

**Univerzita Karlova v Praze**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Speciální chemicko-biologické obory  
Studijní obor: Molekulární biologie a biochemie organismů



**Rosana Garciová**

Evoluční vývoj homininů na plio-pleistocenní hranici ve vztahu k výšce těla

Hominin evolutionary development to the Plio-Pleistocene boundary in relation to body height

Bakalářská práce

Vedoucí závěrečné práce: doc. Mgr. Vladimír Sládek, Ph.D.

Praha, 2016

**Prohlášení:**

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

V Praze, 9. 5. 2016

Podpis

**Poděkování:**

Ráda bych tímto poděkovala zejména svému vedoucímu práce doc. Mgr. Vladimíru Sládkovi, Ph.D. za hodnotné rady, vstřícnost a odbornou pomoc při psaní práce a dále všem, kdo mě při psaní této práce podporovali.

## **Abstrakt**

Výška postavy je hlavním charakteristickým rysem člověka. Sama o sobě může být proměnlivá ke vztahu k prostředí. Vývoj výšky je především dán geneticky, ale z části je ovlivněn i vnějším prostředím. Evoluční pohled je velmi důležitý, zejména při identifikaci fosilních nálezů v období na přelomu plio-pleistocénu a celkově na vývoj jedince před 2,5 miliony let a charakteristiku našich předchůdců. Bakalářská práce poskytuje bližší pohled na metody, jak odhadnout co nejspolehlivěji výšku jedince u fosilních *Homo* a celkové porovnání zástupců mezi sebou. Také se zaměřuje nejen na období, ale i zeměpisné oblasti výskytu rodu *Homo*, a zda jsou zde souvislosti s nárůstem či poklesem výšky jedinců. Hlavním zjištěním práce je odlišnost v rámci druhů *Homo*. *Homo habilis* dosahoval výšky v rozmezí 120–155 cm, oproti tomu *Homo ergaster* měřil až kolem 170 cm. Australopitéci naopak byli nižšího vzrůstu. Gracilní australopitéci byli vysocí v průměru kolem 114 cm a robustní australopitéci je převýšili o 10 cm. Nepatrné rozdíly v tělesné výšce můžeme vidět i v rámci pohlavního dimorfismu. Klima v plio-pleistocénu nemělo žádný vliv na změnu výšky. Spíše zde hrálo roli geografické území výskytu našich předchůdců.

## **Klíčová slova:**

Plio-pleistocén, výška postavy, *Homo*, evoluce, metody měření, robustní australopitéci, gracilní australopitéci

## **Abstract**

Body height is the main characteristic of human. It can be variable to the relation to the environment. Development of the height is primarily determined genetically, but an environment has a partly influence. An evolutionary view is very important, especially in the identification of fossils at the Plio-Pleistocene boundary and the overall view on individual development to 2.5 million years ago and characteristics of our ancestor. This bachelor thesis summarized the methods how to estimate the most accurate body height of fossil *Homo* and compares individuals between them. It also focuses on the geographic area of genus *Homo* not only on the period and if there is a correlation with increase or decrease in the height of an individual. The main finding of this work is diversity within species *Homo*. *Homo habilis* had reached the height of range 120–155 cm. In contrast, *Homo ergaster* measured up to about 170 cm. While *Australopithecines* were lower growth. *Australopithecus* were tall on average around 114 cm and *Paranthropus* exceeded them at range 10 cm. Slight differences in body height can be seen in the context of sexual dimorphism. The climate in Plio-Pleistocene had no influence on the change in height. Rather, the geographic area of occurrence of our ancestor played a role here.

## **Key words:**

Plio-Pleistocene, body height, genus *Homo*, evolution, measurement methods, *Paranthropus*, *Australopithecus*

# Obsah

<b>1.</b>	<b>Úvod .....</b>	<b>1</b>
1.1.	Cíle práce .....	1
<b>2.</b>	<b>Klasifikace období .....</b>	<b>2</b>
2.1.	Definice plio-pleistocenní hranice .....	2
2.2.	Časové rozmezí plio-pleistocénu .....	2
2.3.	Klima .....	3
2.4.	Vývojové linie .....	4
<b>3.</b>	<b>Výška těla.....</b>	<b>5</b>
3.1.	Biologický základ .....	5
3.1.1.	Polygenní dědičnost .....	5
3.1.2.	Vliv prostředí.....	6
3.2.	Metody pro odhad výšky postavy.....	6
3.2.1.	Anatomická metoda.....	7
3.2.2.	Matematická metoda .....	7
3.3.	Aplikace metod na fosilní druhy .....	8
3.3.1.	Aplikace regresních rovnic na geografické území v čase .....	8
3.3.2.	Aplikace anatomické metody a poměru femuru .....	12
<b>4.</b>	<b>Srovnání plio-pleistocenních zástupců .....</b>	<b>13</b>
4.1.	Druhy <i>Homo</i> .....	13
4.1.1.	<i>Homo habilis</i> .....	13
4.1.2.	<i>Homo ergaster</i> .....	13
4.2.	Australopitéci.....	14
4.2.1.	Gracilní formy australopitéků .....	14
4.2.2.	Robustní formy australopitéků .....	14
4.3.	Souhrn výšky postavy u plio-pleistocenních fosilí.....	14
<b>5.</b>	<b>Závěr .....</b>	<b>16</b>
<b>6.</b>	<b>Seznam literatury.....</b>	<b>17</b>

# 1. Úvod

Výška postavy je jednou z nejzásadnějších charakteristik lidské populace (McEvoy a Visscher 2009). V dnešní době je odlišnost výšky mezi mužem a ženou po celém světě různá. Muži dorůstají v průměru kolem 170–179 cm a průměrné rozpětí výšky postavy pro ženy se pohybuje kolem 160–169 cm (Cavelaars et al. 2000). Je zde několik otázek, jak tomu bylo v minulosti u raných druhů *Homo* a našich předchůdců. Vyskytovaly se také rozdíly ve srovnání mezi pohlavím? Byli kdysi homininé vysocí jako dnešní lidská populace či naopak byli nižší? Můžeme najít odlišnost ve výšce postavy v rámci druhů *Homo* a australopitéků? Souvisí geografické místo výskytu homininů a australopitéků a plio-pleistocenní klima na evoluční vývoj výšky? Hrají nějakou roli geny, které předurčují výšku postavy jedince? Dá se zpětně vůbec odhadnout výška fosilií? Právě metody odhadu výšky postavy u fosilií budou klíčové pro pochopení a diskuzi nad danými otázkami.

## 1.1. Cíle práce

Cílem této bakalářské práce je představit evoluční vývoj homininů ve vztahu k výšce postavy na plio-pleistocenní hranici. Zodpovědět dané otázky, představit biologický základ a evoluční vývoj výšky. Důležité je přiblížení území výskytu *Homo*, klimatických podmínek a porovnání velikosti postavy mezi zástupci. Přiblížení několika metod, které se používají k možnému odhadu výšky těla (použití regresních rovnic, odhad z celé kostry jedince nebo odhad výšky z poměru femuru k postavě) a za pomoci těchto metod nastínit, co mělo vliv na výšku postavy, nebo co naopak s evolučním vývojem výšky nesouvisí.

