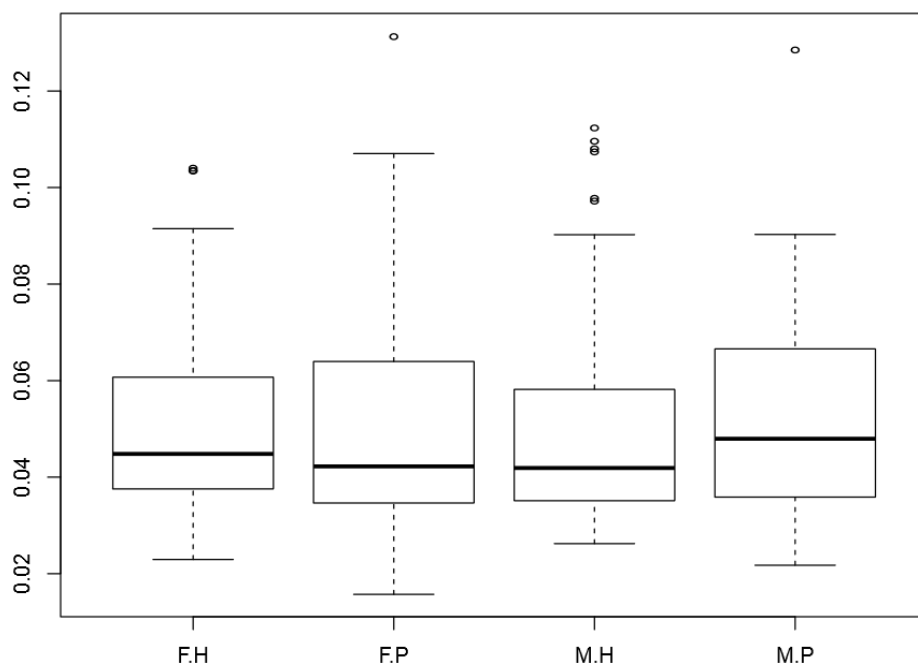
Obr. 21. Variabilita tvaru *ramus mandibulae* v komponentách PC1 a PC2 (N = 75).

F.H = ženy z hradu; F.P = ženy z podhradí; M.H = muži z hradu; M.P = muži z podhradí

6. 2. 3. Hodnocení asymetrie mandibuly

Pro testování asymetrie mandibuly bylo z analýzy vyloučeno 5 nepárových landmarků (Id, Sm, Pg, Gn, Ge), protože se nachází v mediální rovině a vykazují nejmenší hodnotu asymetrie. V analýze tedy bylo použito zbylých 15 párů landmarků (viz tab. č. 3).

V grafu na obr. č. 22 je znázorněna direkcionalní asymetrie mandibuly v jednotlivých skupinách. Průměrné hodnoty direkcionalní asymetrie v jednotlivých skupinách jsou uvedeny v tab. č. 15. Mezi skupinami nejsou viditelné žádné významné rozdíly, což potvrzují i průměrné hodnoty v tab. č. 15 a výsledky nepárového dvouvýběrového Wilcoxonova testu, jež jsou uvedeny v tab. č. 16, kdy žádný z hodnocených vztahů nevykázal signifikanci překročením pětiprocentní hladiny významnosti $\alpha = 0,05$.



Obr. 22. Direkcionální asymetrie mandibuly v jednotlivých skupinách (N = 179).

F.H = ženy z hradu; F.P = ženy z podhradí; M.H = muži z hradu; M.P = muži z podhradí

Tabulka 15. Průměrné hodnoty direkcionální asymetrie dolní čelisti (mandibuly) v jednotlivých skupinách (N = 179)

	F.H	F.P	M.H	M.P
Průměr	0,052	0,05	0,05	0,053
Směrodatná odchylka	0,02	0,023	0,023	0,024

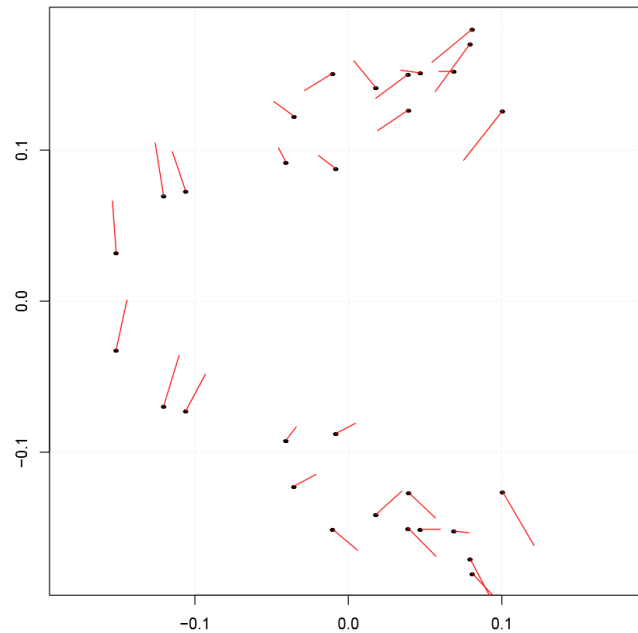
F.H = ženy z hradu; F.P = ženy z podhradí; M.H = muži z hradu; M.P = muži z podhradí

Tabulka 16. Výsledky testování rozdílů direkcionální asymetrie mezi jednotlivými skupinami dvouvýběrovým nepárovým Wilcoxonovým testem (N = 179)

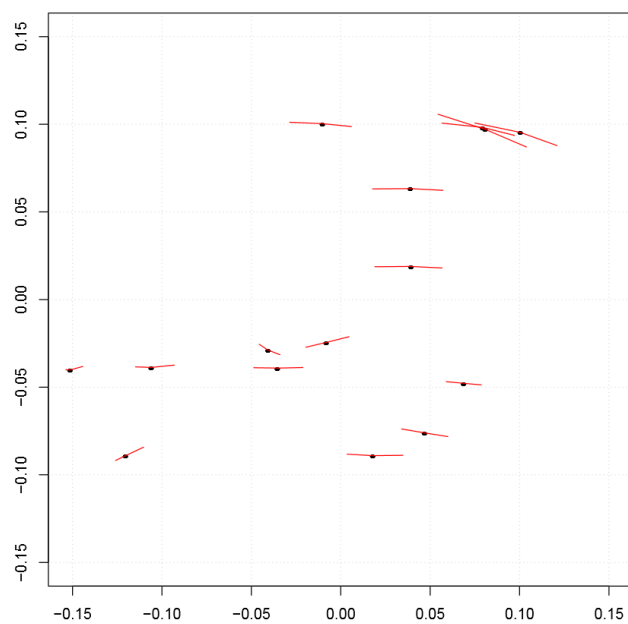
Testované skupiny	P - hodnota
M - F	0,666
H - P	0,877
MH - FH	0,291
MP - FP	0,422
MH - MP	0,399
FH - FP	0,494

F.H = ženy z hradu; F.P = ženy z podhradí; M.H = muži z hradu; M.P = muži z podhradí

V grafech na obrázcích č. 23 a č. 24 je vizualizován směr direkcionální asymetrie párových landmarků dolní čelisti z pohledu shora a ze strany. Landmarky jsou ze symetrického průměrného jedince a DA je pro názornost zobrazena třikrát větší než ve skutečnosti. Názvy landmarků na jednotlivých pozicích jsou uvedeny na obr. č. 6 a č. 7. Landmarky oblasti *corpus mandibulae* rotují směrem vpravo a landmarky *ramus mandibulae* rotují vlevo. Landmarky pravé strany se posouvají anterolaterálním směrem a landmarky levé strany posteriolaterálním směrem.



Obr. 23. Vizualizace směru direkcionální asymetrie dolní čelisti z pohledu shora.



Obr. 24. Vizualizace směru direkcionální asymetrie dolní čelisti z pohledu ze strany.

