

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Antropologie a genetika člověka



Mgr. Šárka Bejdová

**Změny obličejové části lebky na území střední Evropy v průběhu
posledních 1200 let**

Changes of the facial skeleton in Central Europe during the last 1200 years

Disertační práce

Školitel: RNDr. Petr Velemínský, Ph.D.

Praha, 2015

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, 16. 3. 2015

Podpis:

Poděkování

Tuto práci vedl RNDr. Petr Velemínský, Ph.D., kterému děkuji za odbornou pomoc a podporu během mého doktorského studia. Nemenší dík patří mé konzultantce RNDr. Janě Velemínské, Ph.D. za všechny konzultace a její čas a trpělivost, kterou mi věnovala. Za cenné připomínky k textu dizertační práce děkuji také Doc. RNDr. Jaroslavovi Brůžkovi, Ph.D.

Dále bych chtěla poděkovat RNDr. Václavovi Krajíčkovi a Mgr. Jánovi Dupejovi za pomoc při statistickém zpracování dat a za odborné připomínky k metodologické a výsledkové části dizertační práce.

Děkuji pracovníkům národního muzea za vstřícnost při výběru raně středověkého a vrcholně středověkého kosterního materiálu, který byl hodnocen v této práci. Mgr. Peterovi Kováčikovi, Ph.D. děkuji za zapůjčení lebek z raného novověku za účelem pořízení CT-snímků a za poskytnutí azylu po dobu výběru vhodného kosterního materiálu

Další dík patří MUDr. Bc. Martinovi Horákovi, Ph.D. jak za nasnímání CT-snímků lebek historických populací, tak za zajištění CT-snímků žijících jedinců s jejich informovanými souhlasy a za anonymizování dat.

Zvláštní poděkování bych chtěla věnovat mým přátelům a kolegům Mgr. Veronice Cagaňové, Mgr. Haně Pišové, Mgr. Petrovi Tůmovi a Mgr. Jaroslavovi Kousalovi, Ph.D. za cenné připomínky k textu dizertační práce. Za pomoc při zpracování anglického překladu autoreferátu děkuji Mgr. Břetislavovi Maláskovi. V neposlední řadě děkuji mé rodině a ostatním mým přátelům, především Jitce Purkrtové, za podporu a pochopení hlavně v době dokončování této práce.

Tato práce vznikla za podpory grantu č. 3096/2012 GA UK (Mikroevoluce obličejové partie lebky v průběhu posledních 1200 let za využití metod 3D geometrické morfometrie).

OBSAH

| | |
|--|-----------|
| ABSTRAKT | 5 |
| ABSTRACT | 7 |
| 1 ÚVOD | 9 |
| 1.1 Morfologická variabilita lebky | 9 |
| 1.1.1 Variabilita lebky a klimatické podmínky..... | 10 |
| 1.1.2 Variabilita lebky a strava | 15 |
| 1.1.3 Variabilita lebky v Evropě od raného středověku po současnost | 19 |
| 1.1.4 Modularita lebky | 23 |
| 1.1.5 Pohlavní dimorfismus lebky | 24 |
| 1.1.6 Alometrie lebky | 29 |
| 1.2 Klimatické a podmínky a výživa ve střední Evropě od raného středověku po současnost | 31 |
| 2 VÝCHODISKA, PŘEDPOKLADY A CÍLE PRÁCE | 34 |
| 2.1 Vývoj obličejového skeletu za posledních 1200 let | 34 |
| 2.1.1 Velikostní změny | 34 |
| 2.1.2 Tvarové změny | 35 |
| 2.2 Modularita obličejového skeletu | 36 |
| 2.3 Pohlavní dimorfismus obličejového skeletu..... | 36 |
| 2.3.1 Velikostní pohlavní dimorfismus..... | 36 |
| 2.3.2 Tvarový pohlavní dimorfismus..... | 37 |
| 2.4 Alometrie obličejového skeletu | 38 |
| 3 MATERIÁL | 39 |
| 3.1 Raný středověk | 40 |

| | | |
|----------|---|-----------|
| 3.2 | Vrcholný středověk..... | 41 |
| 3.3 | Raný novověk | 41 |
| 3.4 | Recentní období..... | 41 |
| 4 | METODY | 43 |
| 4.1 | Akvizice dat..... | 43 |
| 4.1.1 | CT-snímky | 43 |
| 4.1.2 | Segmentace CT-snímků..... | 43 |
| 4.1.3 | Landmarkové trojrozměrné modely..... | 47 |
| 4.2 | Statistické zpracování dat | 56 |
| 4.2.1 | Geometrická morfometrie..... | 56 |
| 4.2.2 | Velikost..... | 58 |
| 4.2.3 | Tvar..... | 59 |
| 4.2.4 | Modularita..... | 63 |
| 4.2.5 | Alometrie | 64 |
| 4.2.6 | Kompenzace špatné zachovalosti kosterního materiálu | 65 |
| 4.2.7 | Chyba měření..... | 66 |
| 5 | VÝSLEDKY | 67 |
| 5.1 | Vývoj obličejového skeletu za posledních 1200 let | 67 |
| 5.1.1 | Velikostní rozdíly | 67 |
| 5.1.2 | Tvarové rozdíly..... | 71 |
| 5.2 | Modularita obličejového skeletu | 83 |
| 5.3 | Pohlavní dimorfismus obličejového skeletu..... | 84 |
| 5.3.1 | Velikostní pohlavní dimorfismus..... | 84 |
| 5.3.2 | Tvarový pohlavní dimorfismus..... | 86 |
| 5.4 | Alometrie obličejového skeletu | 98 |

| | | |
|----------|---|------------|
| 5.4.1 | Alometrie skeletu horního obličeje..... | 98 |
| 5.4.2 | Alometrie dolní čelisti | 100 |
| 5.4.3 | Alometrie patra | 103 |
| 6 | DISKUZE | 104 |
| 6.1 | Vývoj obličejového skeletu za posledních 1200 let | 104 |
| 6.1.1 | Velikostní rozdíly | 104 |
| 6.1.2 | Tvarové rozdíly..... | 107 |
| 6.2 | Modularita obličejového skeletu | 110 |
| 6.3 | Pohlavní dimorfismus obličejového skeletu..... | 112 |
| 6.3.1 | Velikostní pohlavní dimorfismus..... | 112 |
| 6.3.2 | Tvarový pohlavní dimorfismus..... | 113 |
| 6.4 | Alometrie obličejového skeletu | 117 |
| 7 | ZÁVĚRY..... | 119 |
| 7.1 | Vývoj obličejového skeletu za posledních 1200 let | 119 |
| 7.1.1 | Velikostní rozdíly | 119 |
| 7.1.2 | Tvarové rozdíly..... | 119 |
| 7.2 | Modularita obličejového skeletu | 120 |
| 7.3 | Pohlavní dimorfismus obličejového skeletu..... | 121 |
| 7.3.1 | Velikostní pohlavní dimorfismus..... | 121 |
| 7.3.2 | Tvarový pohlavní dimorfismus..... | 121 |
| 7.4 | Alometrie obličejového skeletu | 122 |
| | SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY | 123 |
| | SEZNAM ZKRATEK..... | 151 |

| | |
|-----------------------------|------------|
| SEZNAM TABULEK | 152 |
| SEZNAM OBRÁZKŮ | 154 |
| PŘÍLOHY | 160 |

ABSTRAKT

Cílem disertační práce bylo popsat, kvantifikovat a interpretovat, do jaké míry se změnil tvar a velikost obličejového skeletu u obyvatel, kteří žili na území dnešní České republiky v období od raného středověku po současnost, tj. v průběhu posledních zhruba 1200 let. V tomto časovém období byly zkoumány morfologické rozdíly mezi populacemi, změny pohlavního dimorfismu, modularita a alometrie obličejového skeletu.

Hodnocení bylo založeno na CT-snímcích lebek tří historických populací, a to z raného středověku, vrcholného středověku a raného novověku. Současná populace byla zastoupena CT-snímky žijících lidí. Celkem jsme hodnotili obličejový skelet 329 jedinců, 183 bylo mužů a 146 žen. Z CT-snímků byly vytvořeny virtuální 3D povrchové modely. Obličejový skelet byl rozdělen do tří morfologických celků, které byly dále hodnoceny. Jednalo se o skelet horního obličej, dolní čelist a patro. Statistické zpracování bylo provedeno metodami geometrické morfometrie, která umožňovala studovat tvarovou a velikostní variabilitu zkoumaných celků odděleně.

Z porovnání velikostních i tvarových rozdílů mezi studovanými populacemi je patrné, že současná populace se nejvíce odlišuje od ostatních populací. Obličejový skelet současné populace má největší parametr velikosti. Mezi nejmarkantnější tvarové změny patří zúžení a prodloužení skeletu horního obličej současné populace. Je to pravděpodobně důsledek výrazných změn vnějších podmínek, ke kterým dochází od průmyslové revoluce. Tyto změny zahrnují nejen změny klimatické, ale také konzumaci odlišné stravy, zlepšení lékařské péče, urbanizaci, změny životního stylu apod.

Bylo potvrzeno, že hodnocené části obličejového skeletu vykazují modularitu a jsou do určité míry samostatné. Jelikož u dolní čelisti byly zaznamenány větší rozdíly jak ve velikosti, tak ve tvaru mezi populacemi a dolní čelist více kopírovala příznivost vnějšího prostředí než ostatní hodnocené části obličejového skeletu, předpokládáme, že je více ovlivněna působením vnějšího prostředí než skelet horního obličej.

Ačkoliv byl velikostní i tvarový pohlavní dimorfismus u všech populací statisticky signifikantní, byla u něj zjištěna značná mezipopulační variabilita. Lišil se nejen stupeň velikostního a tvarového dimorfismu mezi populacemi, ale i konkrétní znaky odlišující muže od žen u jednotlivých populací. Místa, kde se vyskytovaly totožné rozdíly mezi muži a ženami u všech zkoumaných populací, se nacházely na dolní čelisti a pravděpodobně

souvisí s úpony žvýkacích svalů. Tyto výsledky potvrdily, že odhad pohlaví jen na základě obličejového skeletu je problematický a je třeba přihlížet i k populační příslušnosti hodnocených jedinců.

Alometrické vztahy také vykazovaly populační a pohlavní příslušnost. Byly prokázány v případě skeletu horního obličeje žen z vrcholného středověku a u dolní čelisti současných mužů.

Práce ukazuje, že mezi obličejovým skeletem zkoumaných populací jsou rozdíly jak velikostní a tvarové, tak i v projevech pohlavního dimorfismu. Současná populace je pravděpodobně silně ovlivněna změnou životních podmínek a odlišuje se nejvíce od ostatních zkoumaných populací.

Klíčová slova: morfologie obličejového skeletu; pohlavní dimorfismus; modularita; alometrie; středověké a novověké populace; sekulární trend; geometrická morfometrie; CT-snímky

ABSTRACT

The objective of the Dissertation was to describe, quantify and interpret to which degree the shape and size of the facial skeleton of people living in the territory of today's Czech Republic in the period from the Early Middle Ages to the present day, i.e. in the course of the approx. last 1200 years, have changed. In this time period, morphological differences between populations, changes in the sexual dimorphism, modularity and allometry of the facial skeleton were examined.

The evaluation was based on CT-images of skulls from three historical populations, specifically from the Early Middle Ages, High Middle Ages and the early modern period. The current population was represented by CT-images of living people. We studied the facial skeletons of a total of 329 individuals, of which 183 were men and 146 women. The CT-images were used as a base for the creation of virtual 3D surface models. The facial skeleton was divided into three morphological units, which were further examined. These were the skeleton of the upper face, lower jaw and palate. The statistical processing was carried out applying methods of geometric morphometrics allowing the separate studying of the shape and size variability of the examined units.

When comparing the size and shape differences between studied populations it is clear that the current population differs most from all of the others. The facial skeleton of the current population is of the largest parameter of size. The most noticeable shape changes include the narrowing and lengthening of the skeleton of the upper face found in the current population. It is probably a consequence of significant changes in external conditions that have been occurring since the industrial revolution. These changes include not only climatic changes, but also consumption of a different diet, improvement in medical care, urbanisation and life-style changes etc.

It was affirmed that the examined parts of the facial skeleton show modularity and are independent to a certain degree. Since the lower jaw demonstrated greater differences both in the size and shape between the populations and matched the favourable conditions of the external environment more than other studied parts of the facial skeleton, we assume that it is influenced by the working of the external environment more than the skeleton of the upper face.

ABSTRACT

Although there was a statistically significant sexual dimorphism in size and shape in all populations, substantial inter-population diversity in the sexual dimorphism of the facial skeleton was found. There was not only a difference in the degree of dimorphism in size and shape between the populations, but also in specific features distinguishing men from women in individual populations. Areas of identical differences between men and women in all of the examined populations were located on the lower jaw and probably are connected with insertions of muscles of mastication. Subsequently, these results corroborated that the sex estimation purely on the basis of a facial skeleton is problematic and it is also necessary to take into account the population affiliation of the examined individuals.

Moreover, allometric relations showed population and sex affiliation. They have been established in the instance of the skeleton of the upper face in women of the High Middle Ages and the lower jaw of current day man.

Key words: morphology of facial skeleton; sexual dimorphism; modularity; allometry; the Middle Ages and the Modern Era populations; secular trend; geometric morphometrics; CT images

1 ÚVOD

1.1 Morfologická variabilita lebky

Lebka je označována jako populačně nejspecifičtější část lidské kostry, která nejlépe odráží populační specifitu (Novotný et al., 1993). Jeden z hlavních faktorů ovlivňující variabilitu lebky je geografická vzdálenost. Jedná se o rozdíly mezi obyvateli z různých světadílů, stejně tak jako odlišnosti v rámci jednoho světadílu nebo (Henneberg et al., 1978).

Tato geografická prostorová heterogenita kraniální morfologie lidských populací je způsobena strukturálním a funkčním přizpůsobením. Jako každá jiná morfologická struktura je lebeční morfologie podmíněna genetickou a environmentální složkou, kde fenotyp odráží vliv obou těchto aspektů (např. Weisensee a Jantz, 2011). Morfologická variabilita lebky u obyvatel z jednotlivých světadílů je výsledkem přirozeného výběru, odlišné historie osídlení a dlouhodobého působení lokálních vnějších podmínek. Na základě odlišné morfologie můžeme sledovat fylogenetické vztahy mezi populacemi, evoluční trendy, divergenci nebo konvergenci populačních skupin, paralelní vývoj populací a podobně (Henneberg et al., 1978). V menším měřítku jsou regionální rozdíly mezi populacemi způsobené například rozdílným klimatem, výživou a typem stravy a s tím spojenými změnami životního stresu, socioekonomický statutem a podobně (např. Vasulu a Pal, 1989; Wescott a Jantz, 2005; Weisensee a Jantz, 2011). Morfologii lebky také ovlivňuje genetická složka. Lebeční morfologie spadá pod polygenně děděné znaky. Což znamená, že za její vznik je zodpovědná kombinace velkého množství genů, jejichž účinek se kumuluje (např. Relethford, 1994). Vlivu genetické složky by však neměla být přikládána větší váha než vlivu vnějšího prostředí, jelikož rozdílná morfologie lebky u odlišných lidských populací vykazuje relativně nízkou korelaci s genetickými vzdálenostmi mezi těmito populacemi (Harvati a Weaver, 2006).

Rozdíly mezi populacemi vykazují i jednotlivé části lebky. Morfogeneze každé takové kraniální části je ovlivněna vnějšími a vnitřními faktory v odlišné míře. Například bylo zjištěno, že lebeční báze a klenba je více ovlivněna genetickým pozadím dané populace, kdežto obličejový skelet je výrazněji ovlivněn vnějším prostředím, ve kterém populace žije (Harvati a Weaver, 2006).

Morfologie lebky typická pro jednotlivé populace není u dětí a juvenilních jedinců ještě plně vyvinuta (např. Choi a Trotter, 1970; Schutkowski, 1987, 1993). Existuje však několik znaků, které se vyskytují i u dětí a jsou populačně specifické, a proto se často využívají ve forenzní antropologii. Mezi tyto znaky patří například tvar horní části nasální dutiny nebo alveolární prognatismus (např. Krovitz, 2003). Dále je to také lopatovitý tvar (*shovel-shaped*) korunky horních řezáků. Tento znak je typický pro lebky asijského původu (např. Scott a Turner, 1988; Hillson, 1996). U lebek evropského původu se častěji vyskytuje metopismus – perzistence *sutura metopica* do dospělého věku (např. Berry, 1975).

Variabilita lidské lebky je rozsáhlé téma, proto jsme jej rozdělili do několika podkapitol. V první části popisujeme vliv klimatických podmínek a stravy na morfologii lebky. Další kapitola se věnuje změnám morfologie lebky od raného středověku do současnosti. Následuje modularita a alometrie lebky a na závěr pohlavní dimorfismus lebky.

1.1.1 Variabilita lebky a klimatické podmínky

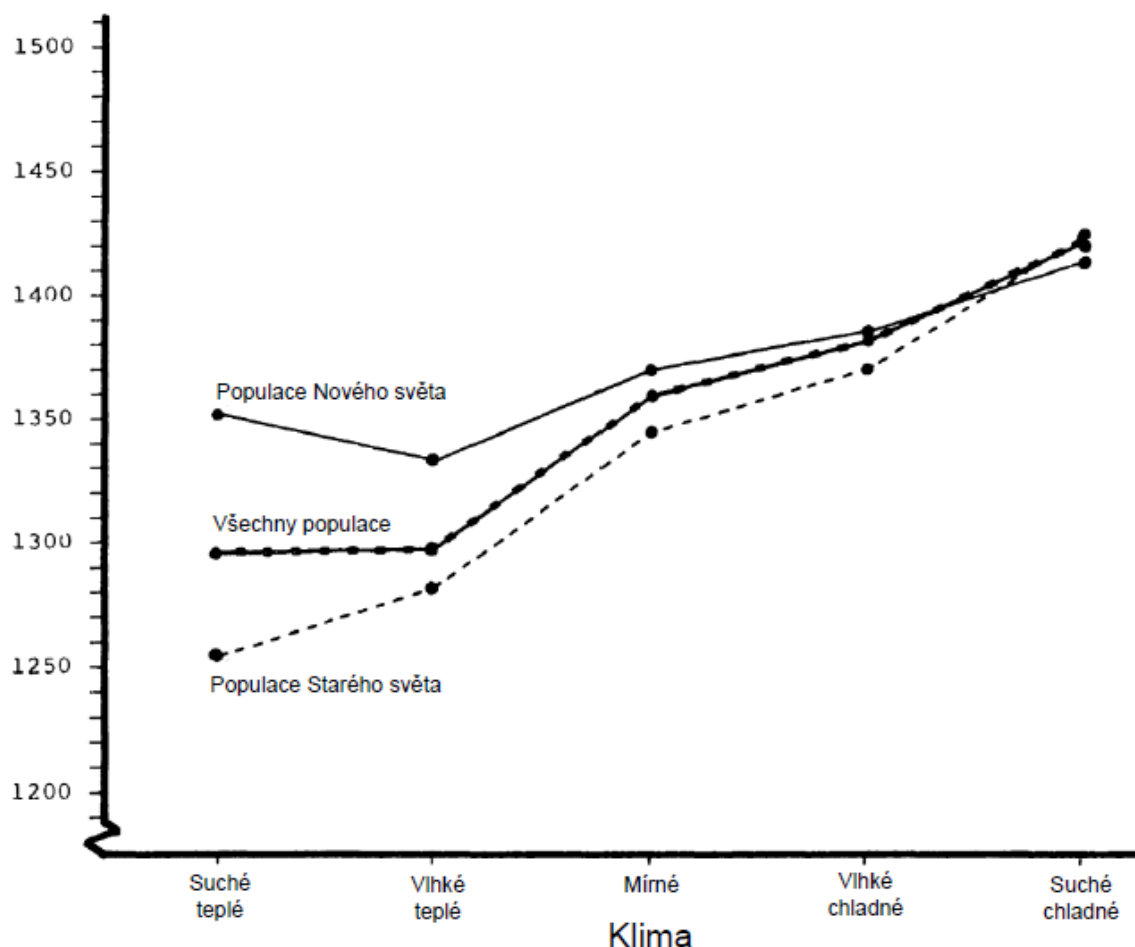
Klima je jeden z hlavních faktorů, který zapříčiňuje rozdílnost morfologie lebky u populací, které dlouhodobě žijí v oblastech s odlišnými klimatickými podmínkami (Perez a Monteiro, 2009). Nepatrnější morfologické adaptace a změny byly zjištěny v extrémních klimatických podmínkách např. arktické nebo pouštní zóny (Howells, 1989; Kean a Houghton, 1990; Hubbe et al., 2009). Zde byly sledovány dva adaptivní mechanismy, které byly popsány již u teplokrevných živočichů. Jedná se o Allenovo a Bergmanovo pravidlo. Allenovo pravidlo se týká velikosti končetin (a výstupků obecně) vzhledem k velikosti těla. Toto pravidlo uvádí, že organismy žijící v chladnějším klimatu, mají menší a kratší končetiny, respektive menší výstupky těla, jelikož se tím sníží povrch jejich těla vzhledem k jeho objemu. V teplém prostředí je výhodnější větší povrch těla, aby se živočichové mohli zbavovat přebytečného tepla a docházelo k efektivní termoregulaci. Naopak v chladném klimatu je výhodou co nejmenší poměr povrchu k objemu těla, čímž se sníží ztráta tepla (Allen, 1877). Bergmanovo pravidlo vysvětluje závislost mezi velikostí těla a klimatem, ve kterém živočichové žijí. Poměr povrchu těla k jeho objemu je u menších živočichů větší. Z toho důvodu má velikost těla živočichů žijících v teplých

klimatických podmínkách tendenci se zmenšovat. Tím se zvětšuje relativní povrch těla. V chladných klimatických podmínkách se naopak velikost těla zvětšuje. (Bergmann, 1847).

Klimatické interakce vnějšího prostředí ovlivňují rovněž obecnou morfologii lebky. Dlouhé a úzké lebky jsou častěji zastoupené v oblastech s teplým podnebím (např. Afrika). Zatímco lebky s větší lebeční šířkou a tendencí k brachycefalizaci jsou typické pro obyvatele oblastí s chladným a suchým klimatem (např. Crognier, 1981; Bharati et al., 2001; Harvati a Weaver, 2006). To je ve shodě se zmíněnými ekologickými pravidly, kdy dlouhé a úzké lebky mají větší poměr povrchu k objemu lebky než brachykranní lebky (např. Beals, 1972; Crognier, 1981; Bharati et al., 2001). Korelace mezi chladnějším klimatem a celkovou větší velikostí lebek byla prokázána u některých populací (Beals et al., 1984), ale zároveň u jiných populací se tato korelace nevyskytuje (Harvati a Weaver, 2006).

Rozměry odrážející šířky lebky dobře korelují s klimatickými podmínkami, ve kterých populace žijí (Hubbe et al., 2009; Nowaczewska et al., 2011). S vnější teplotou prostředí nejlépe koreluje biaurikulární šířka mozkovny. S klesající teplotou se biaurikulární šířka zvětšuje. Korelace byla nalezena jak u průměrné roční teploty, tak u dalších teplotních ukazatelů – průměrné teploty v nejchladnějším a nejteplejším měsíci (Nowaczewska et al., 2011). Vysoká biaurikulární šířka mozkovny se vyskytuje u obyvatel severovýchodní Asie a severní Ameriky (Hubbe et al., 2009). Z těchto výsledků můžeme usuzovat na zásadní roli šířky lebeční báze při adaptaci na klimatické podmínky. Lebeční báze je velmi důležitá při růstu a vývoji celé lebky, jelikož je to výrazně integrovaná struktura. Její tvar a velikost významně ovlivňuje morfologii zbylých částí lebky (Martínez-Abadías et al., 2012).

Kromě biaurikulární šířky mozkovny jsou klimatem ovlivněny i další šířkové rozměry lebky. Například Evropané ze severních oblastí mají větší šířku čela v porovnání s populacemi žijícími jižněji (Hubbe et al., 2009). Vysoký záporný korelační koeficient byl také zaznamenán mezi teplotními proměnnými a maximální šířkou mozkovny (Nowaczewska et al., 2011) a objemem mozkovny (Beals et al., 1984; Nowaczewska et al., 2011). Podle práce Beals et al. (1984) objem mozkovny koreluje s klimatem nejlépe ze všech sledovaných charakteristik lebky (viz Obr. 1).



Obr. 1. Průměrný objem mozkovny (cm³) v jednotlivých klimatických zónách (upraveno podle Beals et al., 1984).

Všechny zmíněné morfologické varianty jsou adaptací na chladné klimatické podmínky, které podmiňují šířku mozkovny. Těmito vztahy je regulován poměr mezi povrchem mozkovny a objemem mozkovny, který vede k efektivní termoregulaci v závislosti na teplotních podmínkách (Hubbe et al., 2009) v souladu Allenovým a Bergmanovým pravidlem (Bergmann, 1847; Allen, 1877).

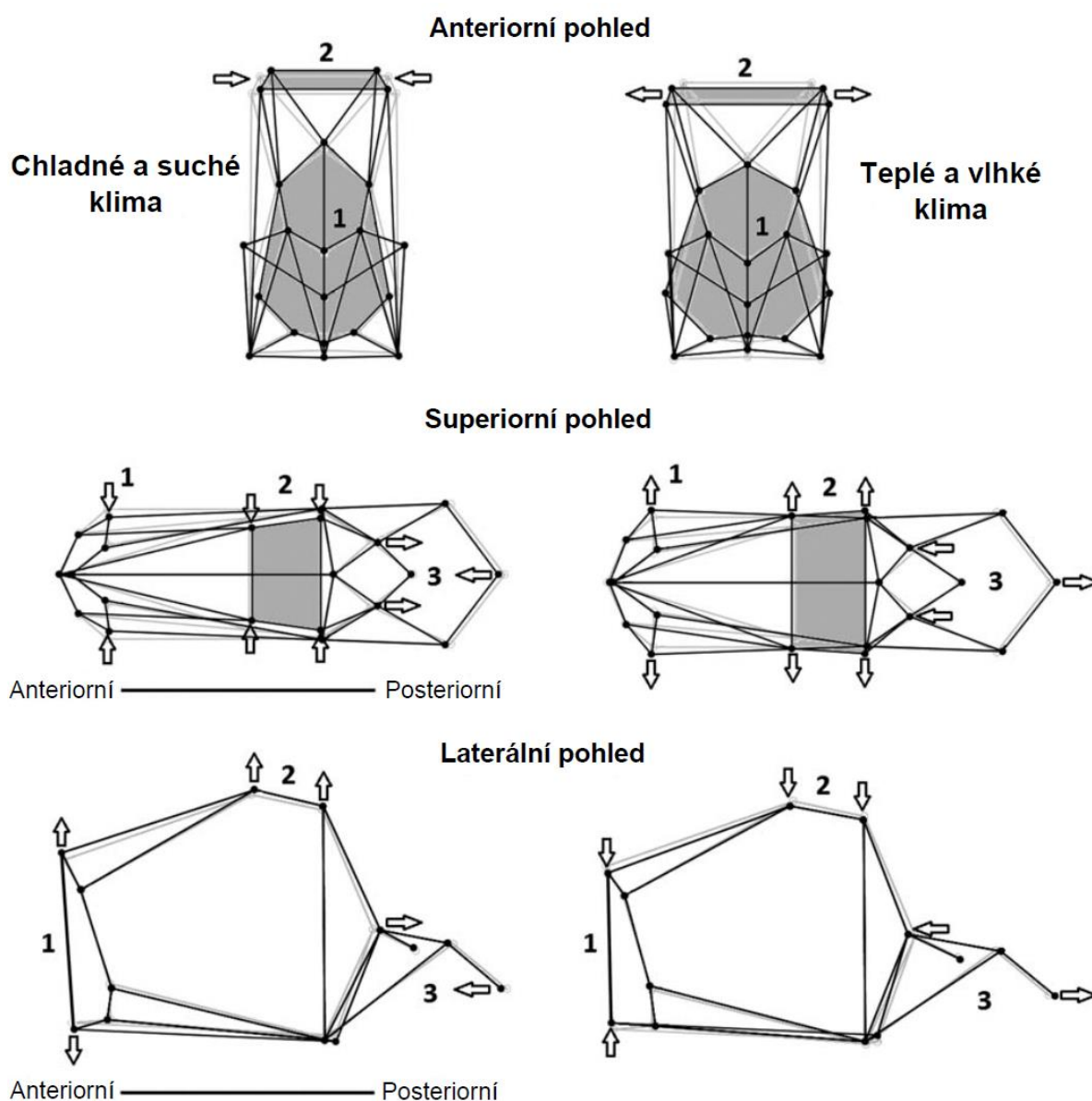
Klimatické podmínky působí také na morfologii samotné obličejové části lebky (dále uváděno jako obličej). Výška a šířka obličeje a rozměry nosu korelují s průměrnou teplotou prostředí (např. Shea, 1977; Hanson a Owsley, 1980; Hubbe et al., 2009; Noback et al., 2011). Obličejový index se ale nemusí vždy měnit v závislosti na klimatu. Je to způsobeno tím, že výška obličeje se mění proporcionálně k šířce obličeje (Newman, 1953).

V souvislosti s vlivem klimatu na obličejový skelet se nejčastěji diskutuje o částech obličeje, které mají vliv na termoregulaci a ohřívání vdechovaného vzduchu. To se týká především tvaru nosu, velikosti a tvaru nosní dutiny, rozměrech *sinus maxillaris* a s tím spojené šířky obličeje (např. Shea, 1977; Hubbe et al., 2009; Noback et al., 2011).

Z toho důvodu, že u člověka probíhá dýchání přednostně přes dutinu nosní, je její velikost a tvar výrazně ovlivněna klimatickými podmínkami. Hlavně vlhkost vzduchu hraje významnou roli (Noback et al., 2011). V dutině nosní dochází k efektivnější výměně tepla a vlhkosti v porovnání s dýcháním přes dutinu ústní. To způsobuje, že u většiny savců včetně člověka, probíhá dýchání převážně přes dutinu nosní (Lieberman, 2011).

Jednou z nejdůležitějších funkcí nosní dutiny je upravit vdechovaný vzduch tak, aby nedošlo k poškození citlivé sliznice plic. V plicích musí mít vzduch tělesnou teplotu a stoprocentní vlhkost, aby byla usnadněna výměna plynů. Zvlhčování a oteplování vdechovaného vzduchu je proto zásadní hlavně v suchém a chladném prostředí (např. Franciscus a Trinkaus, 1988). Ostatní funkce nosu a nosní dutiny jako je termoregulace, ochlazování těla, prevence proti ztrátám tepla jsou spíše diskutabilní (např. Jessen a Kuhnen, 1992; Mekjavic et al., 2002). Pro výměnu tepla a vlhkosti v nosní dutině je důležitý poměr povrchu mukózních tkání s objemem nosní dutiny. Čím je tento poměr větší, tím se do kontaktu s mukózní tkání dostává větší množství vdechovaného vzduchu. Další faktor, který zde hraje roli, je čas, po který vzduch setrvává v nosní dutině (Inthavong et al., 2007).

Z těchto důvodů existuje korelace mezi tvarem nosní dutiny a teplotou. Tvar nosohltanu koresponduje s vlhkostí. Nosní dutina lidí žijících v chladném a suchém klimatu je relativně vyšší a užší ve srovnání s nosní dutinou lidí žijících v teplém a vlhkém klimatu (viz Obr. 2). Tyto rozdíly mezi různými populacemi mohou být jen mírné. Morfologická variabilita nosní dutiny a nosohltanu se pak překrývá (Noback et al., 2011).



Obr. 2. Porovnání průměrného tvaru nosní dutiny u populací z chladného a suchého klimatu (vlevo) s populacemi z teplého a vlhkého klimatu (vpravo). Nosní dutina je znázorněná pomocí spojnicového modelu z předního, horního a bočního pohledu. Šipky ukazují oblasti největších tvarových změn. Čísla korespondují se třemi morfologickými regiony: 1. *apertura piriformis*, 2. horní část nosní dutiny, 3. nosohltan (upraveno podle Noback et al., 2011).

Vnější morfologie nosu ukazuje, že populace žijící v severních oblastech Země mají malý šířko-výškový index nosu (*index nasalis*) (Hubbe et al., 2009). Index nosu je poměr šířky nosu (největší šířka vchodu do dutiny nosní - *apertura piriformis*) a výšky nosu

(přímá vzdálenost bodů *nasion-nasospinale* – definice bodů viz Tab. 4) (Fetter et al., 1967). Jeho morfologie však i u těchto populací není úplně totožná. Obyvatelé severní Evropy mají malou průměrnou šířku nosu. Obyvatelé severovýchodní Asie a severní Ameriky mají největší průměrnou výšku nosu v porovnání s ostatními populacemi. Obě strategie nakonec vyústily v nízký index nosu (Hubbe et al., 2009).

Na klimatu je také závislá velikost vedlejších nosních dutin. Velikost maxilárního a frontálního sinu koreluje s klimatem. U obyvatel chladnějších oblastí jsou tyto dutiny menší (Shea, 1977; Hanson a Owsley, 1980).

Přirozený výběr může za účinku různých vnějších podmínek zdánlivě paradoxně vytvářet podobné morfologické paralelní fenotypy. To se může projevit jako vznik obdobné morfologie obličejů u lidí žijících v odlišných vnějších podmínkách. Podobná morfologie faciálního skeletu jako se vyskytuje u populací z chladných oblastí, byla nalezena i u jedinců, kteří žijí v teplém klimatu. Jedná se o obyvatele Polynésie (Howells, 1989; Kean a Houghton, 1990).

1.1.2 Variabilita lebky a strava

Strava a hlavně tuhost stravy je důležitým faktorem, který přispívá k formování lebky a obličejů (např. Varrela, 1990; Hoover a Williams, 2015; Noback a Harvati, 2015a; b). Při žvýkání vznikají síly, jejichž velikost a směr ovlivňuje vývoj lebky (např. Lieberman et al., 2004; Noback a Harvati, 2015a).

S tím, jak se lidská strava mění, dochází k následným proměnám lebky. Velká změna nastala v období neolitu, kdy došlo ke změně potravní strategie lovců a sběračů na zemědělský způsob života (např. Stiner, 2001). Změnil se typ i úprava stravy (např. Milton, 2002). Stále častěji se objevovaly úpravy pokrmů, které měly vliv na jejich snazší stravitelnost a snižovaly jejich tuhost. Potrava byla nově upravována např. pomocí mletí, vaření, máčení apod. (např. Lieberman, 2011). Přejít na měkčí potravu vedl k menšímu žvýkacímu stresu a zmenšení svalových sil vyvíjených při žvýkání (např. Agrawal et al., 1997; Shiao et al., 1999; Lieberman et al., 2004; Lieberman, 2011). Toto vysvětlení bylo poprvé formulováno Carlsonem a Van Gerven (1977), kteří studovali africké epipaleolitické a neolitické populace. Dále se snížila kvalita stravy. Zvýšil podíl cukrů na úkor bílkovin, což také mohlo mít za následek morfologické změny (Sardi et al., 2006).

Vliv stravy dokazuje rozdílná morfologie lebek dvou populací, které existovaly současně ve středozápadní Argentině. Jednalo se o lovecko-sběračskou populaci, která zde žila až do historických období a populaci zemědělců. Kraniální morfologie u těchto dvou populací vykazovala významné rozdíly. Je to vysvětlováno v první řadě snížením žvýkacího stresu u zemědělců, který na lebku působil v důsledku měkčí stravy (Sardi et al., 2006; Noback a Harvati, 2015a; b). Menší velikost kraniálních rozměrů u zemědělské populace je dále odůvodňována méně kvalitní výživou s nižším obsahem proteinů a sníženou produkcí růstového hormonu v důsledku nižší pohybové aktivity (Sardi et al., 2006). Obdobné rozdíly můžeme sledovat i na lebkách současných populací obyvatel jižní Ameriky, kde vedle sebe žijí lovecko-sběračské populace a hortikulturalisti či zemědělci (Perez a Monteiro, 2009; Perez et al., 2011). Studie autorů Noback a Harvati (2015a; b), které porovnávají morfologii lebky patnácti současných populací z celého světa s rozdílnými subsistenčními strategiemi, došly k závěru, že nejvíce kraniální morfologii ovlivňuje typ přijímané potravy. Největší morfologické rozdíly byly nalezeny mezi populacemi, jejichž strava byla založená na rostlinné potravě a populacemi živícími se převážně masitou stravou. Konkrétní typ subsistenční strategie nehrál tak významnou roli. Von Cramon (2014) uvádí další možné vysvětlení těchto rozdílů mezi populacemi s odlišnou subsistenční strategií. Jejich příčinou může být různá délka kojení, kdy pro lovecko-sběračské populace je typická delší doba kojení v porovnání se zemědělskými populacemi, jelikož kojení má vliv na růst a utváření obličejového skeletu.

Nejčastěji zmiňovaná změna morfologie lebky, ke které došlo po neolitické revoluci v řadě lidských populací po celém světě, je brachycefalizace lebky (např. Larsen, 1997; Sardi et al., 2006; Lieberman, 2011). Tato změna je také dávána do souvislosti se změnou stravy. Došlo ke zmenšení délky a zvětšení výšky lebek u zemědělců v porovnání s lovci a sběrači (Larsen, 1997).

Ovšem daleko výraznější rozdíly v morfologii lebky, které byly zapříčiněny rozdílnou stravou, se projevují v oblasti spánkové jámy (*fossa temporalis*). Dochází k posunu začátku spánkového svalu (*musculus temporalis*), který je u lovců a sběračů posunut více antero-superiorně v porovnání se zemědělci. To naznačuje, že lovci a sběrači vykazují expanzi *musculus temporalis* především v jeho anteriorní části. Tato část svalu je nejaktivnější při produkci žvýkacích sil, které směřují do posteriorních zubů. Další tvarové rozdíly jsou

spojeny s rozsáhlejším začátkem velkého svalu žvýkacího (*musculus masseter*) a širším patrem u lovců a sběračů proti zemědělcům (Paschetta et al., 2010). Přejít na měkčí stravu způsobil změny i v oblasti jařmového oblouku. Zmenšuje se jeho výška. Dále se zmenšuje výška infraorbitální oblasti a výška *symphysis menti* na dolní čelisti (Lieberman, 2011).

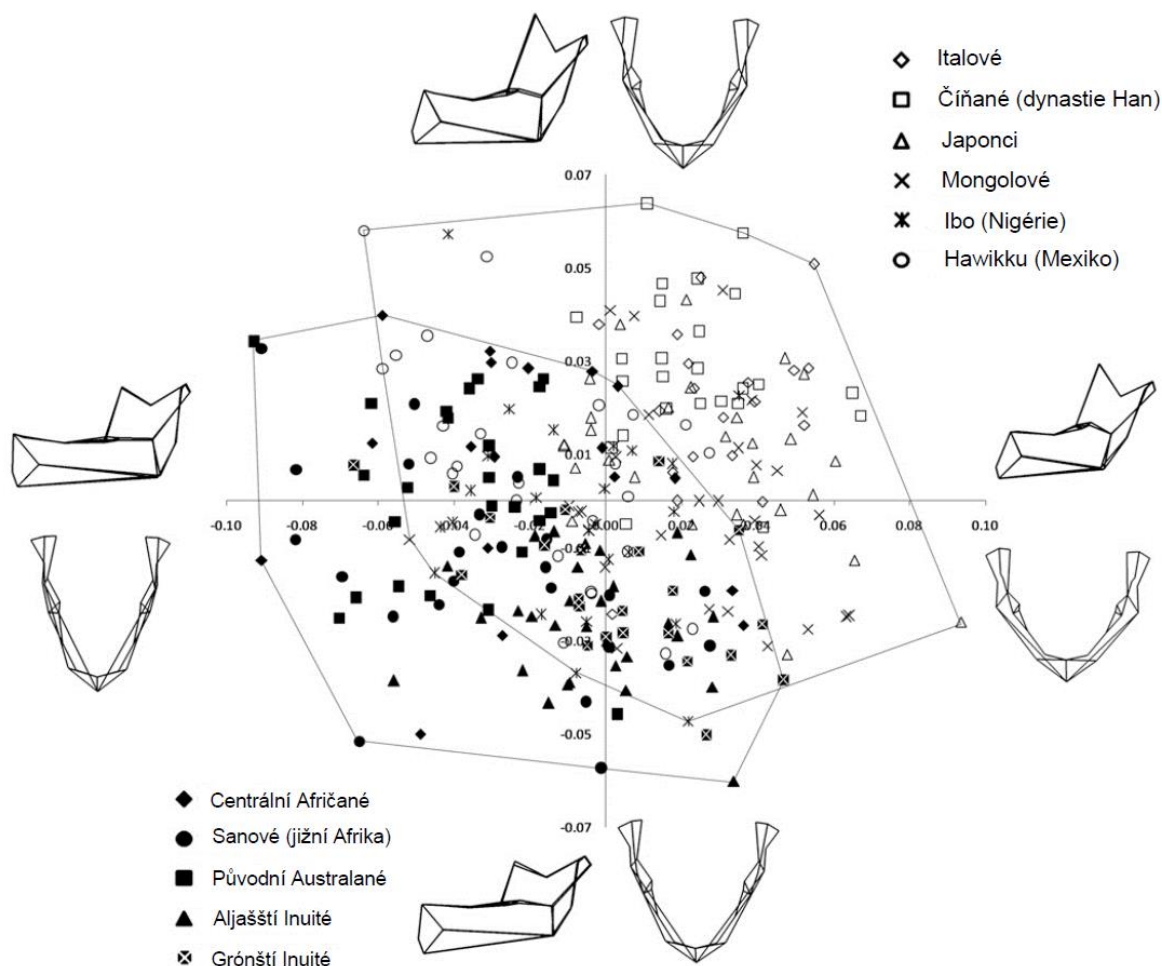
Nedostatek stravy je dalším z aspektů, který působí na morfologii lebky. Podvýživa nepříznivě ovlivňuje rozvoj svalových sil, které vedou k vytvoření slabšího svalového reliéfu (Galdames et al., 2008). Je také pravděpodobné, že pokles žvýkacích sil může vést ke snížení morfologické variability lebky (Wood a Lieberman, 2001).

Odlíšná strava se na lebce také projevuje její asymetrií. Jedná o směrníchní asymetrii, která je vyvolána geneticky nebo systematickým dlouhodobým zatížením jedné poloviny určité části těla. Tato asymetrie kraniofaciální morfologie nejčastěji vzniká v důsledku biomechanické zátěže, jenž je spojena se žvýkáním (např. Carlson a Van Gerven, 1977; Ferrario et al., 1997; Gomes et al., 2011). Většina jedinců preferuje pravou polovinu, což se projevuje i u žvýkacích návyků (např. Diernberger et al., 2008; Martinez-Gomis et al., 2009). Větší míra směrníchní asymetrie se vyskytuje u jedinců, kteří jedli tužší stravu s větším obsahem vlákniny, jelikož tato strava způsobuje větší zatížení žvýkacího aparátu (Bigoni et al., 2013).

Pokud se zaměříme na velikost lebek při porovnání lovců a sběračů se zemědělci, nejsou závěry úplně totožné. Většina výsledů ukazuje celkové zmenšení faciálního skeletu a zmenšení čelistí u zemědělců (např. Sardi et al., 2006). Naopak v práci Paschetta et al. (2010) bylo zjištěno, že relativně menší lebka a obličej se vyskytoval u lovců a sběračů. To naznačuje, že alespoň u některých populací nemusí přechod na měkčí a méně kvalitní stravu nutně vyvolat velikostní změny lebky (Paschetta et al., 2010).