## **2. Klasifikace období**

### **2.1. Definice plio-pleistocenní hranice**

Plio-pleistocenní hranice spadá do periody neogénu a kvartéru (Aguirre a Pasini 1985). Tyto periody spolu s paleogénem patří do geologické éry známé jako kenozoikum (Gibbard et al. 2010). Paleogén a neogén mohou být též nazývány jako třetihory, ale dnes termín třetihory slouží spíše jako pomůcka a není tolik používán (Head et al. 2008). Neogén se dělí na miocén a pliocén. Po neogénu následuje kvartér (Aguirre a Pasini 1985), též nazývaný jako čtvrtohory (Gibbard et al. 2010), který se dělí na pleistocén a holocén (Aguirre a Pasini 1985).

### **2.2. Časové rozmezí plio-pleistocénu**

Časové období pliocénu se pohybuje od 5,3 milionu let (Van Couvering et al. 2000). Pliocén se dělí na dvě fáze – starší Zanclean a mladší Piacenzian (Head et al. 2008). Ve starších studiích byla doba konce pliocénu a začátku pleistocénu špatně datována, protože Gelasian byl přiřazen do svrchního pliocénu (Castradori et al. 1998; Rio et al. 1998), což vedlo k diskuzi a konec pliocénu byl schválen v roce 2009 mezinárodní komisí pro stratigrafii na dobu 2,58 milionu let (Gibbard et al. 2010). Období pleistocénu se pohybuje v rozmezí od 2,58 milionu let až po 0,12 milionu let (Ogg a Pillans 2008). Dělí se na čtyři fáze od starších po mladší – Gelasian, Calabrian, Ionian a Tarantian (Cita et al. 2006; Gibbard et al. 2010; Head et al. 2008). Detailnější rozmezí dob (Tabulka 1).



**Tabulka 1:** Rozdělení kenozoika na jednotlivé periody, epochy a vymezení doby. Převzato a upraveno z (Cita et al. 2006; Head et al. 2008)

Éra	Perioda	Epocha	Fáze	Doba (miliony let)
Kenozoikum	Kvartér	Holocén	–	0,01
		Pleistocén	Tarantian	0,12
			Ionian	0,78
	Neogén	Pliocén	Calabrian	1,80
			Gelasian	2,58
			Piacenzian	3,60
			Zanclean	5,33
			Miocén	Messinian
		Tortonian	11,60	
		Serravalian	13,65	
		Langhian	15,97	
		Burdigalian	20,43	
		Aquitanian	23,03	

### 2.3. Klima

Africké klima bylo během 2,9–2,4 milionu let a 1,8–1,6 milionu let proměnlivé. Docházelo k nárůstu aridity, která se zároveň střídala s nástupem a zesílením trvání dob glaciálních cyklů (deMenocal 2004). Ve vývoji klimatu hraje ale důležitou roli poměr izotopů kyslíku  $^{18}\text{O}$  a  $^{16}\text{O}$  (Taylor a Aitken 1997). Tento poměr vyjadřujeme v promile (‰) (Taylor a Aitken 1997) a může být změřen v živočišných bílkovinách jako je kolagen nebo v molekulách uhličitanu a fosforečnanu, které se nachází například v kostech (Wood 2011). Díky izotopům kyslíku (OIS = oxygen isotope stage – kyslíkové izotopové stádium) se dá vyjádřit, kdy nastaly doby ledové a meziledové. Pokud je poměr  $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$  vyšší, značí to chladnější období a tedy dobu ledovou (glaciál). Je-li tomu naopak, pak byla doba meziledová (interglaciál) a teplejší období (Potts 1998; Taylor a Aitken 1997; Wood 2011). OIS se dále označují čísly. OIS s lichými čísly značí období, kdy je teplota vyšší a OIS se sudými čísly poukazují na nižší teplotu (Potts 1998; Wood 2011). Již během procesů evoluce člověka nemělo klima významný vliv na vývoj výšky. Chladnější nebo teplejší klima se projevilo na

principech termoregulace, které mohly v menší míře přispět k odlišnostem ve výšce postavy jedince (Ruff 1991).

## 2.4. Vývojové linie

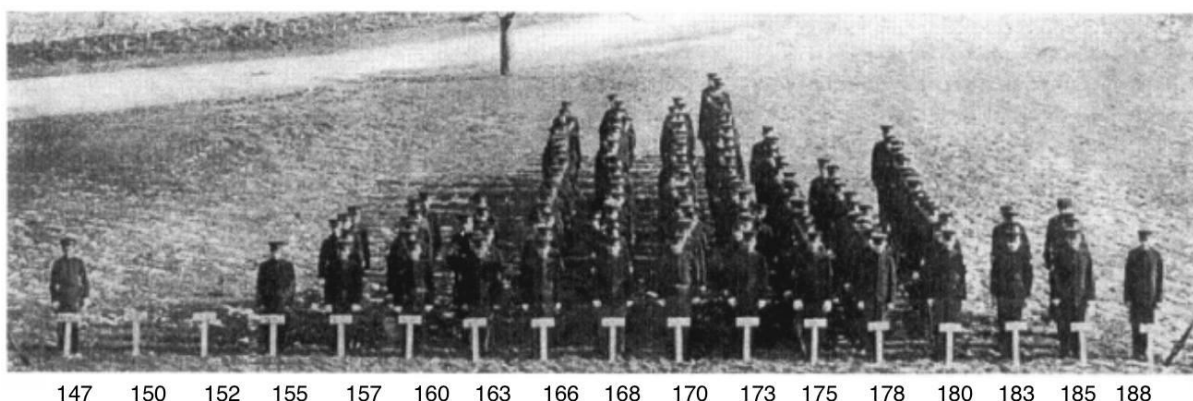
Hledání nejstaršího fosilního důkazu lidské linie bylo především koncentrováno na východní Afriku. Ale na území dnešního Čadu, ve střední Africe, byla objevena fosilie *Sahelanthropus tchadensis*, která vykazuje primitivní i odvozené rysy a má se za to, že má velmi blízko k poslednímu společnému předku (LCA) (Brunet et al. 2002). Oddělení lidské linie od šimpanzů bylo odhadnuto na základě molekulárních studií na počátek pliocénu okolo 4,5–6,3 milionu let (Stauffer et al. 2001). Díky fauně bylo ale zjištěno, že zmíněná fosilie žila přibližně před 6–7 miliony let, a proto se doba oddělení lidské linie může lišit oproti molekulárním studiím, a k oddělení došlo dříve, než uvádějí molekulární studie (Brunet et al. 2002). Nejranější dokumentovaný hominin, *Ardipithecus ramidus*, je datován kolem 4,4 milionu let na základě dobře datovaných fosilních nálezů z Aramis, Middle Awash v severní Etiopii (White et al. 1994). V rozmezí 4,2–3,9 milionu let byl popsán *Australopithecus anamensis* vyskytující se v blízkosti jezera Turkana v Keni (Leakey et al. 1998). Na přelomu pliocénu a pleistocénu, přibližně před 3,9–2,9 miliony let, bylo popsáno mnoho exemplářů *Australopithecus afarensis*, nejznámějším z nich je Lucy. Výskyt tohoto australopitéka byl popsán na území Etiopie a Tanzánie ve východní Africe (White 1993). Na počátku pleistocénu kolem 2,9–2,4 milionu let se vyskytují ve fosilním záznamu speciace fauny a změny v chování homininů, ačkoliv jsou záznamy dosti chudé (Kimbel 1995). Během této doby se objevil výskyt prvních kamenných nástrojů (Lieberman 2001). Nejstarší členové skupiny *Australopithecine*, robustní australopitéci, se vyskytují ve fosilním záznamu blízkému 2,8 milionu let (Klein 1988). Linie, která byla zastoupena nejranějšími druhy našeho rodu *Homo*, se prvně objevila v období 2,5–2,3 milionu let (Antón 2012). Analýzou faunálních pozůstatků bylo zjištěno, že fosilie robustního australopitéka se objevují ve více otevřeném a zalesněném prostředí, zatímco nejranější fosilie *Homo erectus* jsou spojovány s aridním, otevřeným lučným prostředím (Reed 1997). Na pomezí 1,9–1,8 milionu let se stěhuje *Homo erectus* do jihovýchodní Asie (Swisher et al. 1994) a následně kolem 1 milionu let se rozšířil do severní Afriky, Evropy a západní Asie (deMenocal 2004).