6. 3. Výsledky hodnocení asymetrie opotřebenění čelistního kloubu

Osteoartritické (OA) změny čelistního kloubu byly hodnoceny podle metody Rando and Waldron (2012), kdy každému čelistnímu kondylu byla přiřazena hodnota na škále 0 – 3, podle stupně jeho opotřebenění. Hodnoceni byli pouze ti jedinci, kteří měli na dolní čelisti zachovalé oba kondyly, aby mohla být pozorována případná asymetrie OA změn. Asymetrií OA změn čelistních kondylů rozumíme situaci, kdy se hodnocení kondylů na jedné čelisti liší. V tab. č. 17 jsou uvedeny počty jedinců s rozdílným stupněm OA změn kondylů ku celkovému počtu hodnocených jedinců v dané skupině.

V hradu i podhradí mělo asymetricky opotřebené čelistní kondyly stejné množství jedinců. Asymetrické OA změny kondylů vykazovalo 5 žen, ale pouze jediný muž. Asymetrické opotřebenění čelistních kondylů se tedy celkem vyskytlo pouze u 6 jedinců ze 122 hodnocených. Statistické testování nebylo provedeno, protože četnost výskytu asymetrického opotřebenění čelistních kondylů je velmi nízká a je možné říci, že v hodnoceném souboru nepozorujeme významný asymetrický výskyt OA změn čelistních kloubů.

Tabulka 17. Počet jedinců s asymetrickými OA změnami ku celkovému počtu hodnocených jedinců v dané skupině (N = 122)

	Ženy	Muži	Celkem
Hrad	2/36	1/39	3/75
Podhradí	3/36	0/21	3/47
Celkem	5/62	1/60	6/122

6. 4. Hodnocení vzájemných vztahů mezi směrnými asymetriemi mandibuly, faciálního skeletu a atrice

K hodnocení vzájemných vztahů byly kromě koordinátů naměřených pro tuto diplomovou práci použity také 3D koordináty faciálního skeletu snímané taktéž dotykovým skenerem MicroScribe G2X pro studii Bigoni et al. (2013). Díky poskytnutí těchto dat bylo možné testovat nejen vztahy mezi asymetrií atrice a asymetrií dolní čelisti, ale také vztahy mezi asymetrií atrice a asymetrií faciálního skeletu a mezi asymetrií faciálního skeletu a asymetrií dolní čelisti. Jednotlivé vztahy byly analyzovány tak, že na jedné asymetrii byla provedena analýza hlavních komponent (PCA) a první 4 hlavní komponenty byly testovány proti celkové (absolutní) asymetrii TFA pomocí testu MANCOVA. Tímto způsobem se dá zjistit nejen, jak se mění celková asymetrie, ale také její rozložení na jedinci.

6. 4. 1. Testování závislosti směrné asymetrie mandibuly a faciálního skeletu s směrnými asymetriemi atrice

V tab. č. 18 je uveden výsledek testování souvislosti mezi směrnými asymetriemi mandibuly a směrnými asymetriemi atrice pomocí testu MANCOVA. Dle p – hodnot je možné vidět, že na pětiprocentní hladině významnosti nebyla prokázána významná závislost směrných asymetrií těchto dvou struktur, a to ani u všech jedinců, ani u jednotlivých podskupin. V tab. č. 19 je uveden výsledek testování závislosti směrné asymetrie faciálního skeletu a směrné asymetrie atrice, a ani v tomto případě nebyla na hladině významnosti $\alpha = 0,05$ prokázána významná závislost mezi asymetriemi.

Tabulka 18. Testování závislosti DA mandibuly a DA atrice pomocí MANCOVA (N = 77)

	Počet stupňů volnosti	Pillai – Bartlettova stopa	F hodnota testu	Stupně volnosti	multivariačního F – rozdělení	P – hodnota
Všichni jedinci	1	0,046	0,839	4	70	0,505
Muži (M)	1	0,131	1,357	4	36	0,268
Ženy (F)	1	0,083	0,659	4	39	0,625
Hrad (H)	1	0,045	0,567	4	48	0,688
Podhradí (P)	1	0,074	0,338	4	17	0,849

DA = direkcionální asymetrie

Tabulka 19. Testování závislosti DA faciálního skeletu a DA atrice pomocí MANCOVA (N = 77)

	Počet stupňů volnosti	Pillai – Bartlettova stopa	F hodnota testu	Stupně volnosti	multivariačního F – rozdělení	P – hodnota
Všichni jedinci	1	0,0115	0,203	4	70	0,936
Muži (M)	1	0,06	0,574	4	36	0,683
Ženy (F)	1	0,16	1,383	4	29	0,264
Hrad (H)	1	0,02	0,25	4	48	0,908
Podhradí (P)	1	0,146	0,718	4	17	0,591

DA = direkcionální asymetrie

6. 4. 1. Testování závislosti direkcionální asymetrie mandibuly a direkcionální asymetrie faciálního skeletu

Testování ve skupině všech jedinců ukázalo, že direkcionální asymetrie mandibuly signifikantně souvisí s direkcionální asymetrií faciálního skeletu. Signifikantní závislost těchto dvou asymetrií se na hladině významnosti prokázala i v podskupině muži. K interpretaci výsledků u podskupin je však nutno přistupovat s opatrností, protože v podskupinách je malý počet jedinců a někteří z nich mají hodnoty asymetrie atrice nulové, což výsledné hodnoty při testování takto malého vzorku může zkreslovat. Výsledek testování závislosti DA mandibuly a faciálního skeletu je v tab. č. 20.

Tabulka 20. Testování závislosti DA mandibuly a DA faciálního skeletu pomocí MANCOVA lineárního modelu (N = 77)

	Počet stupňů volnosti	Pillai – Bartlettova stopa	F hodnota testu	Stupně volnosti	multivariačního F – rozdělení	P – hodnota
Všichni jedinci	1	0,145	3,065	4	72	0,022*
Muži (M)	1	0,24	2,915	4	37	0,034*
Ženy (F)	1	0,217	2,074	4	30	0,109
Hrad (H)	1	0,156	2,269	4	49	0,075
Podhradí (P)	1	0,16	0,855	4	18	0,509

DA = direkcionální asymetrie

7. Diskuze

Diplomová práce navazuje na práci Bigoni et al. (2013) s cílem zanalyzovat vztah mezi direkcionalní asymetrií faciálního skeletu a mandibuly a mastikační funkcí u raně středověkého skeletálního souboru z lokality Mikulčice, prominentního centra prvního státního útvaru Slovanů z 9. století n. l. - Velké Moravy (Poláček, 2008). Mikulčice se během 9. století staly centrem náboženské a politické moci a sídlem vládnoucí dynastie Mojžírovců. Nejbohatší hroby a největší koncentrace kostelů se nachází v opevněné akropoli hrad, který je obklopen neopevněným podhradím. V podhradí žili jedinci nižší sociální vrstvy než na hradě, nicméně i zde byly nalezeny hroby s poměrně bohatou hrobovou výbavou (Poláček, 2008). Zvláštní pozornost byla proto v této práci věnována analýze rozdílů mezi pohlavími a rozdílů mezi hradem a podhradím, neboť analýzy zdravotního stavu chrupu (Stránská et al., 2008), výskytu entezopatií (Havelková et al., 2011) či stabilních izotopů kostního kolagenu (Halffman et al., 2012) naznačují rozdílné sociální postavení žen a mužů a rozdílný sociální status jedinců z hradu a podhradí. Přestože povaha těchto rozdílů není dosud zcela jasná, výsledky hodnocení direkcionalní asymetrie faciálního skeletu ve výchozí studii Bigoni et al. (2013) naznačují, že by se jednotlivé skupiny mohly lišit v mastikační zátěži, tedy ve stravě. Jedním z hlavních činitelů při vzniku direkcionalní asymetrie obličejové oblasti je totiž mechanický vliv žvýkacích svalů (Carlson and Van Gerven, 1977; Menegaz et al., 2010). Proto byla v této práci u velkomoravského souboru posuzována mastikační funkce, a to z hlediska analýzy asymetrie dolní čelisti, jež metodologicky navazuje na výchozí studii (Bigoni et al., 2013), a dále pomocí hodnocení zubní atrice a osteoartritických změn čelistního kloubu.