Na morfologii dolní čelisti působí vliv vnějšího prostředí více než na řadu jiných částí lebky a strava je hlavní faktor, který její morfologii ovlivňuje (Varrela, 1992; Lieberman, 2011; Uliaszek et al., 2012; Hoover a Williams, 2015). Proto i v jejím případě měla změna subsistenční strategie výrazný vliv na její tvar (Lieberman, 2011; Hoover a Williams, 2015). Lovci a sběrači mají delší a užší dolní čelist v porovnání se zemědělci (von Cramon-Taubadel, 2011). Změny morfologie dolní čelisti také vedou k daleko častějšímu stěsnanému postavení zubů a malokluzi u populací z moderního post-industriálního období

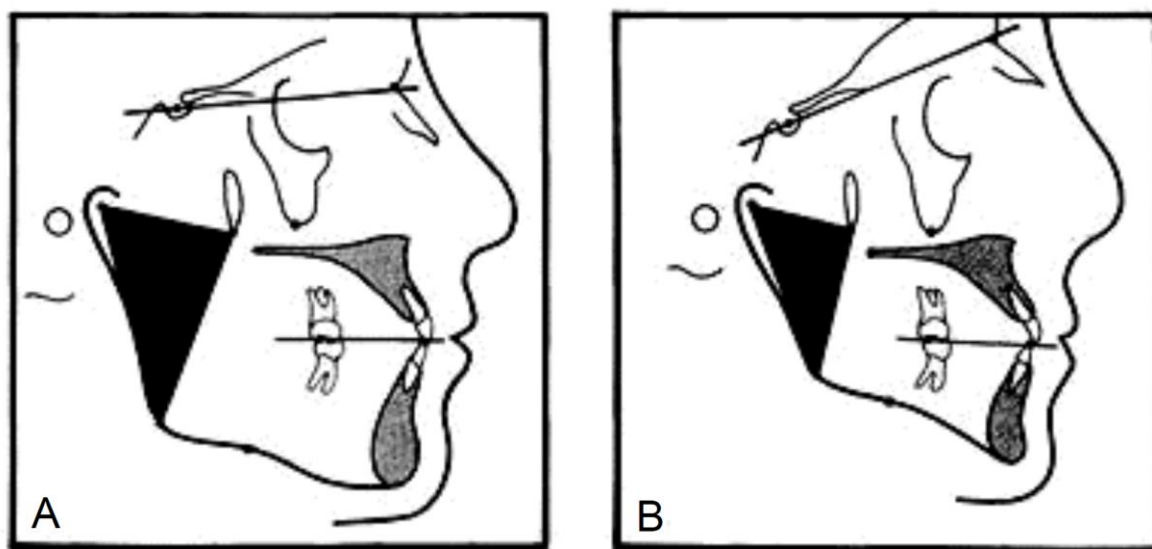
(např. Scott a Turner, 1988; Larsen, 1995, 2002, 2006). Rozdíly ve tvaru dolní čelisti mezi zemědělci a lovci a sběrači se vyskytují napříč různými populacemi (viz Obr. 3) (von Cramon-Taubadel, 2011).



Obr. 3. Tvarová variabilita dolní čelisti spojená se subsistenční strategií. Zemědělské populace (prázdné symboly) mají relativně krátké a široké dolní čelisti. Populace lovů a sběračů (vyplněné symboly) mají úzké a vysoké dolní čelisti (upraveno podle von Cramon-Taubadel, 2011).

Strava také ovlivňuje velikost úhlu (*angulus mandibulae*) mezi tělem a ramenem dolní čelisti. *Angulus mandibulae* se zmenšuje, pokud je dlouhodobě konzumována tuhá strava. Dále při konzumaci tuhé stravy dochází k anterio-rotaci dolní čelisti vůči zbytku lebky (Varrela, 1990). Korelace se logicky vyskytuje i mezi úhlem dolní čelisti a velikostí žvýkacích svalů. Objem *musculus masseter* vykazuje negativní korelaci s velikostí úhlu

dolní čelisti a pozitivní korelaci s výškou ramene dolní čelisti (*ramus mandibulae*). Při zvětšujícím se objemu *musculus masseter* se zmenšuje úhel dolní čelisti a zároveň se prodlužuje výška ramene dolní čelisti. Objem vnitřního křídlového svalu (*musculus pterygoideus medialis*) pozitivně koreluje s výškou ramene dolní čelisti (např. Gionhaku a Lowe, 1989) (viz Obr. 4).



Obr. 4. Rozdílná morfologie dolní čelisti v případě velkého (A) a malého objemu (B) *musculus masseter* a *musculus pterygoideus medialis* (upraveno podle Gionhaku a Lowe, 1989).

1.1.3 Variabilita lebky v Evropě od raného středověku po současnost

V 11. až 13. století se v celé Evropě objevuje výrazná brachycefalizace lebek (Vondráková, 1900; Dohnalíková et al., 1997; Stloukal, 1999). Evropské populace, které měly do té doby dolichokranní nebo mesokranní lebky, se změnily na výrazně brachykranní. Tyto změny bývají vysvětlovány několika důvody. První z nich, méně pravděpodobný, se týká migrací. Ve 12. a 13. století sice docházelo k výrazné kolonizaci, ale tyto přesuny se odehrávaly jen uvnitř Evropy (Klápště, 1993, 2012). Proto tyto migrace nemohou uspokojivě přechod k brachycefalizaci vysvětlit (např. Czekanowski, 1962). Další fakt, který mluví proti této teorii je, že k brachycefalizaci nedošlo jen ve střední Evropě, ale týkala se téměř celé Evropy (Stloukal, 1999). Dále by tyto změny mohly být

podmíněné morovými epidemiemi (např. Bergdolt, 2002), kdy brachykranní jedinci by mohli být proti moru více odolní. I toto vysvětlení se však ukázalo jako nedostatečné. Nejpravděpodobnější příčina těchto změn je přechod k jinému způsobu života a změna životní úrovně v souvislosti s urbanizací (Stloukal, 1999). Zvýšila se koncentrace obyvatel ve městech. S tím je spojený méně zdravý životní styl a zhoršení hygieny (Hoffmann, 2009; Klápště, 2012). Ke změnám došlo i v zemědělství a poklesla kvalita výživy obyvatelstva (např. Allen, 2000; Postan, 2008).

Pokud se zaměříme na obličejový skelet, v průběhu poslední 1500 let u něj došlo k zmenšení jeho šířky a zvětšení výšky. Nejvýraznější změny se nachází v jeho dolní části (Sokal a Uytterschaut, 1987). Dolní čelist jedinců evropských populací žijících zhruba před 1500 lety se více liší od dolní čelisti současných Evropanů, než se liší současné zdánlivě velmi rozdílné populace (Zulu a inuitská populace). To potvrzuje velkou plasticitu dolní čelisti v čase (Humphrey et al., 1999). Dolní čelist proto do značné míry odráží populační historii, stejně jako fylogenetické pozadí (Nicholson a Harvati, 2006).

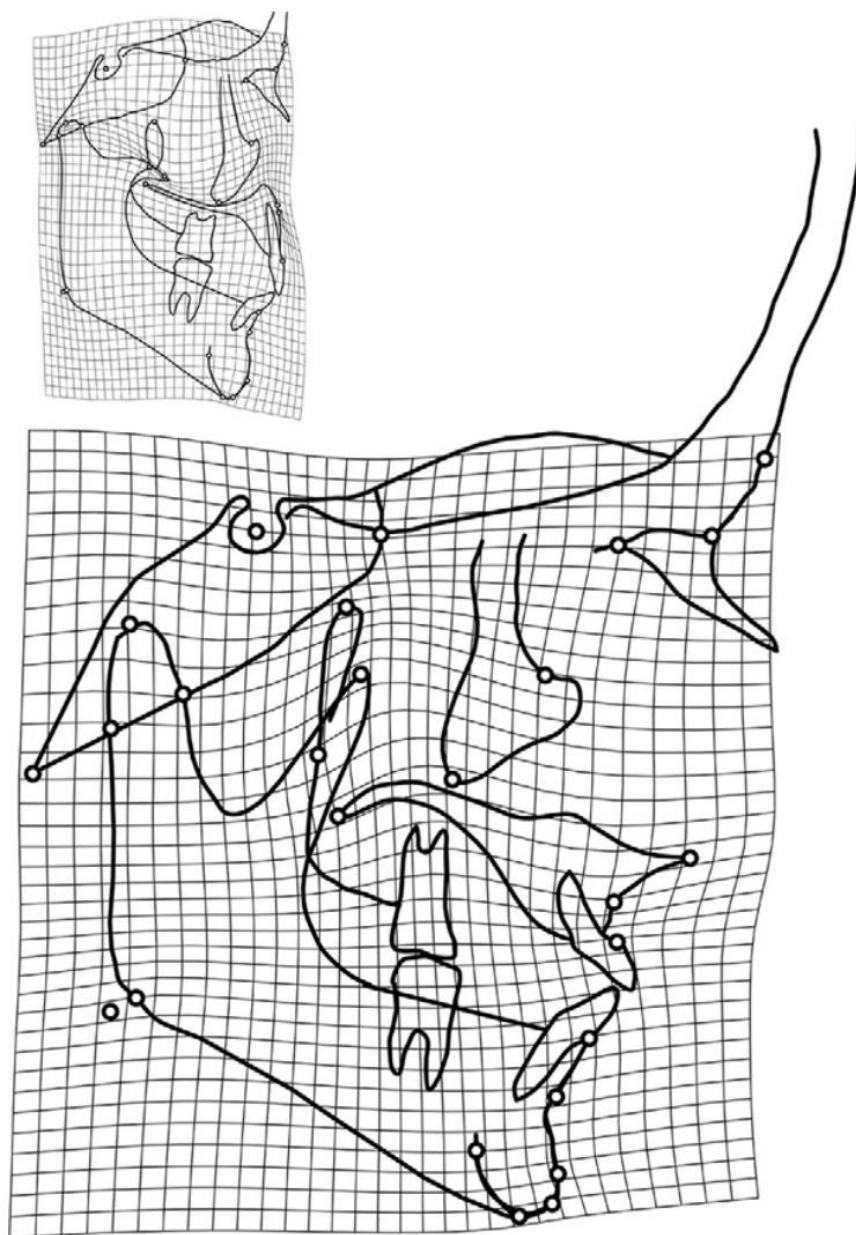
Vývojové změny skeletu horního obličejce jsou oproti jeho dolní části pomalejší (Harvati a Weaver, 2006). I přesto existuje značná mezipopulační variabilita ve tvaru očnic napříč časovými obdobími. K zúžení očnic došlo v posledních 1500 letech ve východní a jižní Evropě. U populací ze západní a severní Evropy bylo pozorováno zvětšení výšky očnic (Sokal a Uytterschaut, 1987).

V průběhu posledních dvou století došlo v Evropě k výrazným změnám nejen lebky a obličejového skeletu, ale také celého lidského skeletu (např. Sørensen et al., 2012; Bogin, 2013; Hatton, 2014). Těmto změnám říká sekulární trendy. Bývají za ně označovány změny parametrů tělesného vývoje či zrání organismu, které se projeví během dvou až tří generací v důsledku změn vnějších podmínek (např. Rebato, 2007). Termín původně pochází z auxologie. Znamená změnu růstu nebo vzorce dospívání (např. Roche, 1978; Tobias, 1985; Malina, 1990). Sekulární trend zaznamenaný v posledních dvou stoletích se projevuje zvětšením rychlosti růstu a z toho vyplývajícím časnějším nástupem puberty a dospíváním v nižším věku. Zvětšila se tělesná výška (např. Cole, 2000). Na území dnešní České republiky se tělesná výška v časovém období 1870 až 1980 u mužů zvýšila o necelých 12 cm a u žen v letech 1880 až 1980 došlo k nárůstu o 9 cm (Vignerová et al., 2006). Tyto změny jsou spojené s průmyslovou revolucí a dochází k nim od 18. století až

do současnosti. Populace reagují na nové jak genetické, tak environmentální faktory, které na ně působí. Mezi tyto faktory patří např. socioekonomický statut, kvalitnější zdravotní péče, kvalitnější výživa, masivní industrializace, urbanizace, zmenšování rodin, nižší kojenecká úmrtnost, migrace apod. (např. Wescott a Jantz, 2005; Weisensee a Jantz, 2011).

Sekulární trend způsobující změny morfologie lebky, ke kterému došlo v posledních dvou stoletích, je jedno z nejvíce diskutovaných témat, na které se antropologové zaměřují (např. Buretić-Tomljanović et al., 2006; Weisensee a Jantz, 2011; Hayashi et al., 2012). V porovnání s tělesnou výškou jsou však tyto změny nejednoznačné a odlišné v různých populacích. Nemají univerzální průběh, ale naopak jsou populačně specifické. Proto existují mezipopulační rozdíly ve formě i míře projevení sekulárního trendu (Jantz a Jantz, 2000; Jantz, 2004). Vývoj změn je výrazně závislý např. na stupni industrializace v dané zemi (či části země). Vyskytují se rozdíly i mezi obyvateli stejné země, kteří žijí v odlišných socioekonomických podmínkách (Jantz, 2004).

Celková velikost lebky a obličejového skeletu je více stabilní než tvar lebky (Vasulu a Pal, 1989; Jantz a Jantz, 2000). To dokazují změny obličejového skeletu, ke kterým došlo od 19. do 20. století u rakouských vojáků. Vedly ke zvětšení obličejového skeletu o 4,5%. Tvarové změny oproti velikostním jsou výraznější (Jonke et al., 2007). Nápadné je zmenšování šířky obličeje (Jantz a Jantz, 2000; Buretić-Tomljanović et al., 2006; Weisensee a Jantz, 2011). Další rozdíly se nachází v oblasti *processus coronoideus* dolní čelisti a v anteriorní části horní čelisti (viz Obr. 5). (Jonke et al., 2007). Dále došlo ke zvětšení šířky patra (Weisensee a Jantz, 2011).



Obr. 5. Sekulární trend obličejového skeletu u rakouských vojáků. Horní obrázek znázorňuje průměrný obličejový skelet v 19. století, dolní obrázek průměrný obličejový skelet ve 20. století. Morfologické změny od 19. do 20. století jsou znázorněny pomocí deformace ohebné mřížky (upraveno podle Jonke et al., 2007).

Další tvarové změny lebky se projeví relativním zvýšením a zúžením lebeční klenby (Zellner et al., 1998; Jantz a Jantz, 2000). Šírka lebky se zmenšila a došlo k debrachycefalizaci lebky (Zellner et al., 1998). Později byly tyto změny kvantifikovány. Výška lebky se zvětšila o 4%. Naopak šířka lebeční báze se zmenšila o 3% (Jantz, 2004).

Dále došlo k posunu bodu *bregma* (Wescott a Jantz, 2005). Přesný mechanismus, který vedl k těmto změnám, není dosud přesně znám. Změna výšky mozkovny může být vyvolána zúžením lebeční báze (např. Kasai et al., 1995; Buretić-Tomljanović et al., 2006).

Při zkoumání vývoje morfologické variability lebky v jedné oblasti je třeba mít na paměti, že sledování mohou komplikovat migrace, které vnáší do zkoumané oblasti odlišné morfologické znaky (Sparks a Jantz, 2002, 2003; Gravlee et al., 2003; Relethford, 2004).

1.1.4 Modularita lebky

Modularita vyjadřuje stupeň samostatnosti jednotlivých částí určitého systému. Moduly jsou jednotky, které jsou uvnitř koherentní díky vzájemnému funkčnímu a vývojovému propojení a silným interakcím jejich částí. Zároveň jsou relativně nezávislé na ostatních modulech, jelikož mezi nimi nejsou interakce tak četné nebo jsou slabší (např. Klingenberg et al., 2003). Tyto interakce se týkají také jednotlivých morfologických struktur a jejich integrace (např. Zelditch, 1987; Olson a Miller, 1999; Rosas a Bastir, 2004).

Relativní nezávislost mezi částmi morfologických struktur je důležitým předpokladem evolučních změn, jelikož změny v jednom morfologickém modulu neporušují funkčnost nebo strukturální integritu jiných částí (např. Raff, 1996). Pokud by v rámci morfologických objektů neexistovaly moduly a integrace by byla všude homogenní, pak by nemohlo docházet k evoluci těchto morfologických objektů (Smith, 1996). Když by došlo ke změně některé jeho části, změna by se stejnou měrou musela projevit v celém systému (např. Wagner a Altenberg, 1996).

Také lidská lebka se skládá z modulů, které jsou vzájemně propojeny (Bastir a Rosas, 2005; Wellens et al., 2013; von Cramon-Taubadel, 2014; Esteve-Altava et al., 2015). Jak už bylo naznačeno výše, na morfologii těchto modulů mají vnější podmínky nebo genotyp populace různě silný vliv. Jednotlivé moduly kraniálního skeletu tvoří orofaciální komponenta a neurokraniální matrix s chyběním striktní konkordance mezi jednotlivými kostmi a komponentami v duchu hypotézy funkční matrix (von Cramon-Taubadel, 2014). Tvar lebky jako celku se tudíž ukázal při zkoumání vlivu vnějších podmínek nebo genotypu populace jako méně informativní než její jednotlivé části (Harvati a Weaver, 2006; Hubbe et al., 2009). Morfologie některých částí více odráží genotyp populace a koreluje s genetickými vzdálenostmi mezi populacemi (Roseman, 2004; Roseman a Weaver, 2004). Genetické

vzdálenosti vyjadřují míru genetické rozdílnosti porovnávaných populací (např. Nei, 1972). Morfologie jiných částí lebky je více ovlivněna vnějšími podmínkami (Roseman, 2004; Roseman a Weaver, 2004).

Morfologie neurokrania a lebeční báze reflektuje genetické vzdálenosti mezi populacemi. Tyto části lebky jsou tedy více ovlivněné genotypem dané populace (Harvati a Weaver, 2006), proto dobře zachycují populační historii (Harvati a Weaver, 2006; Hubbe et al., 2009).

Morfologie obličejového skeletu naopak více reflektuje klimatické podmínky (Harvati a Weaver, 2006). Pokud byl hodnocen zvláště tvar horního obličej bez horní čelisti, tak také dobře odrážel genetické vzdálenosti mezi populacemi. Morfologie horní čelisti stejně jako dolní čelisti dobře reflektuje vnější podmínky (Smith, 2009; Wellens et al., 2013) a její morfologie nese signál individuální identity (Sheehan a Nachman, 2014). Toto zjištění je v kontrastu s tradičním pohledem na mutace jako jediným zdrojem nových adaptací. Morfologické rozdíly vznikají až při růstu a vývoji čelistí a hrají zásadní roli v populačních rozdílech (Weisensee a Jantz, 2011).

1.1.5 Pohlavní dimorfismus lebky

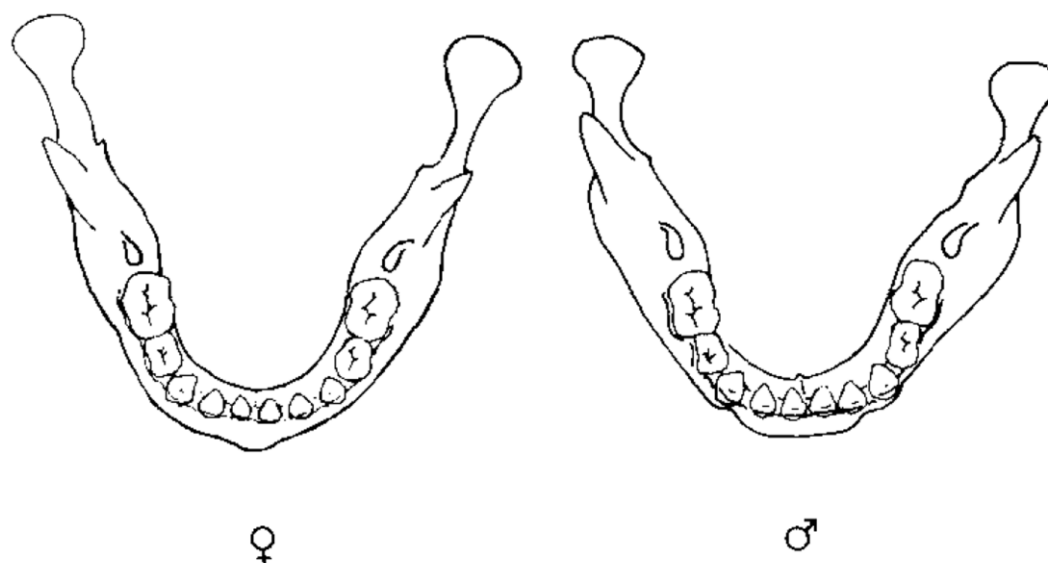
Mužský a ženský obličejový skelet se velikostně a tvarově odlišují. Je to způsobené tím, že se zde odráží proces maskulinizace nebo feminizace, tzn. tvorby sekundárních pohlavních znaků. Tyto znaky se začínají prohlubovat s nástupem puberty (např. Rosas a Bastir, 2002; Bulygina et al., 2006; Pivoňková, 2009).

Na lebce se pohlavní dimorfismus projevuje především v následujících oblastech. V místě nasofrontálního přechodu, kde *os frontale* (kost čelní) přechází v *ossa nasalia* (kosti nosní). V profilu je u mužů tento přechod často oddělen zářezem. U žen je většinou plynulý (např. Acsádi a Nemeskéri, 1970; Ferembach et al., 1980; Meindl et al., 1985). *Arcus supercilliales* (nadočnicové oblouky) jsou výraznější u mužů než u žen (např. Acsádi a Nemeskéri, 1970; Ferembach et al., 1980; Meindl et al., 1985; Konigsberg a Hens, 1998). *Processus mastoidei* (bradavkové výběžky kosti spánkové) bývají u mužů větší než u žen (např. Acsádi a Nemeskéri, 1970; Ferembach et al., 1980; Meindl et al., 1985; Konigsberg a Hens, 1998). Záhlaví je u žen pravidelně zakřiveno. U mužů je *planum nuchae* rovnější než u žen a *protuberantia occipitalis externa* u mužů výrazněji vyčnívá

(např. Acsádi a Nemeskéri, 1970; Olivier, 1975; Ferembach et al., 1980; Meindl et al., 1985; Konigsberg a Hens, 1998). Pokud se týká oblasti čela, ženy mají výraznější *tubera frontalia*. To způsobuje, že čelo žen je více kolmé než u mužů (např. Acsádi a Nemeskéri, 1970; Ferembach et al., 1980; Meindl et al., 1985). Pohlavní dimorfismus se projevuje i na dolní čelisti a je charakterizován v první řadě velikostními rozdíly mezi muži a ženami (Smith, 2009). Další morfologické rozdíly se nachází zejména v úhlu dolní čelisti (*angulus mandibulae*) a v místě *processus coronoideus* (např. Acsádi a Nemeskéri, 1970; Rosas et al., 2002; Vodanović et al., 2006; Pivoňková, 2009; Bigoni et al., 2010).

Oblast brady je u žen většinou zaoblená, u mužů hranatá (např. Meindl et al., 1985; Schutkowski, 1993; Konigsberg a Hens, 1998). Dále je u žen častější tzv. prognatie, kdy alveolární výběžky dolní i horní čelisti jsou posunuty anteriorněji a zároveň více vykloněné (např. Rosas a Bastir, 2002). Z těchto morfologických rozdílů vyplývá, že struktura ženské tváře v mnoha ohledech připomíná spíše dětský obličej. Zatímco mužská tvář vyvolává dojem dospělého člověka (Pivoňková, 2009).

Podle studie autorů Loth a Henneberg (2001) je možné odhadnout pohlaví na základě tvaru oblasti brady u dětí do 6 let. Studie uvádí, že morfologie dolní čelisti je více pohlavně závislá než u dospělých, protože hlavní funkce dolní čelisti v tomto období je přizpůsobit se mineralizaci a prořezávání zubů a tvar a velikost dočasných i trvalých zubů jsou pohlavně závislé. U dospělých je utváření morfologie oblasti brady kontrolováno především autosomálními geny, které koordinují integraci funkčních složek dolní čelisti (Loth a Henneberg, 2001). Oblast brady dívek tolik nepromínuje jako u chlapců. Drsnatiny vystupují méně od mediální roviny a celkově je povrch kostí hladší. Alveoly frontálních zubů u dívek mají parabolický tvar s oblou konturou. U chlapců mají alveoly tvar hranatého „U“ (viz Obr. 6). Přesnost odhadu pohlaví dětí na základě těchto znaků je uváděna 70 až 90%. (Schutkowski, 1993; Loth a Henneberg, 2001). Podobné výsledky ukazuje studie, která vychází z CT-snímků dětských dolních čelistí. Bylo zde zjištěno, že pohlavní dimorfismus je přítomný v raných fázích ontogenetického vývoje a je koncentrován v oblasti brady a větve dolní čelisti. Podle této studie dochází už u dětí od čtyř let k redukci pohlavního dimorfismu dolní čelisti. Rozdíly mezi chlapci a dívkami se znovu začínají objevovat s rozvojem sekundárních pohlavních znaků zhruba ve věku čtrnácti let (Coquerelle et al., 2011).



Obr. 6. Pohlavní rozdíly u dětských dolních čelistí (upraveno podle Schutkowski, 1993).

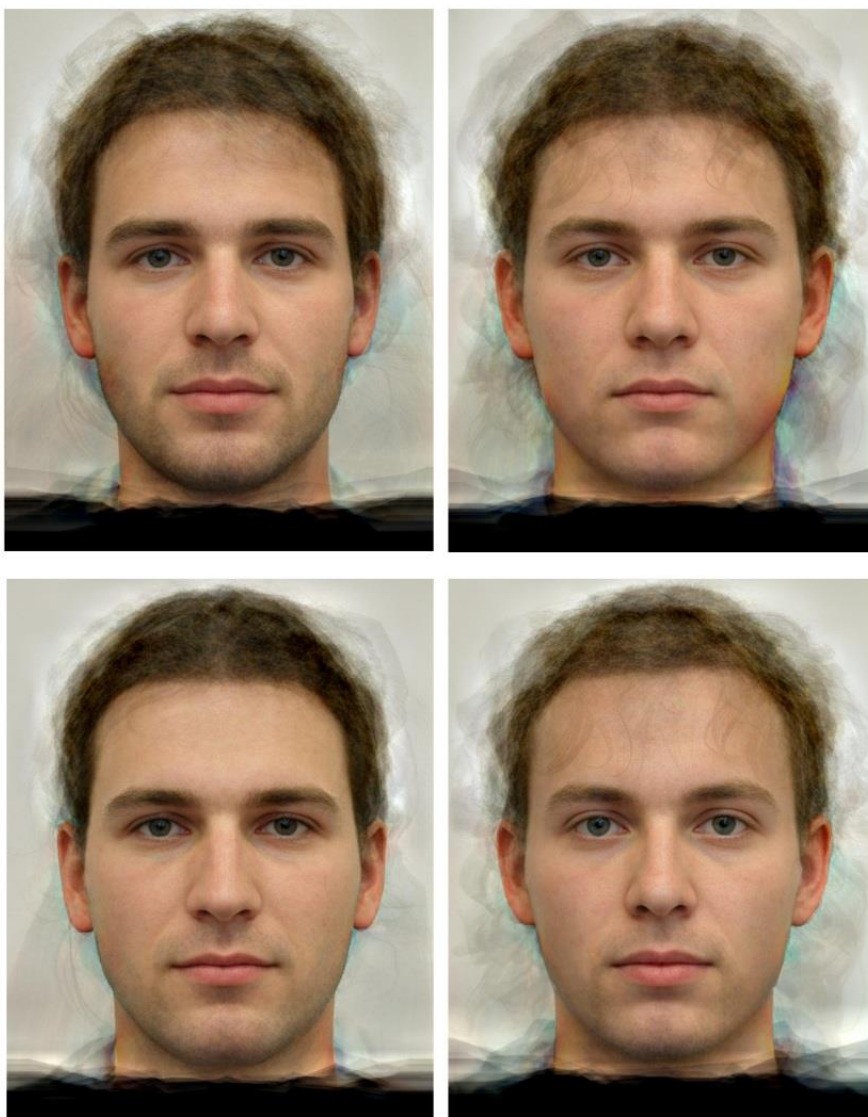
Příčinou vzniku typických znaků pro mužské a ženské lebky jsou hormonální a endokrinní růstové regulátory. Mnoho viditelných pohlavních rozdílů proto v dětském věku chybí, rozvíjí se plně až v pubertě po endokrinním stimulu (např. Boyar et al., 1974; Palmert a Boepple, 2001; Vodanović et al., 2006; Hau, 2007). Jedná se především o testosteron u mužů a estrogen u žen (např. Fisher, 1998; Thornhill a Grammer, 1999). I u dolní čelisti se uplatňují hormonální vlivy. Podle některých studií jsou za její tvar zodpovědné hlavně tyto vlivy. Ty pak přímo či nepřímo stimulují nárůst svalové hmoty (Loth a Henneberg, 1996).

Existují důkazy, že sexuální dimorfismus dolní čelisti má nejméně dvě složky: rozdíly vztahující se k muskulo-skeletálnímu vývoji a rozdíly způsobené odlišnými růstovými trajektoriemi u mužů a žen (Rosas et al., 2002). Pohlavní dimorfismus bývá odůvodňován působením odlišné síly svalů, které se na lebku upínají, u mužů a žen. Typický mužský faciální skelet má výraznější kostní výstupky pro svalové úpony (např. Vodanović et al., 2006; Velemínská et al., 2012). To je způsobené tím, že svaly mužů produkují větší mechanickou sílu než svaly žen a jejich svalové úpony jsou tudíž výraznější (např. Rosas et al., 2002; Vodanović et al., 2006; Bigoni et al., 2010).

Znaky, které odlišují pohlaví v jedné populaci, však nemusí být pohlavně dimorfní v jiné populaci. Pohlavní dimorfismus se může lišit jak mezi jednotlivými geografickými

regiony, tak v rámci populací z různých historických období (např. Cunha a Van Vark, 1991; Kemkes a Göbel, 2006; Buretić-Tomljanović et al., 2007; Walker, 2008; Garvin a Ruff, 2012; Garvin et al., 2014). Také u samotné dolní čelisti mohou existovat regionální a historické rozdíly ve stupni nebo podobě pohlavního dimorfismu. Byla prokázána výrazně rozdílná škála mandibulárního pohlavního dimorfismu a existence značné vnitrodruhové variability (Humphrey et al., 1999).

Teorie pohlavního výběru by kromě odůvodnění vzniku pohlavního dimorfismu na lebce mohla pomoci objasnit i jeho mezipopulační variabilitu. Podle této teorie by ženy měly preferovat muže s maskulinními rysy. Ty mohou být indikátory kvality a „dobrých genů“, jelikož mohou identifikovat sociální dominanci mužů (Swaddle a Reiersen, 2002; Thayer a Dobson, 2010). Existují ovšem i alternativní strategie při výběru partnera. Některé ženy preferují muže s femininními rysy navzdory nižším potenciálním genetickým kvalitám. Tito muži mohou být méně agresivní a tudíž vhodnější pro vytvoření páru. Ženy si proto všímají specifických podnětů, které jim pomohou identifikovat potenciální partnery, kteří jsou zapojení v sociálních interakcích a drží si sociální postavení. Zároveň je nepravděpodobné, že použijí sílu a agresivitu proti ženám samotným (Swaddle a Reiersen, 2002; Snyder et al., 2008; Havlíček a Rubešová, 2009; Thayer a Dobson, 2010). Z toho vyplývá, že vysoce maskulinní mužské obličejové získané pomocí objektivního antropometrického měření nemusí odpovídat obličejům, které jsou ženami hodnocené jako vysoce atraktivní (Havlíček a Rubešová, 2009) (viz Obr. 7).



Obr. 7. Atraktivita mužské tváře. Horní řada: kompozitní snímky vytvořené z mužských tváří hodnocených respondenty jako nejvíce atraktivní (vlevo) a nejméně atraktivní (vpravo). Dolní řada: kompozitní snímky vysoce maskuliní mužské tváře (vlevo) a málo maskuliní tváře (vpravo) vytvořené na základě objektivních antropometrických kritérií (upraveno podle Havlíček a Rubešová, 2009).

Dále se ženské preference vůči mužům mění během menstruačního cyklu. U žen by se mohla vyvinout adaptace preferovat v plodném období jedince s vlastnostmi poukazujícími na kvalitní genovou výbavu, zatímco v jiných obdobích menstruačního cyklu jedince vhodné jako sociální partnery (např. Johnston et al., 2001; Roney a Simmons, 2008; Havlíček a Rubešová, 2009; Roney et al., 2011). Proto výběr muže s maskuliními nebo

femininními rysy obličejě založený na kontextové, časové a inter-individuální variabilitě v ženských preferencích má za následek udržení vysoké variability v morfologii mužských obličejů (Thayer a Dobson, 2010). Mužské obličejě proto mohou vykazovat větší variabilitu než ženské. To potvrzuje studie Oettlé et al. (2009), kde muži černošské populace vykazovali více variabilní tvar mandibuly, zatímco ženy si byly více navzájem podobné.

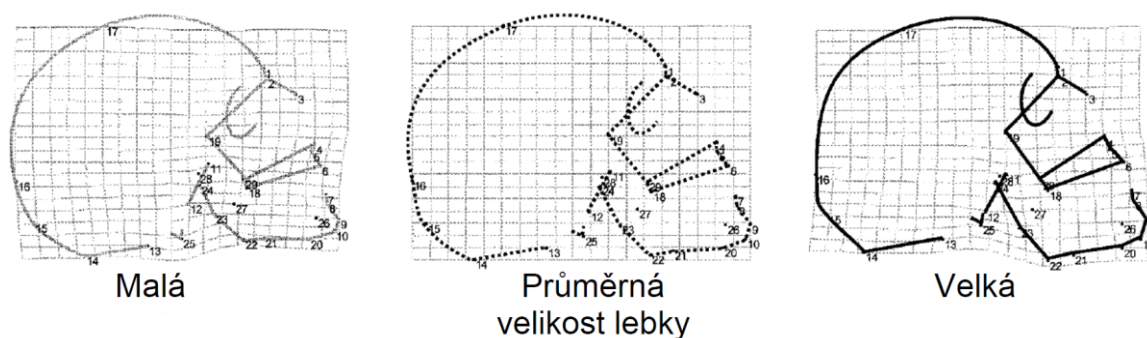
Na základě rozdílného vnímání atraktivity tváře mohou vznikat populační rozdíly v dimorfismu lebky. Tyto rozdíly jsou jak regionální, tak se vyskytují v průběhu času mezi populacemi z různých historických období. Vzhledem k odlišnému kulturnímu prostředí, mohou být faktory regulující pohlavní dimorfismus v současné době jiné než v minulosti (Humphrey et al., 1999; Thayer a Dobson, 2010).

Strava je dalším z aspektů, který může mít vliv na stupeň pohlavního dimorfismu. Pohlavní dimorfismus je výraznější, pokud daná populace žije v příznivějších životních podmínkách a má lepší zdravotní stav (Lazenby, 2001; Saini et al., 2011). Kraniofaciální skelet je část těla, která je kriticky ovlivněna podvýživou. Byly zjištěny významné změny rychlosti a načasování růstu u jedinců, kteří trpěli nějakou formou malnutrice, zejména omezením bílkovin (Golden, 1994). Podvýživa má vliv na všeobecnou organizaci lebky a na rozvoj svalových sil, které vedou k vytváření svalového reliéfu na lebce. Má tudíž velký vliv také na stupeň pohlavního dimorfismu, přičemž přesnost klasifikace hlavně u mužů během malnutrice klesá (Galdames et al., 2008). Tento fakt by mohl být způsoben vlivem podvýživy na pubertální růstový spurt mužů, který je ve větší míře hormonálně kontrovan než u žen (Oettlé et al., 2009).

1.1.6 Alometrie lebky

Alometrie zkoumá závislost tvarových proměnných na velikosti studovaného objektu (např. Bookstein, 1989; Zelditch et al., 2004; Lieberman, 2011; Mitteroecker et al., 2013). Alometrický efekt na lebkách dospělých jedinců je diskutabilní a výsledky studií protichůdné. Například u současné portugalské populace byla zjištěna závislost mezi velikostí lebky a tvarem neurokrania i viscerokrania. Největší tvarové změny, které jsou závislé na velikosti lebky, se nachází v oblasti dolního obličejě. Větší lebky mají vyšší

processus alveolaris horní čelisti a delší *ramus mandibulae*. Alveolární oblast se díky tomu stává prognátní (Rosas a Bastir, 2002) (Obr. 8).



Obr. 8. Tvarové změny lebky spojené s měnící se velikostí lebky. Deformace ohebné mřížky znázorňuje odlišnost od průměrného tvaru lebky (upraveno podle Rosas a Bastir, 2002).

V další studii lebek Euroameričanů i Afroameričanů naopak závislost tvaru a velikosti lebky u žádného z pohlaví prokázána nebyla, velké i malé lebky měly stejný tvar (Kimmerle et al., 2008). Stejně výsledky přineslo zkoumání tvaru a velikosti mozku, jehož velikost a tvar kopíruje neurokranium. Alometrická korelace zde byla příliš slabá, ačkoliv u větších mozků došlo k relativnímu zvětšení jejich posteriorní části. Tyto změny ale tvořily pouze 3% tvarové variability (Bruner et al., 2010). Práce Mitteroecker et al. (2013), která zkoumala alometrické korelace na obličeji, také nenašla statisticky signifikantní závislost mezi jeho tvarem a velikostí.

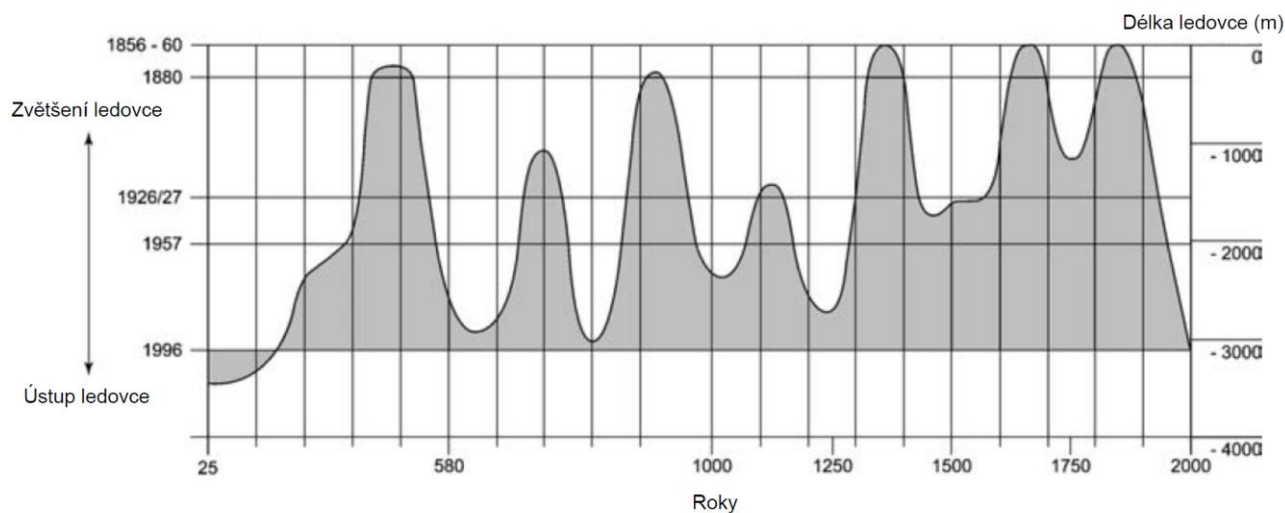
Pokud bychom se zaměřili na vliv pohlaví na alometrii lebky, slabá korelace se vyskytla ve velikosti nosohltanu. Oblast nosohltanu byla u mužů s většími lebkami větší. Dále se u větších mužských lebek nacházely výraznější drsnatiny v místě svalových úponů. Týká se to na příklad reliéfu *os occipitale* a oblasti *symphysis menti* dolní čelisti. Korelace alometrických změn s pohlavím nebyla zaznamenána v alometrickém vztahu, kde docházelo se zvětšující se velikostí lebky k relativnímu zvětšování obličejového skeletu v porovnání s neurokraniem (Rosas a Bastir, 2002).

1.2 Klimatické a podmínky a výživa ve střední Evropě od raného středověku po současnost

Vzhledem k tomu, že vnější podmínky (klima), může být faktorem ovlivňujícím formování obličejového skeletu (Nicholson a Harvati, 2006), je důležité zmínit také vývoj stravovacích a klimatických podmínek ve střední Evropě v obdobích, ze kterých pocházejí kosterní pozůstatky, které jsme v této práci zkoumali. Hodnotili jsme jedince čtyř populací, které žily na území našeho státu v období zhruba 1200 let: raný středověk (9. – 10. století), vrcholný středověk (11. - 14. století), raný novověk (16. - 18. století) a současná česká populace (21. století).

V raném středověku ve střední Evropě bylo zemědělství na takové úrovni, že poskytovalo dostatek potravin pro celou populaci a lidé pravděpodobně nemuseli trpět podvýživou (Beranová, 2005). Podle historických pramenů v letech 875 až 1194 panovalo na území střední Evropy malé klimatické optimum (Svoboda et al., 2003). Teplota v tomto období byla o 1°C až 1,5°C vyšší než je současný dlouhodobý průměr (Svoboda et al., 2003; Brázdil et al., 2005). V severní a západní Evropě byla situace obdobná. V letech 800 až 1100/1200 teplejší vzduch a vyšší teploty povrchu moře vedly k redukcí výskytu ledovců (Fagan, 2000; Brázdil et al., 2005). Předpokládá se, že ústup ledovců na severní polokouli Země umožnil expanzi Vikingů na Island, do Grónska a do Severní Ameriky (Newfoundland) (Ogilvie et al., 2000; Brázdil et al., 2005). K ústupu velkých ledovců došlo nejen v severní Evropě, ale i po celém světě a to v období mezi lety 900 až 1250/1300 (Behringer, 2010). I v dalších pracích je uváděno trvání středověkého oteplení zhruba až do roku 1300 (Houghton et al., 1992; Raidl a Kalvová, 1998; Cronin et al., 2003).

Od roku 1195 do 1465 byla ve střední Evropě malá doba ledová, jak naznačují historické prameny. Ta měla za následek snížení ekonomické produktivity a sekundárně silnější rozvoj epidemií (Appleby, 1980; Svoboda et al., 2003). Od roku 1270 docházelo k hospodářskému poklesu. Začala se snižovat i zemědělská výroba. Od začátku 14. století došlo ve střední Evropě k několika hladomorům (Beranová, 2005). Studie založené na zkoumání ledovců uvádějí nástup této malé doby ledové kolem roku 1250 (Porter, 1986; Brázdil et al., 2005). Fluktuace délky největšího alpského ledovce ukazuje, že nejdelší byl v letech 1350, 1620 a 1850 (Brázdil et al., 2005) (Obr. 9).