## 3. Výška těla

### 3.1. Biologický základ

#### 3.1.1. Polygenní dědičnost

Známou charakteristikou člověka je výška postavy, která je příkladem mnoha principů kvantitativní genetiky (Slack 2014). Jedná se o kvantitativní znak, který je měřitelný a jeho fenotypový projev v generaci znázorňuje Gaussova křivka (Obrázek 1) (Rosenberg a Rosenberg 2012). Dědičnost kvantitativních znaků je připisována jak polygennímu typu, tak multifaktoriálnímu typu dědičnosti (Gai 2013). Polygenní dědičnost je charakteristická tím, že na tvorbě znaku se podílí dva nebo více genů, které jsou malého účinku (minor-geny) (Falconer a Mackay 1996; Slack 2014). Nezanedbatelný vliv má i vnější prostředí, tedy multifaktoriální dědičnost (Rosenberg a Rosenberg 2012).



**Obrázek 1:** Znázornění rozdílu výšky jednotlivců ve stejné populaci. Na ose x je výška postavy v cm. Podle Gaussova rozložení je největší počet jedinců s danou výškou uprostřed, což můžeme vidět na obrázku u výšky v rozmezí 166–173 cm, naopak menší počet jedinců s výškou postavy 147 cm a 183–188 cm je na krajích, tedy v menším zastoupení. Převzato a upraveno z (Blakeslee 1914).

Výška postavy je polygenní typ dědičnosti s vysokou heritabilitou ( $h^2$ ) (Pawłowski 2012; Weedon a Frayling 2008). Heritabilita nám udává do jaké míry je proměnlivost znaku ovlivněna genotypem jedince a nakolik je tento znak výsledkem působení vnějšího prostředí (Wray a Visscher 2008). Nabývá hodnot od 0 do 1. Pro výšku člověka se heritabilita pohybuje kolem 0,8 (Macgregor et al. 2006). Čím je  $h^2$  blíže 1, tím je fenotyp ovlivněn více genetickou dědičností. Pokud by  $h^2$  nabývala hodnot blížících se 0, pak by byl projev fenotypu závislý převážně na vnějším prostředí (Pawłowski 2012). Jak bylo zmíněno výše, u výšky je dědivost 0,8, což znamená, že 80 % variability je pod genetickým vlivem (Macgregor et al.

2006; Perola et al. 2007; Silventoinen et al. 2003) a zbylých 20 % připadá na vnější prostředí, jako jsou rozdíly ve výživě či onemocnění (McEvoy a Visscher 2009).

S výškou je dnes spojeno asi padesát oblastí genomu, které obsahují jeden nebo mnoho genů. Některé proteiny, které jsou kódovány těmito geny, se podílejí na vývoji kostí a chrupavek (McEvoy a Visscher 2009). Právě na rychlosti růstu chrupavek na koncích kostí závisí prodlužování dlouhých kostí, a ty mají do značné míry vliv na výslednou výšku jedince (Slack 2014). Variabilita v postavě je vysoká, i co se týče pohlavního dimorfismu (McHenry 1974). Je zde značný rozdíl mezi mužem a ženou, za což jsou zodpovědné pohlavní hormony (Weedon a Frayling 2008).

### **3.1.2. Vliv prostředí**

Mezi geograficky vymezenými populacemi po celém světě existují veliké rozdíly v průměrné výšce (McEvoy a Visscher 2009). Výška se během evoluce zvětšovala a populace z jižních zemí dosahují nižšího vzrůstu, než populace ze severních zemí (Garcia a Quintana-Domeque 2007). Tyto rozdíly mohou být způsobeny vlivem okolního prostředí. Příkladem je lepší strava, která může zvýšit výšku postavy (McEvoy a Visscher 2009). Podobný účinek stravy a lepší péče lze vidět například i u mayských amerických dětí, kteří jsou vyšší v průměru o 12 cm v porovnání s mayskými dětmi, které zůstaly v Guatemale (Bogin et al. 2002). S tím je spojován sekulární trend, který je ukazatelem životních podmínek na dospělé postavě během dětství. Ne vždy však vede k nárůstu výšky jedince, například špatné podmínky vedou ke zpomalení růstu (Cole 2003). Příkladem je konec 18. století, kdy v důsledku neúrody, vysokých cen obilí a špatné kojenecké výživy byl zaznamenán pokles výšky u populace (Floud et al. 1990; Komlos 1985). Zejména správná výživa v dětském věku je důležitá, protože ihned po narození nastává nejrychlejší tempo růstu (Slack 2014). Sekulární trend je přirozený experiment, který klade důraz na souhru mezi geny, životním prostředím a fyziologií při určování velikosti a tvaru jednotlivců z jedné generace na druhou (Cole 2003).

## **3.2. Metody pro odhad výšky postavy**

Odhad postavy z kosterních pozůstatků je možný, jelikož existuje vztah mezi délkou kostí a výškou postavy (Christensen et al. 2014). Postava je důležitým ukazatelem tělesného růstu a vývoje jedince v rámci životního prostředí (Boix a Rosenbluth 2014). Hraje důležitou roli při posuzování trendů obecně ve velikosti těla (Feldesman et al. 1990) u minulých

populací (Raxter et al. 2006). Pro odhad vzrůstu u dospělé osoby existují dva hlavní typy metod. Jedním z nich je anatomická metoda a druhým je metoda matematická (Dwight 1894; Lundy 1985). Obě tyto metody se využívají pro zjištění přibližného odhadu výšky postavy u fosilních *Homo*, ale i u australopitéků (Feldesman et al. 1990; Feldesman a Lundy 1988; McHenry 1974; McHenry 1991; Will a Stock 2015)

### **3.2.1. Anatomická metoda**

Anatomická metoda ve srovnání s matematickou získá přesnější odhad a doporučuje se, pokud jsou kosterní pozůstatky kompletní (Lundy 1985; Raxter et al. 2006; Torimitsu a Makino 2016). Anatomický přístup zahrnuje rekonstrukci výšky postavy sečtením výšek či délek všech kostí od lebky po patní kost a převádí se na žijící postavu přidáním korekčního faktoru (Fully 1956). Použitelnost této metody je často omezena zachovalým stavem kosterních pozůstatků (Raxter et al. 2006; Ruff et al. 2012). Existuje také vztah mezi vzrůstem a délkou zejména dlouhých kostí (Mahakkanukrauh et al. 2011). U této metody se vyskytuje i mnoho problémů souvisejících s různým zakřivením páteřní míchy, sklony pánve, chybějícími kostmi a měkkými tkáněmi, jako jsou meziobratlové ploténky a kolenní menisky (Dwight 1894). Největší chybou při určování výšky z kostry jedince je různá interpretace pozorovatelů. Proto by určování výšky jedince měl provádět pouze jeden nebo více vyškolených pozorovatelů (Ousley 1995).