Zubní atrice byla hodnocena z hlediska celkového skóre a z hlediska asymetrie. Stupeň zubní atrice je jedním ze způsobů hodnocení věku u dospělých jedinců (e g. Brothwell, 1981; Bajpai et al., 2013) a ve zkoumaném populačním vzorku opravdu byla prokázána souvislost skóre atrice s věkem. Mnoho autorů korelaci mezi věkem a atricí také prokázalo (e g. Lovejoy, 1985; Mays, 2002; Oliveira et al., 2006), ale mnoho autorů také zmiňuje, že roli zde může hrát celá řada faktorů, jako například výskyt dentálních patologií (Arora et al., 2014) a introdukce abraziv do stravy (Brothwell, 1981). Atrice tak není spolehlivým indikátorem věku sama o sobě (Santini et al., 1990). Průměrné skóre atrice bylo lehce vyšší u podhradí než u hradu, signifikantní souvislost skóre atrice s lokalitou pohřbu prokázána nebyla. Nebyla prokázána ani významná

souvislost skóre atrice a pohlaví. V mnoha studiích nebyl rozdíl atrice mezi pohlavími prokázán (e g. Lovejoy, 1985; Mays, 2002; Esclassan et al., 2009; Arora et al., 2014), a další autoři se neshodují na pohlaví, u kterého je stupeň opotřebení větší. Sebecic et al. (2010) vysvětluje rozdíl ve stupni atrice mezi muži a ženami konzumací většího množství stravy u mužů. Kim et al. (2000) a Singh et al. (2004) vysvětlují větší stupeň opotřebení u mužů pravděpodobným působením větší žvýkací síly (Donachie and Walls, 1995). Stupeň opotřebení však nezávisí pouze na žvýkací síle, ale také na stupni abrazivity stravy (Brothwell, 1981), což je možným vysvětlením pro vyšší stupeň atrice u žen (Molnar et al., 1983; Meng et al., 2011), jež ve společnostech s rozdílnou sociální rolí mužů a žen konzumují abrazivnější stravu, neboť nemají takový přístup k méně abrazivnímu masu (Meng et al., 2011). Konzumaci menšího množství masa by mohly odpovídat i výsledky lehce vyššího skóre atrice u podhradí v této práci. Analýza stabilních izotopů $\delta^{13}\text{C}$ a $\delta^{15}\text{N}$ u této velkomoravské populace již ukázala zvýšenou konzumaci masa u mužů (Halffman et al., 2012). Množství izotopů $\delta^{13}\text{C}$ a $\delta^{15}\text{N}$ v kolagenu kosterních pozůstatků z lokality Kostelisko (tj. podhradí) ukazuje na terestrickou stravu s obsahem rostlinných i živočišných proteinů, a to se zvýšenou konzumací C4 rostlin, například prosa, nebo na konzumaci zvířat krmených těmito rostlinami (Halffman et al., 2012). Izotopová analýza zvířecích kostí však neprokázala, že by zvířata byla krmena prosem a výsledky podporují spíše přímou konzumaci prosa (Kaupová et al., 2014). Izotopy dusíku $\delta^{15}\text{N}$ dále ukazují, že pro určitou skupinu jedinců v Kostelisku byly důležitou složkou stravy luštěniny (Halffmann and Velemínský, 2015). Vzhledem k sociální stratifikaci velkomoravské společnosti (Poláček, 2008) je možné, že luštěniny konzumovala ve větší míře pouze určitá vrstva obyvatel (Halffmann and Velemínský, 2015). Při srovnávání obsahu stabilního izotopu $\delta^{13}\text{C}$ v kostním kolagenu mezi hradem a podhradím naznačují data větší konzumaci živočišných proteinů na hradě, nicméně heterogenita stravy se mezi hradem a podhradím nijak významně neliší (Kaupová et al., 2014). To je pravděpodobně důvodem, proč rozdíl skóre atrice mezi hradem a podhradím nebyl nijak významný.

V souladu s výsledky analýz souvislosti skóre atrice s pohlavím nebo lokalitou pohřbu nebyl ani u direkcionální asymetrie atrice prokázán významný rozdíl mezi muži a ženami ani mezi hradem a podhradím. Rozdíly mezi opotřebením pravé a levé strany zubních oblouků dosahovaly u všech skupin tak malých hodnot, že se dá asymetrie atrice u tohoto populačního vzorku považovat za nevýznamnou. Zajímavostí je, že u žen

byla zaznamenána tendence k většímu skóre vpravo, což naznačuje spíše pravostrannou žvýkací preferenci, zatímco u mužů byla tendence k vyššímu skóre vlevo, což by naznačovalo levostrannou žvýkací preferenci. Ve výchozí studii Bigoni et al. (2013) byla v rámci obličejové direkcionalní asymetrie zaznamenána u zkoumaného souboru pokleslejší pravá strana obličeje. Jako možná interpretace byla navržena právě žvýkací preference, a to s preferenční pravou stranou. Pravostranná žvýkací preference byla v literatuře již mnohokrát dokumentována (Diernberger et al., 2008; Martinez-Gomiz et al., 2009; Farias Gomes et al., 2010; Barcellos et al., 2011) a to dokonce i u dětí (Barcellos et al., 2011). Rozdíl ve skóre atrice mezi pravou a levou stranou zubního oblouku hodnocený této práci byl však tak malý, že stranu žvýkací preference nemůžeme podle asymetrie atrice u tohoto velkomoravského populačního vzorku posuzovat.

Činnost žvýkacích svalů se prostřednictvím jejich úponů promítne do tvaru dolní čelisti, neboť mastikace stimuluje a ovlivňuje její růst (Ödman et al., 2008; Enomoto et al., 2014). V rámci sledování variability mezi sledovanými soubory byl pozorován nejen tvar mandibuly, ale i forma. Byly zjištěny významné rozdíly ve formě dolní čelisti, a to jak mezi pohlavími, tak mezi hradem a podhradím. U mužů se ukázala tendence k větší čelisti, než u žen. To koreluje s výsledky výšky postavy u této velkomoravské populace, kdy průměrná výška mužů byla zjištěna vyšší než průměrná výška žen (Dobisíková et al., 2008). I pokud byla velikost odfiltrována, byl nalezen významný rozdíl mezi pohlavími i mezi lokalitami pohřbu. Tvarové i velikostní rozdíly v dolní čelisti mezi muži a ženami byly zaznamenány rovněž v mnoha studiích (Porter, 1998, Ferrario et al., 2000; Coquerelle et al., 2011; Bejdová et al., 2013), neboť dolní čelist je struktura vykazující velký stupeň pohlavního dimorfismu, jež má v průběhu historie dokonce zvyšující se tendenci (Bejdová et al., 2013). Vzhledem k tomu, že ve formě byly přítomny rozdíly mezi hradem a podhradím, je pravděpodobné, že velikost dolní čelisti může mít souvislost se sociálním postavením stejně jako výška (Dobisíková et al., 2008). Největší výšky postavy dosahovali u této populace jedinci z hradu, naopak nejnižší postavu měli jedinci z podhradí, a to dokonce ještě nižší, než obyvatelé zemědělského zázemí, což bylo vysvětleno jejich větším přístupem k zemědělským potravinovým produktům, a tedy lepší výživou než u jedinců z podhradí (Dobisíková et al., 2008). Vzhledem k tomu, že hlavní důraz je v analýze kladen na důsledky mastikace, bylo na dolní čelisti zvlášť analyzováno její tělo *corpus mandibulae* a

zbývající oblast, tedy *ramus mandibulae*, neboť tato zbývající část je vzhledem k pozici počátků a úponů žvýkacích svalů ovlivněna žvýkáním více než *corpus mandibulae*. V oblasti *corpus mandibulae* byla ve formě pozorována snižující se velikost u žen, což je v souladu s velikostními rozdíly mužské a ženské čelisti (Porter, 1998; Bejdová et al., 2013), avšak tyto rozdíly se po odfiltrování velikosti smazávají. Analýza tvaru a formy zbývající části dolní čelisti však přinesla překvapivý výsledek, kdy u formy se projevila tendence ke zvětšování velikosti těchto struktur u žen. Zvětšování komponenty velikosti u žen u struktur, které jsou nejvíce ovlivněné mastikací, by mohlo souviset s přísunem rozdílné stravy u obou pohlaví, což naznačují i výše zmíněné izotopové analýzy (Halffman et al., 2012). Přesná povaha stravovacích rozdílů mezi pohlavími však zůstává otázkou, neboť se tyto rozdíly nijak neprojevily prostřednictvím zubní atrice.