Obr. 9. Fluktuace délky ledovce *Grosser Aletsch* (Alpy, Švýcarsko) v průběhu posledních 2000 let (upraveno podle Brázdil et al., 2005)

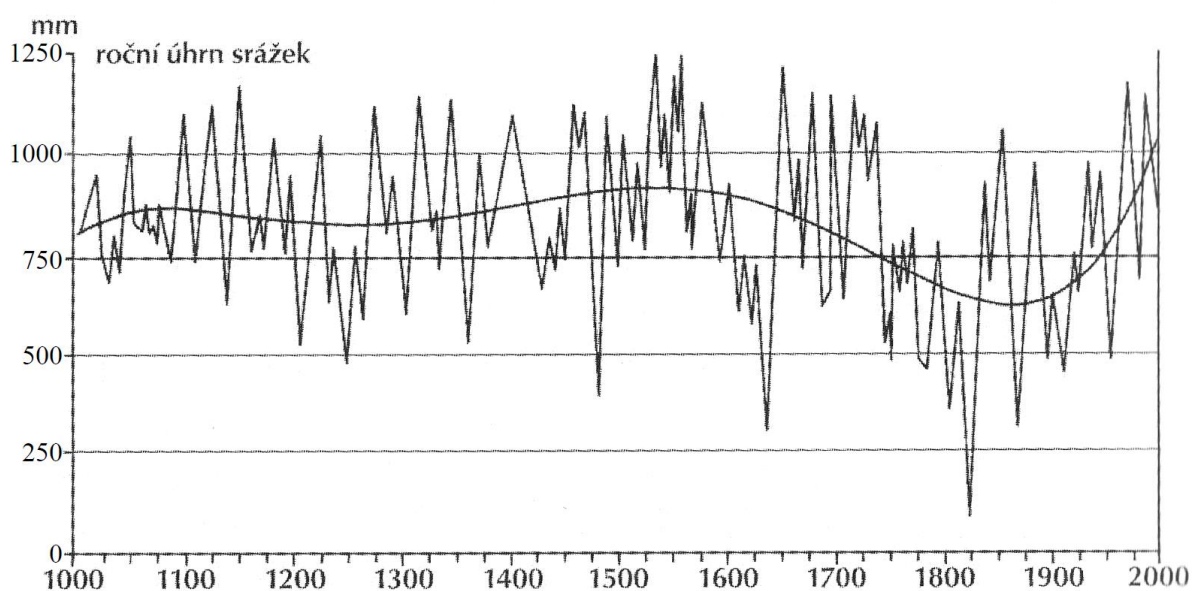
Z historických pramenů se dále dozvídáme, že v letech 1619 až 1897 opět následovalo období malé doby ledové (Appleby, 1980; Svoboda et al., 2003). Kromě toho v raném novověku během třicetileté války lidé trpěli podvýživou hlavně v důsledku vysokých povinných dávek, které se odváděly zejména pro armádu (Beranová, 2005). Hladomor, nejvýznamnější příčina úmrtnosti v období moderní krize, vymizel z většiny západní Evropy na začátku osmnáctého století (Appleby, 1980; Svoboda et al., 2003).

Od roku 1897 do současnosti panuje na území střední Evropy opět klimatické optimum (Appleby, 1980; Svoboda et al., 2003). V důsledku zvýšené průmyslové výroby a používání neobnovitelných zdrojů energie, zejména uhlí, ropy a zemního planu, dochází k výraznému zvýšení emisí CO₂ do atmosféry. Jak rostou emise CO₂ a množství CO₂ v atmosféře, roste také průměrná globální teplota u povrchu Země. V roce 2005 byla průměrná povrchová teplota na Zemi asi 1,0°C vyšší než tomu bylo v roce 1850 během prvních let průmyslové revoluce (Hetherington a Reid, 2010).

Kromě příznivějších klimatických podmínek, které dnes panují, netrpí současné populace střední Evropy podvýživou a všeobecně žijí v příznivějších socioekonomických podmínkách s vyššími životními standardy ve srovnání se všemi sociálními třídami historických populací (např. Dofkova et al., 2001).

Údaje z různých zdrojů o nástupech malých klimatických optim a dob ledových se však částečně rozcházejí. Fyzikálních údaje o vývoji klimatu ukazují, že malé klimatické optimum zde panovalo v 12. až 13. století a začátek malé doby ledové nastal od druhé poloviny 16. století. Tato poslední doba ledová trvala do začátku 19. století (Ložek, 2007). Podle jiných studií proběhlo malé středověké klimatické optimum přibližně v letech 1000 až 1200 nebo 1300. V tomto období byly často teplá a suchá léta a mírné zimy. Oteplení se pohybovalo jeden až dva stupně nad průměrem oproti „normálnímu období“ v letech 1931 – 1960 (Lamb, 1965; Behringer, 2010).

Úhrny srážek tato malá klimatická optima a malé doby ledové kopírují (viz Obr. 10).



Obr. 10. Krátkodobé a dlouhodobé kolísání úhrnu srážek ve střední Evropě za posledních 1000 let podle výzkumů geografa Rüdinger Glasera (upraveno podle Behringer, 2010).

2 VÝCHODISKA, PŘEDPOKLADY A CÍLE PRÁCE

Stěžejním cílem disertační práce bylo sledovat změny tvaru a velikosti obličejového skeletu od raného středověku po současnost na základě analýzy lebek ze tří historických období a recentní populace žijící na území České republiky. Východiska a předpoklady, s jakými jsme v praktické části disertace pracovali, jsou pro přehlednost rozdělené do podkapitol podle tematického zaměření hlavních cílů práce. S tímto dělením pracujeme i v ostatních kapitolách disertační práce. Ověření těchto předpokladů tvoří jednotlivé dílčí cíle disertační práce.

Hlavní cíle disertační práce jsou následující:

- Hodnocení velikostních a tvarových rozdílů mezi populacemi u skeletu horního obličeje (dále horní obličej; zde hodnocená část skeletu horního obličeje bude definována v metodologické části práce) dolní čelisti a patra v časovém období od raného středověku po současnost (tj. během posledních zhruba 1200 let).
- Zjištění síly korelace mezi horním obličejem, dolní čelistí a patrem. Porovnání rozdílů ve vývoji horního obličeje, dolní čelisti a patra.
- Sledování pohlavního dimorfismu velikosti a tvaru horního obličeje, dolní čelisti a patra a vývoj pohlavního dimorfismu během posledních zhruba 1200 let.
- Hodnocení případných alometrických vztahů u horního obličeje, dolní čelisti a patra v populacích z jednotlivých časových období s ohledem na pohlaví jedinců.

2.1 Vývoj obličejového skeletu za posledních 1200 let

2.1.1 Velikostní změny

Variabilita stavby obličeje je ovlivněna genofondem populace (např. Krogman, 1967; Nataka, 1984; Harris a Johnson, 1991; Kohn, 1991). Vedle genetické složky hraje významnou roli vliv vnějších faktorů, tj. klimatické a sociálně-ekonomické podmínky (výživa, charakter stravy apod.) (Nicholson a Harvati, 2006; Lieberman, 2011). Předpokládali jsme, že celková velikost obličejového skeletu bude reflektovat vliv vnějších podmínek. Lepší vnější podmínky by se měly projevit zvětšením velikosti zkoumaných

morfológických celků. V důsledku změn vnějšího prostředí, ke kterým dochází od průmyslové revoluce, by měla být velikost obličejového skeletu největší u současné populace (Jantz a Jantz, 2000; Jonke et al., 2007). Tyto změny vnějšího prostředí zahrnují jak zlepšení socioekonomických podmínek současné populace, tak klimatické změny (např. Brázdil et al., 2005; Uliaszek et al., 2012).

Vývoj mužského faciálního skeletu během pubertálního růstového spurtu je více ovlivněn působením exogenních faktorů než vývoj u žen (Cole, 2000; Stinson, 2005; Oettlé et al., 2009). To má za následek, že muži citlivěji reagují na změny vnějšího prostředí (Galdames et al., 2008; Oettlé et al., 2009). Proto jsme u mužů očekávali výraznější kolísání velikosti zkoumaných morfológických struktur v závislosti na vnějších podmínkách. Předpokládali jsme, že více patrné bude toto kolísání u mužských dolních čelistí, jelikož morfologie dolní čelisti je pod výraznějším vlivem vnějších podmínek (např. Varrela, 1992; Lieberman, 2011).

2.1.2 Tvarové změny

Velikost lebky a obličejového skeletu je více stabilní než tvar lebky (Vasulu a Pal, 1989; Jantz a Jantz, 2000; Jonke et al., 2007). Proto jsme předpokládali, že tvarové rozdíly obličejového skeletu mezi zkoumanými populacemi budou větší než velikostní rozdíly.

Mezi současnou a raně novověkou populací jsme opět očekávali největší tvarové rozdíly. Tyto rozdíly jsou, stejně jako v případě velikostních rozdílů, způsobené rapidními změnami vnějšího prostředí, ke kterým došlo v období od raného novověku do současnosti (např. Varrela, 1992; Lieberman, 2011). K tvarovým rozdílům odlišujícím současnou a raně novověkou populaci patří zmenšení šířky obličeje (Jantz a Jantz, 2000; Buretić-Tomljanović et al., 2006; Weisensee a Jantz, 2011), zvětšování šířky patra (Weisensee a Jantz, 2011), zúžení a prodloužení dolní čelisti u současné populace (Martin a Danforth, 2009). Jako další oblast větších změn obličejového skeletu v současnosti bývá uváděna anteriorní část horní čelisti (Jonke et al., 2007). *Processus coronoideus* dolní čelisti je také místem větších tvarových změn (Jonke et al., 2007).

Tvarová variabilita obličejového skeletu historických populací byla v dřívějších studiích porovnávána jen velmi zřídka, proto nemáme srovnávací informace o vývoji obličejového skeletu v námi zkoumaném časovém období. Očekávali jsme, že podobnou morfologii obličejového skeletu budou mít populace, které žily v obdobných vnějších podmínkách.

Týká se to vrcholně středověké a raně novověké populace, jelikož zde zkoumaní jedinci byli příslušníky středních vrstev a městského obyvatelstva (Hanáková et al., 1988; Stránská, 1997, 1998; Měřínský a Klápště, 2008; Kováčik a Zezula, 2009; Zezula et al., 2010; Kozák, 2009) a zároveň obě populace žily v období malé doby ledové (např. Appleby, 1980; Svoboda et al., 2003).

2.2 Modularita obličejového skeletu

Jelikož lidská lebka se skládá z modulů, které jsou částečně samostatné (Bastir a Rosas, 2005; Wellens et al., 2013), předpokládali jsme i u zde hodnocených morfologických celků obličejového skeletu jistou samostatnost.

Morfologie dolní čelisti je více ovlivněna vnějším prostředím než morfologie skeletu horního obličej, pokud sem není zahrnuta oblast alveolárního výběžku (Smith, 2009; Wellens et al., 2013). To poukazuje také na relativní samostatnost těchto dvou funkčních elementů. Jelikož dolní čelist je pod přímým vlivem žvýkacích sil a je více ovlivněna vnějším prostředím a stravou (Kaifu, 1997; Martin a Danforth, 2009; Weisensee a Jantz, 2011), předpokládali jsme, že vývojové změny dolní čelisti budou větší a rychlejší než vývojové změny horního obličej (Harvati a Weaver, 2006; Smith, 2009).

V případě patra jsme očekávali korelaci jak s dolní čelistí z důvodu obdobně silného působení vnějších podmínek na oba tyto morfologické celky (Paschetta et al., 2010), tak s horním obličejem, jelikož patro je tvořeno kostmi horního obličej (např. Šmahel, 2001).

2.3 Pohlavní dimorfismus obličejového skeletu

2.3.1 Velikostní pohlavní dimorfismus

Na základě předešlých studií jsme předpokládali, že nalezneme statisticky signifikantní velikostní pohlavní dimorfismus obličejového skeletu (např. Kimmerle et al., 2008; Gonzalez et al., 2011).

Míra velikostního pohlavního dimorfismu může být ovlivněna vnějším prostředím a to především stravou. Nedostatek stravy může způsobit nižší stupeň pohlavního dimorfismu (Varrela, 1992; Lieberman, 2011). Předpokládali jsme nejvyšší stupeň velikostního pohlavního dimorfismu u současné populace, jelikož tyto jedinci žijí v nejlepších životních podmínkách v porovnání s ostatními populacemi (např. Dofkova et al., 2001; Wescott

a Jantz, 2005; Weisensee a Jantz, 2011) a nejmenší u vrcholně středověké a raně novověké populace, kde byly podmínky ze zde hodnocených populací nejméně příznivé (Hanáková et al., 1988; Stránská, 1997, 1998; Měřínský a Klápště, 2008; Kováčik a Zezula, 2009; Zezula et al., 2010; Kozák, 2009).

2.3.2 Tvarový pohlavní dimorfismus

Předpokládali jsme na základě předchozích studií, že bude nalezen nejen velikostní pohlavní dimorfismus, ale také tvarový pohlavní dimorfismus obličejového skeletu (např. Franklin et al., 2008; Bigoni et al., 2010; Gonzalez et al., 2011). Stupeň tvarového pohlavního dimorfismu obličejového skeletu je populačně specifický (Garvin a Ruff, 2012), proto jsme i v naší práci očekávali, že bude mít různou míru v jednotlivých populacích. Chtěli jsme zjistit, zda vnější podmínky stejně jako v případě velikostního pohlavního dimorfismu (Varrela, 1992; Lieberman, 2011) mají vliv na míru tvarového pohlavního dimorfismu. Jestliže jedinci žijí v příznivých vnějších podmínkách, na vývoj kostí působí menší množství negativních vnějších vlivů, umožní to úplné vyvinutí mužských obličejových rysů (Loth a Henneberg, 1996; Vodanović et al., 2006).

Na základě dřívějších výsledků jsme očekávali, že horní obličej bude vykazovat větší stupeň tvarového pohlavního dimorfismu než dolní čelist, jelikož byl klasifikován jako oblast lebky, kde se dimorfismus projevuje nejvíce (Bigoni et al., 2010). Konkrétněji se jedná o supraorbitální oblast (Gonzalez et al., 2011).

U dolní čelisti byl předpoklad, že velký stupeň tvarového pohlavního dimorfismu se bude vyskytovat v oblasti jejího úhlu (např. Steyn a İşcan, 1998; Rosas et al., 2002), jelikož se do této oblasti upínají svaly podílející se na žvýkání (např. Vodanović et al., 2006). Další místa, která jsou v literatuře uváděna jako místa velkého stupně pohlavního dimorfismu, je *processus coronoideus*, *processus condylaris* a *ramus mandibulae* (např. Acsádi a Nemeskéri, 1970; Rosas et al., 2002; Vodanović et al., 2006). Jako oblast s malým stupněm pohlavního dimorfismu bývá zmiňována *symphysis menti* (Humphrey et al., 1999; Franklin et al., 2007a, 2008).

Nakonec jsme chtěli ověřit, zda některé znaky pohlavního tvarového dimorfismu jsou populačně specifické, jako je tomu u historicky nebo geograficky vzdálenějších populací (Franklin et al., 2008; Walker, 2008; Lestrel et al., 2011).

2.4 Alometrie obličejového skeletu

Nejprve jsme chtěli zjistit, zda obličejový skelet studovaných populací bude vykazovat statisticky signifikantní alometrické korelace, jelikož výsledky dřívějších studií nejsou v tomto směru jednotné. Práce autorů Kimmerle et al. (2008) žádnou závislost velikosti na tvaru zkoumaných lebek nenašla. Na druhou stranu alometrické změny se podařilo prokázat při zkoumání současných populací (Rosas a Bastir, 2002; Velemínská et al., 2012). Na základě výsledků těchto studií jsme chtěli otestovat, zda u obličejového skeletu současné populace nalezneme alometrické vztahy a zda budou stejného charakteru jako dříve zjištěné korelace.

3 MATERIÁL

Existence trendů ve vývoji velikosti a tvaru obličejového skeletu v průběhu posledních tisíc dvě stě let byla studována u souboru lebek včetně dolních čelistí dospělých jedinců na území našeho státu. Celkem se jednalo o 329 lebek, 183 lebek bylo mužských a 146 ženských. Kostry pocházely celkem ze čtyř období od raného středověku po současnost. Počet jedinců a zastoupení mužů a žen v jednotlivých populacích je uveden v tabulce 1.

TABULKA 1. Počet lebek jedinců použitých v disertační práci

| Populace | Muži | Ženy | Celkem |
|-------------------------|------|------|--------|
| Raný středověk (RS) | 54 | 51 | 105 |
| Vrcholný středověk (VS) | 35 | 19 | 54 |
| Raný novověk (RN) | 35 | 29 | 64 |
| Recent (RE) | 59 | 47 | 106 |
| Celkem | 183 | 146 | 329 |

Podmínkou pro zařazení jedinců do studie byl dobrý stupeň zachovalosti lebky bez přítomnosti patologických změn a atrofí, které by mohly ovlivnit morfologii obličejového skeletu. Taktéž byla vyžadována přítomnost dolní čelisti bez intravitálních ztrát zubů. U recentní žijící populace byli do studie zařazeni opět jedinci bez patologických změn, které by ovlivňovaly morfologii obličejového skeletu a jedinci bez intravitálních ztrát zubů.

Z důvodu nízkých četností dobře zachovaných lebek jsme museli do hodnocených souborů zařadit jedince širšího věkového rozpětí. Proto se jejich věk pohyboval od 20 do 60 let. Informace o věku jedinců byly převzaty z předešlých studií (Tab. 2), kde byl věk odhadnut na základě kombinace metod podle Ferembach et al. (1980), Lovejoy (1985), Brooks a Suchey (1990), Buikstra a Ubelaker (1994), Buckberry a Chamberlain (2002) a Schmitt et al (2002). Odhad pohlaví byl také převzat z dřívějších studií (Tab. 2). Zde u jedinců s dochovanou pávní bylo pohlaví určeno na základě primární pohlavní diagnózy (Bruzek, 2002; Murail et al., 2005) ; u ostatních koster bylo pohlaví určeno pomocí sekundární pohlavní diagnózy (Brůžek a Velemínský, 2006) s přihlédnutým k morfologii

celého skeletu (Dobisíková, 1999). Tyto odhady pohlaví byly zkontrolovány pomocí morfoskopické Brůžkovy metody (2002).

TABULKA 2. Přehled raně a vrcholně středověkých lokalit využívaných v disertační práci

| Období | Lokalita | Publikace |
|--------|------------------------|--|
| RS | Mikulčice, I. Kostel | Stloukal (1963) |
| | Mikulčice, II. kostel | Stloukal (1963), Brůžek a Velemínský (2006), Brůžek (2013) |
| | Mikulčice, III. kostel | Stloukal (1967), Brůžek a Velemínský (2006), Brůžek (2013) |
| | Mikulčice, IV. kostel | Stloukal (1969), Brůžek a Velemínský (2006) |
| | Mikulčice, VI. kostel | Stloukal (1964) |
| | Mikulčice, IX. kostel | Hanáková (1988) |
| | Mikulčice-Kostelisko | Velemínský et al. (2005) |
| | Mikulčice-Klášteřisko | Stloukal a Hanáková (1985) |
| VS | Praha - Malé náměstí | Kuželka (2011), Starec (2011) |
| | Praha - Klárov | Stránská (1998) |
| | Praha - Týnský chrám | Stránská (1997) |
| | Praha - sv. Benedikt | Hanáková et al., (1988) |
| | Oškobrň | Blajerová (1974 a, b) |
| | Nesvěstice (Nespěšice) | Brych (1989), Stloukal (2008) |
| | Žatec | Schmitt et al. (2001) |
| | Radomyšl | Blajerová (1974c) |
| | Sázavský klášter | Blajerová (1980, 1982) |

Zkratky viz Tab. 1.

3.1 Raný středověk

Nejstarší zkoumaný populační vzorek pochází z raného středověku (9. až 10. století) z Mikulčic. Mikulčice byly jedním z hlavních center Velkomoravské říše. Jednalo se o sídlištní aglomeraci, kde byla prokázána akumulace dosud největšího množství kostelů ze všech velkomoravských lokalit. Pohřebiště se obvykle vyskytovala v okolí těchto kostelů (Poláček, 2008; Garcin et al., 2010). Studované kosterní pozůstatky pravděpodobně náleží příslušníkům vyšší sociální třídy. Tento předpoklad je založen na lokaci hrobů a na charakteru hrobové výbavy těchto jedinců (např. Hrubý, 1955; Poláček, 2008). Studované

lebky pochází z území tzv. mikulčického hradu (pohřebiště u I., II., III. a IV. kostela) a podhradí (Mikulčice-Kostelisko, Mikulčice-Klášteřisko a pohřebiště u VI. a IX. kostela).

3.2 Vrcholný středověk

Chronologicky mladší soubor kosterních pozůstatků je z vrcholného středověku (11. až 14. století). Tito jedinci pocházejí z různých pohřebišť nacházejících se ve středních, západních, severních a jižních Čechách. Jedná se o pražská pohřebiště z Prahy 1 - Malého náměstí, Klárova, kostelu Matky Boží před Týnem a kostela sv. Benedikta. Mimopražské lokality tvoří pohřebiště z Oškobrhu, Nesvetic, Žatce, Radomyšli a Sázavského klášteřa. Podle lokace a charakteru pohřebišť se jedná zpravidla o městské obyvatelstvo a příslušníky střední sociální vrstvy (Hanáková et al., 1988; Stránská, 1997, 1998; Měřínský a Klápště, 2008).

3.3 Raný novověk

Další soubor hodnocených kosterních pozůstatků pochází z raného novověku (16. až 18. století), z tzv. Nového hřbitova v Opavě. Hřbitov se nachází v místě dnešního pivovaru na severozápadním okraji historického jádra Opavy. Rozbor dochovaných písemných pramenů datoval vznik hřbitova do 70. až 80. let 16. století, přičemž za nejstarší známý letopočet dokládající existenci hřbitova bylo možné označit rok 1588. Doba jeho zrušení je známa přesně. Svému účelu přestalo pohřebiště sloužit na podzim roku 1789, kdy bylo v souvislosti s celkovou reorganizací hřbitovní sítě města Opavy s konečnou platností úředně uzavřeno. Bylo zde pohřbíváno městské obyvatelstvo Opavy a s různou intenzitou i obyvatelé z okolních vesnic. Současně se tento hřbitov jako jediné pohřebiště ve městě pravidelně stával místem posledního spočinutí evangelíků (Kováčik a Zezula, 2009; Zezula et al., 2010). Vzhledem k umístění a typu hřbitova předpokládáme, že zde byli pohřbíváni zástupci nižší a střední sociální vrstvy (Kováčik a Zezula, 2009; Kozák, 2009; Zezula et al., 2010).

3.4 Recentní období

Do studie jsme dále zařadili i současnou českou populaci. Jednalo se o jedince, kteří podstoupili CT (Computed tomography) vyšetření na radiodiagnostickém oddělení

v nemocnici Na Homolce v Praze. Každý jedinec, který byl vyšetřen na CT, byl indikován k vyšetření CT mozku či lebky z medicínského důvodu. Nejednalo se ovšem o patologické změny, které by mohly vést ke změně morfologie lebky. Pacienti podepsali informovaný souhlas s použitím jejich anonymizovaných dat k vědeckým účelům. Jedinci byli ve věku 21 až 83 let. Nejstarší z nich byli vyloučeni z té části studie, kde by věk mohl ovlivnit tvar zkoumaných částí lebky. Týká se to především dolní čelisti, jejíž morfologie je závislá na zdravotním stavu chrupu a hlavně na intravitálních ztrátách zubů. (např. Doual et al., 1997; Albert et al., 2007; Urbanová, 2009).

4 METODY

4.1 Akvizice dat

4.1.1 CT-snímky

Morfologie obličejového skeletu byla zkoumána na základě CT-snímků, které jsme vyhotovili jak pro lidské kosterní pozůstatky minulých populací, tak u současné populace.

Vyšetření kosterního materiálu bylo provedeno pomocí CT Somatom Sensation 16 (Siemens, Erlangen Německo) na radiodiagnostické klinice v nemocnici na Bulovce (Praha). Každá série CT-snímků byla tvořena řezy s parametry: vzdálenost řezů 0,75mm; 0,4 mm kernel kostní tkáň H60 (rekonstrukční výpočetní algoritmus pro kostní tkáň).

U současné české populace byla získaná data nejprve zrekonstruována pro medicínské účely podle dané diagnózy a následně přepočítána podle protokolu pro zobrazení lebky pro účely morfometrie. Protokol obsahoval vždy dva různé soubory dat. První série byla tvořena řezy vzdálenými 0,75 mm a dalšími parametry 0,4 mm kernel měkké tkáně H10 (rekonstrukční výpočetní algoritmus pro měkké tkáně). Druhá série se skládala z řezů vzdálených také 0,75 mm a dalšími parametry 0,4 mm kernel kostní tkáň H60 (rekonstrukční výpočetní algoritmus pro kostní tkáň).

Všechny CT-snímky byly převedeny do standartního datového a komunikačního formátu, který slouží pro uchovávání a přenos radiologických dat mezi počítači – tzv. DICOM formát (*digital imaging and communications in medicine*). CT-snímky jedinců současné populace byly navíc anonymizovány.

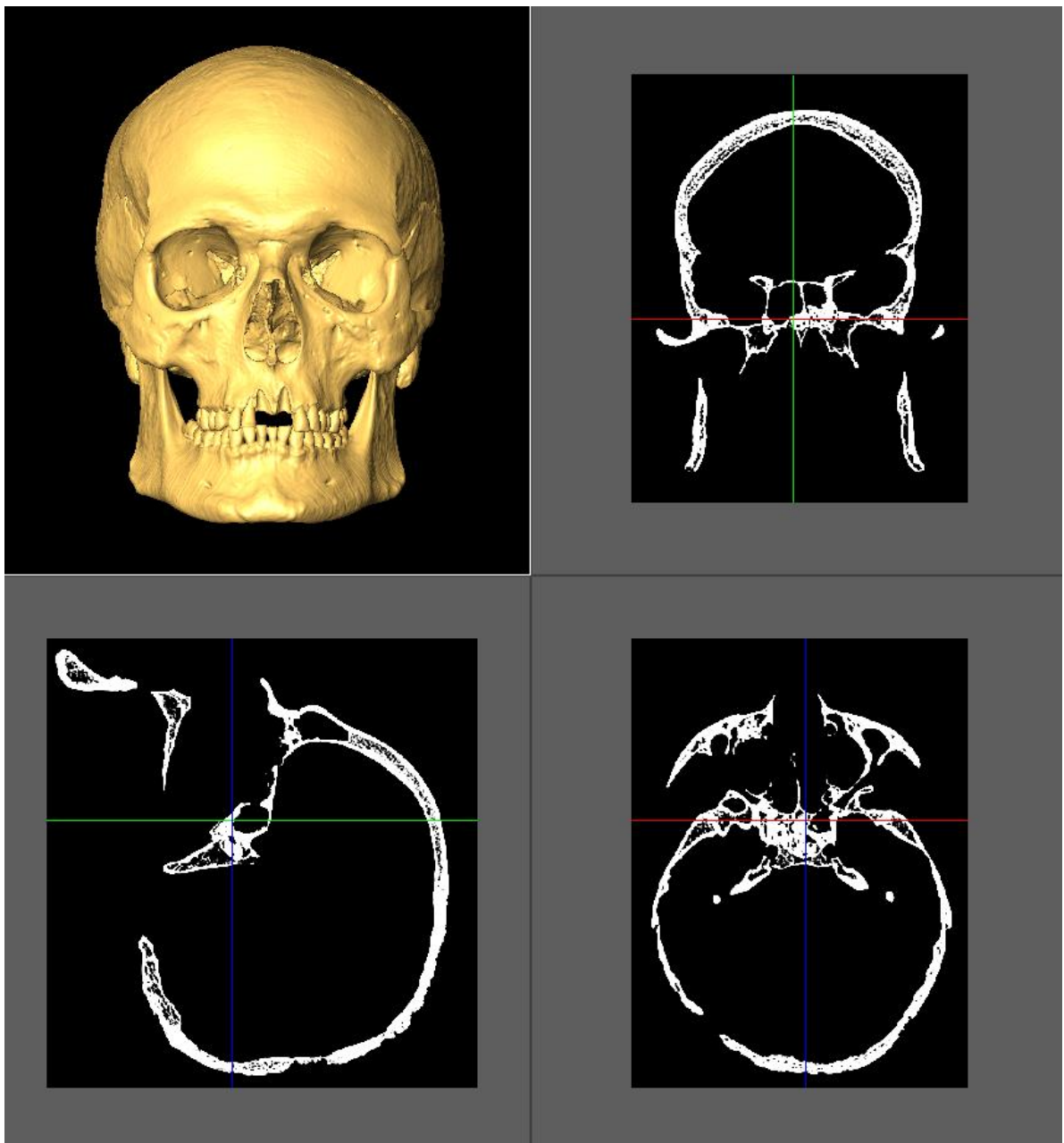
4.1.2 Segmentace CT-snímků

Data z CT-vyšetření se skládají z mnoha paralelních řezů procházejících vyšetřovanou částí těla, v případě této práce hlavou. Jde o tzv. tomografické vrstvy. Na těchto řezech jsou zobrazeny všechny zkoumané tkáně. Když jsme vyšetřovali kosterní materiál historických populací, jednalo se pouze o kostní tkáň (Obr. 11). U jedinců současné populace byla na řezech zobrazena jak kostní tkáň, tak měkké tkáně (Obr. 12). Každá tkáň má jinou hustotu. Této hustotě odpovídá hodnota stupně šedé barvy (*gray value*, GV),

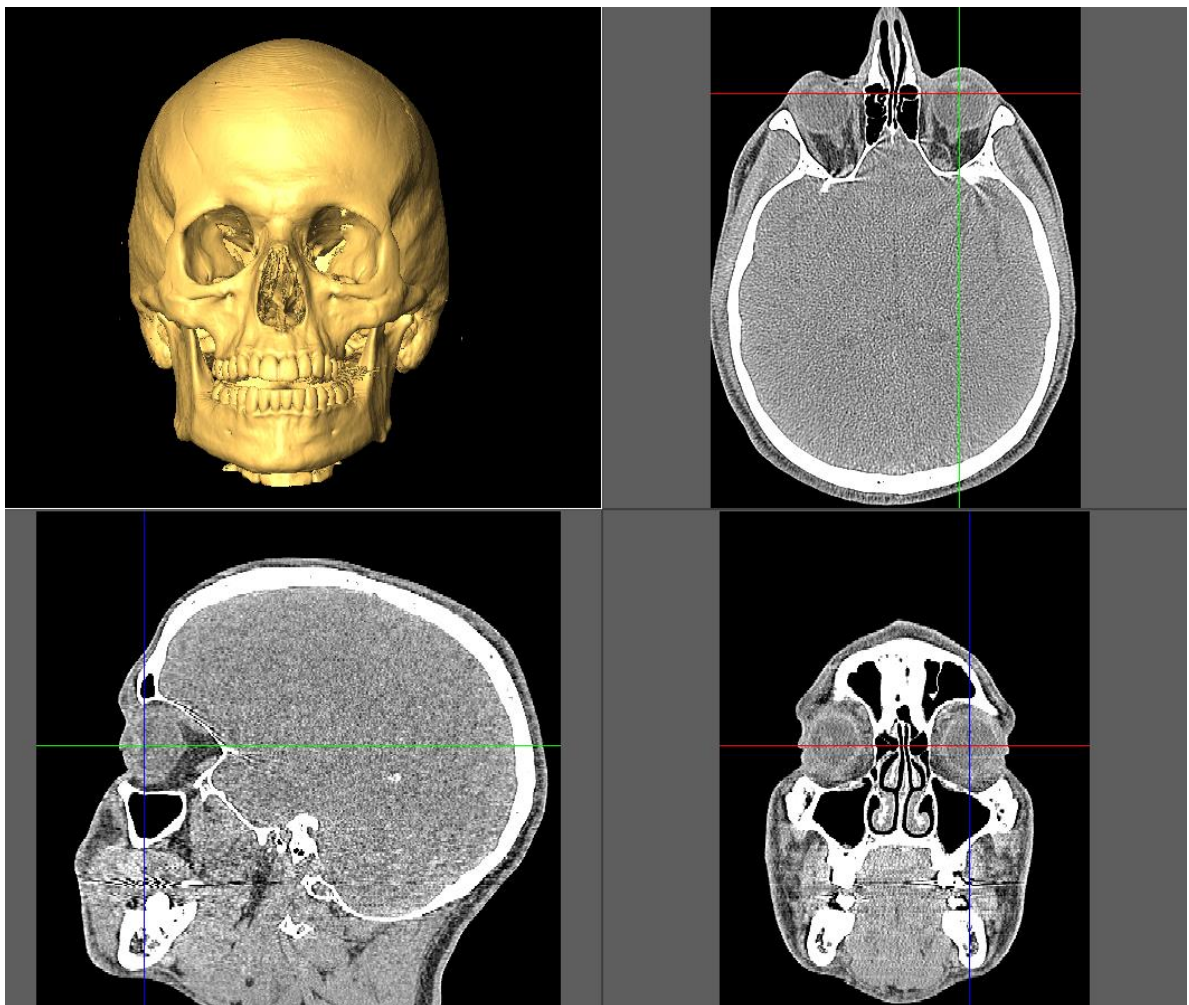
kteřá se v konkrétní vrstvě a na konkrétním místě v rámci vrstvy nachází. Tomografické vrstvy mají určitou tloušťku a jsou složené z kvádrů. Tyto kvádry jsou základní stavební jednotkou, která se nazývá voxel (*volume matrix element*). Je to obdoba jednotky obrazu - pixelu. Voxel je jednotkou objemu a základní stavebním kamenem následné 3D rekonstrukce. Denzita tkání je měřena v rámci těchto jednotlivých voxelů a stupně šedi zobrazují průměrnou absorpci záření v konkrétním voxelu. Tato absorpce je vyjádřena pomocí absorpčních koeficientů. Koeficienty jsou měřeny v denzitních jednotkách (*Hounsfield unit*, HU). Během digitálního převodu hustoty konkrétních tkání jsou pomocí absorpčních koeficientů těmto tkáním přiřazovány odpovídající stupně šedi a vytváří se tím výsledný obraz celé plochy jednoho řezu (např. Eliáš et al., 1998).

Během vlastní 3D rekonstrukce konkrétních orgánů se využívá rozsah GV a hodnota HU odpovídající dané tkáni nebo orgánu. To znamená, že se hledají takové části obrazu, které mají blízké vlastnosti a naměřené fyzikální hodnoty (HU) se převádějí na indexy segmentovaných tkání. V této práci byla použita automatická metoda segmentace tkání, tzv. segmentace pomocí prahování (*thresholding*), která je vhodná pro segmentaci velmi kontrastních oblastí jakou je kostní tkáň (např. Zhang et al., 2010; Rathnayaka et al., 2011).

Z CT-snímků jsme vytvořili trojrozměrné povrchové virtuální modely lebek pomocí softwarů Avizo (verze 6.1) od společnosti Visualization Sciences Group (Burlington, USA; Merignac, Francie) a segmentačního editoru vytvořeného jako nadstavba softwaru vPACS DS (verze 6.0), který laboratoři 3D vizualizačních a analytických metod na zakázku zhotovila společnost Audioscan (Praha, Česká republika) (Obr. 11 a 12).



Obr. 11. Segmentace CT-snímků kosterního materiálu a vytváření 3D počítačového modelu lebky (finální model vlevo nahoře).



Obr. 12. Segmentace CT-snímků hlavy s měkkými tkáněmi a vytváření 3D počítačového modelu lebky (finální model vlevo nahoře).

V některých případech jsme se museli vypořádat s horší kvalitou CT-dat, která byla nejčastěji způsobená přítomností hodnotových artefaktů, tzv. *beam hardening*. Tyto *beam hardening* vytvářejí látky určitých vlastností, v našem případě to byly nejčastěji amalgámové plomby zubů (Obr. 13). Jedinci, kteří měli velké množství plomb a došlo k výrazné degradaci dat, museli být ze studie vyřazeni.

DICOM data byla archivována v digitální podobě pomocí systému PACS (*picture archiving and communications system*).



Obr. 13. Příklad degradace CT-řezu způsobená artefaktem na plombách zubů.

4.1.3 Landmarkové trojrozměrné modely

Obličejový skelet jsme rozdělili do tří morfologických celků, které jsme dále zpracovávali. Jednalo se o skelet horního obličeje, dolní čelist a patro. Při tomto dělení jsme vycházeli ze studie Bigoni at al. (2010). Početní zastoupení jedinců pro jednotlivé oblasti obličejového skeletu a pro populace z jednotlivých časových období je uvedené v tabulce 3.

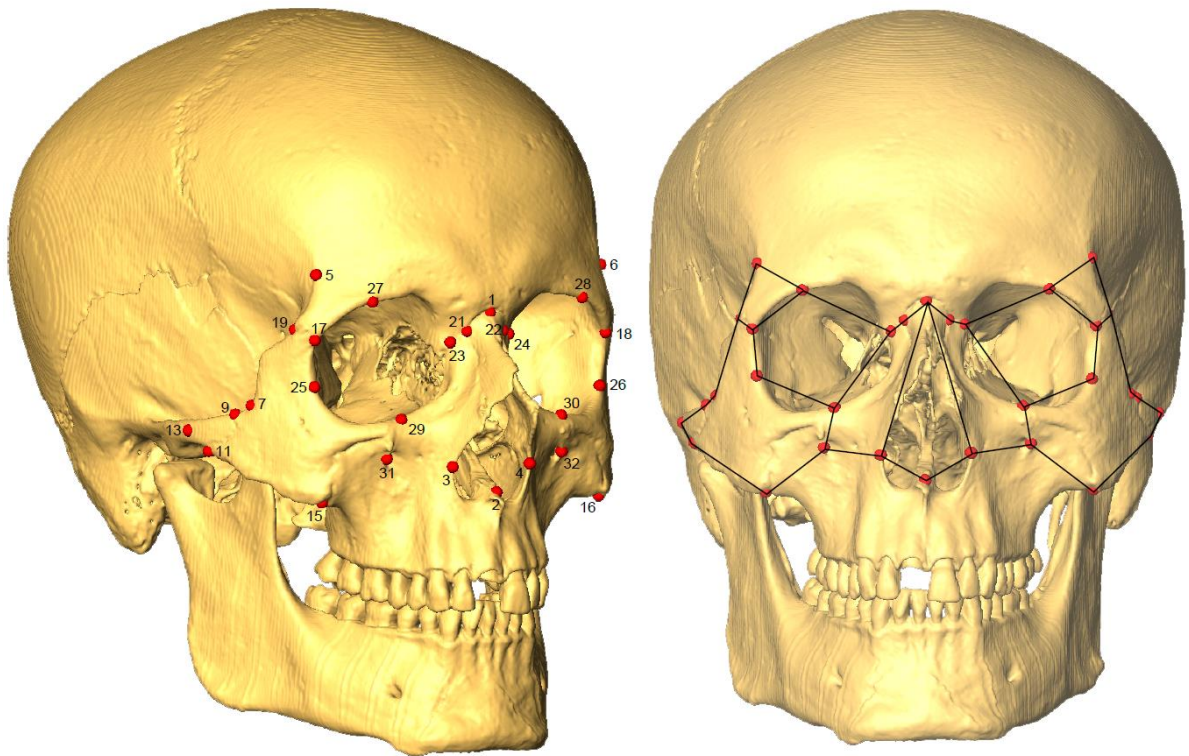
TABULKA 3. Počet jedinců použitých při hodnocení dílčích segmentů obličejového skeletu

| | RS | | VS | | RN | | RE | | Celkem | |
|---------------|------|------|------|------|------|------|------|------|--------|------|
| | Muži | Ženy | Muži | Ženy | Muži | Ženy | Muži | Ženy | Muži | Ženy |
| Horní obličej | 34 | 33 | 35 | 19 | 35 | 29 | 47 | 43 | 151 | 124 |
| Dolní čelist | 45 | 36 | 34 | 19 | 35 | 29 | 49 | 43 | 163 | 127 |
| Patro | 40 | 27 | 16 | 9 | 17 | 8 | 49 | 37 | 122 | 81 |

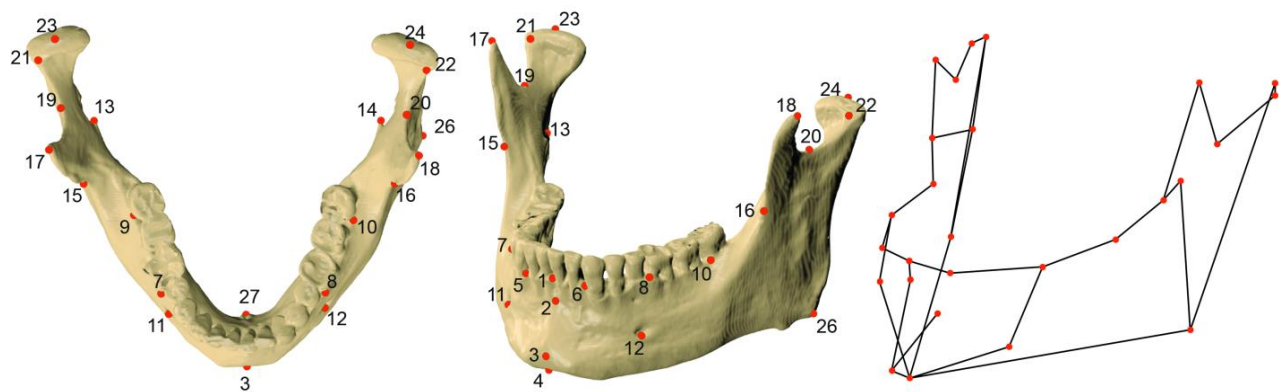
Zkratky viz Tab. 1.

Skelet horního obličej, dolní čelist a patro bylo definováno na základě tzv. význačných bodů – landmarků, které byly naneseny na trojrozměrné počítačové modely. V případě skeletu horního obličej a patra jsme pracovali se stejnými landmarky, jaké byly použity ve studii Bigoni et al. (2010) z důvodu případné komparativní práce, která by umožnila porovnat výsledky těchto dvou studií. Umístění landmarků na dolní čelisti vycházelo především ze studií Nicholson a Harvati (2006) a Rosas a Bastir (2004). Landmarky jsou přesně definované body, které slouží k dalšímu statistickému analyzování morfologie zkoumaných objektů (Bookstein, 1997; Zelditch et al., 2004). Trojrozměrná landmarková data poskytují detailnější vizualizační možnosti a možnosti statistického vyhodnocení změn morfologie zkoumaných předmětů než klasická morfometrická data založená na měření lineárních vzdáleností (Weisensee a Jantz, 2011). Landmarky byly umístěny tak, aby pokrývaly co nejvíce rovnoměrně zkoumané morfologické celky lebky (Obr. 14, 15 a 16). Definice landmarků s odkazy na literaturu, kde jsou body také definovány, jsou uvedené v tabulce 4, 5 a 6.

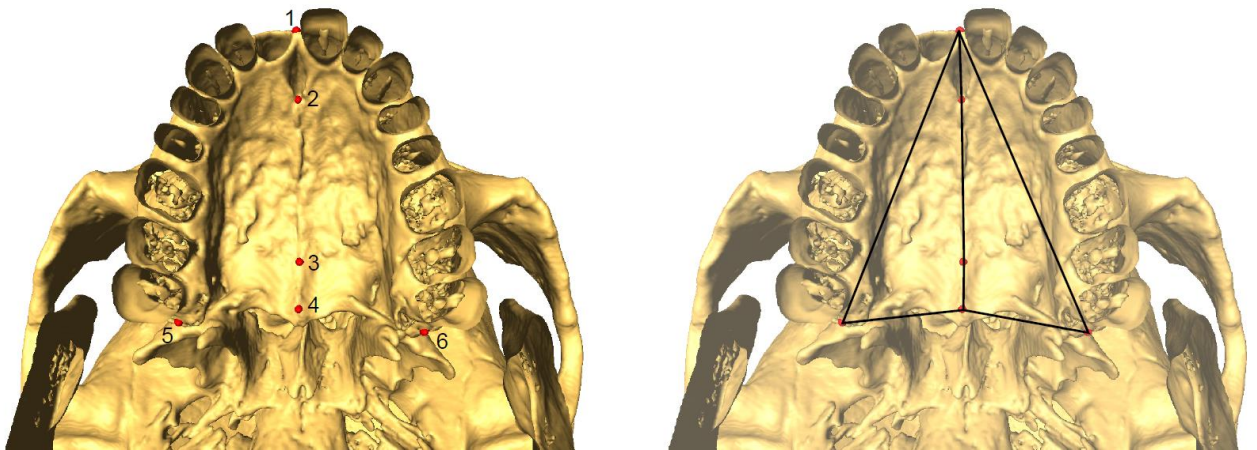
Nanesení landmarků jsme provedli opět pomocí softwarů Avizo (verze 6.1) a vPACS DS (verze 6.0). Pro další statistické zpracování byly koordináty landmarků (x, y, z) převedeny do softwarů MS Excel (verze 2007, 2010) a OpenOffice.org Calc (verze 3.4.1).