### **3.2.2. Matematická metoda**

Výška postavy se odhaduje nejčastěji pomocí matematických metod, které jsou založeny na vzájemném vztahu mezi vzrůstem a kosterními prvky (Formicola 1993; Hauser et al. 2005). Matematická metoda využívá regresních rovnic či poměrů na základě korelace kosterních elementů k žijícím lidem (Jeong a Jantz 2016). Nejsilnější korelaci s výškou postavy vykazují dlouhé kosti, zejména z dolní končetiny jako je kost stehenní (*femur*) a kost holenní (*tibia*) (Auerbach a Ruff 2010; Hauser et al. 2005; Radoinova et al. 2002; Trotter a Gleser 1952). Pokud jsou dlouhé kosti neporušené, pak jsou regresní rovnice přesné (Duyar a Pelin 2003; Mall et al. 2001). Jestliže dlouhé kosti nejsou zachovány nebo jsou roztržštěné, pak se dá výška postavy odhadnout i z menších kostí, například kosti nártní (*metatarsus*), které bývají v lepším stavu (Byers et al. 1989). V návaznosti na studii je umožněn odhad výšky i z kostí páteře (Rodríguez et al. 2016). Matematická metoda je považována za výhodnější, protože můžeme ihned vypočítat přibližnou výšku postavy i z neúplné kostry (Ruff et al. 2012).

Při používání regresních rovnic je důležité zohlednit populace, u kterých je analýza prováděna. Nejpřesnější odhad postavy bude tedy u populace, která má nejbližší k podobným vyšetřovaným populacím (Holliday a Ruff 1997). Regresní vzorce jsou založeny na korelačních koeficientech mezi délkou dlouhých kostí a postavou a z tohoto hlediska se korelace značně liší mezi rasovými skupinami, a také souvisí s rozdíly životního prostředí, zeměpisného rozložení, dědičnosti a socioekonomického rozvoje. Proto neexistuje pouze jeden vzorec pro všechny skupiny obyvatelstva (Rodríguez et al. 2016).

### **3.3. Aplikace metod na fosilní druhy**

Výše popsané metody lze použít na období plio-pleistocénu pro zkoumání výšky těla u fosilií rodu *Homo*, známí jako *Homo habilis*, *Homo rudolfensis* nebo *Homo ergaster* a u gracilních nebo robustních australopitéků (Dingwall et al. 2013; Feldesman et al. 1990; Feldesman a Lundy 1988; Fully a Pineau 1960; McHenry 1974; McHenry 1991; Schmid 1986; Will a Stock 2015).

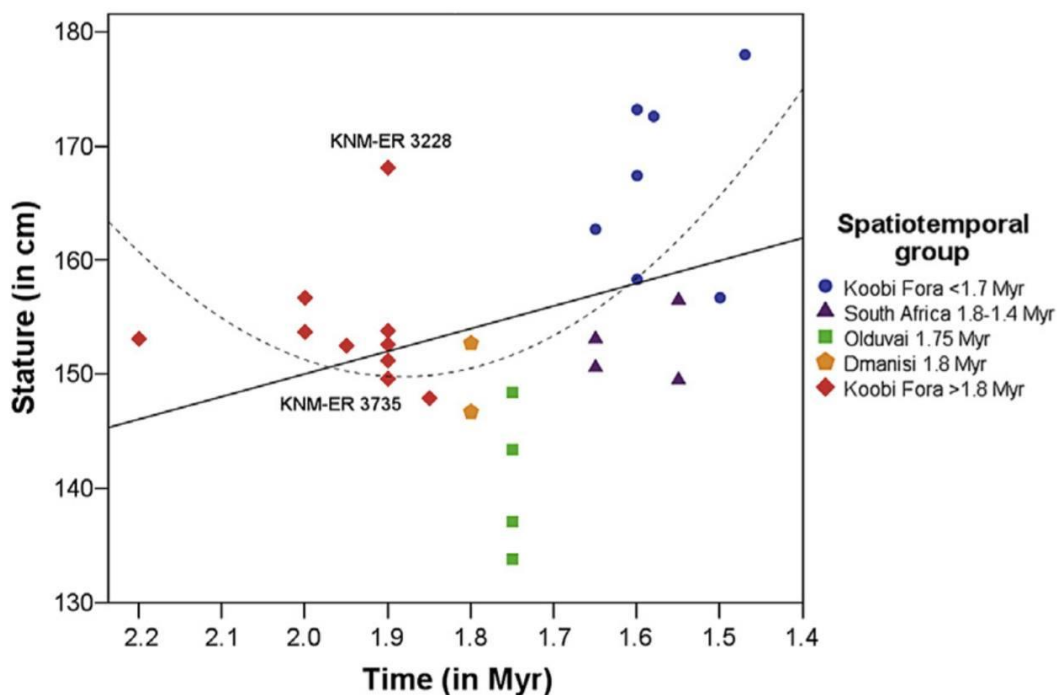
#### **3.3.1. Aplikace regresních rovnic na geografické území v čase**

První členové rodu *Homo* se objevují v rozmezí 2,4–1,8 milionu let ve východní a jižní Africe (Antón 2012; Kimbel 2009). Odhad postavy těchto fosilií je založen primárně na regresních rovnicích, které jsou aplikované na postkranialní měření vzorků, které měly nejbližší k rodu *Homo*. Různé druhy fosilií byly rozděleny do pěti skupin (Tabulka 2) (Will a Stock 2015).

**Tabulka 2:** Rozdělení fosilií do pěti skupin dle věku a místa nálezu. Skupina 1 je nejmladší, skupina 5 nejstarší. Převzato z (Will a Stock 2015)

Skupina	Místo naleziště / Rok (milióny let)	Druhy
1	Koobi Fora / < 1,7	KNM-ER 164, 736, 737, 741, 803, 1808, 1812, 5428
2	jeskyně jižní Afriky / 1,8–1,4	Stw 311, 567, 571 SK 18b, 84, 85, 853, 1896 SKX 2045, 3342, 34805, 42695 SKW 2954, 3646
3	Olduvai / 1,75	OH 7, 8, 10, 35, 43, 48, 49, 53, 62
4	Dmanisi / 1,8	‘D2600’ ‘D2700/D2735’ D3479 D4111/3442
5	Koobi Fora / >1,8	KNM-ER 813, 1472, 1473, 1475, 1481, 3228, 3728, 3735, 5881, 5882 Omo 323-76-898

Pro odhad výšky u těchto skupin byla naměřena spousta lineárních měření. Ze spousty regresních rovnic, které předurčují postavu, byly vybrány ty, které obsahují nejmenší procentuální chybovost odhadu. Nespolehlivosti odhadů byly dále rozděleny na dvě skupiny – dolní končetiny a skelet (Will a Stock 2015). Nejlepší prvek pro odhad tělesné výšky jsou právě dolní končetiny, ale často nejsou dobře zachované, a proto nesou prvky celé kostry výhodu pro určení výšky (Feldesman et al. 1990; McHenry 1991). Jiná studie na základě 18 fosilních homininů využívá také regresní vzorce pro porovnání a rekonstrukci plio-pleistocenních homininů (McHenry 1974). Aby se zjistilo, zda se mění velikost těla druhů *Homo* v čase a v prostoru, je nejlepší udělat odhad velikosti těla pro skupiny z tabulky 2. Vzorky raných *Homo*, které jsou rozděleny do pěti skupin, byly zaneseny do obrázku 2, aby se mohl zjistit chronologický vývoj výšky těla (Will a Stock 2015).