Žvýkací svaly neovlivňují svojí aktivitou pouze tvar dolní čelisti, ale v důsledku unilaterálního žvýkacího návyku mohou způsobit i asymetrii čelisti. U studovaného souboru sice nebyly prokázány žádné významné rozdíly v asymetrii ani mezi pohlavími, ani mezi hradem a podhradím, nicméně vizualizace směru mandibulární asymetrie ukázala rozdíl ve směru rotace mezi částí *corpus mandibulae* a částí *ramus mandibulae*, který by pravostrannou žvýkací preferenci podporoval. Tělo čelisti rotuje směrem vpravo a druhá část, jež je více ovlivněná úpony žvýkacích svalů, rotuje směrem vlevo, přičemž pravá strana rotuje vlevo a vpřed a strana levá naopak vzad. Protilehlé landmarky tedy u této části rotují na stejnou stranu, ale opačnými směry. Tento poznatek podporuje spolu s výsledky směru asymetrie ve výchozí studii Bigoni et al. (2013) hypotézu unilaterální mastikační zátěže s pravostrannou preferencí. Hlavními strůjci unilaterálního žvýkacího pohybu jsou *mm. pterygoidei*, jež při jednostranné kontrakci táhnou čelist na kontralaterální stranu (Koolstra and van Eijden, 1999; Čihák and Grimm, 2001). Při pravostranné kontrakci těchto svalů by tedy docházelo k tahu úponových mandibulárních struktur směrem vlevo, jak ukázala vizualizace směru direkcionální asymetrie dolní čelisti. Následkem by byl pravostranný posun landmarků oblasti *corpus mandibulae*, kdy landmarky *corpus mandibulae* by svým posunem přirozeně kompenzovaly levostrannou rotaci úponových struktur na *ramus*, *caput* a *angulus mandibulae*. Vzhledem k tomu, že nebyly nalezeny rozdíly v asymetrii mezi jednotlivými skupinami, nebude tato unilaterální mastikační zátěž pravděpodobně významně rozdílná mezi oběma pohlavími, ani mezi oběma lokalitami. Analýza směru asymetrie dolní čelisti tedy ukazuje na to, že mezi jednotlivými skupinami nebude

významný rozdíl subsistenci, jež by se projevila významnými rozdíly v atrici či v asymetrii mandibuly mezi skupinami, ale v souladu s výchozí studií Bigoni et al. (2013) podporuje pravostrannou žvýkací preferenci souboru.

Pokud dochází ke konzumaci stravy o vysoké tvrdosti, žvýkací svaly musí působit zvýšenou silou. Při unilaterálním žvýkání tvrdé stravy pak nejsou asymetricky ovlivněny pouze zuby a dolní čelist, ale také čelistní kloub (Hylander, 1975; Santana – Mora et al., 2013). Proto byla u zkoumaného velkomoravského souboru sledována i asymetrie osteoartrotických změn čelistních kloubů. Přestože existují studie, jež mezi incidencí atrice a incidencí opotřebením čelistních kloubů nachází spojitost (Seward, 1976; Richards, 1998), ve většině případů v literatuře souvislost atrice a opotřebením čelistního kloubu nebyla pozorována (e g. Sheridan et al., 1991; Wedel et al., 1998; Magnusson et al., 2008; Levartovsky et al., 2012). Opotřebením čelistního kloubu se totiž nemusí objevovat společně s atricí, pokud je atrice spojena pouze s abrazivitou stravy a ne se zvyšováním žvýkací síly (Levartovsky et al., 2012). Subsistenční strategie tedy nemusí vyústit ve vytvoření patologie čelistního kloubu, ale v rámci dlouhodobého působení v postupnou změnu jeho anatomie (Hinton and Carlson, 1979; Hinton, 1981). Četnost výskytu asymetrického opotřebením čelistních kloubů byla u našeho souboru tak nízká, že můžeme říci, že u zkoumaného populačního vzorku nedocházelo k asymetrickému přetěžování čelistních kloubů. I tento výsledek by podporoval to, že strava jednotlivých skupin se nelišila tvrdostí, ale jinými faktory, jež nezpůsobují přetěžování čelistních kloubů.

Ať už jsou asymetrie faciálního skeletu a mandibuly zapříčiněny zdravotním stavem, či vnějšími podmínkami, tyto dvě struktury se vždy navzájem ovlivňují, neboť jedinci s asymetrií faciálního skeletu vždy vykazují i mandibulární asymetrie (Cheong et al., 2011). Proto bylo i u velkomoravského souboru provedeno testování vzájemných vztahů mezi směrovou asymetrií faciálního skeletu, dolní čelisti a atrice. Aby mohl být testován vztah asymetrie dolní čelisti a faciálního skeletu, byla pro tuto práci poskytnuta data z výchozí studie Bigoni et al. (2013). Ukázalo se, že směrová asymetrie dolní čelisti a faciálního skeletu spolu navzájem významně souvisí. Významná závislost směrová asymetrie dolní čelisti a faciálního skeletu v souladu s výsledky předchozí analýzy směrová asymetrie mandibuly a směru rotace landmarků dolní čelisti podporuje předpoklad studie Bigoni et al. (2013), že

direkcionální asymetrie faciálního skeletu je způsobena pravděpodobně biomechanickými vlivy mastikačního aparátu.

8. Závěr

Tato práce se zabývala analýzou faciální asymetrie ve vztahu k mastikaci (atrice a opotřebením čelistního kloubu) u velkomoravského skeletálního souboru raně středověké lokality Mikulčice. Analýzy byly prováděny s ohledem na pohlaví a také rozdílné socioekonomické postavení (pohřbívání v lokalitách hrad a podhradí). V souladu s výsledky výše uvedených analýz je možné vyvodit následující závěry:

- Byla prokázána závislost atrice na věku ve zkoumaném souboru, ale nebyl prokázán významný rozdíl ve skóre atrice mezi pohlavími, ani mezi lokalitami pohřbu. Atrice vykazovala tendenci k vyššímu skóre u podhradí, což by mohlo být způsobeno konzumací většího množství méně abrazivního masa u jedinců z hradu. Rozdíly skóre atrice však nebyly mezi skupinami významné, takže nemůžeme potvrdit významné rozdíly v subsistenci mezi hradem a podhradím.
- Asymetrie atrice dosahovala pouze velmi nízkých hodnot a významně se nelišila mezi pohlavími, ani mezi lokalitami pohřbu.
- Hodnocení formy i tvaru dolní čelisti ukázalo signifikantní vliv pohlaví i socioekonomického statusu (lokality pohřbu). Větší velikost mandibuly se vyskytovala u mužů, a to především v oblasti *corpus mandibulae*.
- Analýza asymetrie dolní čelisti neukázala signifikantní rozdíl v direkcionalní asymetrii mezi pohlavími ani mezi příslušníky rozdílného socioekonomického postavení, což naznačuje, že se dané skupiny významně nelišili v subsistenci.
- Podle výsledků asymetrie atrice sice nelze stranu žvýkací preference posoudit, ale směr rotace landmarků podporuje hypotézu pravostranné žvýkací preference souboru.
- Významná asymetrie osteoartritických změn čelistních kloubů nebyla u sledovaného souboru nalezena, což ukazuje, že nedocházelo k přetěžování mandibulárních hlavic působením excesivní mastikační síly.