Obr. 14. Umístění landmarků na skeletu horního obličeje a z nich vytvořený spojnicový model.



Obr. 15. Umístění landmarků na dolní čelisti a z nich vytvořený spojnicový model.



Obr. 16. Umístění landmarků na patře a z nich vytvořený spojnicový model.

TABULKA 4. Definice landmarků použitých při hodnocení horního obličej

| Číslo ^a | Landmark | Definice | Reference |
|--------------------|------------------------|---|--|
| 1 | Nasion | Průsečík <i>sutura frontonasalis</i> s mediánní rovinou, odpovídá kořenu nosu | Fetter et al. (1967), Viðarsdóttir et al. (2002), Badawi-Fayad a Cabani (2007), Bigoni et al. (2010) |
| 2 | Nasospinale | Bod ležící na průsečíku tečny dolních okrajů <i>apertura piriformis</i> s mediánní rovinou | Fetter et al (1967), Viðarsdóttir et al. (2002), Bigoni et al. (2010) |
| 3, 4 | Apertion | Nejvíce laterálně položený bod na <i>apertura piriformis</i> | Bigoni et al. (2010) |
| 5, 6 | Frontotemporale | Bod v místě největšího přiblížení <i>lineae temporales</i> , nejmenší šířka čela | Fetter et al (1967), Viðarsdóttir et al. (2002), Bigoni et al. (2010) |
| 7, 8 | Jugale | Bod na vrcholu úhlu, který svírá zadní hrana <i>processus frontalis</i> kosti lící a horní hrana <i>processus temporalis</i> kosti lící | Fetter et al (1967), Viðarsdóttir et al. (2002), Bigoni et al. (2010) |
| 9, 10 | Zygotemporale superior | Nejvýše položený bod na <i>sutura zygomaticotemporalis</i> | Viðarsdóttir et al. (2002), Bigoni et al. (2010) |
| 11, 12 | Zygotemporale inferior | Nejnižší položený bod na <i>sutura zygomaticotemporalis</i> | Viðarsdóttir et al. (2002), Bigoni et al. (2010) |
| 13, 14 | Zygion | Nejvíce laterálně položený bod na jařmovém oblouku | Fetter et al (1967), Bigoni et al. (2010) |
| 15, 16 | Zygomaxillare | Nejnižší položený bod na <i>sutura zygomaticomaxillaris</i> | Fetter et al (1967), Viðarsdóttir et al. (2002), Badawi-Fayad a Cabani (2007), Bigoni et al. (2010) |
| 17, 18 | Frontomalare orbitale | Bod, kde <i>sutura zygomaticofrontalis</i> protíná laterální okraj očníce | Fetter et al (1967), Viðarsdóttir et al. (2002), Bigoni et al. (2010) |

METODY

| | | | |
|--------|------------------------|---|---|
| 19, 20 | Frontomalare temporale | Nejvíce laterálně položený bod na <i>sutura frontozygomatica</i> | Fetter et al (1967), Viðarsdóttir et al. (2002), Bigoni et al. (2010) |
| 21, 22 | Maxillonasofrontale | Průsečík <i>sutura frontonasalis</i> a <i>sutura nasomaxillaris</i> | Badawi-Fayad a Cabani (2007), Bigoni et al. (2010) |
| 23, 24 | Maxillofrontale | Průsečík <i>sutura frontomaxillaris</i> a vnitřního okraje orbity (<i>crista lacrimalis anterior</i>) | Fetter et al (1967), Viðarsdóttir et al. (2002), Bigoni et al. (2010) |
| 25, 26 | Ektokonchion | Průsečík příčné osy očnice (rovnoběžné s jejím horním okrajem) s postranní hranou očnice | Fetter et al (1967), Bigoni et al. (2010) |
| 27, 28 | Supraconchion | Bod na průsečíku horního okraje očnice a kolmice spojnice bodů <i>maxillofrontale</i> a <i>ektokonchion</i> | Bigoni et al. (2010) |
| 29, 30 | Subconchion | Bod na průsečíku dolního okraje očnice a kolmice spojnice bodů <i>maxillofrontale</i> a <i>ektokonchion</i> | Bigoni et al. (2010) |
| 31, 32 | Infraorbitale | Nejvíce laterálně položené bod na okraji <i>foramen infraorbitale</i> | Badawi-Fayad a Cabani (2007), Bigoni et al. (2010) |

^a Landmarky se dvěma čísly jsou párové.

TABULKA 5. Definice landmarků použitých při hodnocení dolní čelisti

| Číslo ^a | Landmark | Definice | Reference |
|--------------------|---|---|---|
| 1 | Infradentale | Bod na vestibulárním okraji alveolárního výběžku v mediální rovině mezi prvními řezáky | Fetter et al (1967), Rosas (1995), Cerajewska a Singh (2002), Williams a Richtsmeier (2003), Rosas a Bastir (2004), Nicholson a Harvati (2006), Franklin et al. (2007b) |
| 2 | Supramentale | Nejhlubší místo v mediální rovině v místě <i>symphysis menti</i> (mezi body infradentale a pogonion) | Cerajewska a Singh (2002), Franklin et al. (2007b) |
| 3 | Pogonion | Vrchol brady vpředu, tj. vrchol <i>protuberantia mentalis</i> v mediální rovině | Fetter et al (1967), Cerajewska a Singh (2002), Williams a Richtsmeier (2003), Franklin et al. (2007b) |
| 4 | Gnathion | Nejnižší bod dolní čelisti v mediální rovině v místě <i>symphysis menti</i> | Fetter et al (1967), Rosas (1995), Cerajewska a Singh (2002), Williams a Richtsmeier (2003), Nicholson a Harvati (2006), Franklin et al. (2007b) |
| 5, 6 | C | Bod u vestibulomesiálního okraje špičáku | Rosas a Bastir (2004) |
| 7, 8 | M ₁ | Bod u vestibulomesiálního okraje první stoličky | Rosas a Bastir (2004) |
| 9, 10 | M ₃ | Bod u vestibulomesiálního okraje třetí stoličky | Rosas a Bastir (2004) |
| 11, 12 | Mentale | Nejhlubší bod okraje <i>foramen mentale</i> | Fetter et al (1967), Williams a Richtsmeier (2003), Rosas a Bastir (2004), Nicholson a Harvati (2006), Franklin et al. (2007b) |
| 13, 14 | Foramen mandibulae/ lingula mandibulae | Nejvíce prominující bod na <i>lingula mandibulae</i> nebo ekvivalentní bod na posteriorním okraji <i>foramen mandibulae</i> | Rosas (1995), Rosas a Bastir (2004) |
| 15, 16 | Anterior ramus | Místo největšího prohnutí anteriorní hrany <i>ramus mandibulae</i> nebo ekvivalentní bod na anteriorní hraně v místě nejmenší šířky <i>ramus mandibulae</i> | Rosas a Bastir (2004), Franklin et al. (2007b) |

METODY

| | | | | |
|--------|----------------------|-----------|---|---|
| 17, 18 | Coronion | | Nejvýše poležený bod na <i>processus coronoideus</i> | Rosas (1995), Cerajewska a Singh (2002), Williams a Richtsmeier (2003), Nicholson a Harvati (2006), Franklin et al. (2007b) |
| 19, 20 | Incisura mandibulae | | Nejniže poležený bod v <i>incisura mandibulae</i> | Rosas a Bastir (2004), Nicholson a Harvati (2006), Franklin et al. (2007b) |
| 21, 22 | Kořen condylaris | processus | Bod v místě protnutí <i>processus condylaris</i> a <i>incisura mandibulae</i> | Nicholson a Harvati (2006) |
| 22, 23 | Vrchol mandibulae | caput | Nejvýše položený bod na <i>caput mandibulae</i> | Rosas (1995), Rosas a Bastir (2004), Nicholson a Harvati (2006), Franklin et al. (2007b) |
| 25, 26 | Gonion | | Bod ležící na úhlu dolní čelisti nejvíce dolů a do stran | Fetter et al (1967), Rosas (1995), Cerajewska a Singh (2002), Williams a Richtsmeier (2003), Rosas a Bastir (2004), Nicholson a Harvati (2006), Franklin et al. (2007b) |
| 27 | Genion | | Vrchol <i>spina mentalis interna</i> | Fetter et al (1967), Williams a Richtsmeier (2003), Nicholson a Harvati (2006) |

^a Landmarky se dvěma čísly jsou párové.

TABULKA 6. Definice landmarků použitých při hodnocení patra

| Číslo ^a | Landmark | Definice | Reference |
|--------------------|-------------------|---|--|
| 1 | Prosthion | Bod na horní čelisti, kde v mediánní rovině kostěný výběžek mezi středními řezáky vyčnívá nejvíce dopředu | Fetter et al (1967), Bigoni et al. (2010) |
| 2 | Foramen incisivum | Bod na posteriorním okraji <i>foramen incisivum</i> | Badawi-Fayad a Cabani (2007), Bigoni et al. (2010) |
| 3 | Staurion | Bod na průsečíku <i>sutura palatina mediana</i> a <i>sutura palatina transversa</i> nebo ekvivalentní bod na průsečíku <i>sutura palatina mediana</i> a spojnice druhých molárů | Viðarsdóttir et al. (2002), Badawi-Fayad a Cabani (2007), Bigoni et al. (2010) |
| 4 | Staphylion | Bod na tvrdém patře v místě, kde tečna nejhlubších zářezů zadního okraje patra protíná mediánní rovinu | Fetter et al (1967), Bigoni et al. (2010) |
| 5, 6 | Postalverion | Párový bod na nejposteriornějším okraji <i>processus alveolaris</i> | Bigoni et al. (2010) |

^a Landmarky se dvěma čísly jsou párové.

4.2 *Statistické zpracování dat*

4.2.1 Geometrická morfometrie

Získaná data byla hodnocena pomocí metod geometrické morfometrie, což je metodologický přístup, který umožňuje studovat tvarovou variabilitu a její vztah k dalším proměnným (např. Bookstein, 1997).

Tvar byl dříve klasifikován jako nemetrická vlastnost zkoumaného objektu a je patrný až v minimálně dvourozměrném prostoru. Naproti tomu velikost je možné klasifikovat už v jednorozměrném prostoru prostým měřením délky. Aby bylo možné kvantifikovat tvarové odchylky, potřebujeme alespoň dva parametry, jelikož po normalizaci velikosti ubude jeden stupeň volnosti. Tudiž každý objekt musí zahrnovat alespoň dvě měření. Kvantifikaci tvaru můžeme chápat jako transformaci tvaru nebo tvarových změn z kvalitativních do kvantitativních hodnot. Jinými slovy vyjádřit i tvar a tvarové změny jako vektor reálných čísel. Mezi nejjednodušší metody, které toto umožňují, patří lineární měření úhlů a poměry vzdáleností (indexy) (např. Martin a Saller, 1957; Fetter et al., 1967; Kuželka, 1999). Tyto postupy spadají pod tradiční analytický přístup a tzv. tradiční (klasickou) morfometrii. Její počátky lze vysledovat až do 18. století a v podstatě ještě dále až ke vzniku dnešního pojetí moderní vědy. Mezi práce používající tyto metody patří např. Galton (1888). Výhodou těchto metod v porovnání s pozdějšími metodami analyzování tvaru je technická nenáročnost a z toho dále vyplývající časová a finanční výhodnost (např. Parsons et al., 2003). Proto i v dnešní době mají tyto metody své uplatnění.

Ovšem už od svého počátku tradiční morfometrie čelila kritice z důvodu omezení, která jsou s ní spojena. Jsou to například tyto nedostatky:

- schopnost poskytnout spolehlivé údaje o velikosti zkoumaného objektu, ale málo informací i tvaru objektu (např. Zelditch et al., 2004);
- relativní neschopnost oddělit velikost od tvaru (např. Zelditch et al., 2004);
- omezené množství měřitelných vzdáleností na reálných objektech (např. Zelditch et al., 2004);
- vícenásobné měření na stejném objektu vede k vzájemné korelaci měřených vzdáleností (např. Kuželka, 1999; Zelditch et al., 2004).

Před několika desetiletími byly zavedeny první nové techniky pro hodnocení morfologie objektů (Brown a Barrett, 1964; Lu, 1965) a na konci 80. a začátku 90. let došlo k posunu od tradiční morfometrie. Tento posun způsobily metody, které umožnily zachycení jak velikosti, tak tvaru zkoumaných struktur a další možné statistické vyhodnocení získaných dat a uchování těchto informací. V roce 1993 byl soubor těchto metod nazván geometrická morfometrie (Rohlf a Marcus, 1993). Podle definice je morfometrie kvantitativní popis, analýza tvaru a tvarové variability v biologii (Rohlf, 1999) a geometrická morfometrie je podskupina morfometrických metod, která je schopná uchovat kompletní informace o relativních prostorových uspořádáních dat v průběhu analýz. Přesněji řečeno, je to soubor postupů, jejichž cílem je usnadnit transformaci kvalitativní informace o morfologii zkoumaného objektu na kvantitativní charakter dat (Slice, 2007). Bookstein (1996) definoval geometrickou morfometrii jako soubor statistických metod, které kombinují nástroje z geometrie, počítačové grafiky a biometriky pro multivariační analýzu biologické tvarové variability.

To co začalo jako výzkum malé uzavřené skupiny lidí (Fred Bookstein, F. James Rohlf, Norman MacLeod), se stalo koherentními analytickými metodami, které infiltrovaly do převážné většiny oborů biologie. Mají své uplatnění i mimo biologické obory jako je např. geologie, lékařství, archeologie (např. Brandle a Saragusti, 1996). I nyní dochází k postupnému vylepšování a rozšiřování možností využití geometrické morfometrie v návaznosti na lepší porozumění teoretických východiskům, na kterých je geometrická morfometrie vystavěna (Adams et al., 2004). Geometrická morfometrie se stala jedním z nejrychleji se vyvíjejících se metod v biologii a průběh vývoje můžeme sledovat např. v pracích Rohlf (1990), Bookstein (1997), Richtsmeier et al. (2002), Adams et al. (2004), Slice (2007), Klingenberg (2011), Mitteroecker et al. (2013) atd.

Pokud zaznamenáme souřadnice nějakého konkrétního objektu, jako například polohu bodů na lebce, získáme tím informace o tvaru a velikosti objektu, ale také o orientaci a poloze tohoto objektu v prostoru.

Naším úkolem bylo tyto informace oddělit a vyhodnotit zvlášť informaci o velikosti a tvaru zkoumaných objektů a odfiltrovat informace o orientaci a poloze objektů v prostoru. Tvar byl definován jako geometrická vlastnost objektu, která je nezávislá na

jeho velikosti, poloze a orientaci. Z takovéto definice pro tvarovou analýzu vyplývá několik vzájemně souvisejících důsledků:

- tvarová složka použitá ve tvarové analýze, musí být nezávislá na velikosti, poloze a orientaci zkoumaných objektů (což znamená, že analyzovanými objekty můžeme otáčet, měnit jejich velikost a posunovat jimi, aniž bychom tím ovlivnili jejich tvar);
- pokud podle určitého algoritmu sjednotíme velikosti, polohu a orientace zkoumaných objektů, můžeme jejich zbývající geometrické rozdíly považovat za rozdíly tvarové (např. Bookstein, 1997; Zelditch et al., 2004; Slice, 2005; Mitteroecker et al., 2013).

V této práci jsme také hodnotili zvláště tvarovou a velikostní variabilitu populací z jednotlivých historických období. Pro všechny tyto statistické analýzy a vizualizaci výsledků jsme použili software MorphoJ (verze 1.03d) (Klingenberg, 2011), Past (verze 2.17c) a R (verze 2.13.1), což jsou volně přístupné softwary. Dále jsme využili aplikace vytvořené pro tuto práci, které byly napsány opět ve volně přístupných softwarech Python (verze 2.7) a Octave (verze 3.2.4).

4.2.2 Velikost

4.2.2.1 Středová velikost (centroid size, CS)

Středová velikost (*centroid size*, CS) je v geometrické morfometrii nejčastěji používaná hodnota k analyzování velikosti zkoumaných objektů (Rohlf a Slice, 1990; Zelditch et al., 2004), proto byly velikostní rozdíly mezi populacemi a mezi muži a ženami zkoumány právě pomocí středové velikosti. Středová velikost je definována jako druhá odmocnina sumy čtverců vzdáleností jednotlivých landmarků od těžiště zkoumaného objektu (Zelditch et al., 2004). Středová velikost (CS) konfigurace (X) je také vyjádřena vzorcem:

$$CS(X) = \sqrt{\sum_{i=1}^K \sum_{j=1}^M (X_{ij} - C_j)^2}$$

kde se sčítá přes řádky i a sloupce j matice X . Matice X má dimenzi $K \times M$. K je počet landmarků a M je počet souřadnic landmarků. X_{ij} je standardní notace lineární algebry a udává hodnotu na i -tém řádku a j -tém sloupci v matici X . C_j znamená j -tou složku pozice

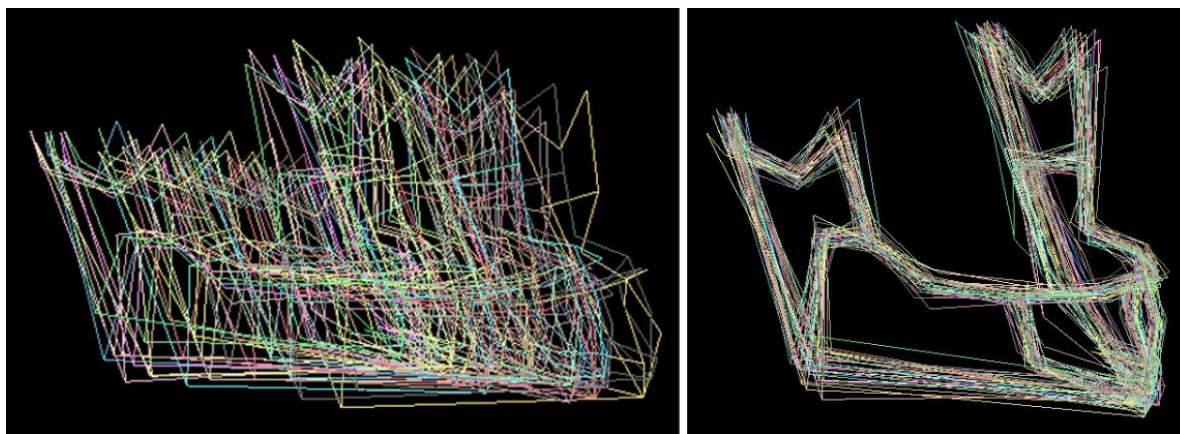
těžiště, C_1 je X-souřadnice těžiště, C_2 je Y-souřadnice těžiště objektu a C_3 je Z-souřadnice těžiště objektu (Zelditch et al., 2004).

Statistická signifikance rozdílů mezi zkoumanými středovými velikostmi byla ověřena pomocí dvoj-výběrového permutačního t -testu s 10 000 permutacemi.

4.2.3 Tvar

4.2.3.1 Prokrustovská superimpozice (*generalized Procrustes analysis, generalized Procrustes superimposition, GPA, GPS*)

V prvním kroku pro všechny další geometricko-morfologické analýzy, kde jsme hodnotili pouze tvar zkoumaných objektů, jsme provedli tzv. Prokrustovskou superimpozici (*generalized Procrustes analysis, generalized Procrustes superimposition, GPA, GPS*). Tato analýza slouží k posunu, otočení a seškálování na jednotkovou velikost všech zkoumaných landmarkových struktur metodou nejmenších čtverců (Obr. 17). Díky této analýze je dále možné hodnotit samotné tvarové změny (Rohlf a Slice, 1990).



Obr. 17. Prokrustovská superimpozice provedená na modelu dolní čelisti.

4.2.3.2 *Symetrická komponenta*

Vzhledem k přítomnosti bilaterální symetrie na lebce, bylo možné tvarovou variabilitu rozdělit na symetrickou a asymetrickou složku. Chybné popsání symetrické povahy

morfologie lebky může způsobit statistické problémy vyplývající z nesprávně spočítaných kovariančních matic. Za pomoci metod uvedených v práci Klingenberg et al. (2002) lze tento problém vyřešit použitím pouze symetrické složky pro další výpočty. Proto jsme dále využili pouze symetrickou složku a zároveň jsme tímto oddělili inter-individuální variabilitu od intra-individuální variability asymetrické složky. V této práci jsme se zajímali o inter-individuální rozdíly, což byl další důvod pro použití symetrické složky (Klingenberg, 2002; Drake a Klingenberg, 2008; Weisensee a Jantz, 2011; Garvin a Ruff, 2012).

Tvarové proměnné jsme upravili tím způsobem, že jsme odstranili případný vliv velikosti na tvar. Její vliv byl odstraněn za použití lineární regrese, pomocí které byla odfiltrována případná závislost středové velikosti na tvarových proměnných. Jako nové tvarové proměnné byla použita rezidua, která vznikla po této lineární regresi. Tato rezidua představují skutečné tvarové odchylky od průměrného tvaru (Klingenberg, 1996).

4.2.3.3 *Meziskupinová variabilita*

Na základě tvarové variability zkoumaných struktur jsme se snažili co nejlépe oddělit jednotlivé podskupiny (populace a pohlaví, tj. celkem 8 podskupin) a získat tím co největší vzdálenosti mezi podskupinami v porovnání se vzdálenostmi mezi jedinci uvnitř podskupin. Pomocí analýzy hlavní komponenty tvarových proměnných (*principal component analysis*, PCA) byla za tímto účelem vypočtena PC-skóre (*principal component*, hlavní komponenta). Tato PC-skóre jsme transformovali za použití kanonické variační analýzy (*canonical variate analysis*, CVA) na 7 kanonických proměnných (*canonical variate*, CV). Získaly jsme CV-skóre, která mohla být znázorněna v podobě běžných bodových grafů s 90% konfidenčními elipsami.

- **Analýza hlavních komponent (*principal component analysis*, PCA)**

Analýza hlavních komponent je multivariační analýza, která slouží ke kvantifikaci variability. Jejím cílem je především zjednodušení popisu skupiny vzájemně lineárně závislých či korelovaných znaků. Jedná se o lineární transformaci původních znaků na nové, nekorelované proměnné, tzv. hlavní komponenty (*principal component*, PC). Každá hlavní komponenta představuje lineární kombinaci původních znaků. Nejpodstatnější charakteristikou komponent je míra variability, tzn. rozptyl. Hlavní komponenty jsou

seřazeny podle důležitosti - klesajícího rozptylu. První hlavní komponenta (PC1) představuje největší část rozptylu původních dat, druhá hlavní komponenta (PC2) představuje největší část rozptylu neobsaženého v PC1, atd. Míra variability původního souboru objektů je vyjádřena pomocí tzv. *eigenvalues*, které jsou přiřazeny ke každé komponentě. Z konkrétní hodnoty *eigenvalues* můžeme vypočítat procentuální vyjádření míry variability pro jednotlivé hlavní komponenty. Z toho vyplývá, že pokud má nějaký hodnocený znak malý nebo žádný rozptyl, není tento znak schopen přispívat k rozlišení mezi zkoumanými objekty (Meloun a Militký, 2002; Zelditch et al., 2004).

- **Kanonická variační analýza (*canonical variate analysis*, CVA)**

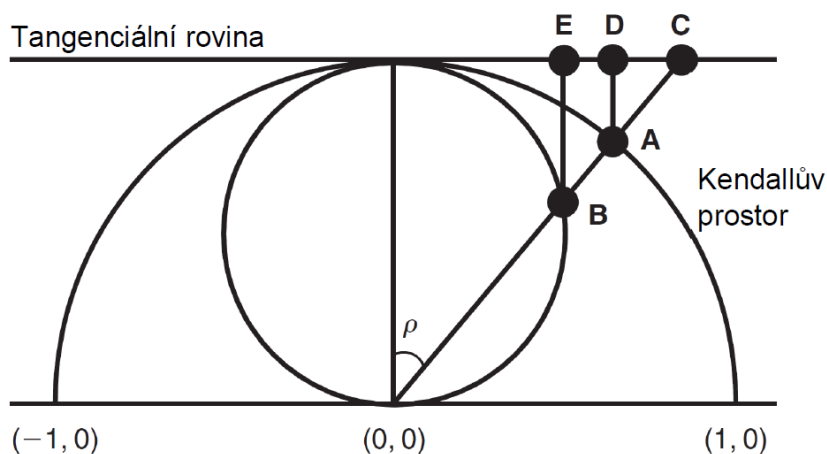
Kanonická variační analýza podobně jako PCA zobrazuje naměřená data v redukovaném prostoru nekorelovaných proměnných. Výrazněji než PCA odděluje jednotlivé skupiny zkoumaných objektů (v našem případě jednotlivé populace a muže od žen) tím, že maximalizuje rozdíly mezi skupinami a současně minimalizuje variabilitu v rámci těchto skupin. Výpočtem je CVA je analogická k výpočtu PCA, ale liší se významem kanonických proměnných. Na rozdíl od PCA, kde význam hlavních komponent spjat s vyčerpanou variabilitou, zde je význam kanonických proměnných určen jiným způsobem. První kanonická proměnná (CV1) znázorňuje největší diskriminaci mezi těžišti (centroidy) skupin zkoumaných objektů. Druhá kanonická proměnná (CV2) znázorňuje druhou největší diskriminaci mezi těžišti skupiny objektů, atd. Počet kanonických proměnných je o jedna menší než počet hodnocených skupin objektů v CVA. *Eigenvalues* u této analýzy popisují variabilitu spjatou s rozdílem mezi těžišti hodnocených skupin (Zelditch et al., 2004).

4.2.3.4 *Prokrustovské vzdálenosti*

Vzdálenosti mezi jednotlivými podskupinami dat byla určena postupně po párech mezi všemi podskupinami pomocí tzv. Prokrustovských vzdáleností.

Prokrustovská vzdálenost je suma čtverců vzdáleností mezi homologními body zkoumaného objektu a průměrné konfigurace tohoto objektu. Tato vzdálenost je prezentována jako rozdíl tvaru v tzv. Kendallově prostoru tvarových proměnných (*Kendall's shape space*). Jedná se o prostor plochy sféroidu, nepravidelného rotačního tělesa podobného elipsoidu. Pokud by měl zkoumaný objekt tvar trojúhelníku, je takovým prostorem plocha koule a Prokrustovská vzdálenost je vyjádřena nejkratším možným

obloukem vedeným po kouli. Kendallův prostor však neodpovídají zákonům lineární euklidovské geometrie, neboť je zakřivený. Tento fakt je překážkou při testování klasickými metodami vícerozměrné statistické analýzy. Dá se však vyřešit vytvořením euklidovského prostoru, který je tečný ke Kendallovu prostoru. Bodem styku tangenciální roviny a Kendallova prostoru je místo, které zaujímá v obou prostorech průměrná konfigurace bodů zkoumaných objektů. Body z neeuklidovských prostorů jsou pak do tangenciálního prostoru promítány. Při převodu euklidovského prostoru dochází k mírnému zkreslení. V antropologii jsou hodnoceny většinou podobné objekty, proto zkreslení není významné (Zelditch et al., 2004) (viz Obr. 18).



Obr. 18. Promítnutí Kendallova prostoru na tangenciální rovinu: B – trojúhelník v Kendallově prostoru; A – stejný trojúhelník o jednotkové středové velikosti; C, D, E – promítnutí tohoto trojúhelníku na tangenciální rovinu (upraveno podle Zelditch et al., 2004).

Námi vypočtené Prokrustovské vzdálenosti ukazují, které podskupiny zkoumaných objektů jsou k sobě blíže a tudíž mají podobnější tvar zkoumané struktury. Statistická významnost těchto vzdáleností byla testována pomocí neparametrického dvoj-výběrového permutačního t -testu s 10 000 permutacemi.

4.2.3.5 *Lineární diskriminační analýza (LDA)*

Lineární diskriminační analýzu (LDA) jsme použili pro statistické zhodnocení míry pohlavního dimorfismu a míry odlišností populací z jednotlivých časových úseků. Výsledky LDA byly získány pomocí cross-validace (*leave-one-out*), aby byl odstraněn efekt vysoké dimenzionality vstupních dat. Princip cross-validace spočívá v tom, že je diskriminační kritérium postupně odhadnuto na základě údajů o všech zkoumaných objektech souboru s tím, že z tohoto souboru je postupně vždy jeden objekt vyřazen. Následně je zjištěno, zda byl tento objekt pomocí diskriminační analýzy přiřazen do správné skupiny (např. muži nebo ženy), či nikoli (např. McLachlan, 2004; Ahdesmäki a Strimmer, 2010).

4.2.3.6 *Vizualizace tvarových rozdílů*

Tvarové rozdíly mezi podskupinami dat byly vizualizovány pomocí kuliček, které se nacházely v místě landmarků a které byly umístěny na průměrný landmarkový model hodnocených podskupin. Velikost kuliček odráží velikost tvarového rozdílu mezi dvěma zkoumanými soubory (Obr. 31). Obdobně byl vyjádřen směr tvarových rozdílů pomocí šipek v místě jednotlivých landmarků. Směr šipek ukazuje, jakým směrem se landmarky posunuly při přechodu od jedné podskupiny dat ke druhé. Velikost šipek odráží velikost tvarové změny (např. Obr. 23).

4.2.4 Modularita

Biologické moduly jsou části nějaké větší struktury. Tyto části jsou na sobě relativně nezávislé, ale zároveň vykazují určitou míru korelace mezi sebou navzájem (např. Klingenberg, 2008). V naší práci jsme zkoumali míru korelace mezi tvarem horního obličejce, dolní čelisti a patra. Použili jsme k tomu dvoj-blokovou metodu parciálních nejmenších čtverců (*two-block partial least squares*, PLS). Tato analýza slouží k otestování kovariance dvou souborů dat a používá rozklad do singulárních hodnot z matice kovariancí mezi dvěma soubory proměnných. To znamená, že ze dvou oddělených souborů proměnných, mezi nimiž hledáme kovarianci, jsou pomocí metody PLS extrahovány vektory sumarizující variabilitu uvnitř každé z matic. Extrakce vektorů v obou maticích neprobíhá nezávisle. Záměrem je najít takové páry variabilitu

sumarizujících vektorů, jejichž kombinací lze zároveň popsat maximální kovarianci mezi oběma datovými soubory. Mezi párovými vektory může navíc existovat korelace. (např. Klingenberg a Zaklan, 2000; Klingenberg et al., 2000; Rohlf a Corti, 2000). V našem případě jsme porovnávali vždy dva soubory dat zaznamenávající symetrickou složku tvarové variability zkoumaných struktur. Signifikance existence přítomných korelačních vztahů jsme otestovali pomocí permutačního testu s 10 000 permutacemi.

Míru korelace mezi tvarem zkoumaných struktur jsme dále vyjádřili pomocí RV-koeficientu. Tento koeficient obecně udává míru asociace mezi dvěma soubory proměnných a nabývá hodnot od 0 do 1. Při hodnotě 0 jsou data bez jakékoliv korelace. Při hodnotě 1 lze jeden soubor proměnných získat pouhých otočením a/nebo odrazem druhého souboru proměnných (Escoufier, 1973; Klingenberg, 2009).

4.2.5 Alometrie

Mezi velikostí a tvarem může existovat korelace. Této korelaci se říká alometrie (Zelditch et al., 2004). Abychom zjistili, zda se na zkoumaných strukturách vyskytují alometrické korelace, rozdělili jsme jedince do skupin podle populace a pohlaví. V těchto skupinách jsme hledali alometrické trajektorie. Trajektorie byly vypočteny pomocí mnohorozměrné lineární regrese. Jako vstupní data byla použita středová velikost a CV-skóre získané z CVA. Proto jsme byli schopní určit, zda došlo k alometrické změně ve skupině jedinců stejného pohlaví pocházejících ze stejného historického období. Trajektorie alometrických změn byly vyneseny jako úsečky spojující body, které odpovídají předpokládanému tvaru se středovou velikostí pohybující se v tomto intervalu: $(\mu - 2\sigma, \mu + 2\sigma)$, kde μ je průměrná středová velikost a σ je standardní odchylka od středové velikosti ve zkoumané skupině jedinců. Statistická významnost závislosti středové velikosti na tvaru byla testována pomocí jednocestné vícerozměrné analýzy kovariance (*multivariate analysis of covariance*, MANCOVA) (Drake a Klingenberg, 2008; Savriama et al., 2010).

4.2.6 Kompenzace špatné zachovalosti kosterního materiálu

U kosterního materiálu z vrcholného středověku a raného novověku jsme se potýkali se špatnou zachovalostí lebek. Tento rozdíl oproti relativně dobré zachovalosti kosterního materiálu z raného středověku je způsobený rozdílnou tafonomickou historií lokalit, ze kterých kosterní materiál pochází. Tafonomická historie je utvářena jako odpověď na vnitřní a vnější faktory, které na pohřbené ostatky působí. Mezi vnitřní faktory se řadí věk dožití, zdravotní stav populace, pohlaví jedince apod. (např. Lyman, 1994). Ke vnějším vlivům patří působení půdního prostředí, vliv teploty, vlhkost vzduchu, přítomnost mikroorganismů atd. (např. Gordon a Buikstra, 1981; Mays, 2002). Důležitým aspektem pohřebního ritu, který ovlivňuje následnou zachovalost kostí, je přítomnost nebo nepřítomnost rakve (např. Henderson, 1987). Písemné, ikonografické i archeologické prameny naznačují paralelní pohřbívání v rakvi i bez rakve během celého středověku i novověku. Otázkou však zůstává poměr obou typů pohřbů. Přímé doklady o přítomnosti rakve v hrobu často chybí (např. Čechura, 2010).

Z důvodu poškození kostí, nebylo možné některé landmarky na modely umístit. Jelikož přítomnost všech landmarků byla nutná pro další statistické analýzy, a aby nedošlo k přílišnému snížení početního zastoupení hodnocených jedinců u vrcholně středověké a raně novověké populace, chybějící landmarky u méně poškozených lebek byly dopočítány. K dopočítání chybějících bodů byla použita metoda extrapolace landmarků na základě lokalizace landmarků u podskupiny jedinců ze stejné populace, kteří měli kompletní počet landmarků. Za použití analýzy hlavní komponenty (PCA, *principal component analysis*) byl vytvořen lineární model. Na podkladě tohoto modelu byly následně metodou nejmenších čtverců dopočítány chybějící landmarky (Brown et al., 2012). Pro vytvoření modelu byly použity mužské a ženské lebky dohromady z důvodu nízkých četností lebek se zcela kompletním počtem landmarků (Tab. 7). Body byly dopočteny pro dolní čelist a skelet horního obličeje. Na patře se vyskytovalo příliš málo landmarků, a proto dopočítání nebylo možné z důvodu menší přesnosti výsledných dat. Pro skelet horního obličeje byl u většiny jedinců (80,4%) dopočítán žádný až čtyři landmarky z 32 landmarků. U dolní čelisti ve většině případů (86,9%) byl dopočten žádný až tři landmarky z 27 landmarků (Tab. 7).

TABULKA 7. Podíl dopočítaných landmarků

| Populace | Horní obličej | | Dolní čelist | |
|----------|--------------------------------------|--------------------------|--------------------------------------|--------------------------|
| | Jedinci s dopočítanými landmarky (%) | Dopočítané landmarky (%) | Jedinci s dopočítanými landmarky (%) | Dopočítané landmarky (%) |
| RS | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 |
| VS | 79,6 | 17,7 | 62,2 | 7,3 |
| RN | 75,0 | 14,5 | 76,6 | 16,3 |
| RE | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 |

Zkratky viz Tab. 1.

4.2.7 Chyba měření

Vhledem k tomu, že jsme neznali přesnost landmarkových dat vytvořených na základě CT-snímků, stanovili jsme chybu měření (von Cramon-Taubadel et al., 2007). Vybrali jsme náhodně pět sérií CT-snímků a postup segmentace a nanášení landmarků jsme desetkrát opakovali na každé sérii za účelem posouzení správnosti a reprodukovatelnosti měření s ohledem na použitý software, vizualizaci a vstupní data. Landmarky jsme nanášeli na dolní čelist. Průměrná chyba měření byla u všech pěti jedinců pod 1 mm, což je 0,5% ve srovnání s ostatními rozměry na mandibule.

5 VÝSLEDKY

5.1 Vývoj obličejového skeletu za posledních 1200 let

5.1.1 Velikostní rozdíly

5.1.1.1 Vývoj skeletu horního obličeje

Při porovnávání velikostních rozdílů horního obličeje mezi populacemi jsme nejdříve oddělili muže a ženy, aby nedocházelo ke zkreslení výsledků kvůli velikostním rozdílům mezi pohlavími. Srovnání bylo provedeno na základě středové velikosti. Výsledky znázorněné pomocí krabicových grafů ukázaly jak u mužů, tak u žen postupné zvětšování horního obličeje od raného středověku do současnosti. U mužů byl tento trend výraznější (Obr. 19). Byl nalezen signifikantní rozdíl mezi současnými muži a raně středověkými a vrcholně středověkými muži. Další statisticky významný rozdíl se vyskytoval mezi raně novověkými muži a raně středověkými muži. U žen nebylo zvětšování středové velikosti tak výrazné a statisticky signifikantní rozdíl byl nalezen jen mezi současnými ženami a raně středověkými ženami (Tab. 8).

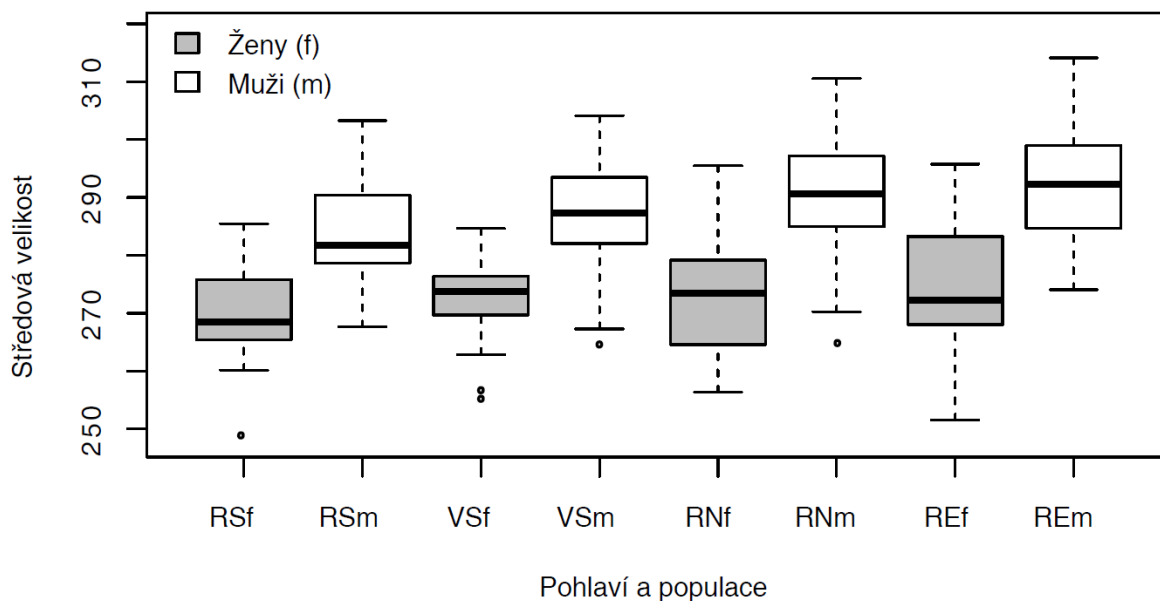
TABULKA 8. Testování mezipopulačních rozdílů ve velikosti horního obličeje. *P*-hodnoty permutačních *t*-testů průměrných středových velikostí horního obličeje mezi jednotlivými populacemi

| | Muži | | | Ženy | | |
|----|-----------|-----------|--------|---------|--------|--------|
| | RS | VS | RN | RS | VS | RN |
| VS | 0,1143 | | | 0,2540 | | |
| RN | 0,0118* | 0,2276 | | 0,1261 | 0,7213 | |
| RE | 0,0001*** | 0,0089*** | 0,2289 | 0,0234* | 0,3744 | 0,5978 |

* Statistický rozdíl na hladině významnosti 0,05.

*** Statistický rozdíl na hladině významnosti 0,001.

Zkratky viz Tab. 1.



Obr. 19. Krabicové grafy znázorňující středovou velikost horního obličejce mužů a žen u jednotlivých populací. Šedé grafy jsou ženské, bílé mužské. Zkratky pro populace viz Tab. 1.

5.1.1.2 Vývoj dolní čelisti

Abychom se zaměřit na velikostní rozdíly dolní čelisti mezi populacemi, opět jsme museli nejdříve oddělit muže a ženy, aby nedocházelo ke zkreslení výsledků kvůli velikostním rozdílům mezi pohlavími. Statisticky významný rozdíl byl nalezen mezi současnými muži a muži ze všech historických populací. Středová velikost dolní čelisti současných mužů byla větší než středová velikost u ostatních populací. Když jsme porovnávali středovou velikost u žen, došli jsme k odlišným výsledkům. Nebyl prokázán statisticky významný rozdíl mezi současnými a raně středověkými ženami a zároveň ženy z těchto dvou populací měly statisticky významně odlišné středové velikosti v porovnání s ženami z vrcholného středověku a raného novověku. Raně středověké a současné ženy měly větší středovou velikost dolní čelisti (Tab. 9, Obr. 20).

TABULKA 9. Testování mezipopulačních rozdílů ve velikosti dolní čelisti. P-hodnoty permutačních t-testů průměrných středových velikostí dolní čelisti mezi jednotlivými populacemi

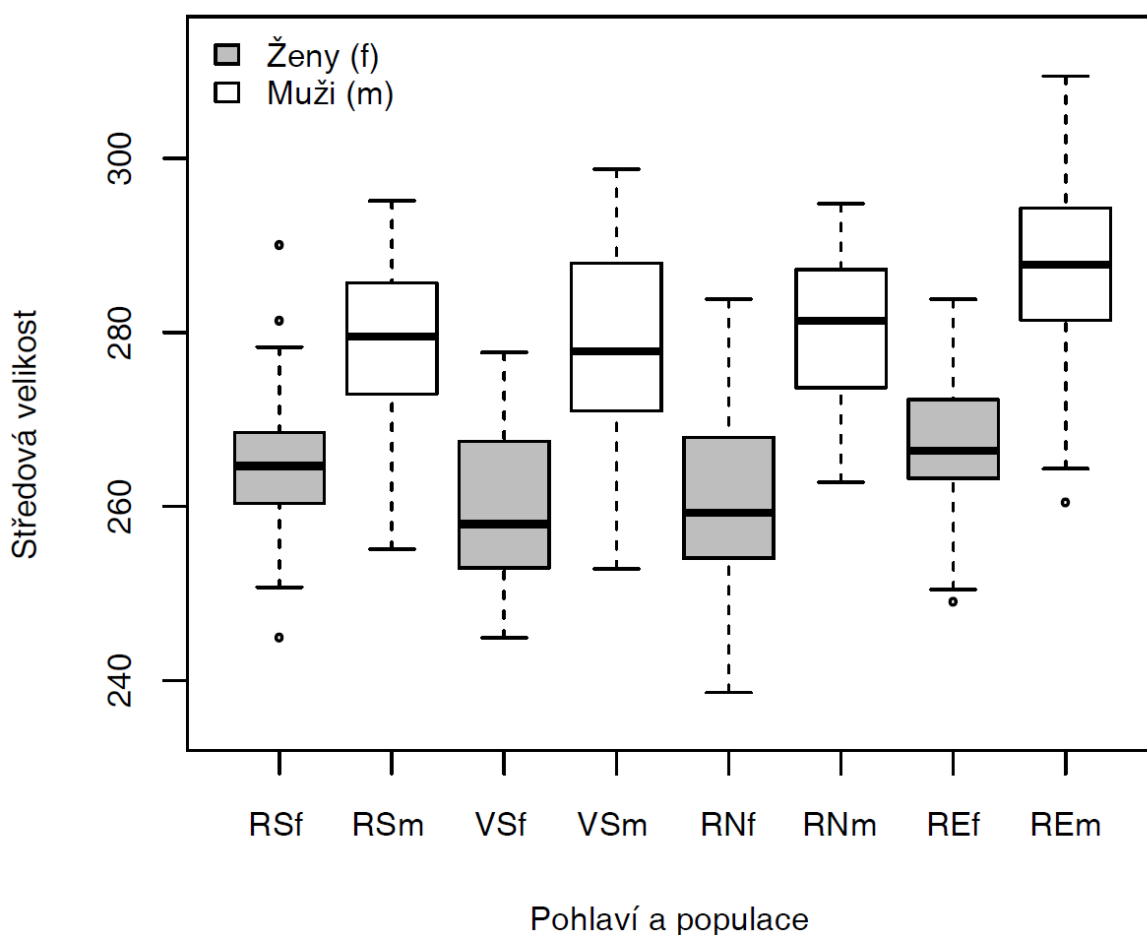
| | Muži | | | Ženy | | |
|----|-----------|-----------|-----------|---------|----------|----------|
| | RS | VS | RN | RS | VS | RN |
| VS | 0,9943 | | | 0,0398* | | |
| RN | 0,5228 | 0,5786 | | 0,0361* | 0,9093 | |
| RE | 0,0003*** | 0,0003*** | 0,0004*** | 0,3886 | 0,0052** | 0,0044** |

* Statistický rozdíl na hladině významnosti 0,05.