**Obrázek 2:** Znárodnění pěti skupin, do kterých byly rozděleny fosilie, vnesených do grafu. Na ose x je čas v milionu let a na ose y výška těla v cm. Pět skupin je znázorněno dle výšky. Největší nárůst je ve skupině z území Koobi Fora < 1,7 milionu let (znázorněno modře), nejmenší nárůst je z Olduvai Gorge 1,75 milionu let (znázorněno zeleně). Skupiny z Koobi Fora >1,8 milionu let (znázorněno červeně), Dmanisi 1,8 milionu let (znázorněno oranžově) a jižní Afriky 1,8–1,4 milionu let (znázorněno fialově) jsou znázorněny společně ve středu. Převzato z (Will a Stock 2015).

Z obrázku 2 vyplývá, že chronologické rozdělení v rámci fosilií jednotlivých skupin je příliš nízké pro analýzu časových trendů (Will a Stock 2015). Touto analýzou bylo zjištěno, že na území Koobi Fora < 1,7 milionu let, ve východní Africe, došlo k dramatickému nárůstu výšky postavy. Jedinci nižšího vzrůstu se vyskytují v jeskyních jižní Afriky a v Olduvai Gorge v časovém rozpětí 1,9–1,5 milionu let. Oblast Dmanisi v Eurasii spadá do dolní hranice v celém vzorku *Homo* (Tabulka 3) (Will a Stock 2015).



**Tabulka 3:** Přehledný souhrn měření pro odhad vzrůstu z dolní končetiny a z celé kostry na jednotlivá území. Největší hodnoty vyšly pro Koobi Fora < 1,7 milionu let, Koobi Fora > 1,8 milionu let, jižní Afrika 1,8–1,4 milionu let, Dmanisi 1,8 milionu let a nejnižší hodnoty pro oblast Olduvai 1,75 milionu let. Pro měření z celé kostry bylo provedeno celkem 39 měření a výsledky vyšly větší než pro měření z dolní končetiny, kde proběhlo 27 měření. Převzato a upraveno z (Will a Stock 2015)

Skupina	Měření z dolní končetiny				Měření z celé kostry			
	Počet měření	Průměrná výška (cm)	Min. výška (cm)	Max. výška (cm)	Počet měření	Průměrná výška (cm)	Min. výška (cm)	Max. výška (cm)
Koobi Fora < 1,7 mil. let	7	167	157	178	8	166	157	178
jeskyně jižní Afriky 1,8–1,4 mil. let	4	152	149	156	12	149	137	159
Olduvai 1,75 mil. let	4	141	134	148	6	147	134	162
Dmanisi 1,8 mil. let	2	150	147	153	2	150	147	153
Koobi Fora, > 1,8 mil. let	10	154	148	168	11	155	148	168
<b>Celkem</b>	<b>27</b>	<b>155</b>	<b>134</b>	<b>178</b>	<b>39</b>	<b>154</b>	<b>134</b>	<b>178</b>

Při celkovém pohledu na tyto oblasti zde není žádný časový ani zeměpisný trend ve vývoji velikosti těla fosilií. Pouze kdybychom vynechali fosilie z Olduvai, tak vývoj velikosti těla by lépe odpovídal v čase (Will a Stock 2015).

Další studie, která pro odhad postavy používá též regresní rovnice, je založena na vzorku, jehož jedinci jsou větší než ve fosilním vzorku, ke kterému jsou určeny. Skupiny různých *Homo* se překrývají a co se týče postavy, tak se od sebe moc neliší až na *Homo ergaster* (Feldesman a Lundy 1988). Důkaz, že průměrný vzrůst se mohl zvýšit v průběhu času, naznačují velikostní poměry horních a dolních končetin, které jsou jiné než u moderního člověka (McHenry 1974). U australopitéků jsou horní končetiny oproti dnešní populaci delší v poměru s dolními končetinami, a to naznačuje, že dosahovali nižšího vzrůstu (Johanson a Edey 1981; Kennedy 1980).

### 3.3.2. Aplikace anatomické metody a poměru femuru

U homininů je kompletní či téměř kompletní kostra vzácnost a rekonstrukce je zřídka možná. Výjimkou je *Australopithecus afarensis* – známý jako AL 288-1, Lucy (Porter 2002). Postava Lucy byla odhadnuta dle rekonstrukce smontovaného skeletu na 105 cm (Schmid 1986). Odhad dle Schmidy (1986) může být nejistý (Porter 2002), ale dle metod vztahu stehenní kosti k poměru výšky (Feldesman et al. 1990) a použití regresních vzorců došlo ke shodě (Feldesman a Lundy 1988).

Ke zjištění tělesné výšky se používá také poměr femuru k postavě (Feldesman et al. 1990; McHenry 1991). Poměr délky stehenní kosti k postavě je přibližně 26,74 %, a co se týče pohlaví, nejsou zde významné rozdíly (Feldesman a Lundy 1988). Vzorec pro výpočet postavy je následující:  $(\text{délka stehenní kosti v cm} * 100) / 26,74$  (Feldesman et al. 1990). Výsledky aplikovali na fosilie homininů, které ukázaly, že jsou fosilie o něco vyšší než průměr. Zároveň se trochu liší od výsledků studií, které používali regresní rovnice. Poměr stehenní kosti k postavě přináší uspokojivější výsledky, než výpočet pro specifickou skupinu použitím regresních rovnic (Feldesman et al. 1990).

## 4. Srovnání plio-pleistocenních zástupců

### 4.1. Druhy *Homo*

#### 4.1.1. *Homo habilis*

*Homo habilis* je charakteristický nízkou postavou těla a plesiomorfními tělesnými proporcemi. To znamená, že dolní končetiny jsou více podobné skupině australopitéků, protože jsou oproti horním končetinám nižšího vzrůstu (Johanson et al. 1987; Richmond et al. 2002). Fosilie KNM-ER 3735 a OH 62 byly určeny a přiřazeny k *Homo habilis* a u obou byla zjištěna výška kolem 149 cm (Will a Stock 2015). U OH 62 dle jiné studie byla výška odhadována na 100–120 cm (Feldesman a Lundy 1988). Výška postavy KNM-ER 1472 je odhadována v rozmezí 130–142 cm (Feldesman a Lundy 1988). Některé studie na základě výsledků zpochybňují zařazení *Homo habilis* k rodu *Homo* (Berger et al. 2010; Wood 2009). *Homo habilis* je sexuálně dimorfní druh a dosahuje výšky v průměru 118 cm u samic a 157 cm u samců (McHenry 1991). Jiná studie uvádí výšku postavy v rozmezí 100–131 cm u *Homo habilis* a 150–160 cm u *Homo rudolfensis* (McHenry a Coffing 2000). Některé studie poukazují na to, že *Homo habilis* a *Homo rudolfensis* mají, co se týče výšky těla, blíže ke skupině australopitéků (Feldesman a Lundy 1988; McHenry 1991; McHenry a Coffing 2000).