- Testování vztahu direkcionální asymetrie atrice a direkcionální asymetrie dolní čelisti ani faciálního skeletu neprokázalo žádnou významnou souvislost mezi oběma typy asymetrií v analyzovaném souboru.
- Vzájemné testování vztahů mezi direkcionální asymetrií dolní čelisti a direkcionální asymetrií faciálního skeletu prokázalo, že mezi oběma skeletálními obličejovými asymetriemi existuje významná souvislost, což podporuje hypotézu o kompenzačně – adaptační funkci dolní čelisti.

9. Použitá literatura

Akerman S, Rohin M, and Kopp S. 1984. Bilateral degenerative changes and deviation in form of temporomandibular joints. An autopsy study of elderly individuals. *Acta Odontologica Scandinavica* 42:205–214.

Arnold WH, Naumova EA, Koloda VV, and Gaengler P. 2007. Tooth wear in two ancient populations of the Khazar Kaganat region in the Ukraine. *International Journal of Osteoarchaeology* 17:52–62.

Arora J, Talwar I, Sahni D, and Rattan V. 2014. Reliability of dental attrition as a sole parameter for age estimation among North Western adult Indians. *Human Biology Review* 3:292–302.

Auerbach BM, and Ruff CB. 2006. Limb bone bilateral asymmetry: Variability and commonality among modern humans. *Journal of Human Evolution* 50:203–218.

Bajpai M, Rahman F, Rani V, and Agarwal D. 2013. Estimation of age by attrition as a sole indicator. *Indian Journal of Multidisciplinary Dentistry* 3:664–667.

Barcellos DC, Gonçalves SE, da Silva MA, Batista GR, Pleffken PR, Pucci CR, Borges AB, and Rocha Gomes Torres C. 2011. Prevalence of chewing side preference in the deciduous, mixed and permanent dentitions. *The Journal of Contemporary Dental Practice* 12:339–342.

Bejdová S, Krajíček V, Velemínská J, Horák M, and Velemínský P. 2013. Changes in the sexual dimorphism of the human mandible during the last 1200 years in Central Europe. *HOMO – Journal of Comparative Human Biology* 64:437–453.

Belcastro G, Rastelli E, Mariotti V, Consiglio C, Facchini F, and Bonfiglioli B. 2007. Continuity or discontinuity of the life-style in central Italy during the Roman imperial age-early middle ages transition : Diet, health, and behavior. *American Journal of Physical anthropology* 132:381–394.

Bigoni L, Krajíček V, Sládek V, Velemínský P, and Velemínská J. 2013. Skull shape asymmetry and the socioeconomic structure of an early medieval central European society. *American Journal of Physical Anthropology* 150:349–364.

Bishara SE, Burkey PS, and Kharouf JG. 1994. Dental and facial asymmetries: a review. *The Angle Orthodontist* 64:89–98.

Brothwell DR. 1981. *Digging up bones: The excavation, treatment, and study of human skeletal remains*: 3rd (Third) edition. Ithaca, N.Y.:Cornell University Press.

Carlson DS, and Van Gerven DP. 1977. Masticatory function and post-Pleistocene evolution in Nubia. *American Journal of Physical Anthropology* 46:495–506.

Cassidy KM, Harris EF, Tolley EA, and Keim RG. 1998. Genetic influence on dental arch form in orthodontic patients. *Angle Orthodontist* 68:445–454.

Cavalier A, Picot MC, Artiaga C, Mazurier E, Amilhau MO, Froye E, Captier G, and Picaud JC. 2011. Prevention of deformational plagiocephaly in neonates. *Early Human Development* 87:537–543.

Chambers JM. 1992. Linear Models. In: Chambers JM, Hastie TJ, editors. *Statistical Models in S*. Pacific Grove, California: Wadsworth & Brooks/Cole.

Cheong YW, and Lo JL. 2011. Facial asymmetry: etiology, evaluation, and management. *Chang Gung Medical Journal* 34:341–351.

Coquerelle M, Bookstein FL, Braga J, Halazonetis DJ, Weber GW, and Mitteroecker P. 2011. Sexual dimorphism of the human mandible and its association with dental development. *American Journal of Physical Anthropology* 145:192–202.

Cortes C, and Vapnik, V. 1995. Support – vector network. *Machine Learning* 20:273–297.

Costa RL. 1986. Asymmetry of the mandibular condyle in Haida Indians. *American Journal of Physical Anthropology* 70:119–123.

Čihák R, and Grimm M. 2001. *Anatomie 1*. Druhé, upravené a doplněné vydání. Praha: Grada.

Danielson DR, and Reinhard KJ. 1998. Human dental microwear caused by calcium oxalate phytoliths in prehistoric diet of the lower Pecos region, Texas. *American Journal of Physical Anthropology* 107:297–304.

DeLeon VB. 2007. Fluctuating asymmetry and stress in a medieval Nubian population. *American Journal of Physical Anthropology* 132:520–534.

Deter CA. 2009. Gradients of occlusal wear in hunter – gatherers and agriculturalists. *American Journal of Physical Anthropology* 138:247–254.

Diernberger S, Bernhardt O, Schwahn C, and Kordass B. 2008. Self-reported chewing side preference and its associations with occlusal, temporomandibular and prosthodontic factors: Results from the population-based study of health in Pomerania (ship-0). *Journal of Oral Rehabilitation* 35:613–620.

Donachie MA, and Walls AW. 1995. Assessment of tooth wears in an ageing population. *Journal of Dentistry* 23:157–164.

Doyle WJ, and Johnston O. 1977. On the meaning of increased fluctuating dental asymmetry: a cross populational study. *American Journal of Physical Anthropology* 46:127–134.

Dobisíková M, Katina S, and Velemínský P. 2008. Stature of the Great Moravian population in connection with social status. In: Velemínský P, Poláček L, editors. *Studien zum Burgwall von Mikulčice VIII*. Brno: Archeologický ústav AV ČR. p 77–91.

El Zaatari S, Grine FE, Ungar PS, and Hublin J. 2011. Ecogeographic variation in Neandertal dietary habits: Evidence from occlusal molar microwear texture analysis. *Journal of Human Evolution* 61:411–424.

Enomoto A, Watahiki J, Nampo T, Irie T, Ichikawa Y, Tachikawa T, and Maki K. 2014. Mastication markedly affects mandibular condylar cartilage growth, gene expression, and morphology. *American Journal of Orthodontics and Dentofacial Orthopedics* 146:355–363.

Ercan I, Ozdemir ST, Etoz A, Sigirli D, Tubbs RS, Loukas M, and Guney I. 2008. Facial asymmetry in young healthy subjects evaluated by statistical shape analysis. *Journal of Anatomy* 213:663–669.