** Statistický rozdíl na hladině významnosti 0,01.

*** Statistický rozdíl na hladině významnosti 0,001.

Zkratky viz Tab. 1.



Obr. 20. Krabicové grafy znázorňující středovou velikost dolní čelisti mužů a žen u jednotlivých populací. Šedé grafy jsou ženské, bílé mužské. Zkratky pro populace viz Tab. 1.

5.1.1.3 Vývoj patra

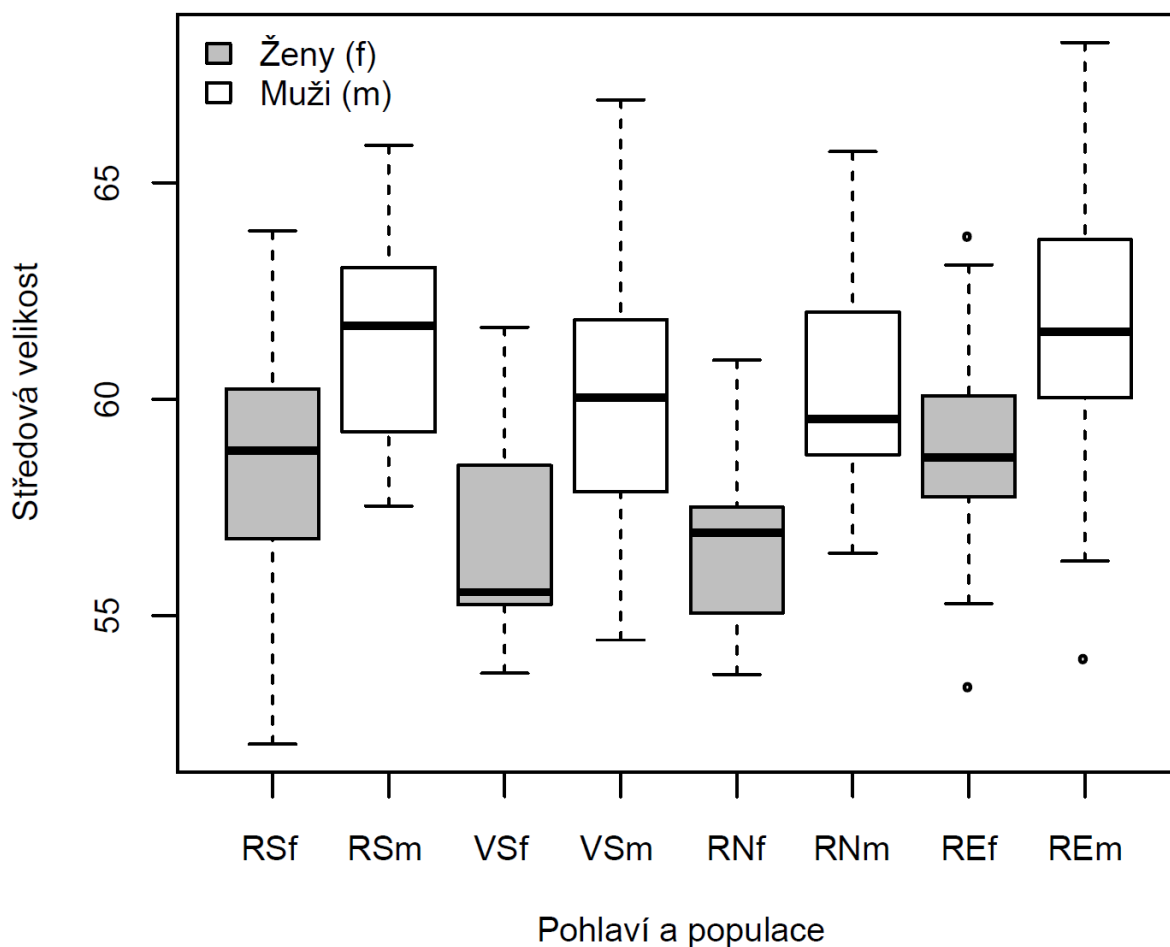
Abychom porovnali velikostní rozdíly patra mezi populacemi, opět jsme k tomu použili středovou velikost. Oddělili jsme muže a ženy, aby nedocházelo ke zkreslení výsledků kvůli velikostním rozdílům mezi pohlavími. K otestování statistické významnosti jsme použili permutační *t*-test. Velikost patra všech populací byla velmi podobná. Nalezli jsme pouze jeden statisticky významný rozdíl a to mezi raně novověkými ženami a současnými ženami. U mužů nebyl ani jeden rozdíl mezi populacemi statisticky významný (Tab. 10). Jak je patrné z Obr. 21, velikost patra byla u obou pohlaví současné a raně středověké populace. Menší velikostí patra se vyznačovaly populace vrcholně středověké a raně novověké.

TABULKA 10. Testování mezipopulačních rozdílů ve velikosti patra. P-hodnoty permutačních t-testů průměrných středových velikostí patra mezi jednotlivými populacemi

| | Muži | | | Ženy | | |
|----|--------|--------|--------|--------|--------|---------|
| | RS | VS | RN | RS | VS | RN |
| VS | 0,1254 | | | 0,1963 | | |
| RN | 0,1487 | 0,8643 | | 0,1037 | 0,7666 | |
| RE | 0,5672 | 0,0963 | 0,1002 | 0,7137 | 0,0677 | 0,0242* |

* Statistický rozdíl na hladině významnosti 0,05.

Zkratky viz Tab. 1.



Obr. 21. Krabicové grafy znázorňující středovou velikost patra mužů a žen u jednotlivých populací. Šedé grafy jsou ženské, bílé mužské. Zkratky pro populace viz Tab. 1.

5.1.2 Tvarové rozdíly

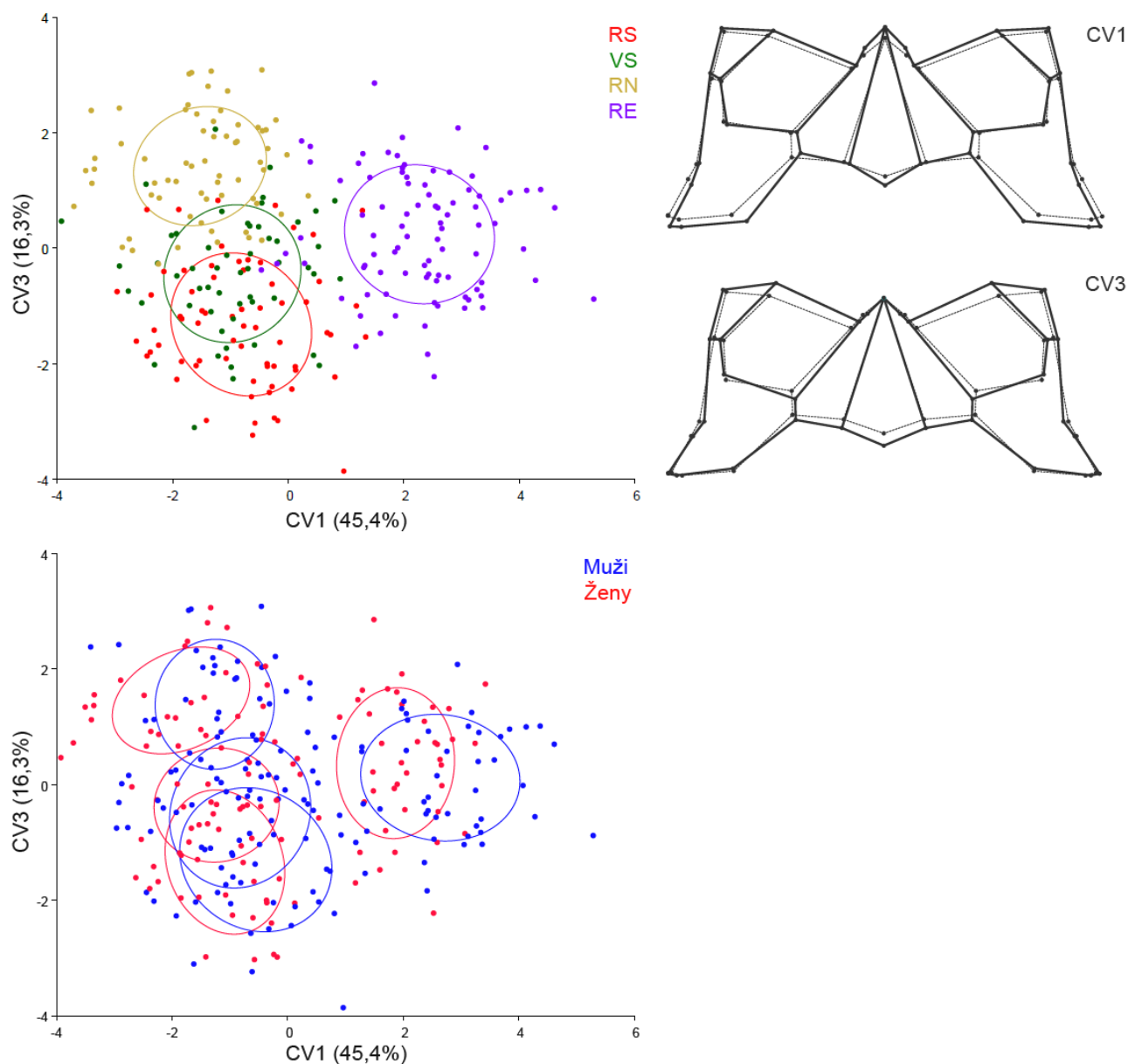
5.1.2.1 Vývoj skeletu horního obličeje

CVA odhalila tvarové rozdíly horního obličeje mezi populacemi. První kanonická proměnná (CV1) oddělila recentní populaci od všech historických populací a odpovídala za 45,4% celkové variability zkoumaného souboru dat. To ukazuje na největší tvarovou rozdílnost současné populace v porovnání s ostatními zkoumanými populacemi. Druhá kanonická proměnná (CV2) činila 21,0% celkové variability. Třetí kanonická proměnná (CV3) odpovídala 16,3% celkové variability. Tato kanonická proměnná rozdělila historické populace chronologicky (viz Obr. 22 - graf nahoře). Zbývající část variability

VÝSLEDKY

(17,3%) byla rozdělena mezi ostatní kanonické proměnné. Druhá, čtvrtá a vyšší kanonické proměnné výrazněji neoddělily jednotlivé populace. Graf ukazující tvarovou variabilitu vyjádřenou pomocí CV1 a CV2 je pro úplnost uveden v příloze. Pokud jsme populace rozdělili na muže a ženy, rozložení populací v grafu, který je výsledkem CVA, bylo totožné (Obr. 22 - graf dole).

VÝSLEDKY



Obr. 22. Grafy CVA pro první a třetí kanonickou proměnnou (CV1 a CV3) a landmarkové (spojnicové) modely horního obličeje ukazující tvarovou variabilitu, za kterou zodpovídá CV1 a CV3. Graf nahoře ukazuje oddělení jednotlivých populací, graf dole oddělení mužů a žen na stejných datech. Variabilita je znázorněna také pomocí 50% konfidenčních elips. Modely horního obličeje ukazují tvar horního obličeje pro záporné (tečkovaná čára) a kladné hodnoty (plná čára) CV1 a CV3. Zkratky viz Tab. 1.

Permutační testy provedené na Prokrustovských vzdálenostech mezi páry těžišť jednotlivých populací ukázaly statisticky významné rozdíly mezi všemi zkoumanými populacemi. Současná populace vykazovala větší Prokrustovské vzdálenosti vzhledem ke

všem dříve datovaným historickým populacím, než byly vzdálenosti mezi jednotlivými historickými populacemi (Tab. 11). To se shoduje s výsledky CVA (Obr. 22).

TABULKA 11. Testování mezipopulačních rozdílů ve tvaru horního obličej. Prokrustovské vzdálenosti mezi jednotlivými populacemi

| | RS | VS | RN |
|----|-----------|-----------|-----------|
| VS | 0,0138*** | | |
| RN | 0,0183*** | 0,0154*** | |
| RE | 0,0221*** | 0,0232*** | 0,0242*** |

*** Statistický rozdíl na hladině významnosti 0,001 na základě permutačního testu.

Zkratky viz Tab. 1.

Konkrétní tvarové rozdíly jsme znázornili pomocí průměrných spojnicových modelů horního obličej zkoumaných populací chronologicky uspořádaných za sebou. V místě největších rozdílů mezi časově sousedícími populacemi jsou umístěné šipky udávající směr a velikost tvarového rozdílu od časově starší k mladší populaci. Jedince jsme rozdělili na muže a ženy, ale tvarové rozdíly byly v řadě případů u obou pohlaví obdobné.

Když jsme porovnali tvarové rozdíly raně středověké a vrcholně středověké populace, zjistili jsme, že u vrcholně středověké populace došlo k rozšíření horního obličej v místě jařmových oblouků. Bod *subconchion*, který se nachází na spodním okraji očnice, se posunul směrem do středu. To vedlo k zúžení obličej v jeho mediální části u vrcholně středověké populace. Dále bod *zygotemporale superior* (nejníže položený bod na *sutura zygomaticotemporalis*) se u vrcholně středověké populace v porovnání s raně středověkou nachází superiorněji a laterálněji (Obr. 23).

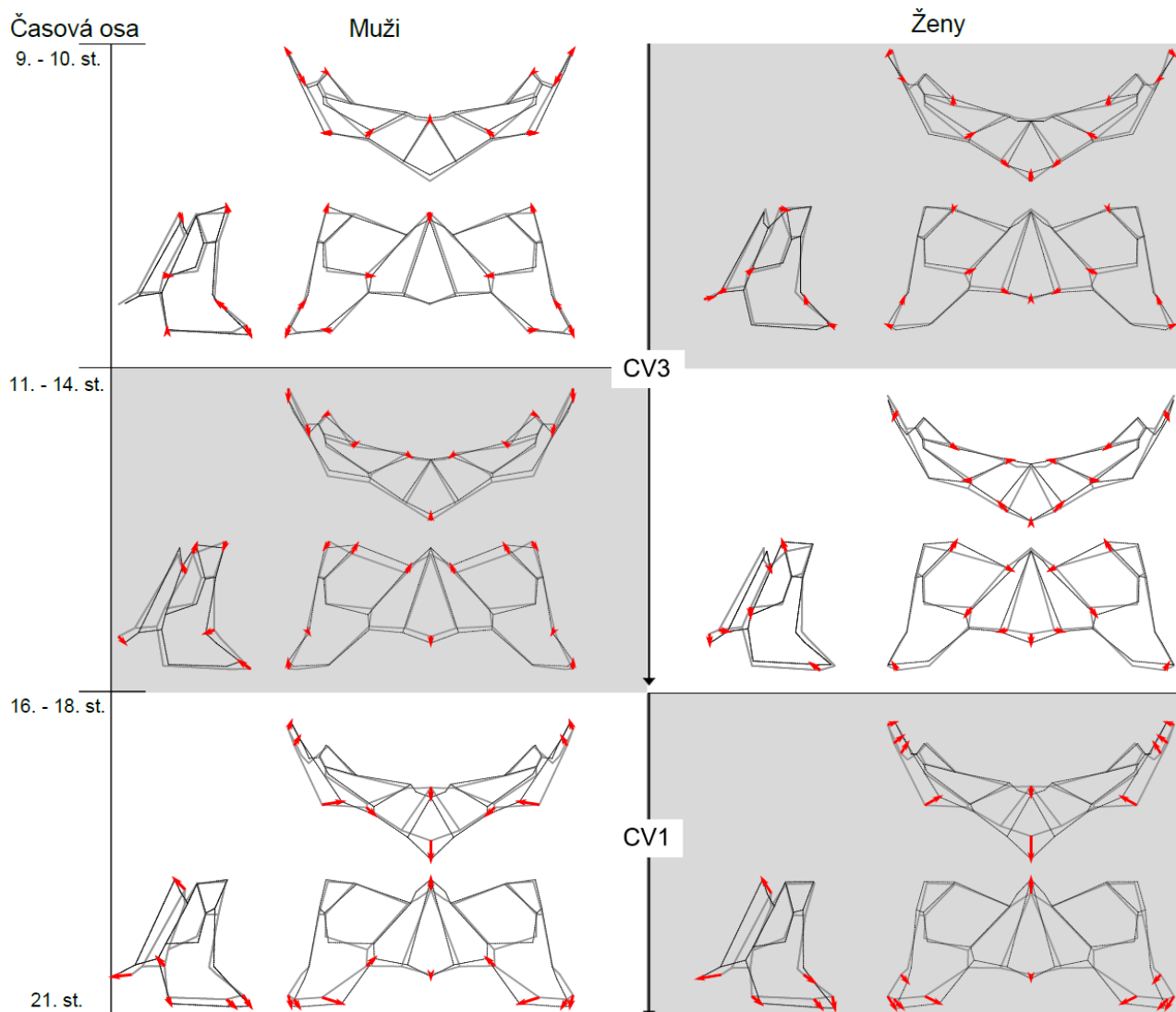
Vrcholně středověká populace se od raně novověké lišila větší výškou nosu. Došlo k posteriornímu posunu dolního okraje *apertura piriformis* raně novověké populace. Dolní oblast nosu u této populace tudíž méně promínovala. *Processus temporalis* kosti lícni se posunul více do stran. To způsobilo zvětšení šířky horního obličej v tomto místě (Obr. 23).

Nejmarkantnější rozdíly se ukázaly při porovnání raně novověké a současné populace. U mužů i u žen došlo k výraznému zúžení a prodloužení horního obličej. Projevuje se to

především v oblasti jařmových oblouků a mediálněji položenými *foramina infraorbitalia*. Dále se oblast bodů *nasion* a *nasospinale* posunula anteriorním směrem, což způsobuje prominenci nosu (Obr. 23).

Tvarové rozdíly, které se vyskytují mezi raně novověkou a současnou populací jsou obsažené v první kanonické proměnné (viz Obr. 22 – spojnicové modely horního obličeje vpravo). Třetí kanonická proměnná, která oddělila jednotlivé historické populace, ukázala, že u historických populací postupně došlo k zvětšení výšky očí a nosu (viz Obr. 22 – spojnicové modely vpravo horního obličeje vpravo).

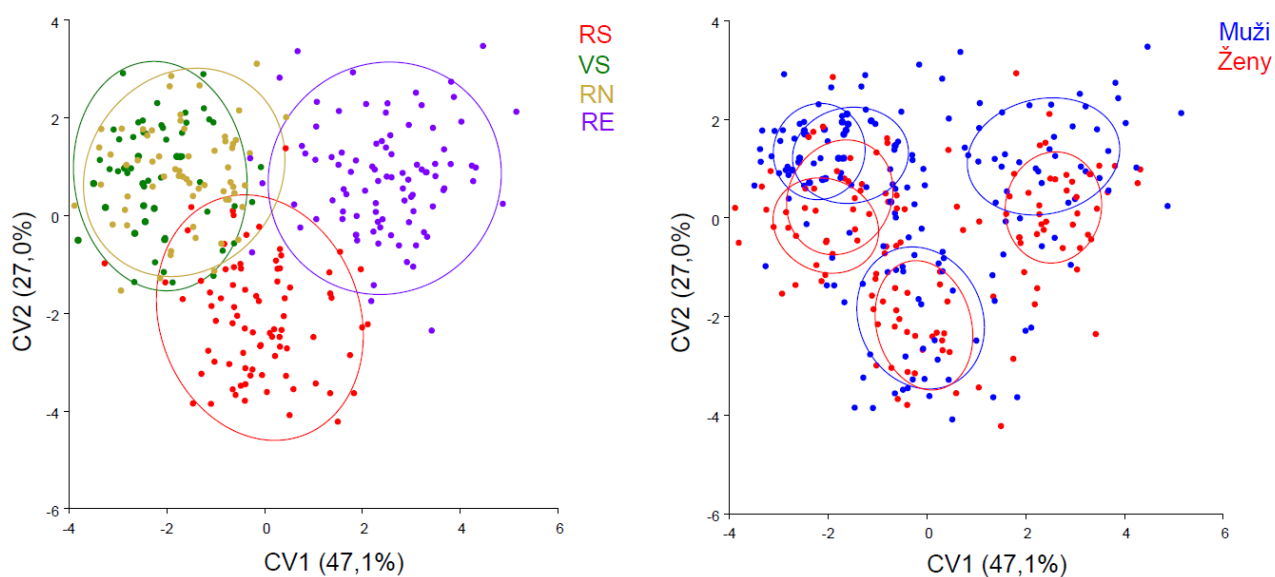
VÝSLEDKY



Obr. 23. Mezipopulační tvarové rozdíly horního obličeje u mužů (vlevo) a žen (vpravo). Anteriorní, superiorní a laterální pohled na průměrný model horního obličeje určité populace. Porovnávány jsou vždy dvě chronologicky následující populace. Průměrné modely časově starší populace jsou znázorněné pomocí silnějších šedých čar, modely časově mladších populací pomocí černých tečkovaných čar. Šípky jsou umístěné v landmarcích s největšími tvarovými rozdíly. Jejich velikost odráží míru tvarového rozdílu mezi dvěma chronologicky sousedícími populacemi. Směr šipek odpovídá změně směrem k časově mladší populaci. Délka šipek je třikrát zvětšena, aby tato změna byla jasněji patrná. Tvarové rozdíly od raného středověku po raný novověk odpovídají CV3. Tvarové rozdíly mezi raně středověkou a současnou populací odpovídají CV1.

5.1.2.2 Vývoj dolní čelisti

Tvarové rozdíly mezi populacemi jsme nejprve zkoumali pomocí CVA. První kanonická proměnná (CV1) činila 47,1% celkové variability zkoumaného souboru dat. Druhá kanonická proměnná (CV2) odpovídala za 27,0% celkové variability a třetí kanonická proměnná (CV3) činila 13,7% celkové variability. Zbytek variability (12,2%) byl rozdělen mezi ostatní kanonické proměnné. První dvě kanonické proměnné odhalily rozdíly mezi populacemi z různých časových období. Pouze populace z vrcholného středověku a raného novověku, které jsou si časově blízké, se částečně překrývaly (Obr. 24 – graf vlevo). Třetí a vyšší kanonické proměnné neukázaly oddělení jednotlivých populací. Pokud jsme populace rozdělili na muže a ženy, rozložení populací v grafu bylo stejně jako u horního obličejeho totožné (podrobněji viz níže) (Obr. 24 – graf vpravo).



Obr. 24. První dvě kanonické proměnné (CV1 a CV2) pro CVA tvarové variability dolní čelisti. Graf vlevo ukazuje oddělení jednotlivých populací, variabilita souborů znázorněna pomocí 90% konfidenčních elips. Graf vpravo ukazuje na stejných datech oddělení mužů a žen, variabilita znázorněna pomocí 50% konfidenčních elips. Zkratky viz Tab. 1.

Permutační testy provedené na Prokrustovských vzdálenostech mezi páry těžišť jednotlivých populací ukázaly stejné výsledky. Prokrustovská vzdálenost mezi vrcholně

středověkou a raně novověkou populací byla nejmenší (0,0169), ale i přesto byl podle permutačního testu tento rozdíl statisticky významný ($P = 0,0072$) (Tab. 12).

TABULKA 12. Testování mezipopulačních rozdílů ve tvaru dolní čelisti. Prokrustovské vzdálenosti mezi jednotlivými populacemi

| | RS | VS | RN |
|----|-----------|-----------|-----------|
| VS | 0,0246*** | | |
| RN | 0,0226*** | 0,0169** | |
| RE | 0,0215*** | 0,0293*** | 0,0246*** |

** Statistický rozdíl na hladině významnosti 0,01 na základě permutačního testu.

*** Statistický rozdíl na hladině významnosti 0,001 na základě permutačního testu.

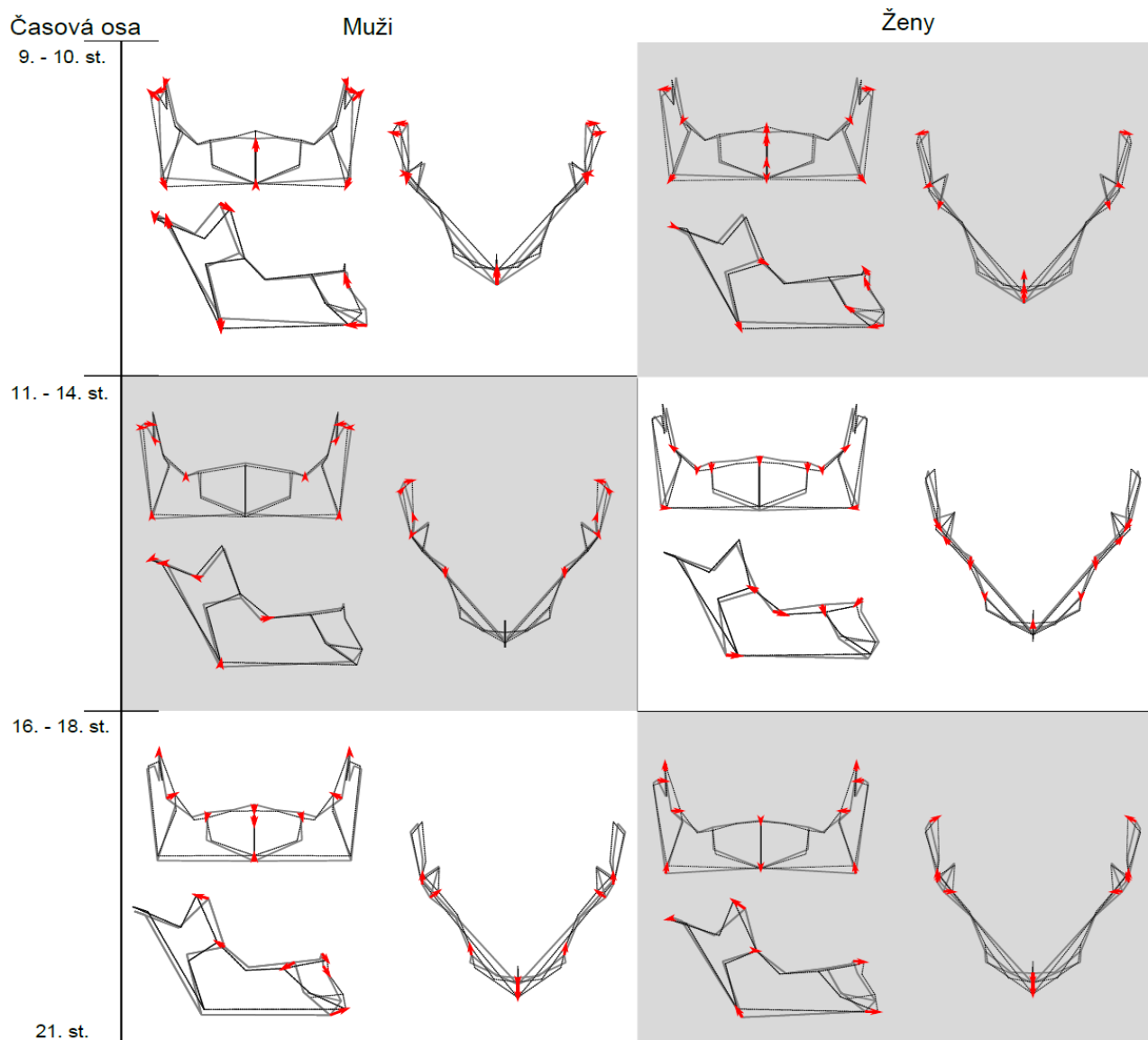
Zkratky viz Tab. 1.

Konkrétní tvarové rozdíly mezi populacemi v průběhu historie jsme znázornili pomocí průměrných spojnicových modelů dolní čelisti. V místě největších rozdílů mezi časově sousedícími populacemi jsme umístili šipky udávající směr a velikost tvarového rozdílu od časově starší k mladší populaci. Jedince jsme rozdělili na muže a ženy. Výsledky pro obě pohlaví byly obdobné. Při porovnání raně středověké a vrcholně středověké populace bylo zjištěno, že došlo k posunu bodů *gonion* inferiorním směrem. U vrcholně středověké populace se zvětšila výška těla dolní čelisti v oblasti blíže k jejímu úhlu. *Processus coronoideus* a hlavně *processus condylaris* se posunul distálněji od mediální roviny, tím se dolní čelist v těchto oblastech rozšířila. Dále se vrcholně středověká populace oproti raně středověké vyznačuje výrazněji vystupující bradou (bod *pogonion*), jelikož došlo k posteriornímu posunutí bodu *gnathion*, který je nejnižše položeným bodem v mediální rovině v místě *symphysis menti*. Oblast bodu *supramentale*, kde je nejhlubší místo *symphysis menti*, se posunula superio-posteriorně (Obr. 25).

Mezi vrcholně středověkou a raně novověkou populací byly nalezeny nejmenší tvarové rozdíly. Tyto rozdíly byly zároveň odlišné pro muže a ženy. Pouze jeden znak byl při porovnání těchto dvou populací u mužů a žen totožný. Bod u vestibulomesiálního okraje třetí stoličky se u raně novověké populace posunul anteriorně oproti jedincům z vrcholného středověku (Obr. 25).

Mezi raně novověkou a současnou populací byly nalezeny největší tvarové rozdíly dolní čelisti. Bod *gnathion*, který leží pod vrcholem brady, se posunul anteriorním směrem a zmenšila se tím prominence vrcholu brady. Dále došlo k vyklonění alveolární oblasti u předních zubů anteriorně a částečně inferiorně. Alveolární oblast díky tomu více prominuje. Současná populace se oproti raně novověké také vyznačuje nižším tělem dolní čelisti a užší větví dolní čelisti (*ramus mandibulae*). Oblasti ve středu *ramus mandibulae* jsou u současné populace více posunuté k sobě navzájem (mediálně), proto je dolní čelist v této oblasti užší. *Processus coronoideus* současné populace je posunut superio-posteriorním směrem v porovnání s raně novověkou populací (Obr. 25).

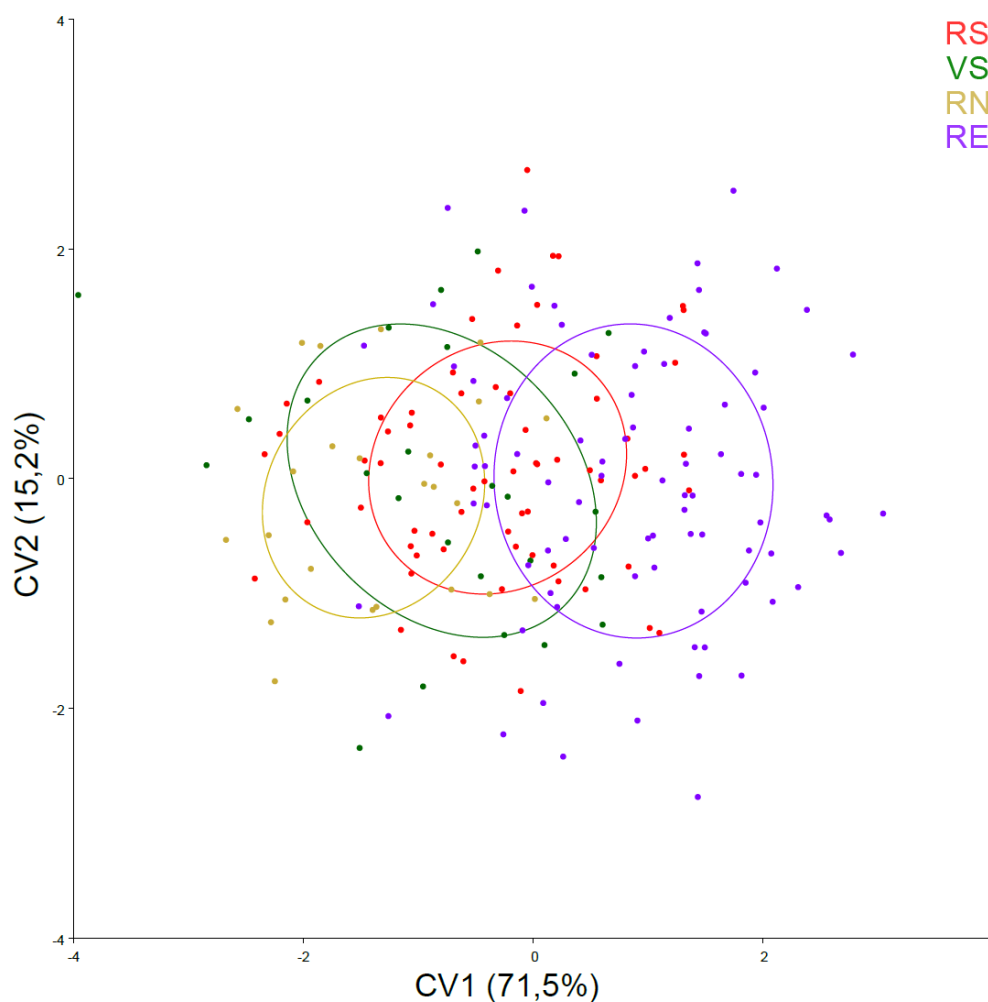
VÝSLEDKY



Obr. 25. Mezipopulační tvarové rozdíly dolní čelisti u mužů (vlevo) a žen (vpravo). Anteriorní, superiorní a laterální pohled na průměrný model horního obličeje určité populace. Porovnávají jsou vždy dvě chronologicky sousedící populace. Průměrné modely časově starší populace jsou znázorněné pomocí silnějších šedých čar, modely časově mladších populací pomocí černých tečkovaných čar. Šipky jsou umístěné v landmarcích s největšími tvarovými rozdíly. Jejich velikost odráží míru tvarového rozdílu mezi dvěma chronologicky sousedícími populacemi. Směr šipek odpovídá změně směrem k časově mladší populaci. Délka šipek je třikrát zvětšena, aby tato změna byla jasněji patrná.

5.1.2.3 Vývoj patra

Tvarové rozdíly mezi populacemi byly znázorněny za pomoci CVA. CV1 vysvětlovala 71,5% celkové variability zkoumaného souboru dat. CV2 činila 15,2% celkové variability a CV3 odpovídala za 9,4% celkové variability. Zbýlých 3,9% variability bylo rozděleno mezi ostatní kanonické proměnné. Ukázalo se, že pouze CV1 dokázala alespoň částečně oddělit zkoumané populace. Nejvíce odlišná byla opět recentní populace. U historických populací byla nalezena velká míra překryvu variability. CV2 a ostatní kanonické proměnné nedokázaly jednotlivé populace oddělit (Obr. 26).



Obr. 26. První dvě kanonické proměnné (CV1 a CV2) pro CVA tvarové variability patra. Graf ukazuje oddělení jednotlivých populací. Variabilita souborů znázorněna pomocí 50% konfidenčních elips. Zkratky viz Tab. 1.

K otestování statistické významnosti tvarových rozdílů jsme použili permutační testy na Prokrustovských vzdálenostech mezi populacemi. Statisticky významné rozdíly byly nalezeny mezi současnou a všemi historickými populacemi. Další signifikantní rozdíl se vyskytoval mezi raně novověkou a raně středověkou populací. Mezi ostatními populacemi nebyl nalezen statisticky významný rozdíl (Tab. 13). To potvrzuje výsledky CVA, kde se současná populace jevila jako nejvíce odlišná (Tab. 13, Obr. 26).

TABULKA 13. Testování mezipopulačních rozdílů ve tvaru patra. Prokrustovské vzdálenosti mezi jednotlivými populacemi

| | RS | VS | RN |
|----|-----------|-----------|-----------|
| VS | 0,0254 | | |
| RN | 0,0381** | 0,0167 | |
| RE | 0,0367*** | 0,0469*** | 0,0588*** |

** Statistický rozdíl na hladině významnosti 0,01 na základě permutačního testu.

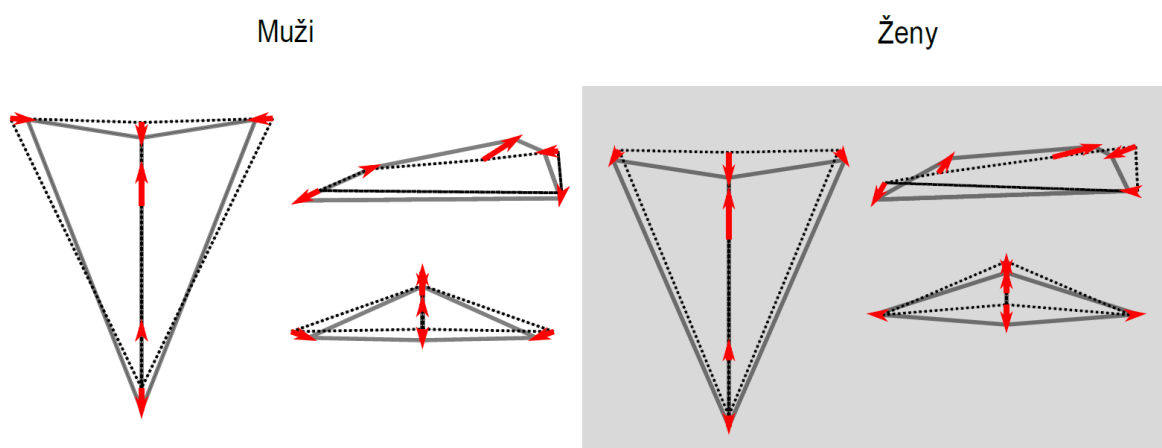
*** Statistický rozdíl na hladině významnosti 0,001 na základě permutačního testu.

Zkratky viz Tab. 1.

Vzhledem k tomu, že statisticky významný rozdíl mezi časově bližšími populacemi byl nalezen pouze mezi raně novověkou a současnou populací (Tab. 13), popsali jsme konkrétní rozdíly pouze mezi těmito dvěma populacemi. Tvarové rozdíly byly zobrazeny pomocí průměrných spojnicových modelů patra. Šipky v místě landmarků udávají směr a velikost tvarové změny od raně novověké populace k recentní populaci. Oddělili jsme muže od žen, aby byly patrné i rozdíly mezi muži a ženami.

U mužů i u žen se bod *staurion*, který se nachází na průsečíku *sutura palatina mediana* a *sutura palatina transversa*, posunul postero-superiorně. V této oblasti jsme našli největší rozdíl mezi raně novověkou a současnou populací. Dále se jak u mužů, tak u žen zvětšila výška patra. U mužů k zvětšení výšky patra došlo hlavně v jeho posteriorní části, u žen spíše v anteriorní části. Z toho důvodu je také *foramen incisivum* u současné populace umístěné více superiorně a zároveň postero-superiorně. Oblast mezi prvními řezáky se posunula antero-inferiorním směrem u obou pohlaví. Bod *staphylion*, který se nachází u zadního okraje patra, je umístěn také anteriorněji u současné populace ve srovnání s raně

novověkou populací. Šířka patra v jeho posteriorní části se u současných mužů v porovnání s raně novověkými zmenšila. U žen se naopak šířka patra mírně zvětšila (Obr. 27).



Obr. 27. Tvarové rozdíly patra u mužů (vlevo) a žen (vpravo) mezi raně novověkou a současnou populací. Superiorní, laterální a anteriorní a pohled na průměrný model patra. Průměrný model raně novověkého patra je znázorněn pomocí silnějších šedých čar, model současné populace pomocí černých tečkovaných čar. Velikost šipek odráží míru tvarového rozdílu mezi těmito populacemi. Směr šipek odpovídá změně směrem k současné populaci. Délka šipek je třikrát zvětšena, aby tato změna byla jasněji patrná.

5.2 Modularita obličejového skeletu

Dále jsme zkoumali modularitu a korelace mezi tvarem dříve zmíněných částí skeletu obličeje. Nejsilnější závislost byla nalezena mezi tvarem horního obličeje a dolní čelistí. RV-koefficient, který udává míru korelace, se rovnal 0,1063. Tato hodnota sice neukazuje na příliš silnou korelaci, nicméně korelace je statisticky významná, jak potvrdil permutační test. Další statisticky významná asociace byla nalezena mezi tvarem horního obličeje a patra. Korelace mezi tvarem dolní čelisti a patra nebyla statisticky průkazná (Tab. 14)

TABULKA 14. Modularita obličejového skeletu

| | RV koeficient | P-hodnota ¹ |
|------------------------------|---------------|------------------------|
| Horní obličej a dolní čelist | 0,1063 | < 0,0001*** |
| Horní obličej a patro | 0,1007 | 0,0257* |
| Dolní čelist a patro | 0,0772 | 0,1179 |

¹P-hodnoty permutačních testů.

* Statistický rozdíl na hladině významnosti 0,05.

*** Statistický rozdíl na hladině významnosti 0,001.

Zkratky viz Tab. 1.

5.3 Pohlavní dimorfismus obličejového skeletu

5.3.1 Velikostní pohlavní dimorfismus

5.3.1.1 Velikostní pohlavní dimorfismus skeletu horního obličej

K otestování velikostních rozdílů horního obličej mezi muži a ženami jsme použili permutační *t*-test na středových velikostech. Signifikantní rozdíly byly nalezeny u všech čtyř populací (*P*-hodnota <0,0001). Horní obličej mužů byl vždy větší než u žen. Jak je vidět v tabulce 15, velikostní rozdíly mezi muži a ženami se směrem do současnosti zvětšují. U současné populace byl nalezen největší pohlavní dimorfismus, nejmenší u raně středověké populace (Tab. 15, Obr. 19).

TABULKA 15. Průměrná středová velikost (CS) horního obličej a její relativní rozdíly mezi muži a ženami

| | RS | VS | RN | RE |
|----------------------|-------|-------|-------|-------|
| Průměrné CS - muži | 283,4 | 286,8 | 289,7 | 292,4 |
| Průměrné CS - ženy | 270,0 | 272,5 | 273,5 | 274,9 |
| Relativní rozdíl (%) | 5,0 | 5,2 | 5,9 | 6,4 |

Zkratky viz Tab. 1.

5.3.1.2 Velikostní pohlavní dimorfismus dolní čelisti

Velikostní rozdíly dolní čelisti mezi muži a ženami u populací z různých historických období jsme otestovali pomocí permutačních *t*-testů provedeného na středových velikostech. Zjistili jsme, že existují statisticky významné rozdíly u všech čtyř populací (*P*-hodnota <0,0001). Mužské dolní čelisti byly vždy větší než ženské, největší rozdíl se vyskytoval u současné populace. Druhý největší rozdíl byl nalezen u populace z raného novověku. Nejmenší rozdíly byly nalezeny u populace z raného středověku. To znamená, že míra pohlavního dimorfismu ve středové velikosti se s u zkoumaných populací směrem k současnosti zvětšovala (Obr. 20, Tab. 16).