#### 4.1.2. *Homo ergaster*

Původ *Homo ergaster* je považován, na přelomu 1,8 milionu let, za největší posun v evoluci člověka na základě doložených důkazů o vzrůstu velikosti těla na 160–185 cm (Antón 2003; Feldesman a Lundy 1988; McHenry 1991; Ruff 2010). Velikost dolní končetiny je vzhledem k horní končetině delší, a to vše je spojováno se změnou pohybu (Studel-Numbers 2006) a změnou v chování a stravě (Antón a Swisher 2004). Jiná studie zpochybňuje vývoj výšky poukazem na postkraniální ostatky, které naznačují nižší velikost postavy (Simpson et al. 2014). Fosilie KNM-ER 736 má průměrnou výšku v průměru 172 cm. KNM-ER 1808 se též řadí k vyššímu vzrůstu. Výška této fosilie dosahuje přibližně v průměru 173 cm. Kdežto fosilie KNM-ER 803 spadá k nižší hranici výšky, a to k odhadovaným 156 cm (Will a Stock 2015).

## **4.2. Australopitéci**

### **4.2.1. Gracilní formy australopitéků**

Výška gracilního australopitéka z jižní Afriky je odhadována na 145 cm (McHenry 1974). Průměrná samice *Australopithecus afarensis*, z východní Afriky, je vysoká v průměru 105 cm (Schmid 1986) a průměrný samec *A. afarensis* měří v průměru kolem 151 cm. Pro *Australopithecus africanus*, z jižní Afriky, jsou hodnoty vyšší. Samice *A. africanus* dosahuje přibližně 115 cm a samec *A. africanus* přibližně 138 cm (McHenry a Coffing 2000).

### **4.2.2. Robustní formy australopitéků**

Robustní formy z jižní Afriky mají celkově předpokládanou výšku kolem 152 cm, kdežto u robustních forem z východní Afriky se předpokládá výška postavy kolem 163 cm (McHenry 1974). *Australopithecus boisei*, z východní Afriky, vykazuje výšku v průměru 124 cm pro samice a 137 cm pro samce. U *Australopithecus robustus*, z jižní Afriky, se odhaduje výška samice v průměru na 110 cm a výška samce na 132 cm (McHenry a Coffing 2000). Robustní australopitéci byli nižšího vzrůstu než gracilní australopitéci (McHenry 1991).

## **4.3. Souhrn výšky postavy u plio-pleistocenních fosilií**

Od australopitéků po skupiny *Homo* ve východní Africe můžeme vidět nárůst výšky postavy. Časní *Homo* dosahují přibližně kolem 163 cm (McHenry 1974). Regresní rovnice aplikované na fosilní druhy přeceňují výšku postavy u jihoafrických populací (Feldesman a Lundy 1988). Celkový přehled znázorňuje tabulka 4.

**Tabulka 4:** Celkový přehled odhadované výšky u rodu *Homo* a australopitéků. Informace převzaty z (Feldesman a Lundy 1988; McHenry 1974; McHenry 1991; McHenry a Coffing 2000; Ruff 2010; Will a Stock 2015)

<b>Typy</b>	<b>Druh</b>	<b>Rozmezí odhadované výšky (cm)</b>
<i>Homo habilis</i>		118–157
	OH 62	100–120
	KNM-ER 3735	148–150
<i>Homo rudolfensis</i>		150–160
<i>Homo ergaster</i>		160–185
	KNM-ER 736	171–172
	KNM-ER 1808	172–173
	KNM-ER 803	155–157
Gracilní australopitéci	<i>Aus. afarensis</i>	105–151
	<i>Aus. africanus</i>	115–138
Robustní australopitéci	<i>Aus. boisei</i>	124–137
	<i>Aus. robustus</i>	110–132

## 5. Závěr

Hlavním cílem této bakalářské práce bylo poukázat na evoluční vývoj výšky těla mezi ranými předchůdci rodu *Homo* a jejich srovnání s australopitéky. Dále přiblížení faktorů, které přispívají či nikoliv k evoluci výšky postavy.

Klima v období plio-pleistocénu zásadně nepřispívá k evoluci výšky. Pouze má vliv na termoregulaci jedince, která může mít za následek menší nárůst či pokles výšky. Oproti tomu zajímavým faktorem, který výrazně ovlivňuje výšku jedince, je vliv genetické dědičnosti a prostředí. Dědičnost výšky je ovlivněna z 80 % geny malého účinku, které jsou ve větším zastoupení. Dnes je výšce připisováno něco kolem padesáti oblastí genomu, které obsahují tyto geny. Ze zbylých 20 % má na výšku postavy vliv životní prostředí, se kterým je spojován sekulární trend. Například podmínky života v dané době mohou pozitivně či negativně ovlivnit konečnou výšku jedince.

U fosilních druhů rodu *Homo* a australopitéků se dá zpětně výška postavy odhadnout pomocí anatomické a matematické metody. Aplikací těchto metod na fosilní druhy je vidět evoluční vývoj výšky na geografická území v čase. Během plio-pleistocénu se rod *Homo* a australopitéci vyskytovali na území jižní a východní Afriky. Za použití regresních rovnic bylo porovnáváno místo a čas výskytu ve vztahu s výškou těla. Nejvyšší jedinci se nacházeli v oblasti Koobi Fora kolem 1,7 milionu let a nejnižší jedinci v oblasti Olduvai Gorge. Výška v Africe se zvětšovala poté, co byla populace rozšířena v oblasti Dmanisi. Z toho vyplývá, že migrace do Eurasie nebyla závislá na zvětšování velikosti postavy.

V rámci druhů *Homo* a australopitéků je vidět pohlavní dimorfismus. *Homo habilis* dosahuje výšky 118–157 cm, *Homo rudolfensis* měřil 150–160 cm. *Homo ergaster* tyto dva druhy převýšil a dosahoval kolem 160–185 cm. Některé formy australopitéků byly oproti rodu *Homo* nižšího vzrůstu. Jiné dosahovaly podobné výšky jako *Homo habilis*. Gracilní australopitéci se pohybovali v rozmezí 105–151 cm a robustní australopitéci měřili okolo 110–137 cm. V porovnání s dnešní populací lze říci, že fosilní skupiny byly nižšího vzrůstu až na výjimky. Například *Homo rudolfensis* a *Homo ergaster* dosahovaly výšky postavy jako někteří dnešní jedinci.