- Esclassan R, Grimoud AM, Ruas MP, Donat R, Sevin A, Astie F, Lucas S, and Crubezy E. 2009. Dental caries, tooth wear and diet in an adult medieval (12th–14th century) population from Mediterranean France. *Archives of Oral Biology* 54:287–297.
- Eversole LR, Pappas JR, Graham R. 1985. Dental occlusal wear and degenerative disease of the temporomandibular joint: a correlational study utilizing skeletal material from a contemporary population. *Journal of Oral Rehabilitation* 12:401–406.
- Farias Gomes SG, Custodio W, Moura Jufer JS, del bel Cury AA, and Rodrigues Garcia RCM. 2010. Correlation of mastication and masticatory movements and effect of chewing side preference. *Brazilian Dental Journal* 21:351–355.
- Ferrario VF, Sforza C, Tartaglia GM, Fugazzola P, and Serrao G. 2000. Harmonic analysis of mandibular form and symmetry with computerized tomographic views. *Oral Surgery, Oral Medicine, Oral Pathology, Oral Radiology, and Endodontology* 89:112–117.
- Fink B, Weege B, Manning JT, and Trivers R. 2014. Body symmetry and physical strength in human males. *American Journal of Human Biology* 26:697–700.
- Fiorenza L, Benazzi S, Tausch J, Kullmer O, Bromage TG, and Schrenk F. 2011. Molar macrowear reveals Neanderthal eco-geographic dietary variation. *PLoS one* 6:e14769.
- Folstad I, and Karter AJ. 1992. Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *The American Naturalist* 139:603.
- Franklin D, Cardini A, O'Higgins P, Oxnard CE, and Dadour I. 2008. Mandibular morphology as an indicator of human subadult age: Geometric morphometric approaches. *Forensic Science, Medicine, and Pathology* 4:91–99.
- Frayser DW, and Russell MD. 1987. Artificial grooves on the Krapina Neanderthal teeth. *American Journal of Physical Anthropology* 74:393–405.
- Fujishita a., Koga Y, Utsumi D, Nakamura a., Yoshimi T, and Yoshida N. 2014. Effects of feeding a soft diet and subsequent rehabilitation on the development of the masticatory function. *Journal of Oral Rehabilitation*, <http://doi.wiley.com/10.1111/joor.12248>

- Gower JC. 1975. Generalized procrustes analysis. *Psychometrika* 40:33–51.
- Graham JH, Raz S, Hel-Or H, and Nevo E. 2010. Fluctuating asymmetry: Methods, theory, and applications. *Symmetry* 2:466–540.
- Halffman CM, and Velemínský P. 2015. Stable isotope evidence for diet in early medieval Great Moravia (Czech Republic). *Journal of Archaeological Science: Reports* 2:1–8.
- Halffman CM, Hoover CK, and Velemínský P. 2012. Isotopic dietary analysis and molecular sex identification of adults and juveniles from medieval Great Moravia. *URSA Research Day Poster*, <http://hdl.handle.net/11122/1514>
- Havelková P, Villotte S, Velemínský P, Poláček L, and Dobisíková M. 2011. Enthesopathies and activity patterns in the Early Medieval Great Moravian population: evidence of division of labour. *International Journal of Osteoarchaeology* 21:487–504.
- Hinton RJ. 1981. Changes in articular eminence morphology with dental function. *American Journal of Physical Anthropology* 54:439–455.
- Hinton RJ. 1982. Differences in interproximal and occlusal tooth wear among prehistoric Tennessee Indians: Implications for masticatory function. *American Journal of Physical Anthropology* 57:103–115.
- Hinton RJ, and Carlson DS. 1979. Temporal changes in human temporomandibular joint size and shape. *American Journal of Physical Anthropology* 50:325–334.
- Hodges DC. 1991. Temporomandibular joint osteoarthritis in a British skeletal population. *American journal of Physical Anthropology* 85:367–377.
- Hsu C-W, Chang C-C, and Lin C-J. 2003. A practical guide to support vector classification. Technical report, Department of Computer Science, National Taiwan University, <http://www.csie.ntu.edu.tw/~cjlin/papers/guide/guide.pdf>
- Hylander WL. 1975. The human mandible: Lever or link? *American Journal of Physical Anthropology* 43:227–242.

- Ishibashi H, Takenoshita Y, Ishibashi K, and Oka M. 1995. Age-related changes in the human mandibular condyle: a morphologic, radiologic, and histologic study. *Journal of Oral and Maxillofacial Surgery* 53: 1016–1023.
- Kaidonis JA. 2008. Tooth wear : the view of the anthropologist. *Clinical Oral Investigations* 12:21–26.
- Kaidonis JA, Ranjitkar S, Lekkas D, Brook AH, and Townsend GC. 2014. Functional dental occlusion : an anthropological perspective and implications for practice. *Australian Dental Journal* 59:162–173.
- Kane AA, Mitchell LE, Craven KP, and Marsh JL. 1996. Observations on a recent increase in plagiocephaly without synostosis. *Pediatrics* 97:877–885.
- Kaupová, S., Herrscher, E., Velemínský, P., Cabut, S., Jaroslav, B., 2014. Urban and rural dietary patterns in early Medieval Central Europe (9th–10th century AD, Czech Republic). Abstract. Program of the 83rd Annual Meeting of the American Association of Physical Anthropologists. *American Journal of Physical Anthropology* 153, 155.
- Kay RF, and Hiiemae KM. 1974. Jaw movement and tooth use in recent and fossil primates. *American Journal of Physical Anthropology* 40:227–256.
- Kieser JA, Dennison KJ, Kaidonis JA, Huang D, Herbison PG, and Tayles NG. 2001. Patterns of dental wear in the early Maori dentition. *International Journal of Osteoarchaeology* 11:206–217.
- Kim YK, Kho HS, and Lee KH. 2000. Age estimation by occlusal tooth wear. *Journal of Forensic Sciences* 45:303 – 309.
- Kim SK, Kim KN, Chang IT, and Heo SJ. 2001. A study of the effects of chewing patterns on occlusal wear. *Journal of Oral Rehabilitation* 28:1048–1055.
- Klingenberg CP. 2003. A developmental perspective on developmental instability: theory, models and mechanisms. In: Polak M, editor. *Developmental instability: causes and consequences*. New York: Oxford University Press. p 14–34.

- Komiyama O, Asano T, Suzuki H, Kawara M, Wada M, Kobayashi K, and Ohtake S. 2003. Mandibular condyle movement during mastication of foods. *Journal of Oral Rehabilitation* 30:592–600.
- Koolstra JH, and Van Eijden TMGJ. 1997. Dynamics of the human masticatory muscles during a jaw open-close movement. *Journal of Biomechanics* 30:883–889.
- Koolstra JH, and Van Eijden TMGJ. 1999. Three-dimensional dynamical capabilities of the human masticatory muscles. *Journal of Biomechanics* 32:145–152.
- Kullmer O, Benazzi S, Fiorenza L, Schulz D, Bacso S, Winzen O. 2009. Technical note : Occlusal fingerprint analysis : Quantification of tooth wear pattern. *American Journal of Physical Anthropology* 139:600–605.
- Kwon TG, Park HS, Ryoo HM, and Lee SH. 2006. A comparison of craniofacial morphology in patients with and without facial asymmetry - A three-dimensional analysis with computed tomography. *International journal of oral and maxillofacial surgery* 35:43–48.
- Le Luyer M, Henry-Gambier D, Rottier S, and Bayle P. 2013. Oblique wear and molar enamel thickness topography in early agriculturalists. *Proceedings of the European Society for the study of Human Evolution* 2:133.
- Le Luyer M, Rottier S, and Bayle P. 2014. Brief communication : Comparative patterns of enamel thickness topography and oblique molar wear in two early neolithic and medieval population samples. *American Journal of Physical Anthropology* 155:162–172.
- Levartovsky S, Gavish a., Nagar Y, Sarphati L, Levartovsky D, and Winocur E. 2012. The association between dental status and temporomandibular osseous changes: A morphological study on Roman-Byzantine skeletons. *Journal of Oral Rehabilitation* 39:888–895.
- Lieverse AR, Link DW, Bazaliiskiy VI, Goriunova OI, and Weber AW. 2007. Dental health indicators of hunter - gatherer adaptation and cultural change in Siberia's Cis-Baikal. *American Journal of Physical Anthropology* 134:323–339.
- Little AC, Paukner A, Woodward RA, Suomi SJ. 2012. Facial asymmetry is negatively related to condition in female macaque monkeys. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 66:1311–1318.