TABULKA 16. Průměrná středová velikost (CS) dolní čelisti a její relativní rozdíly mezi muži a ženami

| | RS | VS | RN | RE |
|----------------------|-------|-------|-------|-------|
| Průměrné CS - muži | 278,6 | 278,6 | 279,9 | 287,8 |
| Průměrné CS - ženy | 265,1 | 259,7 | 260,0 | 266,8 |
| Relativní rozdíl (%) | 5,1 | 7,3 | 7,7 | 7,9 |

Zkratky viz Tab. 1.

5.3.1.3 Velikostní pohlavní dimorfismus patra

Velikostní pohlavní dimorfismus patra byl otestován pomocí permutačního *t*-testu na středových velikostech. Statisticky významné rozdíly byly nalezeny u všech čtyř populací. Patro žen bylo menší než patro mužů. Největší stupeň velikostního pohlavního dimorfismu byl nalezen u raně novověké populace. Naopak nejmenší relativní rozdíl mezi muži a ženami se vyskytoval u raně středověké populace (Tab. 17, Obr. 21).

TABULKA 17. Průměrná středová velikost (CS) patra a její relativní rozdíly mezi muži a ženami

| | RS | VS | RN | RE |
|----------------------|------|------|------|------|
| Průměrné CS - muži | 61,5 | 60,2 | 60,4 | 61,8 |
| Průměrné CS - ženy | 58,5 | 57,1 | 56,7 | 58,8 |
| Relativní rozdíl (%) | 5,0 | 5,6 | 6,6 | 5,2 |

Zkratky viz Tab. 1.

5.3.2 Tvarový pohlavní dimorfismus

5.3.2.1 Tvarový pohlavní dimorfismus skeletu horního obličeje

CVA ukázala, že tvarová variabilita horního obličeje mužů a žen v rámci jedné populace se překrývá více (viz Obr. 22 graf dole) než variabilita jedinců při vzájemném porovnávání odlišných populací (viz Obr. 22 graf nahoře). To dokazuje, že tvarové rozdíly mezi populacemi jsou větší, než je tvarový pohlavní dimorfismus v jednotlivých populacích.

Permutační testy Prokrustovských vzdáleností tvarových rozdílů mezi muži a ženami ukázaly signifikantní rozdíly u všech populací (Tab. 18). Diskriminační analýza s cross-validací nicméně odhalila kolísání tvarového pohlavního dimorfismu mezi populacemi. Nejlepší výsledky ukázala u vrcholně středověké populace, kde bylo správně klasifikováno 77,1% mužů a 73,7% žen. Nejméně přesný byl odhad pohlaví u raně novověkých žen, pouze 51,7% žen bylo zařazeno správně (Tab. 18, Obr. 28).

TABULKA 18. Diskriminační analýza s cross-validací pro pohlavní dimorfismus horního obličeje

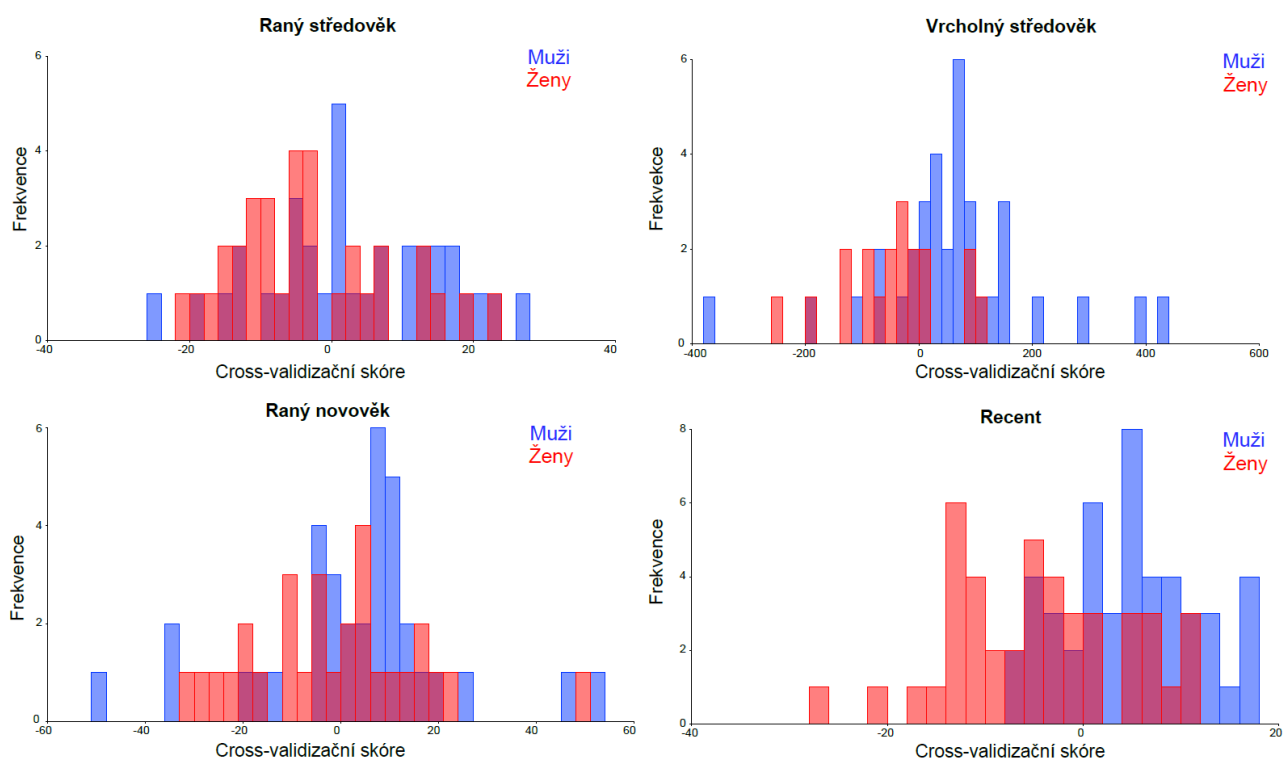
| Populace | Správně klasifikovaní jedinci (%) | | Prokrustovská vzdálenost mezi m a f | P-hodnota ¹ |
|----------|-----------------------------------|----------|-------------------------------------|------------------------|
| | Muži (m) | Ženy (f) | | |
| RS | 61,8 | 66,7 | 0,01874 | 0,0070** |
| VS | 77,1 | 73,7 | 0,02721 | < 0,0001*** |
| RN | 62,9 | 51,7 | 0,01974 | 0,0010*** |
| RE | 76,6 | 69,8 | 0,02571 | < 0,0001*** |

¹P-hodnoty z permutačních testů na Prokrustovských vzdálenostech.

** Statistický rozdíl na hladině významnosti 0,01.

*** Statistický rozdíl na hladině významnosti 0,001.

Zkratky viz Tab. 1.



Obr. 28. Diskriminační analýza s cross-validací pro pohlavní dimorfismus horního obličeje.

Nebyl nalezen jednotící znak horního obličeje, který by byl typický pro muže nebo ženy všech zkoumaných populací. Konkrétní znaky pohlavního dimorfismu horního obličeje byly populačně specifické a u každé zkoumané populace jiné.

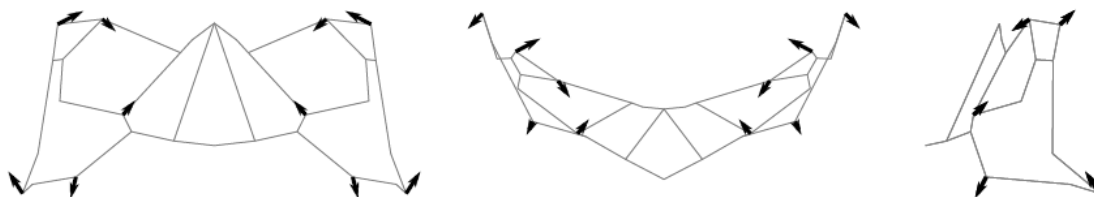
U raně středověkých mužů se vyskytovaly níže a více laterálně umístěné *foramina infraorbitalia* v porovnání s ženami. Oblasti nad očnicemi v místě bodů *supraconchion* byly k sobě blíže položené. Očnice mužů byly celkově menší a umístěné blíže k sobě. Šířka horního obličej v místě jařmových oblouků byla u mužů větší než u žen. Naopak nejmenší šířka čela byla u žen větší než u mužů. Horní obličej mužů byl celkově vyšší (Obr. 29).

Muži z vrcholně středověké populace měli také níže a více laterálně umístěné *foramina infraorbitalia* v porovnání s ženami. Dále u mužů více promínoval nos a oblast horního okraje ocnic (bod *supraconchion*). Naopak oblast glabely byla položená posteriorněji než u žen. Stejně jako u raně středověkých mužů, i zde měli muži menší nejmenší šířku čela než ženy a celková výška horního obličej byla oproti ženám větší (Obr. 29).

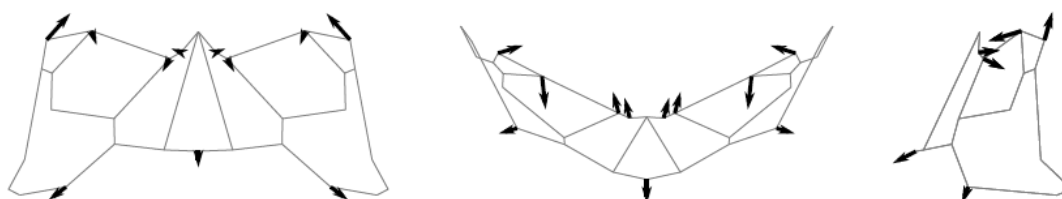
U mužů z raného novověku byl dolní okraj ocnic s bodem *subconchion* posunutý posteriorněji a mediálněji, ocnice byly uloženy hlouběji a mediálněji při porovnání s ženami. Bod *maxillofrontale*, který se nachází v mediální části ocnice v průsečíku *sutura frontonasalis* a *sutura nasomaxillaris*, byl umístěný laterálněji a superiorněji u mužů než u žen. *Foramen infraorbitale* žen bylo posunuté mediálně a superiorněji oproti mužům. Muži měli ostřejší úhel, který svírá zadní hrana *processus frontalis* kosti lící a horní hrana *processus temporalis* kosti lící (Obr. 29).

Horní obličej současných mužů v porovnání se ženami se vyznačoval více mediálně a posteriorněji umístěnými očnicemi, ocnice byly tudíž hlouběji uloženy. Zároveň byly nižší než u žen. Bod *maxillofrontale* byl položený superiorněji než u žen. Obličej byl v místě jařmových oblouků širší než obličej žen (Obr. 29).

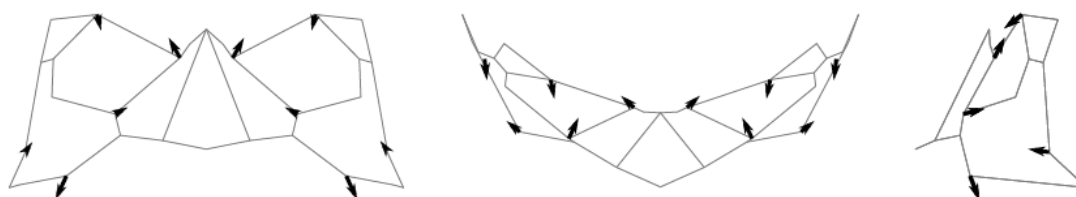
Raný středověk



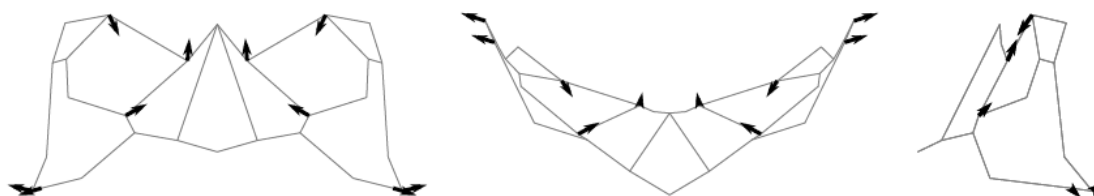
Vrcholný středověk



Raný novověk



Recent



Obr. 29. Charakter tvarového pohlavního dimorfismu horního obličeje. Anteriorní, superiorní a laterální pohled na průměrný model ženského skeletu horního obličeje určité populace. Šipky jsou umístěné v landmarcích s největším stupněm pohlavního dimorfismu. Velikost šipek odráží míru pohlavního dimorfismu. Jejich směr odpovídá změně směrem k průměrnému mužskému skeletu horního obličeje. Délka šipek je šestkrát zvětšena oproti skutečné změně, aby byla jasněji patrná.

5.3.2.2 Tvarový pohlavní dimorfismus dolní čelisti

K analýze tvarových rozdílů dolní čelisti mezi muži a ženami, jsme nejprve použili CVA. Pomocí ní jsme testovali, zda rozdíly mezi a ženami jsou větší než rozdíly mezi populacemi (viz výše). Tato analýza ukázala, že rozdíly mezi muži a ženami jsou menší než mezi populacemi. To je vidět na grafu vpravo na obrázku 24, kde tvarová variabilita dolních čelistí u mužů a žen z téže populace se překrývá více než variabilita tvaru dolních čelistí jedinců z různých populací (Obr. 24).

Permutační testy na Prokrustovských vzdálenostech mezi muži a ženami ukázaly, že rozdíly mezi pohlavími jsou statisticky významné u všech populací (Tab. 19). Diskriminační analýza s cross-validací však odhalila rozdíly v míře tvarového pohlavního dimorfismu. Raně novověká populace měla nejnižší stupeň pohlavního dimorfismu a pomocí diskriminační analýzy byl správně zařazen nejmenší podíl jedinců (správně klasifikováno bylo 65,7% mužů a 55,2% žen). Nejlepší výsledek diskriminační analýzy měla vrcholně středověká populace, správně bylo klasifikováno 94,1% mužů a 84,2% žen (Obr. 30, Tab. 19).

TABULKA 19. Diskriminační analýza s cross-validací pro pohlavní dimorfismus dolní čelisti

| Populace | Správně klasifikovaní jedinci (%) | | Prokrustovská vzdálenost mezi m a f | P-hodnota ¹ |
|----------|-----------------------------------|----------|-------------------------------------|------------------------|
| | Muži (m) | Ženy (f) | | |
| RS | 80,0 | 77,7 | 0,02206 | 0,0010*** |
| VS | 94,1 | 84,2 | 0,02541 | 0,0130* |
| RN | 65,7 | 55,2 | 0,02059 | 0,0280* |
| RE | 77,6 | 83,7 | 0,03217 | < 0,0001*** |

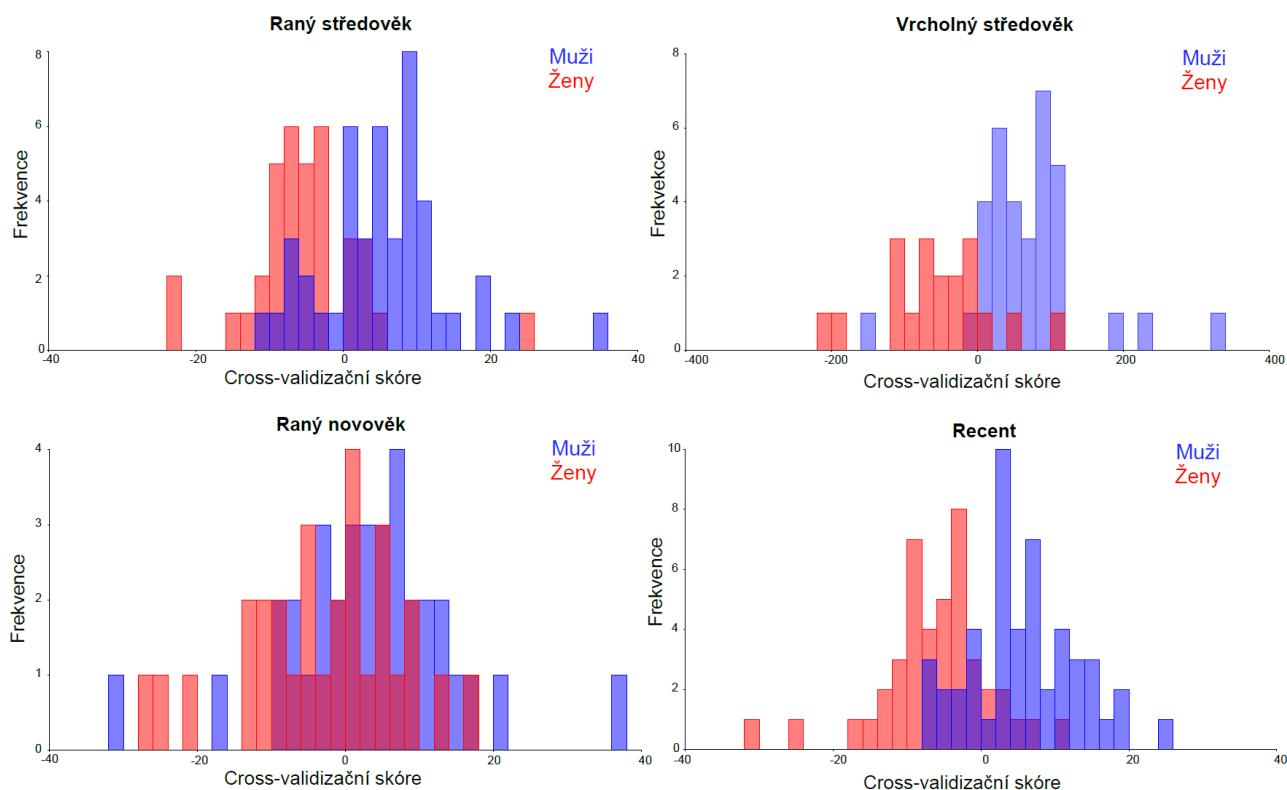
¹P-hodnoty z permutačních testů na Prokrustovských vzdálenostech.

* Statistický rozdíl na hladině významnosti 0,05.

*** Statistický rozdíl na hladině významnosti 0,001.

Zkratky viz Tab. 1.

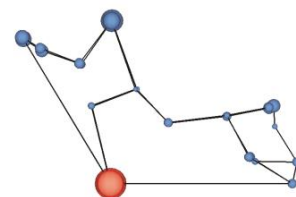
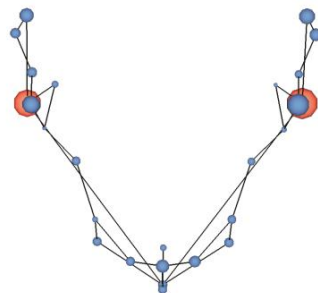
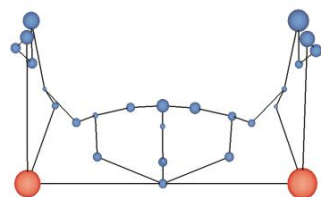
VÝSLEDKY



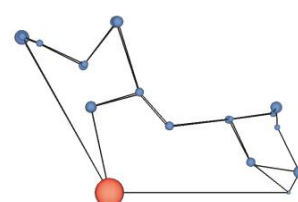
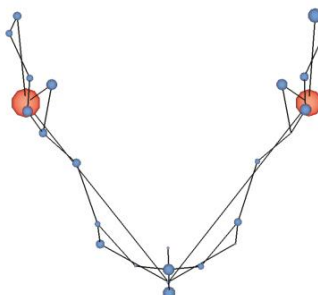
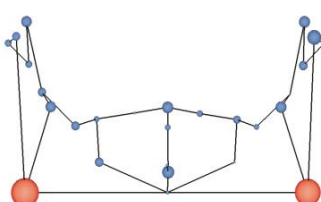
Obr. 30. Diskriminační analýza s cross-validací pro pohlavní dimorfismus dolní čelisti.

Obr. 31 ukazuje míru pohlavního tvarového dimorfismu v místě konkrétních landmarků dolní čelisti. V místě landmarků jsou umístěné kuličky. Velikost kuliček odráží míru pohlavního dimorfismu v určitém bodě - čím větší kulička je, tím větší je pohlavní dimorfismus v této konkrétní oblasti. Největší rozdíl mezi muži a ženami se nachází v místě bodu *gonion* u všech čtyř populací (zvýrazněno červeně). Bod *gonion* se u mužů nacházel laterálněji než u žen. Mužské dolní čelisti byly celkově širší než ženské. Další společný rozdíl mezi muži a ženami u všech populací se vyskytoval v oblasti *processus condylaris* - mužů nacházel mediálněji než u žen (Obr. 32).

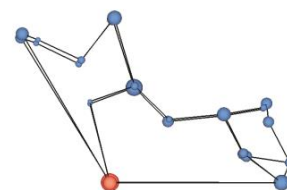
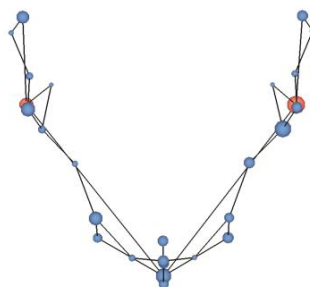
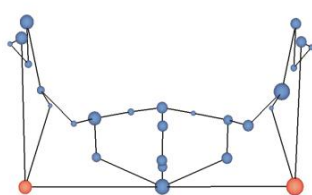
Raný středověk



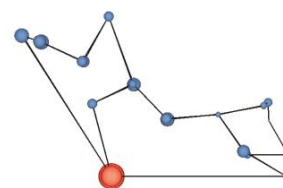
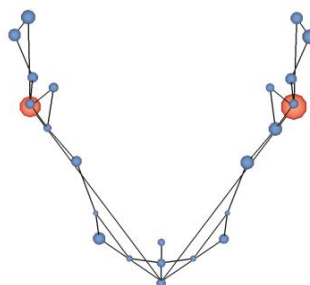
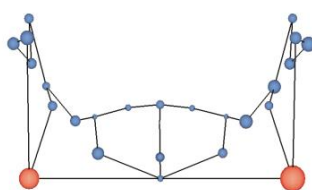
Vrcholný středověk



Raný novověk



Recent



Obr. 31. Stupeň tvarového pohlavního dimorfismu dolní čelisti. Anteriorní, superiorní a laterální pohled na průměrný model dolní čelisti určité populace. Kuličky jsou lokalizované v místě landmarků. Velikost kuliček odráží míru pohlavního dimorfismu v konkrétním bodě. Největší míra tvarového pohlavního dimorfismu se nachází v místě bodu *gonion*. Asymetrie modelů byla ponechána.

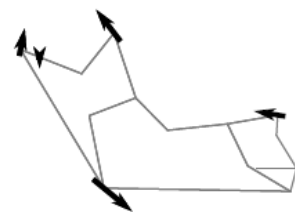
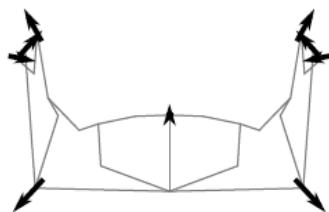
Pokud se týká rozdílů mezi muži a ženami, které byly specifické pro jednotlivé populace, u raně středověké populace byl nalezen výrazný pohlavní rozdíl v místě *processus coronoideus*. *Processus coronoideus* a *processus condylaris* byl u mužů delší než u žen a mužský *processus coronoideus* směřoval více posteriorně než u žen. Celkově *ramus mandibulae* byl u mužů vyšší než u žen. Bod *gonion* u mužských dolních čelistí byl umístěn více anteriorně než u žen. Ženské dolní čelisti vykazovaly proklinaci *processus alveolaris* v místě řezáků a špičáků (Obr. 32).

U vrcholně středověké populace byl opět mužský *processus coronoideus* a *processus condylaris* delší než u žen a mužský *ramus mandibulae* byl u vyšší. *Lingula mandibulae* byla u mužů lokalizována více superiorně. *Protuberatia mentalis* naopak u mužů ležela více inferiorně oproti ženám. U žen se vyskytovala proklinace *processus alveolaris* v místě řezáků (Obr. 32).

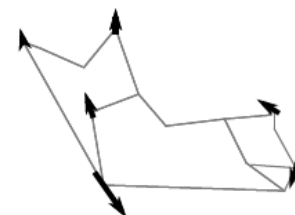
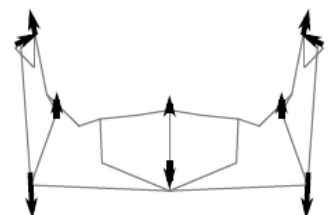
Raně novověká populace měla nejnižší míru pohlavního tvarového dimorfismu a na všech místech landmarky ukazovaly víceméně rovnoměrné rozložení tvarových rozdílů mezi a ženami (Obr. 31). Výraznější rozdíl byl nalezen v místě *ramus mandibulae*. U mužů byl *ramus mandibulae* vyšší než u žen. Přední okraj *ramus mandibulae* byl u žen konkávněji zakřiven v porovnání s muži. Mezi dalšími rozdíly bylo zjištěno, že mužské tělo dolní čelisti bylo vyšší a to hlavně v místě *symphysis menti* (Obr. 32).

U současných českých mužů byly body *gonion* umístěny anteriorněji než u žen. *Processus condylaris* byl mužů delší a směřoval více anteriorně. Tělo dolní čelisti v místě třetích stoliček bylo u mužů mediálně komprimované. Otvor *forame mentale* u žen byl lokalizován anteriorněji než u mužů (Obr. 32).

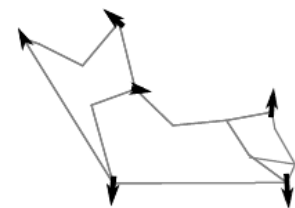
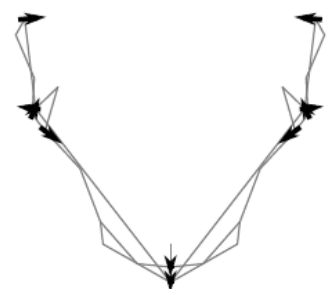
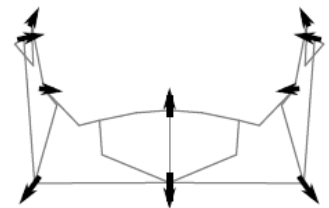
Raný středověk



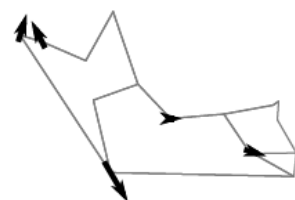
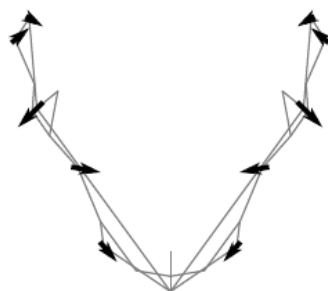
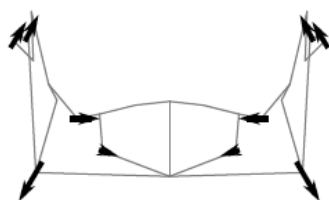
Vrcholný středověk



Raný novověk



Recent



Obr. 32. Charakter tvarového pohlavního dimorfismu dolní čelisti. Anteriorní, superiorní a laterální pohled na průměrný model ženské dolní čelisti určité populace. Šipky jsou umístěné v landmarcích s největším stupněm pohlavního dimorfismu. Velikost šipek odráží míru pohlavního dimorfismu. Jejich směr odpovídá změně směrem k průměrné mužské dolní čelisti. Délka šipek je šestkrát zvětšena oproti změně z průměrné ženské dolní čelisti do průměrné mužské dolní čelisti, aby tato změna byla jasněji patrná.

5.3.2.3 Tvarový pohlavní dimorfismus patra

Permutační testy na Prokrustovských vzdálenostech mezi muži a ženami u jednotlivých populací ukázaly, že ani u jedné populace nebyl tvarový pohlavní dimorfismus statisticky významný (Tab. 20).

Diskriminační analýza s cross-validací tyto výsledky potvrdila. Nejmenší úspěšnosti dosáhla u raně středověké populace. Správně zde bylo zařazeno pouze 35,3% mužů a 12,5% žen (Tab. 20, Obr. 33). V této skupině byl ovšem nejnižší počet zkoumaných jedinců (Tab. 3). Nejlepších výsledků bylo dosaženo u současné populace, kde bylo správně klasifikováno 61,2% mužů a 54,1% žen (Tab. 20, Obr. 33). To opět odráží počet zkoumaných jedinců v této skupině, který byl v tomto případě nejvyšší (Tab. 3). Proto usuzujeme, že výsledky diskriminační analýzy s cross-validací jsou v případě tvarového pohlavního dimorfismu patra nesměrodatné a zkreslené nízkým počtem zkoumaných jedinců v některých populacích.

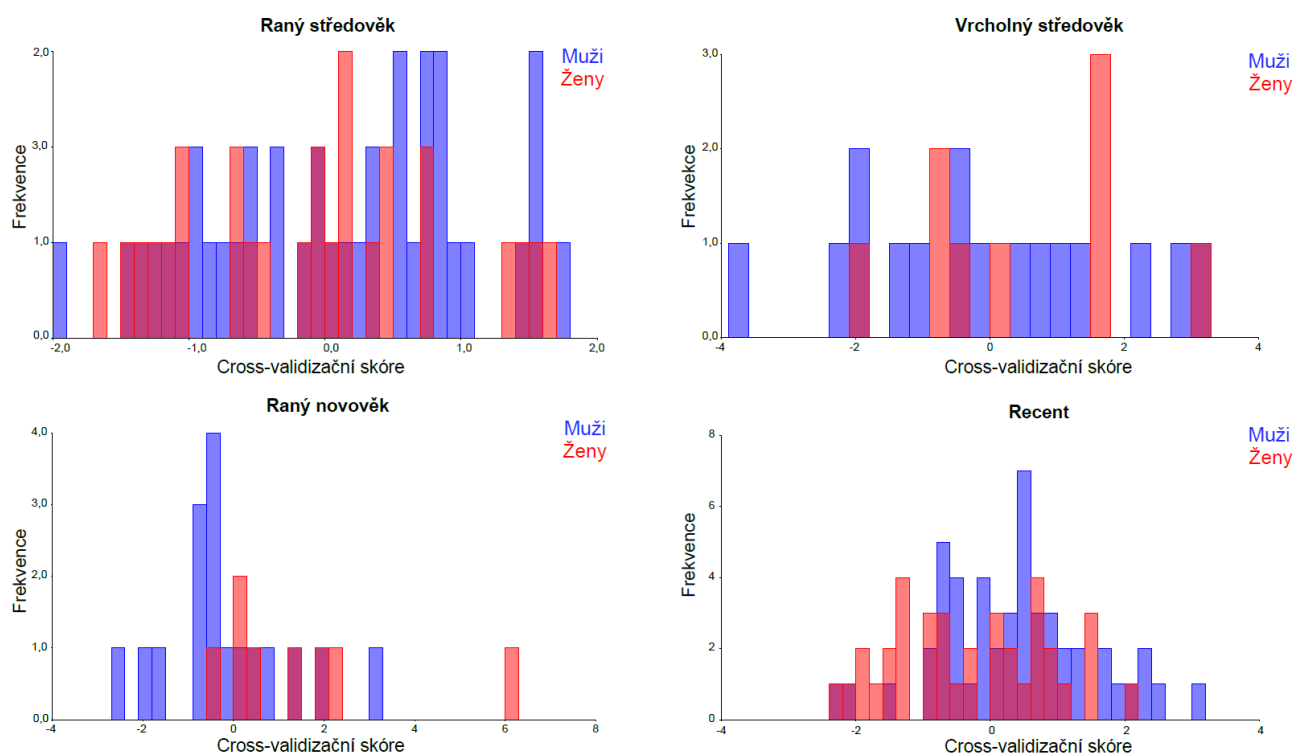
TABULKA 20. Diskriminační analýza s cross-validací pro pohlavní dimorfismus patra

| Populace | Správně klasifikovaní jedinci (%) | | Prokrustovská vzdálenost mezi m a f | P-hodnota ¹ |
|------------------|-----------------------------------|----------|-------------------------------------|------------------------|
| | Muži (m) | Ženy (f) | | |
| RS | 55,0 | 51,9 | 0,02227 | 0,2840 |
| VS | 44,4 | 42,8 | 0,04093 | 0,3030 |
| RN | 35,3 | 12,5 | 0,01905 | 0,8860 |
| RE | 61,2 | 54,1 | 0,02686 | 0,0870 |
| Všechny populace | 54,9 | 55,6 | 0,01854 | 0,0650 |

¹P-hodnoty z permutačních testů na Prokrustovských vzdálenostech.

Zkratky viz Tab. 1.

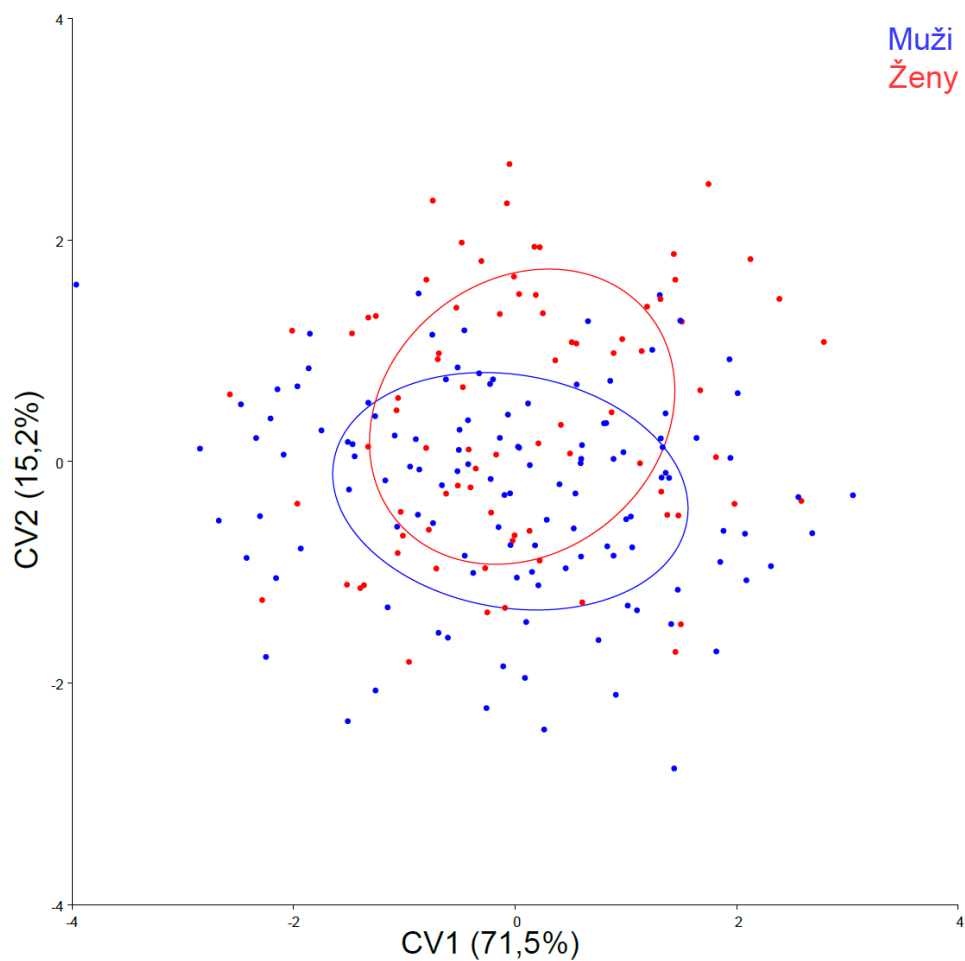
VÝSLEDKY



Obr. 33. Diskriminační analýza s cross-validací pro pohlavní dimorfismus patra.

Pokud jsme sloučili muže a ženy všech populací dohromady a provedli na těchto datech také diskriminační analýzu s cross-validací a permutační test na prokrustovské vzdálenosti mezi muži a ženami, i zde byl nalezen velký stupeň překryvu tvarové variability a rozdíl mezi pohlavími nebyl signifikantní (Tab. 20).

Tyto výsledky potvrdila i CVA, kde jsme museli sloučit muže a ženy všech populací z důvodu velkého překryvu tvarové variability jednotlivých populací (Obr. 26) a jelikož se signifikantní rozdíl vyskytoval jen mezi některými populacemi (Tab. 13). I zde je vidět značná míra překryvu tvarové variability patra mužů a žen (Obr. 34).



Obr. 34. První dvě kanonické proměnné (CV1 a CV2) pro CVA tvarové variability patra. Graf ukazuje oddělení mužů a žen. Variabilita souborů znázorněna pomocí 50% konfidenčních elips. Zkratky viz Tab. 1.

Z důvodu nesignifikantních tvarových rozdílů mezi muži a ženami jsme dále neanalyzovali, které konkrétní znaky patra jsou nejvíce pohlavně závislé jako u předchozích částí obličeje.

5.4 Alometrie obličejového skeletu

5.4.1 Alometrie skeletu horního obličej

Nyní se zaměříme na ověření existence statisticky významných korelací mezi velikostí a tvarem horního obličej u mužů a žen z jednotlivých historických období. Pokud budou tyto alometrické korelace nalezeny, zjistíme zda jsou pohlavně specifické.

Otestovali jsme statistickou závislost mezi tvarem a velikostí odděleně pro jednotlivé populace a muže a ženy zvlášť. Tvarová složka byla reprezentována pomocí kanonických proměnných získaných díky CVA, velikostní složka pomocí středové velikosti. K otestování byla použita MANCOVA. Signifikantní závislost tvaru na velikosti byla nalezena pouze u žen z vrcholného středověku (Tab. 21).

TABULKA 21. P-hodnoty MANCOVA analýzy testující alometrii horního obličej

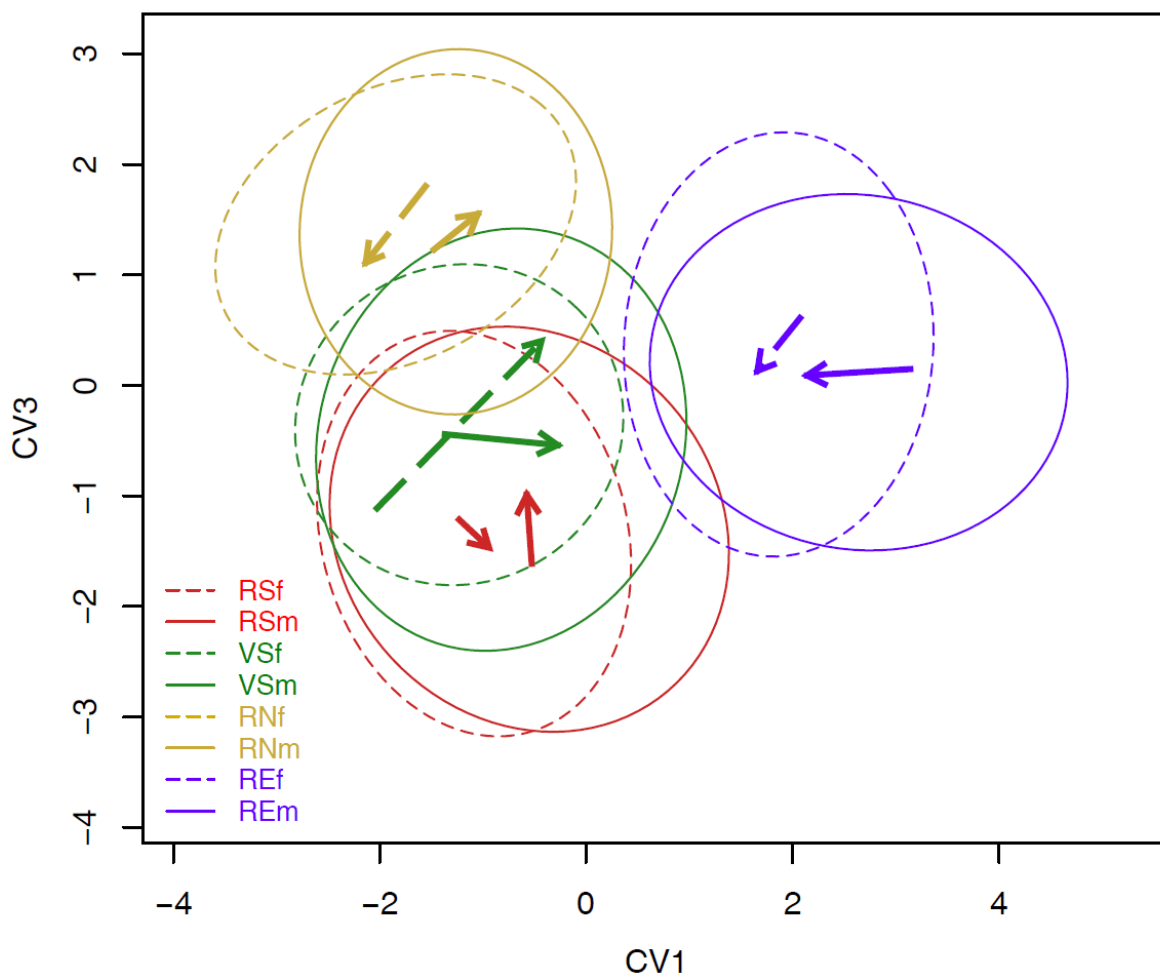
| | RS | VS | RN | RE |
|------|--------|---------|--------|--------|
| Muži | 0,7117 | 0,3063 | 0,7091 | 0,3506 |
| Ženy | 0,8728 | 0,0232* | 0,4773 | 0,6057 |

* Statistický rozdíl na hladině významnosti 0,05.

Zkratky viz Tab. 1.

Alometrické trajektorie byly vyneseny do grafu s výsledky CVA. Byly použity CV1 a CV3, jelikož nejlépe oddělují zkoumané skupiny jedinců. Je patrné, že alometrické trajektorie jsou rozdílné jak u jedinců z jednotlivých populací, tak se liší muži od žen ve stejné populaci. Alometrické vztahy jsou tudíž jak populačně, tak pohlavně specifické. U žen z vrcholného středověku, kde byly alometrické korelace statisticky významné, se zvětšuje velikost horního obličej se zvyšujícími se hodnotami CV1 i CV3. Vrcholně středověké ženy s malým středním obličejem spadají do tvarové variability raně středověkých jedinců. Naopak vrcholně středověké ženy s velkou velikostí středního obličej mají překrývající se tvarovou variabilitu s raně novověkými jedinci (hlavně muži). Můžeme tedy říci, že v prostoru CV1 a CV3 u vrcholně středověkých žen dochází se zvětšující se velikostí středního obličej k posunu jeho tvarové variability od chronologicky starší populace ke chronologicky mladší populaci a ženy z vrcholného

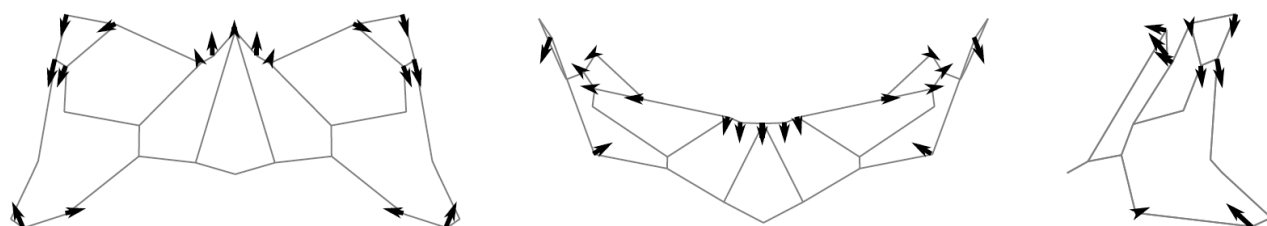
středověku s větším středním obličejem vykazují znaky morfologie raně novověkých mužů (Obr. 35).



Obr. 35. Alometrické trajektorie horního obličeje znázorněné na podkladě CVA (CV1 a CV3). Šipky označují alometrické trajektorie od menší velikosti směrem k větší velikosti horního obličeje v jednotlivých populacích pro muže a ženy zvlášť. Tvarová variabilita skupin jedinců je znázorněná pomocí 90% konfidenčních elips. Zkratky viz Tab. 1.