## 6. Seznam literatury

- Aguirre E, a Pasini G. 1985. The Pliocene-Pleistocene boundary. *Episodes* 8(2):116-120.
- Antón SC. 2003. Natural history of *Homo erectus*. *Am J Phys Anthropol* 122(S37):126-170.
- Antón SC. 2012. Early *Homo*: Who, when, where. *Curr Anthropol* 53(S6):S278-S298.
- Antón SC, a Swisher CC. 2004. Early dispersals of *Homo* from Africa. *Annu Rev Anthropol*:271-296.
- Auerbach BM, a Ruff CB. 2010. Stature estimation formulae for indigenous North American populations. *Am J Phys Anthropol* 141(2):190-207.
- Berger LR, de Ruiter DJ, Churchill SE, Schmid P, Carlson KJ, Dirks PH, a Kibii JM. 2010. *Australopithecus sediba*: A new species of *Homo*-like Australopithec from South Africa. *Science* 328(5975):195-204.
- Blakeslee AF. 1914. Corn and men. The interacting influence of heredity and environment - movements for betterment of men, or corn, or any other living thing, one-sided unless they take both fact. *J Hered* 5(11):511-518.
- Bogin B, Smith P, Orden AB, Varela Silva MI, a Loucky J. 2002. Rapid change in height and body proportions of Maya American children. *Am J Hum Biol* 14(6):753-761.
- Boix C, a Rosenbluth F. 2014. Bones of contention: the political economy of height inequality. *Am Polit Sci Rev* 108(01):1-22.
- Brunet M, Guy F, Pilbeam D, Mackaye HT, Likius A, Ahounta D, Beauvilain A, Blondel C, Bocherens H, a Boisserie J-R. 2002. A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature* 418(6894):145-151.
- Byers S, Akoshima K, a Curran B. 1989. Determination of adult stature from metatarsal length. *Am J Phys Anthropol* 79(3):275-279.
- Castradori D, Rio D, Hilgen F, a Lourens L. 1998. The global standard stratotype-section and point (GSSP) of the Piacenzian Stage (Middle Pliocene). *Episodes* 21:88-93.
- Cavelaars A, Kunst A, Geurts J, Crialesi R, Grötvedt L, Helmert U, Lahelma E, Lundberg O, Mielck A, a Rasmussen NK. 2000. Persistent variations in average height between countries and between socio-economic groups: an overview of 10 European countries. *Ann Hum Biol* 27(4):407-421.
- Cita MB, Capraro L, Ciaranfi N, Di Stefano E, Marino M, Rio D, Sprovieri R, a Vai GB. 2006. Calabrian and Ionian: a proposal for the definition of Mediterranean Stages for the Lower and Middle Pleistocene. *Episodes* 29(2):107.
- Cole TJ. 2003. The secular trend in human physical growth: a biological view. *Econ Hum Biol* 1(2):161-168.
- deMenocal PB. 2004. African climate change and faunal evolution during the Pliocene-Pleistocene. *Earth Planet Sci Lett* 220(1-2):3-24.
- Dingwall HL, Hatala KG, Wunderlich RE, a Richmond BG. 2013. Hominin stature, body mass, and walking speed estimates based on 1.5 million-year-old fossil footprints at Ileret, Kenya. *J Hum Evol* 64(6):556-568.

- Duyar I, a Pelin C. 2003. Body height estimation based on tibia length in different stature groups. *Am J Phys Anthropol* 122(1):23-27.
- Dwight T. 1894. Methods of estimating the height from parts of the skeleton. *Med Rec NY* 46:293-296.
- Falconer D, a Mackay T. 1996. Hardy-Weinberg equilibrium. *Introduction to quantitative genetics* (fourth edition): Addison Wesley Longman, Harlow, Essex, UK. p 5-18.
- Feldesman MR, Kleckner JG, a Lundy JK. 1990. Femur/stature ratio and estimates of stature in Mid-and Late-Pleistocene fossil hominids. *Am J Phys Anthropol* 83(3):359-372.
- Feldesman MR, a Lundy JK. 1988. Stature estimates for some African Plio-Pleistocene fossil hominids. *J Hum Evol* 17(6):583-596.
- Floud R, Gregory A, a Wachter K. 1990. *Height, health and history: nutritional status in the United Kingdom, 1750-1980*: Cambridge University Press.
- Formicola V. 1993. Stature reconstruction from long bones in ancient population samples: an approach to the problem of its reliability. *Am J Phys Anthropol* 90(3):351-358.
- Fully G. 1956. Une nouvelle méthode de détermination de la taille. *Ann Med Legale* 35:266-273.
- Fully G, a Pineau H. 1960. Détermination de la stature au moyen du squelette. *Ann Med Legale* 40:145-154.
- Gai J. 2013. Quantitative inheritance In: Hughes K, editor. *Brenner's encyclopedia of genetics* (second edition). San Diego: Academic Press. p 18-21.
- Garcia J, a Quintana-Domeque C. 2007. The evolution of adult height in Europe: a brief note. *Econ Hum Biol* 5(2):340-349.
- Gibbard PL, Head MJ, a Walker MJC. 2010. Formal ratification of the Quaternary System/Period and the Pleistocene Series/Epoch with a base at 2.58 Ma. *J Quat Sci* 25(2):96-102.
- Hauser R, Smoliński J, a Gos T. 2005. The estimation of stature on the basis of measurements of the femur. *Forensic Sci Int* 147(2):185-190.
- Head MJ, Gibbard P, a Salvador A. 2008. The Tertiary: a proposal for its formal definition. *Episodes* 31(2):248-250.
- Holliday TW, a Ruff CB. 1997. Ecogeographical patterning and stature prediction in fossil hominids: Comment on Feldesman and Fountain. *Am J Phys Anthropol* 103(1):137-140.
- Christensen AM, Passalacqua NV, a Bartelink EJ. 2014. Chapter 11 - Stature estimation. *Forensic anthropology*. San Diego: Academic Press. p 285-299.
- Jeong Y, a Jantz LM. 2016. Developing Korean-specific equations of stature estimation. *Forensic Sci Int* 260:105.e101-105.e111.
- Johanson D, a Edey MA. 1981. *Lucy: The beginnings of humankind*: New York: Simon and Schuster.
- Johanson DC, Masao FT, Eck GG, White TD, Walter RC, Kimbel WH, Asfaw B, Manega P, Ndessokia P, a Suwa G. 1987. New partial skeleton of *Homo habilis* from Olduvai Gorge, Tanzania. *Nature* 327(6119):205-209.
- Kennedy GE. 1980. *Paleoanthropology*: New York: McGraw-Hill Companies.