- Littlefield TR, Saba NM, and Kelly KM. 2004. On the current incidence of deformational plagiocephaly: An estimation based on prospective registration at a single center. *Seminars in Pediatric Neurology* 11:301–304.
- Lovejoy CO. 1985. Dental wear in the Libben population: Its functional pattern and role in the determination of adult skeletal age at death. *American Journal of Physical Anthropology* 68:47–56.
- Luder HU. 2002. Factors affecting degeneration in human temporomandibular joints as assessed histologically. *European Journal of Oral Sciences* 110:106–113.
- Magnusson C, Ernberg M, and Magnusson T. 2008. A description of a contemporary human skull material in respect of age, gender, temporomandibular joint changes, and some dental variables. *Swedish Dental Journal* 32: 69–81.
- Martin R, and Saller K. 1959. *Lehrbuch der Anthropologie*. Stuttgart:Gustav Fischer.
- Martinez-Gomis J, Lujan-Climent M, Palau S, Bizar J, Salsench J, and Peraire M. 2009. Relationship between chewing side preference and handedness and lateral asymmetry of peripheral factors. *Archives of Oral Biology* 54:101–107.
- Maurice TJ, and Kula K. 1998. Dental arch asymmetry in the mixed dentition. *The Angle Orthodontist* 68:37–44.
- Mays S. 2002. The relationship between molar wear and age in an early 19th century AD archaeological human skeletal series of documented age at death. *Journal of Archaeological Science* 29: 861–871
- Menegaz RA, Sublett SV, Figueroa SD, Hoffman TJ, Ravosa MJ, and Aldridge K. 2010. Evidence for the influence of diet on cranial form and robusticity. *The Anatomical Record* 293:630–641.
- Meng Y, Zhang HQ, Pan F, He ZD, Shao JL, and Ding Y. 2011. Prevalence of dental caries and tooth wear in a Neolithic population (6700 – 5600 years BP) from northern China. *Archives of Oral Biology* 56:1424–1435.

- Miyawaki S, Ohkochi N, Kawakami T, and Sugimura M. 2000. Effect of food size on the movement of the mandibular first molars and condyles during deliberate unilateral mastication in humans. *Journal of Dental Research* 79:1525–1531.
- Moler AP, and Thornhill R. 1998. Bilateral symmetry and sexual selection: A meta-analysis. *The American Naturalist* 151:174–192.
- Molnar S, Mc Kee JK, and Molnar I. 1983. Measurements of tooth wear among Australian Aborigines : I. Serial loss of the enamel crown. *American Journal of Physical Anthropology* 61:51–65.
- Molnar S, and Molnar IM. 1990. Dental Arch Shape and Tooth Wear Variability. *American Journal of Physical Anthropology* 82:385–395.
- Moreira RS, Sgrott EA, Stuker H, Alonso LG, and Smith RL. 2008. Palatal asymmetry during development: An anatomical study. *Clinical Anatomy* 21:398–404.
- Müller J, Clauss M, Codron D, Schulz E, Hummel J, Fortelius M, Kircher P, and Hatt JM. 2014. Growth and wear of incisor and cheek teeth in domestic rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) fed diets of different abrasiveness. *Journal of Experimental Zoology* 321A:283–298.
- Müller J, Clauss M, Codron D, Schulz E, Hummel J, Kircher P, and Hatt JM. 2014. Tooth length and incisal wear and growth in guinea pigs (*Cavia porcellus*) fed diets of different abrasiveness. *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition*, <http://doi.wiley.com/10.1111/jpn.12226>
- Nicholson E, and Harvati K. 2006. Quantitative analysis of human mandibular shape using three-dimensional geometric morphometrics. *American Journal of Physical Anthropology* 131:368–383.
- Obrez A, and Türp JC. 1998. The temporomandibular joint. In: Alt KW, Rösing FW, Teschler-Nicola M, editors. *Dental anthropology. Fundamentals, Limits, and Prospects*. Wien: Springer. p 147-165.
- Ödman A, Mavropoulos A, and Kiliaridis S. 2008. Do masticatory functional changes influence the mandibular morphology in adult rats. *Archives of Oral Biology* 53:1149–1154.

- Oliveira RN, Silva SFSM, Kawano A, and Antunes JLF. 2006. Estimating age by tooth wear of prehistoric human remains in Brazilian archaeological sites. *International Journal of Osteoarchaeology* 16:407–414
- Osborn JW. 1982. Helicoidal plane of dental occlusion. *American Journal of Physical Anthropology* 57:273–281.
- Osborn JW. 1987. Relationship between the mandibular condyle and the occlusal plane during hominid evolution: Some of its effects on jaw mechanics. *American Journal of Physical Anthropology* 73:193–207.
- Özener B. 2010. Fluctuating and directional asymmetry in young human males: Effect of heavy working condition and socioeconomic status. *American Journal of Physical Anthropology* 143:112–120.
- Özener B, and Fink B. 2010. Facial symmetry in young girls and boys from a slum and a control area of Ankara, Turkey. *Evolution and Human Behavior* 31:436–441.
- Palmer AR, and Strobeck C. 1986. Fluctuating asymmetry: Measurement, analysis, patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:391–421.
- Park JU, Kook YA, and Kim Y. 2012. Assessment of asymmetry in a normal occlusion sample and asymmetric patients with three-dimensional cone beam computed tomography a study for: A transverse reference plane. *The Angle Orthodontist* 82:860–867.
- Pechenkina EA, Benfer RA, and Zhijun W. 2002. Diet and health changes at the end of the Chinese Neolithic: The Yangshao/Longshan transition in Shaanxi province. *American Journal of Physical Anthropology* 117:15–36.
- Peitsch WK, Keefer CH, LaBrie RA, Mulliken JB. 2002. Incidence of cranial asymmetry in healthy newborns. *Pediatrics* 110:e72.
- Peyron MA, Maskawi K, Woda A, Tanguay R, and Lund JP. 1997. Effects of food texture and sample thickness on mandibular movement and hardness assessment during biting in man. *Journal of Dental Research* 76:789–795.

- Poláček L. 2008. Great Moravia, the power centre at Mikulčice and the issue of the socio-economic structure. In: Velemínský P, Poláček L, editors. Studien zum Burgwall von Mikulčice VIII. Brno: Archeologický ústav AV ČR. p11–44.
- Porter AMW. 1998. The dental arcade and human morphology. *International Journal of Osteoarchaeology* 8:66–74.
- Rando C, and Waldron T. 2012. TMJ osteoarthritis: A new approach to diagnosis. *American Journal of Physical Anthropology* 148:45–53.
- Ratnarajah N, Rifkin – Graboi A, Fortier MV, Chong YS, Kwek K, Saw SM, Godfrey KM, Gluckman PD, Meaney MJ, and Qiu A. 2013. Structural connectivity asymmetry in the neonatal brain. *Neuroimage* 75:187–194.
- Richards LC. 1988. Degenerative changes in the temporomandibular joint in two Australian aboriginal populations. *Journal of Dental Research* 67:1529–1533.
- Richards LC. 1990. Tooth wear and temporomandibular joint change in Australian aboriginal populations. *American Journal of Physical Anthropology* 82:377–84.
- Richards L, and Brown T. 1981. Dental attrition and degenerative arthritis of the temporomandibular joint. *Journal of Oral Rehabilitation* 8: 293–307.
- Roger J, and Waldron T. 1995. A field guide to joint disease in archaeology. Chichester: John Wiley & Sons.
- Rosas A, and Bastir M. 2004. Geometric morphometric analysis of allometric variation in the mandibular morphology of the hominids of Atapuerca, Sima de los Huesos site. The anatomical record Part A, Discoveries in molecular, cellular, and evolutionary biology 278:551–560.
- Rossi M, Ribeiro E, and Smith R. 2003. Craniofacial asymmetry in development: An anatomical study. *The Angle Orthodontist* 73:381–385.
- Santana - Mora U, López – Cedrín J, Mora MJ, Otero XL, and Santana – Penín U. 2013. Temporomandibular disorders: The habitual chewing side syndrome. *PLoS One* 8: e59980, doi: 10.1371/journal.pone.0059980