U vrcholně středověkých žen, kde byly alometrické korelace statisticky významné, jsme tyto korelace znázornili pomocí spojnicových modelů. V místě největších alometrických korelací se nacházejí šipky vyjadřující míru a směr tvarové změny od menšího horního obličeje k většímu. Větší velikost horního obličeje byla spojena s posunem oblasti kolem bodu *nasion* antrio-superiorním směrem. To vedlo k tomu, že přechod mezi čelem

a hřbetem nosu byl u lebek s větším horním obličejem více plynulý. Okolí bodu *zygomaxillare* bylo umístěno superiorněji a laterálněji. Oblasti kolem *sutura zygomaticofrontalis* a horní okraje očí byly u lebek s větší velikostí posunuty inferiorněji a laterálněji. To mělo za následek, že horní obličej s větší velikostí měl menší výšku a zároveň větší šířku a to hlavně v jeho dolní oblasti (Obr. 36).



Obr. 36. Alometrické korelace horního obličeje vrcholně středověkých žen. Anteriorní, superiorní a laterální pohled na model skeletu horního obličeje s malou velikostí. Šipky znázorňují tvarovou změnu od skeletu horního obličeje s malou velikostí směrem ke skeletu s velkou velikostí. Šipky jsou umístěny v landmarcích s největší stupněm alometrické korelace. Velikost šipek odráží míru tvarových změn. Jejich směr odpovídá změně směrem ke skeletu horního obličeje s velkou velikostí. Délka šipek je šestkrát zvětšena oproti skutečné změně, aby byla jasněji patrná.

5.4.2 Alometrie dolní čelisti

U dolní čelisti byla také otestována případná závislost velikostní a tvarové složky. Jako velikostní složka byla opět použita středová velikost. Tvarová složka je reprezentována pomocí kanonických proměnných získaných díky CVA. Statistická významnost závislosti tvaru na velikosti dolní čelisti byla otestována stejně jako u horního obličeje pomocí MANCOVA analýzy. Signifikantní závislost byla nalezena pouze u mužů ze současné populace (Tab. 22).

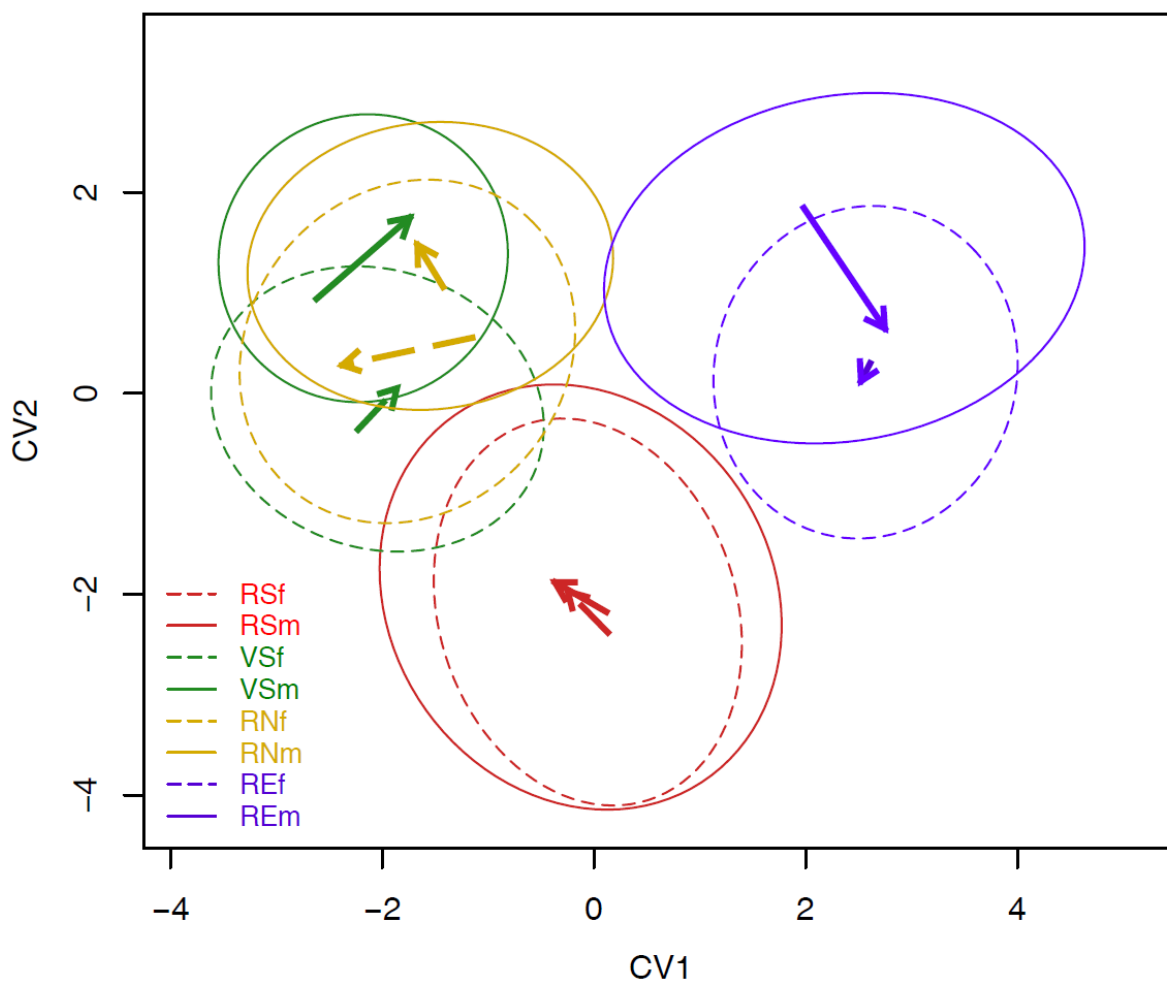
TABULKA 22. *P-hodnoty MANCOVA analýzy testující alometrii dolní čelisti*

| | RS | VS | RN | RE |
|------|--------|--------|--------|---------|
| Muži | 0,7380 | 0,1088 | 0,7157 | 0,0496* |
| Ženy | 0,7396 | 0,7887 | 0,2104 | 0,9465 |

* Statistický rozdíl na hladině významnosti 0,05.

Zkratky viz Tab. 1.

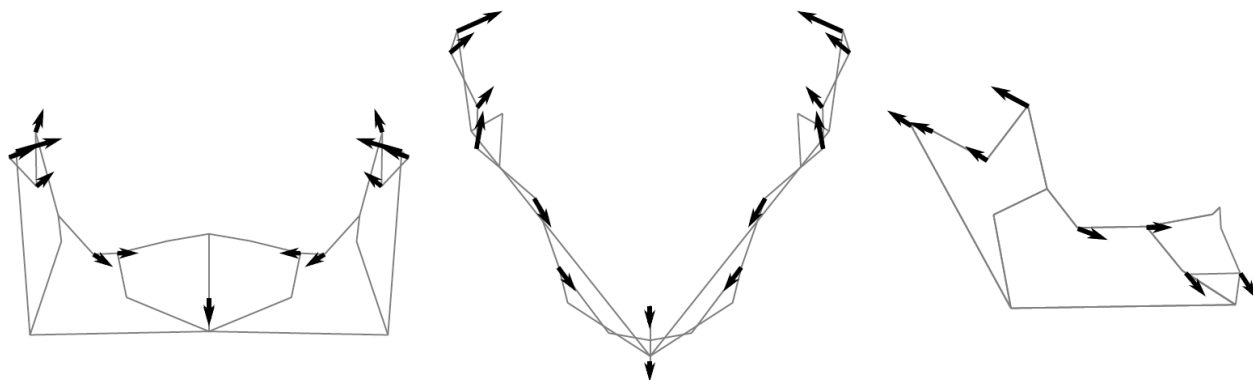
Alometrické trajektorie jsme vynesli do grafu s výsledky CVA, kde na ose x byly hodnoty CV1 a na ose y CV2, protože nejlépe oddělovali zkoumané skupiny jedinců. Zjistili jsme stejně jako u horního obličejce odlišné směry alometrických trajektorií u jedinců z odlišných populací. Tudiž i u dolní čelisti alometrie vykazovala populační specifickou. Když jsme se zaměřili na rozdíly mezi muži a ženami, odlišný směr trajektorií se vyskytoval u raně novověké a u současné populace. Z toho vyplývá, že pohlavní specifická alometrická korelace dolní čelisti se vyskytovala jen u některých populací. Statisticky významné alometrické změny byly nalezeny pouze u současných mužů, kde s rostoucí středovou velikostí roste CV1 a klesá CV2. Větší mužské dolní čelisti vykazují společné morfologické znaky s ženskými dolními čelistmi (Obr. 37).



Obr. 37. Alometrické trajektorie dolní čelisti znázorněné na podkladě CVA (CV1 a CV2). Šipky označují alometrické trajektorie od menší velikosti směrem k větší velikosti dolní čelisti v jednotlivých populacích pro muže a ženy zvlášť. Tvarová variabilita skupin jedinců je znázorněná pomocí 90% konfidenčních elips. Zkratky viz Tab. 1.

Statisticky významné alometrické korelace dolní čelisti u současných mužů jsme opět znázornili pomocí spojnicových modelů. Šipky se nacházejí v místě největších alometrických korelací a udávají směr a míru tvarových změn od dolní čelisti malé velikosti směrem k dolní čelisti s velkou velikostí. Dolní čelisti s větší velikostí měly větve skloněné posteriorněji a mediálněji. Tím byly větve více přiblížené k sobě navzájem oproti větvím dolních čelistí s malou velikostí. Toto přiblížení se týkalo jak *processus condylaris*, tak *processus coronoideus*. Větší dolní čelisti měly delší tělo. Oblast brady, *spina mentalis*

interna a alveolů zubů byla u větších dolních čelistí posunuta antero-inferiorním směrem (Obr. 38).



Obr. 38. Alometrické korelace dolní čelisti současných mužů. Anteriorní, superiorní a laterální pohled na model dolní čelisti s malou velikostí. Šipky znázorňují tvarovou změnu od dolní čelisti s malou velikostí směrem k dolní čelisti s velkou velikostí. Šipky jsou umístěné v landmarcích s největším stupněm alometrické korelace. Velikost šipek odráží míru tvarových změn. Jejich směr odpovídá změně směrem k dolní čelisti s velkou velikostí. Délka šipek je šestkrát zvětšena oproti skutečné změně, aby byla jasněji patrná.

5.4.3 Alometrie patra

Alometrické vztahy patra jsme nehodnotili z důvodu malého množství jedinců v některých zkoumaných skupinách. Nízký počet jedinců by způsobil nesměrodatnost výsledků (viz pohlavní dimorfismus patra).

6 DISKUZE

6.1 *Vývoj obličejového skeletu za posledních 1200 let*

6.1.1 Velikostní rozdíly

V časovém období od raného středověku po současnost jsme podle našich výsledků zaznamenali rozdíly ve středové velikosti horního obličej, dolní čelisti i patra u všech zkoumaných populací. Vzhledem k potvrzenému velikostnímu pohlavnímu dimorfismu těchto oblastí v předešlých studiích (např. Franklin et al., 2006; Veyre-Goulet et al., 2008; Kharoshah et al., 2010; Gonzalez et al., 2011) i v naší práci byli hodnoceni jedinci obou pohlaví odděleně.

U souboru mužů hodnocených v této práci docházelo od raného středověku do současnosti k postupnému zvětšování horního obličej. U žen tento trend nebyl tak výrazný a horní obličej měl zhruba stejnou velikost u všech zkoumaných historických populací. Signifikantně se od sebe lišily pouze současné a raně středověké ženy. Současné ženy měly větší horní obličej než raně středověké ženy.

Z toho vyplývá, že u horního obličej obou pohlaví jsme potvrdili předpoklad, že současná populace bude vykazovat největší velikost zkoumaných morfologických struktur (Jantz a Jantz, 2000; Jonke et al., 2007). Je to způsobeno jak lepšími klimatickými podmínkami, které dnes panují (tzv. malé klimatické optimum) (Appleby, 1980; Svoboda et al., 2003), tak rapidním zlepšením životních standardů oproti těm, ve kterých žily všechny srovnávané populační skupiny (např. Dofkova et al., 2001; Wescott a Jantz, 2005; Weisensee a Jantz, 2011).

Dolní čelist vykazovala výraznější kolísání velikosti než horní obličej. Signifikantní rozdíly byly nalezeny při porovnání současných mužů s muži všech historických populací. Současní muži měli větší dolní čelisti než muži z historických populací. U žen byla situace odlišná. Dolní čelisti žen z raného středověku a dolní čelisti současných žen byly větší než dolní čelisti žen z vrcholného středověku a raného novověku.

Stejně jako u horního obličej jsme potvrdili, že i dolní čelist recentní populace vykazuje větší velikost. To se shoduje s předešlými studiemi (Jantz a Jantz, 2000; Jonke et

al., 2007). Opět se domníváme, že je to důsledek působení příznivějších vnějších podmínek v současnosti (např. Wescott a Jantz, 2005; Weisensee a Jantz, 2011).

Oproti hornímu obličejí byly u dolní čelisti zjištěny větší rozdíly mezi jednotlivými populacemi. Tyto výsledky naznačují, že velikost horního obličejce, pokud do ní nezahrneme oblast alveolárního výběžku horní čelisti, je méně ovlivněna působením vnějších podmínek a více se mohou uplatnit genetické vlivy. Naopak větší rozdíly ve velikosti dolní čelisti mezi populacemi naznačují silnější ovlivnění tohoto morfologického celku vnějším prostředím (Smith, 2009).

Dále tyto výsledky ukazují, že zde hodnocené ženy lépe odrážejí vliv vnějších podmínek. Týká se to především velikosti dolní čelisti. U ženských dolních čelistí můžeme pozorovat zvětšení velikosti nejen u současných žen, ale také u raně středověkých žen. V raném středověku panovalo na území Velké Moravy klimatické optimum (Svoboda et al., 2003; Beranová, 2005) a hodnocené soubory byly pravděpodobně příslušníky tehdejší vládnoucí elity (např. Hrubý, 1955; Poláček, 2008). Naopak jedince z vrcholného středověku a raného novověku lze řadit k městskému obyvatelstvu a mezi příslušníky střední vrstvy (Hanáková et al., 1988; Stránská, 1997, 1998; Měřínský a Klápště, 2008; Kováčik a Zezula, 2009; Zezula et al., 2010; Kozák, 2009). Kromě toho, v období vrcholného středověku a raného novověku na území Čech nebyly klimatické podmínky úplně ideální a probíhalo zde období tzv. malé doby ledové (Appleby, 1980; Svoboda et al., 2003). Jak už bylo zmíněno výše, lidé současné české populace žijí v příznivějších socioekonomických podmínkách než všechny hodnocené historické populace (např. Dofkova et al., 2001). To je navíc podpořeno obdobím klimatického optima, které se zde nyní vyskytuje (např. Appleby, 1980; Svoboda et al., 2003).

Z toho vyplývá, že vliv vnějších podmínek a klimatu na velikost dolní čelisti byl více patrný u žen navzdory faktu, že muži mohou být během puberty více ovlivněni působením exogenních faktorů na pubertální růstový spurt (Cole, 2000; Stinson, 2005; Oettlé et al., 2009), a proto by měli lépe odrážet změny ve stravě a klimatu (Galdames et al., 2008; Oettlé et al., 2009). Tuto hypotézu se v naší práci nepodařilo potvrdit. Možné vysvětlení rozdílů mezi muži a ženami spočívá v odlišných růstových trajektoriích obličejce mužů a žen. Pohlavní dimorfismus můžeme najít jak během tzv. aktivní fáze, kdy obličej roste (odlišné načasování a oblasti růstu), tak během tzv. neaktivní fáze v dospělosti. Obličej

dívek přehází z horizontálního do vertikálního typu růstu, kdežto u chlapců přetrvává vertikální typ růstu (Carels, 1998; Buretić-Tomljanović et al., 2007; Koudelová et al., 2015).

Dolní čelist je jediná kost ze splachnokrania na rozmezí faciálního a obecně skeletálního typu růstu (Šmahel, 2001), proto pro úplnost uvádíme porovnání našich výsledků s výsledky předchozích studií, které se zabývaly tělesnou výškou a které byly provedeny na stejném kosterním materiálu. Na základě našich dat jsme u dolní čelisti došli k obdobným výsledkům. Průměrná tělesná výška mužů na Velké Moravě byla zhruba 170 cm, u žen byla zhruba 161 cm (Dobisíková et al., 2008). U vrcholně středověké populace z 11. až 14. století byla průměrná tělesná výška mužů z pražských lokalit zhruba 171 cm a 170 cm u mužů z vesnických lokalit. Pražské i vesnické ženy měly stejnou průměrnou tělesnou výšku 159 cm (Kaupová et al., 2013). Z těchto údajů je patrné, že průměrná tělesná výška mužů z raného a vrcholného středověku je téměř stejná. Větší rozdíl byl zaznamenán mezi raně středověkými a vrcholně středověkými ženami, jejich průměrná výška ve vrcholném středověku se lehce snížila. Toto koresponduje s našimi výsledky týkajícími se velikosti dolní čelisti u mužů a žen.

Rozdíly mezi populacemi ve velikosti patra nebyly příliš výrazné. Pouze raně novověké a současné ženy se od sebe signifikantně lišily. V případě mužů bylo zvětšení patra při porovnání raného novověku a současnosti jen mírné (toto zvětšení nebylo statisticky významné). Také raně středověká populace vykazovala mírné zvětšení patra, oproti populacím z vrcholného středověku a raného novověku.

Větší velikost patra u recentní populace lze, stejně jako u horního obličejce a dolní čelisti, vysvětlit reakcí na výrazné zlepšení vnějších podmínek ve srovnání s vnějšími podmínkami, ve kterých žily všechny sociální třídy historických populací (např. Dofkova et al., 2001; Wescott a Jantz, 2005; Weisensee a Jantz, 2011). Mírně větší velikost patra, která byla nalezena také u raně středověké populace, můžeme odůvodnit, obdobně jako u dolní čelisti, kopírováním příznivosti vnějších podmínek. Toto kopírování může odrážet skutečnost, že patro je pod výraznějším vlivem vnějšího prostředí v porovnání se zde hodnocenou částí horního obličejce (Weisensee a Jantz, 2011), jelikož je součástí splachnokrania a dutiny ústní, tudíž pod přímým vlivem žvýkacích sil (Lieberman, 2011).

6.1.2 Tvarové rozdíly

V naší práci bylo zjištěno, že tvarové rozdíly u horního obličejce a dolní čelisti mezi časově bližšími populacemi byly vždy statisticky signifikantní. V případě patra se statisticky významný rozdíl nacházel mezi současnou a všemi historickými populacemi a mezi raně novověkou a raně středověkou populací. Stejně jako při porovnávání velikostních změn výsledky ukazují, že se nejvíce odlišovala současná populace od všech historických populací.

Horní obličej lidí současné populace vykazuje výrazné zúžení a prodloužení oproti raně novověké populaci. Dále bylo v naší práci zaznamenáno zvětšení prominence nosu u současné populace. Ta je kromě jiného způsobena posunem oblasti bodu *nasospinale* směrem dopředu.

V případě dolní čelisti jsme podle našich výsledků zjistili její zúžení a to hlavně v oblasti ve středu *ramus mandibulae*. *Processus coronoideus* je dalším místem, kde jsme našli výraznější rozdíly mezi současnou a raně novověkou populací. *Processus coronoideus* byl posunut superio-posteriorním směrem u současné populace.

Patro současné populace vykazovalo při porovnání s raně novověkými jedinci zvětšení jeho výšky. Šířka zůstávala konstantní.

U horního obličejce a dolní čelisti jsme našli vždy statisticky signifikantní rozdíly mezi časově sousedními populacemi, to v případě tvarových změn vždy neplatilo. Potvrzujeme tím předpoklad o menší tvarové stabilitě obličejového skeletu v porovnání s jeho velikostí (Jantz a Jantz, 2000; Jonke et al., 2007). Tvarová variabilita obličejového skeletu je výrazně populačně specifická (Vasulu a Pal, 1989).

Největší rozdíly ve tvaru obličejového skeletu se vyskytují mezi současnou a raně novověkou populací, což je ve shodě s předchozími studii. Domníváme se, že je to další z projevů současného sekulárního trendu (např. Jantz a Jantz, 2000; Buretić-Tomljanović et al., 2006; Weisensee a Jantz, 2011), který způsobuje nejen celkové zvětšování zkoumaných struktur, ale také čistě tvarové změny (Jantz a Jantz, 2000). V literatuře je tento trend často popisovaný pro celý obličejový skelet (Jantz a Jantz, 2000; Buretić-Tomljanović et al., 2006; Weisensee a Jantz, 2011). Vysvětlení je možné opět hledat v rapidní změně vnějších podmínek v současnosti, které na vývoj obličejového skeletu působí (např. Varrela, 1992; Lieberman, 2011). Především v případě morfologie dolní

čelisti jsou rozdíly mezi populacemi pravděpodobně výrazně ovlivněné odlišnou stravou (Hoover a Williams, 2015).

V naší práci jsme prokázali zúžení jak skeletu horního obličejce, tak dolní čelisti. To potvrzuje výsledky předešlých studií. Současný sekulární trend vedl k relativnímu zmenšení šířky lebky (Zellner et al., 1998) a zvýšení a zúžení lebeční klenby (Zellner et al., 1998; Jantz a Jantz, 2000), obličejový skelet se také zúžil (Jantz a Jantz, 2000; Buretić-Tomljanović et al., 2006; Weisensee a Jantz, 2011).

I další významná místa tvarových rozdílů mezi současnou a raně novověkou populací se shodují s předchozími studii. Nalezli jsme posun anteriorní části horního obličejce směrem dopředu. Anteriorní oblast je uváděna jako místo významných tvarových změn současné populace (Jonke et al., 2007).

Processus coronoideus dolní čelisti je také místem, kde bylo možné očekávat tvarové změny (Jonke et al., 2007), jelikož se sem upínají svaly podílející se na žvýkání a ty pak následně ovlivňují morfologii této oblasti (Lieberman, 2011). I v této oblasti byly tvarové rozdíly mezi raně novověkými a současnými jedinci v naší práci potvrzeny.

Navzdory dříve uváděnému zvětšení šířky patra v porovnání s jeho délkou u současné populace (Weisensee a Jantz, 2011) šířka patra nevykazuje jednoznačné rozdíly, když jsme porovnali raně novověkou a současnou populaci. U žen sice došlo k jejímu mírnému zvětšení, ale naopak u mužů se jeho šířka zmenšila v porovnání s délkou patra.

Studie zabývající se morfologií patra u zdravých jedinců jsou ojedinělé, proto pro úplnost uvádíme srovnání s pracemi Beecher et al. (1983) a Corruccini a Beecher (1984). Jelikož současná česká populace konzumuje měkčí a různě chemicky upravovanou stravu v porovnání s příslušníky historických populací (např. Kilian et al., 2007), hledali jsme případnou shodu s výsledky prací, kde byly porovnávány dvě skupiny primátů živených rozdílnou potravou. První byla tvořena jedinci konzumujícími měkčí stravu, druhé skupině byla podávána tužší strava. Jedinci konzumující měkčí potravu měli v porovnání s druhou skupinou nižší a užší patro (např. Beecher et al., 1983; Corruccini a Beecher, 1984). Protože lidé současné populace konzumují měkčí stravu (např. Kilian et al., 2007), je u nich možné na základě těchto studií také předpokládat nižší patro. To se nám však nepodařilo prokázat. Naopak jsme našli zvětšení výšky patra u současné populace. Na druhou stranu studie zabývající se morfologií lidského obličejce uvádí, že působení slabších

sil při žvýkání má za následek vznik „podlouhlého“ obličej (Sonnesen et al., 2001). To se shoduje s našimi výsledky. S užším obličejem by mohla souviset i větší výška patra u současné populace, kterou jsme zaznamenali.

Ačkoliv tvarové rozdíly u horního obličej a dolní čelisti mezi historickými populacemi nebyly tak markantní jako rozdíl oproti současné populaci, přesto byly vždy statisticky signifikantní. Největší překryv tvarové variability byl zaznamenán u jedinců z vrcholného středověku a raného novověku u dolní čelisti. Naopak největší tvarovou odlišnost z historických populací vykazovali raně středověcí jedinci a to opět v případě tvarové variability dolní čelisti. Tato tvarová variabilita se však téměř nepřekrývala se současnou populací. V případě patra nebyly rozdíly mezi historickými populacemi tak výrazné. Mezi raně středověkou a vrcholně středověkou a mezi vrcholně středověkou a raně novověkou populací nebyl nalezen signifikantní rozdíl.

Byl potvrzen náš předpoklad, že největší překryv tvarové variability obličejového skeletu bude vykazovat vrcholně středověká a raně novověká populace. Tento překryv tvarové variability by mohl být způsoben tím, že tyto dvě populace jsou si časově blízké. Avšak tvarová podobnost se u jiných časově si blízkých populací nevyskytuje, tudíž tento argument neobstojí. Hlavní důvodem proto bude působení již dříve zmíněných obdobných vnějších podmínek, ve kterých tito lidé žili (Nicholson a Harvati, 2006; Hoover a Williams, 2015).

Odůvodnění největší tvarové odlišnosti raně středověké populace oproti historickým populacím opět můžeme hledat v působení jiných vnějších podmínek, ze kterých tito jedinci pocházejí. V porovnání se zde hodnocenými jedinci z vrcholného středověku a raného novověku, jsou tito lidé pravděpodobně příslušníky tehdejší vládnoucí elity (např. Hrubý, 1955; Poláček, 2008). Kromě toho žili v období klimatického optima (Svoboda et al., 2003; Beranová, 2005). Oproti současné populaci se tvarová variabilita obličejového skeletu raně středověké populace opět statisticky signifikantně liší, i když jedinci obou populací pochází z relativně lepších podmínek. Příčinu je možné hledat např. v různé stravě v současnosti a v raném středověku (např. Beranová, 2005). Odlišná strava a její konzistence vyvolává vznik různě velkých sil při žvýkání (např. Lieberman, 2011). Ty pak způsobují nestejný tvar zkoumaných struktur (Nicholson a Harvati, 2006; Jonke et al., 2007; Noback a Harvati, 2015a; b).

Nesignifikantní rozdíly mezi populacemi v případě tvarové variability patra jsou s největší pravděpodobností způsobené nízkým počtem jedinců v souboru. To se jeví jako více pravděpodobné než, že by tvar patra nebyl pod vlivem vnějších podmínek, jelikož morfologie patra by měla být výrazně ovlivněna vnějším prostředím z toho důvodu, že stejně jako dolní čelist, je patro bezprostředně ovlivněno silami, které vznikají při žvýkání potravy (např. Lieberman et al., 2004; Lieberman, 2011).

V souhrnu lze říci, že data z našeho souboru předchozí výsledky ve valné většině potvrzuje a dále doplňuje. Nejvíce výrazné je zúžení obličejového skeletu u současné populace. To je velkou měrou vyvoláno přechodem na měkčí a chemicky upravovanou stravu (např. Kilian et al., 2007). Tato úprava nevyžaduje vyvíjet tolik síly při žvýkání potravy (Lieberman et al., 2004; Lieberman, 2011; Hoover a Williams, 2015; Noback a Harvati, 2015a; b), což následně zásadním způsobem ovlivňuje morfologii obličejového skeletu (Nicholson a Harvati, 2006; Jonke et al., 2007; Hoover a Williams, 2015; Noback a Harvati, 2015a; b) a vede k jeho zúžení a prodloužení (Sonnesen et al., 2001; Buretić-Tomljanović et al., 2006).

6.2 Modularita obličejového skeletu

Podle našich výsledků korelace mezi horním obličejem a dolní čelistí a horním obličejem a patrem byly signifikantní, vztah ale nebyl příliš silný. Mezi dolní čelistí a patrem nebyla nalezena významná korelace.

Tyto výsledky naznačují částečnou morfologickou nezávislost zkoumaných obličejových struktur. Jak můžeme vidět z předchozích kapitol hodnotící velikostní a tvarové změny obličejového skeletu u jednotlivých populací, existují odlišné výsledky pro horní obličej, dolní čelist a patro. To opět poukazuje na modularitu obličejového skeletu, kdy jednotlivé jeho části mohou vykazovat jistou nezávislost na okolí (Bastir a Rosas, 2005; von Cramon-Taubadel, 2014; Esteve-Altava et al., 2015). Tato samostatnost umožňuje fylogenetický vývoj jednotlivých morfologických struktur (Smith, 1996). Některé části lebky jsou více ovlivněny vnějšími podmínkami, jiné genotypem dané populace (Roseman, 2004; Roseman a Weaver, 2004; von Cramon-Taubadel, 2014).

Na základě kolísání velikosti u populací z jednotlivých časových období je patrné, že nejvíce je vnějším prostředím ovlivněna velikost dolní čelisti. U ní jsme zaznamenali největší velikostní rozdíly mezi populacemi, které odrážely vliv vnějších podmínek. V případě tvarové variability opět více odráží vliv vnějších podmínek dolní čelist. Usuzujeme to z toho, že vrcholně středověká a raně novověká populace, jejichž jedinci žili v obdobných podmínkách, má více se překrývající tvarovou variabilitu v případě dolní čelisti než v případě horního obličejce. Také raně středověká populace, která oproti ostatním historickým populacím měla optimálnější vnější podmínky, se od těchto dvou populací více odlišuje při hodnocení dolní čelisti než při hodnocení horního obličejce.

Z výše zmíněného vyplývá, že jak velikostní, tak tvarové změny hodnocených morfologických struktur ukazují, že dolní čelist více odráží vliv vnějšího prostředí než skelet horního obličejce a tyto morfologické struktury vykazují modularitu, která umožňuje částečně samostatný vývoj. Potvrzujeme předpoklad, že vývojové změny skeletu horního obličejce jsou oproti dolní části obličejového skeletu, kam spadá dolní čelist, pomalejší (Harvati a Weaver, 2006; Smith, 2009). Dolní čelist je pod přímým vlivem žvýkacích sil, proto vnější podmínky, které nejvíce ovlivňují morfologii dolní čelisti, zahrnují typ diety (Kaifu, 1997; Martin a Danforth, 2009; Weisensee a Jantz, 2011; Hoover a Williams, 2015). Ke změnám morfologie dolní čelisti dochází synchronně např. se změnami subsistenční strategie či s jinými výraznými změnami ve vývoji populace (např. Jantz a Jantz, 2000; Little et al., 2006; Martin a Danforth, 2009; Jonke et al., 2007). Takovou výraznou změnou je i průmyslová revoluce a zlepšení socioekonomických podmínek v současnosti (např. Wescott a Jantz, 2005; Weisensee a Jantz, 2011). U horního obličejce předpokládáme větší uplatnění genetické složky (Smith, 2009).

U patra se nám potvrdil předpoklad, že jeho morfologie více koreluje s horním obličejem než s dolní čelistí, kde nebyla korelace statisticky signifikantní. To vysvětlujeme anatomickou polohou těchto struktur (např. Enlow, 1975; Šmahel, 2001).

6.3 Pohlavní dimorfismus obličejového skeletu

6.3.1 Velikostní pohlavní dimorfismus

K porovnání velikostního pohlavního dimorfismu horního obličeje, dolní čelisti a patra jsme použili středovou velikost těchto morfologických struktur a našli jsme statisticky významné rozdíly mezi muži a ženami u populací ze všech historických období i u současné populace.

Stupeň velikostního pohlavního dimorfismu pro jednotlivé části obličejového skeletu se od sebe lišil. U horního obličeje i dolní čelisti jsme našli trend, kdy směrem k současné populaci se rozdíly mezi muži a ženami postupně zvětšovaly a současná česká populace vykazovala největší velikostní pohlavní dimorfismus. Vybočoval velikostní pohlavní dimorfismus patra, kde největší velikostní rozdíl mezi muži a ženami se vyskytoval u raně novověké populace. Nejmenší stupeň velikostního pohlavního dimorfismu byl nalezen u raně středověké populace.

Nalezením signifikantních velikostních rozdílů obličejového skeletu mezi muži a ženami všech zkoumaných populací jsme potvrdili výsledky studií, kde byl zkoumán pohlavní dimorfismus obličeje na základě klasické morfometrie (např. Giles a Elliot, 1963; Giles, 1964; Steyn a İşcan, 1998; Franklin et al., 2006; Veyre-Goulet et al., 2008; Kharoshah et al., 2010) i studií, které také využívají středovou velikost při hodnocení velikostního pohlavního dimorfismu (např. Kimmerle et al., 2008; Gonzalez et al., 2011).

Trend ke zvětšování stupně velikostního pohlavního dimorfismu, který jsme našli u horního obličeje a dolní čelisti, částečně potvrzuje náš předpoklad, že velikost pohlavního dimorfismu odráží příznivost vnějších podmínek a dostatek stravy (Varrela, 1992; Lieberman, 2011), jelikož současná česká populace ve srovnání se všemi zkoumanými sociálními třídami historických populací netrpí podvýživou a všeobecně žije v příznivějších socioekonomických podmínkách s vyššími životními standardy (např. Dofkova et al., 2001; Wescott a Jantz, 2005; Weisensee a Jantz, 2011). Kvalita a dostatek stravy je také spojen s klimatem, který je opět v současnosti příznivější než v raném novověku a vrcholném středověku (Svoboda et al., 2003). Toto jsou důvody, které by mohly vést výraznějšímu projevení velikostního pohlavního dimorfismu u současných mužů a žen.

Podle této hypotézy by ale měla být větší míra velikostního pohlavního dimorfismu i u populace z raného středověku, jelikož jedinci v tomto období žili v relativně příznivých klimatických podmínkách ve srovnání s jedinci z vrcholného středověku a raného novověku. Od 9. do 12. století zde bylo období tzv. klimatického optima (Fagan, 2000; Svoboda et al., 2003). Kromě toho Mikulčice byly v té době jedním z hlavních mocenských center Velkomoravské říše a jedinci zde žili v dobrých socioekonomických podmínkách (Poláček, 2008). Tyto relativně příznivé podmínky však nevedly k výraznému velikostnímu pohlavnímu dimorfismu. Naopak raně středověká populace vykázala nejmenší rozdíl ve velikosti horního obličejce, dolní čelisti i patra mezi muži a ženami.

Skutečnost, že raně středověká populace vykazuje menší stupeň tvarového pohlavního dimorfismu než populace vrcholně středověká a raně novověká, ovlivňuje fakt, že vnější podmínky u hodnocené vrcholně středověké a raně novověké populace nebyly natolik špatné, aby zkoumaní jedinci trpěli výraznou malnutricí a došlo k zásadnímu poklesu stupně pohlavního dimorfismu. Jednalo se o příslušníky střední třídy (Hanáková et al., 1988; Stránská, 1997, 1998; Měřinský a Klápště, 2008; Kováčik a Zezula, 2009; Zezula et al., 2010; Kozák, 2009). Kromě toho, když porovnáme příznivost vnějších podmínek současné a raně zde zkoumané středověké populace, i když se jedná o příslušníky tehdejší vládnoucí elity, v současnosti existují mnohem vyšší životní standardy a lepší socioekonomické podmínky (např. Dofkova et al., 2001). Z toho je patrné, že stupeň velikostního pohlavního dimorfismu vliv vnějších podmínek odráží, pokud jsou rozdíly mezi vnějšími podmínkami dostatečně velké.

V rámci hodnocení velikostního pohlavního dimorfismu je také možné vysledovat modularitu obličejového skeletu, protože jeho vývoj, jak ukazují naše výsledky, se v jednotlivých morfologických celcích od sebe liší. Růstové trajektorie jsou odlišné u mužů a žen a zároveň rozdílné u různých částí lebky a také obličejce. Tato skutečnost ve výsledku ovlivňuje i samotný pohlavní dimorfismus jednotlivých oddílů lebky (Lestrel et al., 2011).

6.3.2 Tvarový pohlavní dimorfismus

Tvarový pohlavní dimorfismus skeletu horního obličejce a dolní čelisti byl statisticky signifikantní u všech zkoumaných populací. V případě patra nebyl nalezen signifikantní

rozdíl mezi muži a ženami. Míra tvarového pohlavního dimorfismu horního obličej a dolní čelisti se pohybovala od největší u vrcholně středověké populace po nejméně výrazný pohlavní dimorfismus raně novověké populace. Nejméně přesný odhad pohlaví byl zaznamenán u horního obličej raně novověkých žen.

Přítomnost statisticky signifikantního tvarového pohlavního dimorfismu horního obličej a dolní čelisti u všech zkoumaných populací se shoduje s dřívějšími výsledky založenými jak na hodnocení diskretních morfologických znaků (např. Loth a Henneberg, 1996; Galdames et al., 2008), tak s výsledky metod geometrické morfometrie (např. Franklin et al., 2008; Bigoni et al., 2010; Gonzalez et al., 2011).

Naopak u patra nebyl potvrzen tvarový rozdíl mezi muži a ženami. Pravděpodobně je to způsobeno nízkým počtem jedinců v jednotlivých skupinách a malým počtem landmarků, které mohly být na patro umístěny (Zelditch et al., 2004). Výsledky jsou díky tomu zkreslené. Avšak ani po sloučení mužů a žen ze všech populací dohromady patro nevykazuje tvarový pohlavní dimorfismus.

Byl potvrzen předpoklad uvádějící, že existují rozdíly v míře tvarového pohlavního dimorfismu mezi populacemi (např. Cunha a Van Vark, 1991; Walker, 2008; Garvin a Ruff, 2012; Garvin et al., 2014). Stupeň pohlavního tvarového dimorfismu, který je platný pro jednu populaci, nemusí odpovídat míře pohlavního dimorfismu u jiných populací (Garvin a Ruff, 2012; Garvin et al., 2014). Největší rozdíl ve stupni tvarového pohlavního dimorfismu byl nalezen u vrcholně středověké a raně novověké populace navzdory tomu, že zde zkoumaní lidé z vrcholného středověku a raného novověku žili v obdobných životních podmínkách v městském prostředí (Hanáková et al., 1988; Stránská, 1997, 1998; Měřínský a Klápště, 2008; Kováčik a Zezula, 2009; Zezula et al., 2010; Kozák, 2009) a v období malé doby ledové (Svoboda et al., 2003; Behringer, 2010). Proto usuzujeme, že vnější podmínky míru tvarového pohlavního dimorfismu v tomto období neovlivnily.

V případě námi zkoumaných populací byl výraznější tvarový dimorfismus nalezen u dolní čelisti oproti skeletu horního obličej. U horního obličej se navíc nenacházel žádný jednotící znak, který by odlišoval muže od žen současně ve všech čtyřech populacích. Znaky byly výhradně populačně specifické.

I u dolní čelisti se vyskytovalo menší množství rysů pohlavního dimorfismu, které byly společné pro všechny čtyři zkoumané populace. Bod *gonion*, který se nachází na dolní čelisti, ležel více laterálně u mužů než u žen a zároveň mužské dolní čelisti byly celkově širší než ženské. Bod *gonion* byl také místem s největší mírou tvarového pohlavního dimorfismu. Další oblasti dolní čelisti, které vykazovaly výrazný stupeň pohlavního tvarového dimorfismu u všech zkoumaných populací, byly tyto: *processus coronoideus*, *processus condylaris* a výšku *ramus mandibulae*. Největší míra tvarového pohlavního dimorfismu v oblasti *processus coronoideas* a *processus condylaris* se vyskytovala u raně středověké populace, naopak nejmenší u raně novověké populace. Raně novověká populace zároveň vykazovala celkově nejmenší stupeň tvarového pohlavního dimorfismu s nejvíce rovnoměrně rozloženou mírou pohlavního dimorfismu po celé dolní čelisti. Nejmenší stupeň tvarového pohlavního dimorfismu se vyskytoval u všech studovaných populačních skupin v oblasti *symphysis menti*. V ostatních oblastech dolní čelisti byly znaky odlišující muže od žen mezi populacemi rozdílné. Dimorfismus byl zde populačně specifický.

Ačkoliv horní obličej byl dříve označen jako část lebky, kde se nejvíce projevuje tvarový pohlavní dimorfismus (Bigoni et al., 2010), tuto premisu se nám nepodařilo potvrdit. Dolní čelist ukázala větší míru tvarového pohlavního dimorfismu. Dále všechny znaky odlišující muže od žen v případě horního obličeje byly populačně specifické. Nenašli jsme žádný jednotící znak odlišující muže od žen, který by se vyskytoval u všech populací a to ani v supraorbitální oblasti, která je uváděna jako místo s největším stupněm pohlavního dimorfismu obličejového skeletu (Gonzalez et al., 2011).

V případě dolní čelisti jsme našli schodu s předešlými studii, které uvádějí konkrétní oblasti dolní čelisti, kde jsou velké tvarové rozdíly mezi muži a ženami. V těchto místech byl tvarový pohlavní dimorfismus nalezen u všech zde zkoumaných populací. Stejně jako v předešlých studiích nejvýznamnější oblast tvarového pohlavního dimorfismu se nachází v úhlu dolní čelisti (např. Steyn a İşcan, 1998; Rosas et al., 2002). Hlavním důvodem velkého stupně tvarového dimorfismu v tomto místě u všech populací je s největší pravděpodobností výraznější působení žvýkacích svalů na skelet mužů, které vede ke zmožnění drsnatin, kam se tyto svaly upínají (Rosas et al., 2002; Vodanović et al., 2006).

Další oblasti dolní čelisti (*processus coronoideus*, *processus condylaris* a *ramus mandibulae*), které také vykazovaly výrazný stupeň pohlavního tvarového dimorfismu u všech zkoumaných populací, se shodují s oblastmi uváděnými v předešlých studiích. Tato místa opět významně podléhají působení svalové činnosti (např. Acsádi a Nemeskéri, 1970; Rosas et al., 2002; Vodanović et al., 2006). Nejmenší stupeň tvarového pohlavního dimorfismu společný pro všechny populace nalezený v oblasti *symphysis menti* se opět shoduje s výsledky předešlých studií (Humphrey et al., 1999; Franklin et al., 2007a, 2008).

V ostatních oblastech dolní čelisti a v celém horním obličejí je tvarový pohlavní dimorfismus populačně specifický. Tento jev je známý jak u horního obličejí, tak u dolní čelisti hlavně mezi geograficky či historicky vzdálenějšími populacemi (Franklin et al., 2008; Walker, 2008; Lestrel et al., 2011). Naše práce proto ukazuje, že výrazné změny v pohlavním dimorfismu existují i mezi populacemi žijícími ve stejné oblasti střední Evropy v průběhu relativně krátkého časového období. Z důvodu výrazných rozdílů tvarového pohlavního dimorfismu horního obličejí i dolní čelisti mezi jednotlivými populacemi z raného středověku až po současnost se zde nevyskytuje žádný jednotný vývojový trend, který by se tvarového pohlavního dimorfismu týkal. Obdobná situace a odlišnosti mezi pohlavním dimorfismem jednotlivých populací se vyskytují např. u chorvatských populací žijících současně ve stejném období, ale v odlišných klimatických podmínkách. Tyto populace vykazují výrazné rozdíly v morfologii lebky a také v pohlavním dimorfismu (Buretić-Tomljanović et al., 2007).

Dosud není přesně známo, jaké biologické procesy stojí na pozadí rozdílů v míře pohlavního dimorfismu různých populací. Existuje několik studií, které se touto problematikou zabývají a snaží se tyto procesy nějakým způsobem osvětlit (Moss a Moss-Salentijn, 1977) Lze předpokládat, že na vzniku těchto rozdílů se velkou mírou podílí zahájení hormonální aktivity v pubertě, i když některé pohlavně specifické rozdíly se objevují už před pubertou. Přesné mechanismy, které rozdíly v pohlavním dimorfismu mezi populacemi vyvolávají, nebo které vysvětlují aktivaci určitých genů vedoucích ke vzniku konkrétních tvarových rozdílů, nejsou zatím příliš jasné (Lestrel et al., 2011).