- Kimbel W. 1995. Hominid speciation and Pliocene climatic change. Paleoclimate and evolution, with emphasis on human origins Yale University Press, New Haven. p 425-437.
- Kimbel WH. 2009. The origin of *Homo*. The first humans—origin and early evolution of the genus *Homo*: Springer. p 31-37.
- Klein R. 1988. The causes of “robust” *australopithecine* extinction. The evolutionary history of the “robust” *Australopithecines*: New York: Aldine de Gruyter. p 499-505.
- Komlos J. 1985. Stature and nutrition in the Habsburg monarchy: the standard of living and economic development in the eighteenth century. *Am Hist Rev* 90(5):1149-1161.
- Leakey MG, Feibel CS, McDougall I, Ward C, a Walker A. 1998. New specimens and confirmation of an early age for *Australopithecus anamensis*. *Nature* 393(6680):62-66.
- Lieberman DE. 2001. Another face in our family tree. *Nature* 410(6827):419-420.
- Lundy JK. 1985. The mathematical versus anatomical methods of stature estimate from long bones. *Am J Forensic Med Pathol* 6(1):73-76.
- Macgregor S, Cornes BK, Martin NG, a Visscher PM. 2006. Bias, precision and heritability of self-reported and clinically measured height in Australian twins. *Hum Genet* 120(4):571-580.
- Mahakkanukrauh P, Khanpetch P, Prasitwattanseree S, Vichairat K, a Case DT. 2011. Stature estimation from long bone lengths in a Thai population. *Forensic Sci Int* 210(1):279. e271-279. e277.
- Mall G, Hubig M, Büttner A, Kuznik J, Penning R, a Graw M. 2001. Sex determination and estimation of stature from the long bones of the arm. *Forensic Sci Int* 117(1):23-30.
- McEvoy BP, a Visscher PM. 2009. Genetics of human height. *Econ Hum Biol* 7(3):294-306.
- McHenry HM. 1974. How large were the *australopithecines*? *Am J Phys Anthropol* 40(3):329-340.
- McHenry HM. 1991. Femoral lengths and stature in Plio-Pleistocene hominids. *Am J Phys Anthropol* 85(2):149-158.
- McHenry HM, a Coffing K. 2000. *Australopithecus* to *Homo*: transformations in body and mind. *Annu Rev Anthropol* 29(1):125-146.
- Ogg JG, a Pillans B. 2008. Establishing Quaternary as a formal international Period/System. *Episodes* 31(2):230-233.
- Ousley S. 1995. Should we estimate biological or forensic stature? *J Forensic Sci* 40:768-768.
- Pawłowski B. 2012. Body height. *Encyclopedia of body image and human appearance*. Oxford: Academic Press. p 82-88.
- Perola M, Sammalisto S, Hiekkalinna T, Martin NG, Visscher PM, Montgomery GW, Benyamin B, Harris JR, Boomsma D, a Willemsen G. 2007. Combined genome scans for body stature in 6,602 European twins: evidence for common Caucasian loci. *PLoS Genet* 3(6):e97.
- Porter AMW. 2002. Estimation of body size and physique from hominin skeletal remains. *Homo* 53(1):17-38.
- Potts R. 1998. Environmental hypotheses of hominin evolution. *Am J Phys Anthropol* 107(s 27):93-136.

- Radoinova D, Tenekedjiev K, a Yordanov Y. 2002. Stature estimation from long bone lengths in Bulgarians. *Homo* 52(3):221-232.
- Raxter MH, Auerbach BM, a Ruff CB. 2006. Revision of the Fully technique for estimating statures. *Am J Phys Anthropol* 130(3):374-384.
- Reed KE. 1997. Early hominid evolution and ecological change through the African Plio-Pleistocene. *J Hum Evol* 32(2):289-322.
- Richmond BG, Aiello LC, a Wood BA. 2002. Early hominin limb proportions. *J Hum Evol* 43(4):529-548.
- Rio D, Sprovieri R, Castradori D, a Di Stefano E. 1998. The Gelasian Stage (Upper Pliocene): a new unit of the global standard chronostratigraphic scale. *Episodes* 21:82-87.
- Rodríguez S, Rodríguez-Calvo MS, González A, Febrero-Bande M, a Muñoz-Barús JI. 2016. Estimating height from the first and second cervical vertebrae in a Spanish population. *Leg Med* 19:88-92.
- Rosenberg LE, a Rosenberg DD. 2012. Chapter 13 - Multifactorial traits. *Human genes and genomes*. San Diego: Academic Press. p 197-226.
- Ruff C. 2010. Body size and body shape in early hominins—implications of the Gona pelvis. *J Hum Evol* 58(2):166-178.
- Ruff CB. 1991. Climate and body shape in hominid evolution. *J Hum Evol* 21(2):81-105.
- Ruff CB, Holt BM, Niskanen M, Sladěk V, Berner M, Garofalo E, Garvin HM, Hora M, Maijanen H, a Niinimäki S. 2012. Stature and body mass estimation from skeletal remains in the European Holocene. *Am J Phys Anthropol* 148(4):601-617.
- Schmid P. 1986. Mehr funde—mehr wissen? Zur fundgeschichte und interpretation der menschlichen stammesgeschichte *Vjschr naturf Ges Zurich* 131(3):145-160.
- Silventoinen K, Sammalisto S, Perola M, Boomsma DI, Cornes BK, Davis C, Dunkel L, De Lange M, Harris JR, Hjelmborg JVB et al. . 2003. Heritability of adult body height: A comparative study of twin cohorts in eight countries. *Twin Res* 6(5):399-408.
- Simpson SW, Quade J, Levin NE, a Semaw S. 2014. The female *Homo* pelvis from Gona: response to Ruff (2010). *J Hum Evol* 68:32-35.
- Slack J. 2014. Genes of small effect. *Genes: A very short introduction*. Oxford: Oxford University Press. p 79-83.
- Stauffer RL, Walker A, Ryder O, Lyons-Weiler M, a Hedges SB. 2001. Human and ape molecular clocks and constraints on paleontological hypotheses. *J Hered* 92(6):469-474.
- Studel-Numbers KL. 2006. Energetics in *Homo erectus* and other early hominins: the consequences of increased lower-limb length. *J Hum Evol* 51(5):445-453.
- Swisher CC, Curtis GH, Jacob T, Getty AG, a Suprijo A. 1994. Age of the earliest known hominids in Java, Indonesia. *Science* 263(5150):1118-1121.
- Taylor RE, a Aitken MJ. 1997. *Chronometric dating in archaeology*: Springer Science & Business Media.
- Torimitsu S, a Makino Y. 2016. Anthropology: Stature estimation from the skeleton. *Encyclopedia of forensic and legal medicine (second edition)*. Oxford: Elsevier. p 221-226.

- Trotter M, a Gleser GC. 1952. Estimation of stature from long bones of American Whites and Negroes. *Am J Phys Anthropol* 10(4):463-514.
- Van Couvering JA, Castradori D, Cita MB, Hilgen FJ, a Rio D. 2000. The base of the Zanclean Stage and of the Pliocene Series. *Episodes* 23(3):179-187.
- Weedon MN, a Frayling TM. 2008. Reaching new heights: insights into the genetics of human stature. *Trends Genet* 24(12):595-603.
- White T, Suwa G, a Asfaw B. 1994. *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature* 371(6495):306-312.
- White TD. 1993. New discoveries of *Australopithecus* at Maka in Ethiopia. *Nature* 366(6452):261-265.
- Will M, a Stock JT. 2015. Spatial and temporal variation of body size among early *Homo*. *J Hum Evol* 82:15-33.
- Wood B. 2011. Wiley-Blackwell encyclopedia of human evolution, second volume set: John Wiley & Sons.
- Wood BA. 2009. Where does the genus *Homo* begin, and how would we know? The first humans—origin and early evolution of the genus *Homo*: Springer. p 17-28.
- Wray N, a Visscher P. 2008. Estimating trait heritability. *Nature* 1(1):29.