- Santini A, Land M, and Raab GM. 1990. The accuracy of simple ordinal scoring of tooth attrition in age assessment. *Forensic Science International* 48:175–184.
- Schaefer K, Lauc T, Mitteroecker P, Gunz P, and Bookstein FL. 2006. Dental arch asymmetry in an isolated Adriatic community. *American Journal of Physical Anthropology* 129:132–142.
- Sebecic V, Hoch A, and Sabalic M .2010. How to estimate dental age in paleodontology? *Bulletin of the International Association for Paleodontology* 4:27–32.
- Singh A, Gorea RK, Singla U. 2004. Age estimation from the physiological changes of teeth. *Journal of Indian Academy of Forensic Medicine* 26:94–96.
- Scott EC. 1979. Dental wear scoring technique. *American Journal of Physical Anthropology* 51:213–218.
- Sefcek JA, and King JE. 2007. Chimpanzee facial symmetry: A biometric measure of chimpanzee health. *American Journal of Primatology* 69:1257–1263.
- Seward FS. 1976. Tooth attrition and the temporomandibular joint. *The Angle Orthodontist* 46:162–170.
- Shah SM, and Joshi MR. 1978. An assessment of asymmetry in the normal craniofacial complex. *Angle Orthodontist* 48:141–148.
- Shashua A. 2009. Introduction to machine learning: Class notes 67577. arXiv:0904.3664 [cs.LG]
- Sheridan SG, Mittler DM, Van Gerven DP, and Covert HH. 1991. Biomechanical association of dental and temporomandibular pathology in a medieval Nubian population. *American Journal of Physical Anthropology* 85:201–205.
- Slice, DE. 2005. *Modern morphometrics in physical anthropology*. New York:Kluwer Academic/Plenum Publishers.

- Smith BH. 1984. Patterns of molar wear in hunter-gatherers and agriculturalists. *American Journal of Physical Anthropology* 63:39–56.
- Smith HF. 1958. A multivariate analysis of covariance. *Biometrics* 14:107–127.
- Smith P. 1972. Diet and attrition in the Natufians. *American Journal of Physical Anthropology* 37:233–238.
- Soboleva U, Laurina L, and Slaidina A. 2005. The masticatory system - an overview. *Stomatologica, Baltic Dental and Maxillofacial Journal* 7:77–80.
- Stloukal M. 1989. Paleodemografie staroslovanských populací na území Československa, PhD Thesis. Praha: Karlova Univerzita.
- Stloukal M, and Vyhnánek L. 1976. Slované z velkomoravských Mikulčic. Praha: Academia.
- Stránská P, Velemínský P, and Velemínská J. 2008. The state of dentition in the Great Moravian population—a comparison of the Mikulčice centre and its hinterland. In: Velemínský P, Poláček L, editors. *Studien zum Burgwall von Mikulčice VIII*. Brno:Archeologický ústav AV ČR. p121–139.
- Sun T, and Walsh CA. 2006. Molecular approaches to brain asymmetry and handedness. *Nature Reviews Neuroscience* 7:655–662.
- Šljaj M, Ježina MA, Lauc T, Rajić-Meštrović S, and Mikšić M. 2003. Longitudinal dental arch changes in the mixed dentition. *Angle Orthodontist* 73:509–514.
- Šmahel Z, and Brejcha M. 1983. Differences in craniofacial morphology between complete and incomplete unilateral cleft lip and palate in adults. *Cleft Palate Journal* 20:113-27.
- Tallents RH, Macher DJ, Kyrkanides S, Katzberg RW, and Moss ME. 2002. Prevalence of missing teeth and intraarticular temporomandibular disorders. *The Journal of Prosthetic Dentistry* 87:45–50.
- Tamura K, and Shiga H. 2014. Gender differences in masticatory movement path and rhythm in dentate adults. *Journal of Prosthodontic Research* 58:237–242.

Teaford MF. 2007. What do we know and not know about dental microwear and diet? In: Ungar PS, editor. *Evolution of the human diet. The known, the unknown and the unknowable*. Oxford: Oxford University Press. p 106–131.

Teaford MF, and Ungar PS. 2000. Diet and the evolution of the earliest human ancestors. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97:13506–13511.

Thornhill R, and Moller AP. 1998. The relative importance of size and asymmetry in sexual selection. *Behavioral Ecology* 9:546–551.

Thornhill R, and Gangestad SW. 1999. Facial attractiveness. *Trends in cognitive sciences* 3:452–460.

Tobias PV. 1980. The natural history of the helicoidal occlusal plane and its evolution in early *Homo*. *American Journal of Physical Anthropology* 53:173–187.

Turk AE, McCarthy JG, Thorne CHM, and Widsoff JH. 1996. The “Back to sleep campaign” and deformational plagiocephaly: Is there cause of concern? *The Journal of Craniofacial Surgery* 7:12–18.

Van der Bilt A, Engelen L, Pereira LJ, Van der Glas HW, and Abbink JH. 2006. Oral physiology and mastication. *Physiology and Behavior* 89:22–27.

Van Dongen S. 2006. Fluctuating asymmetry and developmental instability in evolutionary biology: Past, present and future. *Journal of Evolutionary Biology* 19:1727–1743.

Van Dongen S. 2014. Associations among facial masculinity, physical strength, fluctuating asymmetry and attractiveness in young men and women. *Annals of Human biology* 41:205–213.

Velemínský P, Likovský J, Trefný P, Dobisíková M, Velemínská J, Poláček L, and Hanáková H. 2005. Großmährisches Gräberfeld auf “Kostelisko” im Suburbium des Mikulčicer Burgwalls. Demographie, Spuren nicht spezifischer Belastung physiologischen und physischen Charakters auf Skeletten, Gesundheitszustand. In: Polacek L, editor. *Studien zum Burgwall von Mikulčice VI*. Brno: Archeologický ústav AV ČR. p539–633.

Vig PS, and Hewitt AB. 1975. Asymmetry of the human facial skeleton. *Angle orthodontist* 45:125–129.

Von Cramon-Taubadel N, Frazier BC, and Lahr MM. 2007. The problem of assessing landmark error in geometric morphometrics: theory, methods, and modifications. *American Journal of Physical Anthropology* 134:24–35.

Vreven J, Vermeersch G, and Mainguet P. 2008. Lésions dentaires associées aux acides d'origine exogène et endogène. *Acta Endoscopica* 3:263–281.

Wedel A, Borrman H, and Carlsson GE. 1998. Tooth wear and temporomandibular joint morphology in a skull material from the 17th century. *Swedish Dental Journal* 22:89–95.

Whittaker DK, Davies G, and Brown M. 1985. Tooth loss, attrition and temporomandibular joint changes in a Romano-British population. *Journal of Oral Rehabilitation* 12:407–419.

Williams FLE, and Richtsmeier JT. 2003. Comparison of mandibular landmarks from computed tomography and 3D digitizer data. *Clinical Anatomy* 16:494–500.

Widmalm SE, Westesson P-L, Kim I-K, Pereira FJ, Lundh H, and Tasaki MM. 1994. Temporomandibular joint pathosis related to sex, age, and dentition in autopsy material. *Oral and Maxillofacial Surgery* 78:416–425.

Yamashita S, Hatch JP, and Rugh JD. 1999. Does chewing performance depend upon a specific masticatory pattern? *Journal of Oral Rehabilitation* 26:547–553.

Young GW. 1998. Anthropology, tooth wear, and occlusion ab origine. *Journal of Dental Research* 77:1860–1863.

Zelditch, ML, Swiderski DL, Sheets HD, and Fink WL. 2004. *Geometric morphometrics for biologists: a primer*. London: Elsevier Academic Press.

Zvára K. 2006. *Biostatistika*. Praha: Karolinum.