Určitou roli při vzniku odlišného tvarového pohlavního dimorfismu u jednotlivých populací může hrát vliv pohlavního výběru, který by mohl tvarovou variabilitu a míru pohlavního dimorfismu výrazně ovlivňovat a zároveň může odrážet kulturní vlivy působící

na vnímání atraktivity tváře (např. Swaddle a Reiersen, 2002; Snyder et al., 2008; Thayer a Dobson, 2010). Odlišné preference při pohlavním výběru logicky vedou ke vzniku odlišností v genofondu jednotlivých populací (např. Andersson, 1994).

Obecně platí, že jak velikostní, tak tvarový pohlavní dimorfismus obličejového skeletu má kontinuální charakter. Nejedná se o diskrétní znaky, které by byly rozdílné u mužů a u žen. Naopak dochází k překryvům variability morfologie mezi muži a ženami. Z toho důvodu je odhad pohlavní příslušnosti na základě obličejového skeletu komplikovaný (např. İşcan a Kedici, 2003; Garvin a Ruff, 2012). Odhad pohlaví je navíc ztěžován mezipopulační variabilitou znaků odlišující muže od žen. U některých populací je překryv variability tak velký, že odhad pohlaví jen na základě vybraných obličejových charakteristik je nemožný (např. Cunha a Van Vark, 1991; Kemkes a Göbel, 2006; Walker, 2008; Garvin a Ruff, 2012).

6.4 Alometrie obličejového skeletu

Závislost velikosti na tvaru obličejového skeletu byla u zkoumaných populací značně variabilní a vykazovala pohlavní i populační specifickou. U většiny skupin (jedinci rozdělení do skupin podle pohlaví a populace) neexistovala statisticky významná závislost velikosti na tvaru horního obličejového skeletu a dolní čelisti. Toto potvrzuje výsledky studií autorů Kimmerle et al. (2008), Bruner et al. (2010) a Mitteroecker et al. (2013), kde nebyly nalezeny alometrické vztahy. V naší práci se alometrické vztahy vyskytovaly pouze u horního obličejového skeletu žen z vrcholného středověku a u dolní čelisti současných mužů. Větší horní obličej vrcholně středověkých žen byl nižší a širší. Větve dolní čelisti větší velikosti mužů současné populace byly skloněné posteriorněji a přiblížené více k sobě navzájem. Tím byly dolní čelisti větší velikosti užší v porovnání s čelistmi menší velikosti.

Ačkoliv jsme na základě výsledků studie, které byla provedena na portugalské populaci (Rosas a Bastir, 2002), očekávali výraznější prognatismus dolních čelistí s větší velikostí u současné populace, nepodařilo se nám tento předpoklad potvrdit ani u mužské, ani u ženské části populace. V případě současných žen nebyly nalezeny významné alometrické korelace vůbec. Odlišné výsledky u české a portugalské populace mohou být způsobené populační specifickou, kterou alometrické vztahy podle našich výsledků

vykazují. Nalezli jsme shodu se studií současné české populace (Velemínská et al., 2012). U mužských dolních čelistí větší velikosti jsme zaznamenali zúžení jejich tvaru díky přiblížení větví dolní čelisti k sobě navzájem. Tato shoda se netýká horního obličeje, zde se alometrické vztahy v naší studii nevyskytovaly.

7 ZÁVĚRY

7.1 *Vývoj obličejového skeletu za posledních 1200 let*

7.1.1 Velikostní rozdíly

- U obou pohlaví bylo potvrzeno, že současná populace má větší velikost horního obličejе než ostatní populace zřejmě z důvodu rapidního zlepšení vnějších podmínek v současnosti.
- Od raného středověku se horní část obličejového skeletu postupně zvětšovala především u mužů. Horní obličej u žen se výrazně mezipopulačně neliší.
- V případě dolní čelisti jsme opět u obou pohlaví potvrdili předpoklad větší velikosti u současné populace pravděpodobně v důsledku působení vnějších podmínek. Velikost dolní čelisti kopíruje příznivost vnějších podmínek a výrazněji kolísá než v případě horního obličejе. Toto potvrzuje předpoklad, že dolní čelist je silněji ovlivněna vnějším prostředím v porovnání s horním obličejem, na který má zřejmě větší vliv genetická složka.
- Velikost ženských dolních čelistí lépe odráží vliv vnějších podmínek než mužské dolní čelisti.
- Rozdíly ve velikosti patra mezi zkoumanými populacemi nebyly až na rozdíl mezi raně novověkými a současnými ženami statisticky signifikantní, ale i přesto kopírovaly u mužů i u žen příznivost vnějších podmínek obdobně jako v případě dolní čelisti. Z toho usuzujeme, že patro je v porovnání se skeletem horního obličejе pod výraznějším vlivem vnějších podmínek.

7.1.2 Tvarové rozdíly

- Statisticky signifikantní tvarové rozdíly byly nalezeny mezi všemi populacemi u horního obličejе a dolní čelisti.
- Tvarové rozdíly mezi časově bližšími populacemi byly větší než velikostní rozdíly u stejných populací. Potvrzujeme tím předpoklad o menší tvarové stabilitě obličejového skeletu v porovnání s jeho velikostí a také výraznou populační specifičnost tvaru obličejového skeletu.

- Byl potvrzen předpoklad uvádějící, že v důsledku působení současného sekulárního trendu vyvolaného výrazným zlepšením vnějších podmínek bude opět nejvíce odlišná současná populace ve tvaru obličejového skeletu.
- U horního obličeje a dolní čelisti jedinců současné populace v porovnání s raně novověkou populací, se projevuje prodloužení a zúžení těchto morfologických struktur.
- Nepodařilo se nám potvrdit předpokladané rozšíření patra v porovnání s jeho délkou u současné populace. Patro u současných jedinců bylo vyšší, což koresponduje se zúžením a prodloužením ostatních morfologických celků skeletu obličeje.
- Tvarové rozdíly horního obličeje a dolní čelisti mezi historickými populacemi jsou méně výrazné než rozdíly mezi současnou a raně novověkou populací. Z historických populací se nejvíce odlišovala raně středověká populace.
- V případě tvaru patra nebyly mezi populacemi nalezeny statisticky signifikantní rozdíly. Je to pravděpodobně způsobeno nízkým počtem jedinců ve zkoumaných skupinách a nízkým počtem landmarků.

7.2 Modularita obličejového skeletu

- Korelace mezi horním obličejem a dolní čelistí a mezi horním obličejem a patrem byla statisticky signifikantní, avšak nebyla příliš silná. Mezi patrem a dolní čelistí nebyla nalezena statisticky významná závislost. Práce proto potvrdila, že jednotlivé části obličejového skeletu jsou do určité míry samostatné morfologické jednotky.
- Zjistili jsme, že dolní čelist z hodnocených struktur obličeje odráží vliv vnějších podmínek nejlépe. Týká se to jak velikosti, tak tvaru dolní čelisti. U skeletu horního obličeje přepokládáme větší vliv genetického pozadí.
- V případě patra bylo zjištěno, že jeho morfologie a variabilita více koreluje s horním obličejem v porovnání s dolní čelistí.

7.3 Pohlavní dimorfismus obličejového skeletu

7.3.1 Velikostní pohlavní dimorfismus

- Potvrdili jsme existenci statisticky významného velikostního pohlavního dimorfismu horního obličej, dolní čelisti i patra u všech zkoumaných populací.
- Nalezli jsme postupné zvětšování míry velikostního pohlavního dimorfismu směrem k současné populaci u horního obličej a dolní čelisti. Patro vykazovalo kolísání stupně velikostního pohlavního dimorfismu napříč zkoumanými obdobími.
- Z našich výsledků vyplývá, že stupeň velikostního pohlavního dimorfismu vliv vnějších podmínek odráží, pokud je jejich změna dostatečně velká (zvětšení stupně velikostního pohlavního dimorfismu u současné populace).
- Odlišné výsledky pro horní obličej, dolní čelist a patro ve stupni velikostního pohlavního dimorfismu také potvrzují modularitu obličejového skeletu.

7.3.2 Tvarový pohlavní dimorfismus

- Byla potvrzena existence statisticky významného tvarového pohlavního dimorfismu horního obličej a dolní čelisti u všech zkoumaných populací.
- V případě patra nebyl pohlavní dimorfismus signifikantní, což je pravděpodobně způsobené nízkým počtem zkoumaných jedinců a malým počtem landmarků, které byly na patro umístěny.
- Byly potvrzeny předpokládané rozdíly mezi populacemi v míře tvarového pohlavního dimorfismu. Tyto rozdíly však nereflektovaly vliv vnějšího prostředí.
- Dolní čelist oproti hornímu obličej vykazovala výraznější tvarový pohlavní dimorfismus. Nepodařilo se tudíž potvrdit hypotézu uvádějící, že nejvíce dimorfní je horní část obličejového skeletu a to hlavně supraorbitální oblast.
- Většina znaků tvarového pohlavního dimorfismu horního obličej a dolní čelisti byla populačně specifická.
- Místa, kde se vyskytovaly totožné rozdíly mezi muži a ženami u všech zkoumaných populací se nachází na dolní čelisti v oblasti *angulus mandibulae*, *processus coronoideus*, *processus condylaris* a *symphysis menti*.

7.4 Alometrie obličejového skeletu

- Závislost velikosti na tvaru obličejového skeletu byla variabilní a vykazovala pohlavní i populační specifičnost.
- U většiny skupin jedinců nebyly nalezeny statisticky signifikantní alometrické vztahy. Ty byly prokázány pouze u horního obličeje žen z vrcholného středověku a u dolní čelisti současných mužů.
- Horní obličej vrcholně středověkých žen větší velikosti byl nižší a širší v porovnání s horním obličejem menší velikosti. Větší dolní čelisti současných mužů byly v porovnání s čelistmi menší velikosti užší.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Acsádi G, Nemeskéri J. 1970. History of human life span and mortality. Budapest: Akadémiai Kiadó.
- Adams DC, Rohlf FJ, Slice DE. 2004. Geometric morphometrics: Ten years of progress following the „revolution“. *Ital J Zool* 71:5–16.
- Agrawal KR, Lucas PW, Prinz JF, Bruce IC. 1997. Mechanical properties of foods responsible for resisting food breakdown in the human mouth. *Arch Oral Biol* 42:1–9.
- Ahdesmäki M, Strimmer K. 2010. Feature selection in omics prediction problems using cat scores and false nondiscovery rate control. *Ann Appl Stat* 4:503–519.
- Albert AM, Ricanek Jr. K, Patterson E. 2007. A review of the literature on the aging adult skull and face: implications for forensic science research and applications. *Forensic Sci Int* 172:1–9.
- Allen JA. 1877. The influence of physical conditions in the genesis of species. *Radical Review* 1:108–140.
- Allen RC. 2000. Economic structure and agricultural productivity in Europe, 1300–1800. *Eur Rev Econ Hist* 4:1–25.
- Andersson MB. 1994. *Sexual Selection*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Appleby AB. 1980. Epidemics and Famine in the Little Ice Age. *J Interdiscip Hist* 10:643–663.
- Badawi-Fayad J, Cabanis E-A. 2007. Three-dimensional procrustes analysis of modern human craniofacial form. *Anat Rec* 290:268–276.
- Bastir M, Rosas A. 2005. Hierarchical nature of morphological integration and modularity in the human posterior face. *Am J Phys Anthropol* 128:26–34.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Beals KL. 1972. Head form and climatic stress. *Am J Phys Anthropol* 37:85–92.
- Beals KL, Smith CL, Dodd SM. 1984. Brain size, cranial morphology, climate, and time machines. *Curr Anthropol* 25:301–330.
- Beecher RM, Corruccini RS, Freeman M. 1983. Craniofacial correlates of dietary consistency in a nonhuman primate. *J Craniofac Genet Dev Biol* 3:193–202.
- Behringer W. 2010. Kulturní dějiny klimatu. Od doby ledové po globální oteplování. Praha - Litomyšl: Paseka.
- Beranová M. 2005. Jídlo a pití v pravěku a ve středověku. Praha: Academia, nakladatelství Akademie věd České republiky.
- Bergdolt K. 2002. Černá smrt v Evropě. Praha: Vyšehrad.
- Bergmann C. 1847. Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Größe. *Göttinger Studien* 3:595–708.
- Berry AC. 1975. Factors affecting the incidence of non-metrical skeletal variants. *J Anat* 120:519–535.
- Bharati S, Som S, Bharati P, Vasulu TS. 2001. Climate and head form in India. *Am J Hum Biol* 13:626–634.
- Bigoni L, Krajíček V, Sládek V, Velemínský P, Velemínská J. 2013. Skull shape asymmetry and the socioeconomic structure of an early medieval central european society. *Am J Phys Anthropol* 150:349–364.
- Bigoni L, Velemínská J, Brůžek J. 2010. Three-dimensional geometric morphometric analysis of cranio-facial sexual dimorphism in a Central European sample of known sex. *Homo* 61:16–32.
- Blajerová M. 1974a. Antropologická charakteristika kosterných pozůstatků ze středověkého pohřebiště na Oškobrhu. *Pam Arch* 65:185–217.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Blajerová M. 1974b. Kosterné pozůstatky ze středověkého pohřebiště na Oškobrhu. *Crania Bohemica* 4. Praha: Archeologický ústav Československé akademie věd.
- Blajerová M. 1974c. Kosterné pozůstatky ze středověkého pohřebiště v Radomyšli. *Crania Bohemica* 4. Praha: Archeologický ústav Československé akademie věd.
- Blajerová M. 1980. Antropologické charakteristiky jedinců z pohřební kaple sv. Kříže a jejího okolí v Sázavě nad Sázavou (Výzkum z roku 1974). Antropologický rozbor AU AVČR ČJ. 7628/80. Archiv Archeologického ústavu Akademie věd České republiky, nepublikováno.
- Blajerová M. 1982. Antropologická charakteristika jedinců ze Sázavy nad Sázavou (pohřby v Severní zahradě mimo kapli sv. Kříže z výzkumných sezón 1975 – 1976. Antropologický rozbor AU AVČR. Archiv Archeologického ústavu Akademie věd České republiky, nepublikováno.
- Bogin B. 2013. Secular changes in childhood, adolescent and adult stature. In: Gillman MW, Gluckman PD, Rosenfeld RG, editoři. *Recent advantages in growth research: Nutrition, molecular and endocrine perspectives*. Basel: Karger Medical and Scientific Publishers. p 115–126.
- Bookstein FL. 1989. „Size and shape“: A comment on semantics. *Syst Zool* 38:173–180.
- Bookstein FL. 1996. Biometrics, biomathematics and the morphometric synthesis. *Bull Math Biol* 58:313–365.
- Bookstein FL. 1997. *Morphometric tools for landmark data: Geometry and biology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Boyar RM, Rosenfeld RS, Kapen S, Finkelstein JW, Roffwarg HP, Weitzman ED, Hellman L. 1974. Human puberty. Simultaneous augmented secretion of luteinizing hormone and testosterone during sleep. *J Clin Invest* 54:609–618.
- Brandle S, Saragusti I. 1996. A morphometric model and landmark analysis of Acheulian hand axes from Northern Israel. In: Markus LF, Corti M, Loy A, Naylor GJP, Slice

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- DE, editoři. *Advances in morphometrics*. Vol. 248. NATO ASI Series. New York: Springer. p 423–436.
- Brázdil R, Pfister C, Wanner H, Storch HV, Luterbacher J. 2005. Historical climatology in Europe – the state of the art. *Climatic Change* 70:363–430.
- Brooks S, Suchey JM. 1990. Skeletal age determination based on the os pubis: A comparison of the Acsádi-Nemeskéri and Suchey-Brooks methods. *Hum Evol* 5:227–238.
- Brown CM, Arbour JH, Jackson DA. 2012. Testing of the effect of missing data estimation and distribution in morphometric multivariate data analyses. *Syst Biol* 61:941–954.
- Brown T, Barrett MJ. 1964. A roentgenographic study of facial morphology in a tribe of Central Australian aborigines. *Am J Phys Anthropol* 22:33–42.
- Bruner E, Martin-Loeches M, Colom R. 2010. Human midsagittal brain shape variation: patterns, allometry and integration. *J Anat* 216:589–599.
- Bruzek J. 2002. A method for visual determination of sex, using the human hip bone. *Am J Phys Anthropol* 117:157–168.
- Brůžek J. 2013. Odhad pohlavní příslušnosti a věku dožití u koster od II. a III. kostela na lokalitě Mikulčice - Valy. Posudek. *Archiv antropologického oddělení Národního Muzea*, nepublikováno.
- Brůžek J, Velemínský P. 2006. Sex diagnosis of the early medieval population of Great Moravia (9th to 10th century): Proposed population specific discriminant functions for cranial measurement. *J Nat Mus, Nat Hist Ser* 175:41–56.
- Brych V. 1989. Nesvětica, zaniklá středověká ves na Mostecku. Současný stav a perspektivy výzkumu. *Arch Hist* 14:311–318.
- Buckberry JL, Chamberlain AT. 2002. Age estimation from the auricular surface of the ilium: A revised method. *Am J Phys Anthropol* 119:231–239.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Buikstra JE, Ubelaker DH. 1994. Standards for data collection from human skeletal remains: Proceedings of a seminar at the Field Museum of Natural History, organized by Jonathan Haas. Fayetteville: Arkansas Archeological Survey.
- Bulygina E, Mitteroecker P, Aiello L. 2006. Ontogeny of facial dimorphism and patterns of individual development within one human population. *Am J Phys Anthropol* 131:432–443.
- Buretić-Tomljanović A, Giacometti J, Ostojić S, Kapović M. 2007. Sex-specific differences of craniofacial traits in Croatia: The impact of environment in a small geographic area. *Ann Hum Biol* 34:296–314.
- Buretić-Tomljanović A, Ostojić S, Kapović M. 2006. Secular change of craniofacial measures in Croatian younger adults. *Am J Hum Biol* 18:668–675.
- Carels CE. 1998. Facial growth: Men and women differ. *Ned Tijdschr Tandheelkd* 105:423–426.
- Carlson DS, Van Gerven DP. 1977. Masticatory function and post-pleistocene evolution in Nubia. *Am J Phys Anthropol* 46:495–506.
- Cerajewska TL, Singh GD. 2002. Morphometric analyses of the mandible in prepubertal craniofacial microsomia patients treated with an inverted-L osteotomy. *Clin Anat* 15:100–107.
- Cole TJ. 2000. Secular trend in growth. *Proc Nutr Soc* 59:317–324.
- Coquerelle M, Bookstein FL, Braga J, Halazonetis DJ, Weber GW, Mitteroecker P. 2011. Sexual dimorphism of the human mandible and its association with dental development. *Am J Phys Anthropol* 145:192–202.
- Corruccini RS, Beecher RM. 1984. Occlusofacial morphological integration lowered in baboons raised on soft diet. *J Craniofac Genet Dev Biol* 4:135–142.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- von Cramon-Taubadel N. 2011. Global human mandibular variation reflects differences in agricultural and hunter-gatherer subsistence strategies. *Proc Nat Acad Sci* 108:19546–19551.
- von Cramon-Taubadel N. 2014. Evolutionary insights into global patterns of human cranial diversity: Population history, climatic and dietary effects. *J Anthropol Sci* 92:43–77.
- von Cramon-Taubadel N, Frazier BC, Lahr MM. 2007. The problem of assessing landmark error in geometric morphometrics: theory, methods, and modifications. *Am J Phys Anthropol* 134:24–35.
- Crognier E. 1981. Climate and anthropometric variations in Europe and the Mediterranean area. *Ann Hum Biol* 8:99–107.
- Cronin TM, Dwyer GS, Kamiya T, Schwede S, Willard DA. 2003. Medieval Warm Period, Little Ice Age and 20th century temperature variability from Chesapeake Bay. *Glob Planet Change* 36:17–29.
- Cunha E, Van Vark G. 1991. The construction of sex discriminant functions from a large collection of skulls of known sex. *Int J Anthropol* 6:53–66.
- Czekanowski J. 1962. The theoretical assumptions of Polish anthropology and the morphological facts. *Curr Anthropol* 3:481–494.
- Čechura M. 2010. Pohřební ritus ve středověku a novověku ve světle archeologického a antropologického výzkumu. *Archaeologia historica* 35:111–120.
- Diernberger S, Bernhardt O, Schwahn C, 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). *J Oral Rehabil* 35:613–620.
- Dobisíková M. 1999. Určování pohlaví. In: Stloukal M, editor. *Antropologie: Příručka pro studium kostry*. Praha: Národní muzeum v Praze. p 168–234.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Dobisíková M, Katina S, Velemínský P. 2008. Stature of the Great Moravian population in connection with social status. In: Velemínský P, Poláček L, editoři. Studien zum Burgwall von Mikulcice VIII. Brno: Archeologický ústav Akademie věd České republiky. p 77–91.
- Dofkova M, Kopriva V, Resova D, Rehurkova I, Ruprich J. 2001. The development of food consumption in the Czech Republic after 1989. *Public Health Nutr* 4:999–1003.
- Dohnalíková L, Dušek L, Novotný V. 1997. Neurocrania of the Old Slavs: A model study. *Variability and Evolution* 6:51–61.
- Doual JM, Ferri J, Laude M. 1997. The influence of senescence on craniofacial and cervical morphology in humans. *Surg Radiol Anat* 19:175–183.
- Drake AG, Klingenberg CP. 2008. The pace of morphological change: Historical transformation of skull shape in St Bernard dogs. *Proc R Soc B* 275:71–76.
- Eliáš P, Máca P, Neuwirth J, Válek V. 1998. Moderní diagnostické metody. II. díl. Výpočetní tomografie. Brno: Institut pro další vzdělávání pracovníků ve zdravotnictví.
- Enlow DH. 1975. Handbook of facial growth. Philadelphia: Saunders.
- Escoufier Y. 1973. Le traitement des variables vectorielles. *Biometrics* 29:751–760.
- Esteve-Altava B, Diogo R, Smith C, Boughner JC, Rasskin-Gutman D. 2015. Anatomical networks reveal the musculoskeletal modularity of the human head. *Sci Rep* 5:1–6, in press.
- Fagan BM. 2000. The Little Ice Age: How climate made history, 1300-1850. New York: Basic Books.
- Ferembach D, Schwidetzky I, Stloukal M. 1980. Recommendations for age and sex diagnoses of skeletons. *J Hum Evol* 9:517–549.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Ferrario VF, Sforza C, Miani Jr. A, Sigurtà D. 1997. Asymmetry of normal mandibular condylar shape. *Cells Tissues Organs* 158:266–273.
- Fetter V, Prokopec M, Suchý J, Titelbachová S. 1967. *Antropologie*. Praha: Academia, nakladatelství Československé akademie věd.
- Fisher HE. 1998. Lust, attraction, and attachment in mammalian reproduction. *Hum Nat* 9:23–52.
- Franciscus RG, Trinkaus E. 1988. Nasal morphology and the emergence of *Homo erectus*. *Am J Phys Anthropol* 75:517–527.
- Franklin D, O’Higgins P, Oxnard CE. 2008. Sexual dimorphism in the mandible of indigenous South Africans: A geometric morphometric approach. *S Afr J Sci* 104:101–106.
- Franklin D, O’Higgins P, Oxnard CE, Dadour I. 2006. Determination of sex in South African blacks by discriminant function analysis of mandibular linear dimensions: a preliminary investigation using the Zulu local population. *Forensic Sci Med Pathol* 2:263–268.
- Franklin D, O’Higgins P, Oxnard CE, Dadour I. 2007a. Sexual dimorphism and population variation in the adult mandible: forensic applications of geometric morphometrics. *Forensic Sci Med Pathol* 3:15–22.
- Franklin D, Oxnard CE, O’Higgins P, Dadour I. 2007b. Sexual dimorphism in the subadult mandible: Quantification using geometric morphometrics. *J Forensic Sci* 52:6–10.
- Galdames ICS, Matamala DAZ, Smith RL. 2008. Evaluating accuracy and precision in morphologic traits for sexual dimorphism in malnutrition human skull: A comparative study. *Int J Morphol* 4:877–881.
- Galton F. 1888. Co-Relations and their measurement, chiefly from anthropometric data. *Proc R Soc Lond* 45:135–145.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Garcin V, Velemínský P, Trefný P, Bagousse AA-L, Lefebvre A, Bruzek J. 2010. Dental health and lifestyle in four early mediaeval juvenile populations: comparisons between urban and rural individuals, and between coastal and inland settlements. *Homo* 61:421–439.
- Garvin HM, Ruff CB. 2012. Sexual dimorphism in skeletal browridge and chin morphologies determined using a new quantitative method. *Am J Phys Anthropol* 147:661–670.
- Garvin HM, Sholts SB, Mosca LA. 2014. Sexual dimorphism in human cranial trait scores: Effects of population, age, and body size. *Am J Phys Anthropol* 154:259–269.
- Giles E. 1964. Sex determination by discriminant function analysis of the mandible. *Am J Phys Anthropol* 22:129–135.
- Giles E, Elliot O. 1963. Sex determination by discriminant function analysis of crania. *Am J Phys Anthropol* 21:53–68.
- Gionhaku N, Lowe AA. 1989. Relationship between jaw muscle volume and craniofacial form. *J Dent Res* 68:805–809.
- Golden MH. 1994. Is complete catch-up possible for stunted malnourished children? *Eur J Clin Nutr* 48:58–70.
- Gomes SGF, Custodio W, Faot F, Cury AADB, Garcia RCMR. 2011. Chewing side, bite force symmetry, and occlusal contact area of subjects with different facial vertical patterns. *Braz Oral Res* 25:446–452.
- Gonzalez PN, Bernal V, Perez SI. 2011. Analysis of sexual dimorphism of craniofacial traits using geometric morphometric techniques. *Int J Osteoarchaeol* 21:82–91.
- Gordon CC, Buikstra JE. 1981. Soil pH, bone preservation, and sampling bias at mortuary sites. *Am Antiq* 46:566–571.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Gravlee CC, Bernard HR, Leonard WR. 2003. Boas's changes in bodily form: The immigrant study, cranial plasticity, and Boas's physical anthropology. *Am Anthropol* 105:326–332.
- Hanáková H. 1988. Antropologické zpracování koster od IX. kostela na lokalitě Mikulčice - Valy. Posudek. Archiv antropologického oddělení Národního Muzea, nepublikováno.
- Hanáková H, Stloukal M, Ječný H. 1988. Pohřebiště kolem bývalého kostela svatého Benedikta v Praze. Praha: Národní muzeum v Praze - Přírodovědecké muzeum.
- Hanson CL, Owsley DW. 1980. Frontal sinus size in Eskimo populations. *Am J Phys Anthropol* 53:251–255.
- Harris EF, Johnson MG. 1991. Heritability of craniometric and occlusal variables: A longitudinal sib analysis. *Am J Orthod Dentofacial Orthop* 99:258–268.
- Harvati K, Weaver TD. 2006. Human cranial anatomy and the differential preservation of population history and climate signatures. *Anat Rec A Discov Mol Cell Evol Biol* 288A:1225–1233.
- Hatton TJ. 2014. How have Europeans grown so tall? *Oxf Econ Pap* 66:349–372.
- Hau M. 2007. Regulation of male traits by testosterone: Implications for the evolution of vertebrate life histories. *Bioessays* 29:133–144.
- Havlíček J, Rubešová A. 2009. Atraktivita tváře. In: Blažek V, Trnka R, editoři. *Lidský obličej: Vnímání tváře z pohledu kognitivních, behaviorálních a sociálních věd*. Praha: Karolinum. p 193–194.
- Hayashi K, Saitoh S, Mizoguchi I. 2012. Morphological analysis of the skeletal remains of Japanese females from the Ikenohata-Shichikencho site. *Eur J Orthod* 34:575–581.
- Henderson J. 1987. Factors determining the state of preservation of human remains. In: Boddington A, Garland AN, Janaway RC, editoři. *Death, decay and reconstruction*:

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Approaches to archaeology and forensic science. Manchester: Manchester University Press. p 43–54.
- Henneberg M, Piontek J, Strzalko J, Beals KL, Cook DC, Huizinga J, Constandse-Westermann TS, Meiklejohn C, Hulse FS, et al. 1978. Natural selection and morphological variability: The case of Europe from Neolithic to modern times. *Curr Anthropol* 19:67–82.
- Hetherington R, Reid RGB. 2010. *The climate connection: Climate change and modern human evolution*. New York: Cambridge University Press.
- Hillson S. 1996. *Dental anthropology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Hoffmann F. 2009. *Středověké město v Čechách a na Moravě*. Praha: Nakladatelství Lidové noviny.
- Hoover KC, Williams FL. 2015. Variation in regional diet and mandibular morphology in prehistoric Japanese hunter–gatherer–fishers. *Quat Int*:1–9, in press.
- Houghton JT, Callander BA, Varney SK. 1992. *Climate change 1992: The supplementary report to the IPCC scientific assessment*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Howells WW. 1989. *Skull Shapes and the Map. Craniometric Analyses in the Dispersion of Modern Homo*. Cambridge: Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, Harvard University.
- Hrubý V. 1955. *Staré město: Velkomoravské pohřebiště „Na Valách“*. Academia, nakladatelství Československé akademie věd.
- Hubbe M, Hanihara T, Harvati K. 2009. Climate signatures in the morphological differentiation of worldwide modern human populations. *Anat Rec* 292:1720–1733.
- Humphrey LT, Dean MC, Stringer CB. 1999. Morphological variation in great ape and modern human mandibles. *J Anat* 195:491–513.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Choi SC, Trotter M. 1970. A statistical study of the multivariate structure and race-sex differences of American White and Negro fetal skeletons. *Am J Phys Anthropol* 33:307–312.
- Inthavong K, Tian Z, Tu J. 2007. CFD simulations on the heating capability in a human nasal cavity. In: *Proceedings of the 16th Australasian Fluid Mechanical Conference (AFMC)*. Gold Coast, Queensland, Australia: The University of Queensland. p 842–847.
- İşcan MY, Kedici PS. 2003. Sexual variation in bucco-lingual dimensions in Turkish dentition. *Forensic Sci Int* 137:160–164.
- Jantz LM. 2004. The meaning and consequences of morphological variation. In: *The American Anthropological Association (AAA) 2003 Annual Meeting on November 21, 2003*. Chicago, Illinois. p 1–17.
- Jantz RL, Jantz LM. 2000. Secular change in craniofacial morphology. *Am J Hum Biol* 12:327–338.
- Jessen C, Kuhnen G. 1992. No evidence for brain stem cooling during face fanning in humans. *J Appl Physiol* 72:664–669.
- Johnston VS, Hagel R, Franklin M, Fink B, Grammer K. 2001. Male facial attractiveness: evidence for hormone-mediated adaptive design. *Evol Hum Behav* 22:251–267.
- Jonke E, Prossinger H, Bookstein FL, Schaefer K, Bernhard M, Freudenthaler JW. 2007. Secular trends in the facial skull from the 19th century to the present, analyzed with geometric morphometrics. *Am J Orthod Dentofacial Orthop* 132:63–70.
- Kaifu Y. 1997. Changes in mandibular morphology from the Jomon to modern periods in Eastern Japan. *Am J Phys Anthropol* 104:227–243.
- Kasai K, Moro T, Kanazawa E, Iwasawa T. 1995. Relationship between cranial base and maxillofacial morphology. *Eur J Orthod* 17:403–410.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Kaupová S, Brůžek J, Velemínský P, Černíková A. 2013. Urban-rural differences in stature in the population of medieval Bohemia. *Anthropol Anz* 70:43–55.
- Kean MR, Houghton P. 1990. Polynesian face and dentition: Functional perspective. *Am J Phys Anthropol* 82:361–369.
- Kemkes A, Göbel T. 2006. Metric assessment of the „mastoid triangle“ for sex determination: A validation study. *J Forensic Sci* 51:985–989.
- Kharoshah MAA, Almadani O, Ghaleb SS, Zaki MK, Fattah YAA. 2010. Sexual dimorphism of the mandible in a modern Egyptian population. *J Forensic Leg Med* 17:213–215.
- Kilian J, Houba R, Houbová H, Němeček J, Pavlíková G, Šubrt I, Záhlavová E, Zemen J, Zicha A. 2007. *Stomatologie pro studující všeobecného lékařství*. Praha: Karolinum.
- Kimmerle EH, Ross A, Slice D. 2008. Sexual Dimorphism in America: Geometric morphometric analysis of the craniofacial region. *J Forensic Sci* 53:54–57.
- Klápště J. 1993. Změna - středověká transformace a její předpoklady. *Pam Arch supplementum* 2:9–59.
- Klápště J. 2012. *Proměna českých zemí ve středověku*. Praha: Nakladatelství Lidové noviny.
- Klingenberg CP. 1996. Multivariate allometry. In: Marcus LF, Corti M, Loy A, Naylor GJP, Slice DE, editoři. *Advances in morphometrics*. Vol. 284. NATO ASI Series. New York: Springer. p 23–50.
- Klingenberg CP. 2002. Developmental instability as a research tool: using patterns of fluctuating asymmetry to infer the developmental origins of morphological integration. In: Polak M, editor. *Developmental instability: causes and consequences*. New York: Oxford University Press. p 427–442.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Klingenberg CP. 2008. Morphological integration and developmental modularity. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 39:115–132.
- Klingenberg CP. 2009. Morphometric integration and modularity in configurations of landmarks: tools for evaluating a priori hypotheses. *Evol Dev* 11:405–421.
- Klingenberg CP. 2011. MorphoJ: An integrated software package for geometric morphometrics. *Mol Ecol Resour* 11:353–357.
- Klingenberg CP, Barluenga M, Meyer A. 2002. Shape analysis of symmetric structures: Quantifying variation among individuals and asymmetry. *Evolution* 56:1909–1920.
- Klingenberg CP, Mebus K, Auffray J-C. 2003. Developmental integration in a complex morphological structure: how distinct are the modules in the mouse mandible? *Evol Dev* 5:522–531.
- Klingenberg CP, Zaklan SD. 2000. Morphological integration between developmental compartments in the *Drosophila* wing. *Evolution* 54:1273–1285.
- Klingenberg, Spence, Mirth. 2000. Introgressive hybridization between two species of waterstriders (Hemiptera: Gerridae: Limnoporus): geographical structure and temporal change of a hybrid zone. *J Evol Biol* 13:756–765.
- Kohn LAP. 1991. The role of genetics in craniofacial morphology and growth. *Annu Rev Anthropol* 20:261–278.
- Konigsberg LW, Hens SM. 1998. Use of ordinal categorical variables in skeletal assessment of sex from the cranium. *Am J Phys Anthropol* 107:97–112.
- Koudelová J, Dupej J, Brůžek J, Sedlak P, Velemínská J. 2015. Modelling of facial growth in Czech children based on longitudinal data: Age progression from 12 to 15 years using 3D surface models. *Forensic Sci Int* 248:33–40.
- Kováčik P, Zezula M ed. 2009. Opava – Pivovar (horní dvůr). Zjišťovací archeologický výzkum v místě stavebního záměru OSC Breda a Weinstein (akce 73/08). Archive of National Heritage Institute (NPÚ – ÚOP).

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Kozák P. 2009. Dějiny tzv. Nového hřbitova. Příspěvek k raně novověké topografii města Opavy. In: Kouřilová D, editor. Sborník Národního památkového ústavu v Ostravě 2009. Opavsko: památky - historie - osobnosti. Ostrava: Národní památkový ústav. p 93–111.
- Krogman WM. 1967. The role of genetic factors in the human face, jaws and teeth: A review. *Eugen Rev* 59:165–192.
- Krovitz GE. 2003. Shape and growth differences between Neandertals and modern humans: grounds for species-level dysfunction? In: Thompson JL, Krovitz GE, Nelson AJ, editoři. *Patterns of growth and development in the genus Homo*. Cambridge: Cambridge University Press. p 320–342.
- Kuželka V. 1999. Osteometrie. In: Stloukal M, editor. *Antropologie: Příručka pro studium kostry*. Praha: Národní muzeum v Praze. p 40–111.
- Kuželka V. 2011. Antropologický posudek pohřebiště Praha – Malé náměstí. *Archiv antropologického oddělení Národního Muzea*, nepublikováno.
- Lamb HH. 1965. The early medieval warm epoch and its sequel. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 1:13–37.
- Larsen CS. 1995. Biological changes in human populations with agriculture. *Annu Rev Anthropol* 24:185–213.
- Larsen CS. 1997. *Bioarchaeology: Interpreting behavior from the human skeleton*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Larsen CS. 2002. Post-pleistocene human evolution: Bioarcheology of the agricultural transition. In: Ungar PS, Teaford MF, editoři. *Human diet: Its origin and evolution*. Greenwood Publishing Group. p 19–36.
- Larsen CS. 2006. The agricultural revolution as environmental catastrophe: Implications for health and lifestyle in the Holocene. *Quaternary International* 150:12–20.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Lazenby RA. 2001. Sex dimorphism and bilateral asymmetry: Modeling developmental instability and functional adaptation. *Am J Phys Anthropol Suppl.* 32:96.
- Lestrel PE, Kanazawa E, Wolfe CA. 2011. Sexual dimorphism using elliptical Fourier analysis: Shape differences in the craniofacial complex. *Anthropol Sci* 119:213–229.
- Lieberman DE. 2011. The evolution of the human head. Cambridge, Massachusetts, London, England: The Belknap Press of Harvard University Press.
- Lieberman DE, Krovitz GE, Yates FW, Devlin M, St. Claire M. 2004. Effects of food processing on masticatory strain and craniofacial growth in a retrognathic face. *J Hum Evol* 46:655–677.
- Little BB, Buschang PH, Peña Reyes ME, Tan SK, Malina RM. 2006. Craniofacial dimensions in children in rural Oaxaca, Southern Mexico: secular change, 1968–2000. *Am J Phys Anthropol* 131:127–136.
- Loth SR, Henneberg M. 1996. Mandibular ramus flexure: a new morphologic indicator of sexual dimorphism in the human skeleton. *Am J Phys Anthropol* 99:473–485.
- Loth SR, Henneberg M. 2001. Sexually dimorphic mandibular morphology in the first few years of life. *Am J Phys Anthropol* 115:179–186.
- Lovejoy CO. 1985. Dental wear in the Libben population: Its functional pattern and role in the determination of adult skeletal age at death. *Am J Phys Anthropol* 68:47–56.
- Ložek V. 2007. Zrcadlo minulosti: Česká a slovenská krajina v kvartéru. Praha: Dokořán.
- Lu KH. 1965. Harmonic analysis of the human face. *Biometrics* 21:491–505.
- Lyman RL. 1994. Vertebrate taphonomy. Cambridge: Cambridge University Press.
- Malina RM. 1990. Research on secular trends in auxology. *Anthropol Anz* 48:209–227.
- Martin DC, Danforth ME. 2009. An analysis of secular change in the human mandible over the last century. *Am J Hum Biol* 21:704–706.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Martínez-Abadías N, Esparza M, Sjøvold T, González-José R, Santos M, Hernández M, Klingenberg CP. 2012. Pervasive genetic integration directs the evolution of human skull shape. *Evolution* 66:1010–1023.
- Martinez-Gomis J, Lujan-Climent M, Palau S, Bizar J, Salsench J, Peraire M. 2009. Relationship between chewing side preference and handedness and lateral asymmetry of peripheral factors. *Arch Oral Biol* 54:101–107.
- Martin R, Saller K. 1957. *Lehrbuch der Anthropologie in systematischer Darstellung*. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.
- Mays S. 2002. *The archeology of human bones*. New York: Taylor and Francis.
- McLachlan G. 2004. *Discriminant analysis and statistical pattern recognition*. Hoboken: John Wiley & Sons.
- Meindl RS, Lovejoy CO, Mensforth RP, Carlos LD. 1985. Accuracy and direction of error in the sexing of the skeleton: Implications for paleodemography. *Am J Phys Anthropol* 68:79–85.
- Mekjavic IB, Rogelj K, Radobuljac M, Eiken O. 2002. Inhalation of warm and cold air does not influence brain stem or core temperature in normothermic humans. *J Appl Physiol* 93:65–69.
- Meloun M, Militký J. 2002. *Kompendium statistického zpracování dat*. Praha: Academia, nakladatelství Akademie věd České republiky.
- Měřínský Z, Klápště J. 2008. *Osídlení zemědělsky marginálních půd v mladším středověku a raném novověku*. Praha: Filosofická fakulta Univerzity Karlovy.
- Milton K. 2002. Hunter-gatherer diets: Wild foods signal relief from diseases of affluence. In: Ungar PS, Teaford MF, editoři. *Human diet: Its origin and evolution*. Greenwood Publishing Group. p 111–122.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Mitteroecker P, Gunz P, Windhager S, Schaefer K. 2013. A brief review of shape, form, and allometry in geometric morphometrics, with applications to human facial morphology. *Hystrix* 24:59–66.
- Moss ML, Moss-Salentijn L. 1977. Analysis of developmental processes possibly related to human dental sexual dimorphism in permanent and deciduous canines. *Am J Phys Anthropol* 46:407–413.
- Murail P, Bruzek J, Houët F, Cunha E. 2005. DSP: A tool for probabilistic sex diagnosis using worldwide variability in hip-bone measurements. *Bull Soc Anth Paris* 17:167–176.
- Nataka M. 1984. Twin studies in craniofacial genetics: a review. *Acta Genet Med Gemellol (Roma)* 34:1–14.
- Nei M. 1972. Genetic distance between populations. *The American Naturalist* 106:283–292.
- Newman MT. 1953. The application of ecological rules to the racial anthropology of the aboriginal new world*. *Am Anthropol* 55:311–327.
- Nicholson E, Harvati K. 2006. Quantitative analysis of human mandibular shape using three-dimensional geometric morphometrics. *Am J Phys Anthropol* 131:368–383.
- Noback ML, Harvati K. 2015a. Covariation in the human masticatory apparatus. *Anat Rec* 298:64–84.
- Noback ML, Harvati K. 2015b. The contribution of subsistence to global human cranial variation. *J Hum Evol* 80:34–50.
- Noback ML, Harvati K, Spoor F. 2011. Climate-related variation of the human nasal cavity. *Am J Phys Anthropol* 145:599–614.
- Novotný V, İşcan MY, Loth SR. 1993. Morphologic and osteometric assessment of age, sex and race from the skull. In: İşcan MY, Helmer RP, editoři. *Forensic analysis of the skull*. New York: Wiley-Liss. p 71–88.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Nowaczewska W, Dabrowski P, Kuźmiński Ł. 2011. Morphological adaptation to climate in modern *Homo sapiens* crania: the importance of basicranial breadth. *Coll Antropol* 35:625–636.
- Oettlé AC, Pretorius E, Steyn M. 2009. Geometric morphometric analysis of the use of mandibular gonial eversion in sex determination. *Homo* 60:29–43.
- Ogilvie AEJ, Barlow LK, Jennings AE. 2000. North Atlantic climate c. AD 1000: Millennial reflections on the Viking discoveries of Iceland, Greenland and North America. *Weather* 55:34–45.
- Olivier G. 1975. Biometry of the human occipital bone. *J Anat* 120:507–518.
- Olson EC, Miller RL. 1999. *Morphological integration*. Chicago: University of Chicago Press.
- Overton M. 1989. Weather and agricultural change in England, 1660-1739. *Agric Hist* 63:77–88.
- Palmert MR, Boepple PA. 2001. Variation in the timing of puberty: Clinical spectrum and genetic investigation. *J Clin Endocrinol Metab* 86:2364–2368.
- Parsons KJ, Robinson BW, Hrbek T. 2003. Getting into shape: an empirical comparison of traditional truss-based morphometric methods with a newer geometric method applied to New World cichlids. *Environ Biol Fishes* 67:417–431.
- Paschetta C, de Azevedo S, Castillo L, Martínez-Abadías N, Hernández M, Lieberman DE, González-José R. 2010. The influence of masticatory loading on craniofacial morphology: A test case across technological transitions in the Ohio valley. *Am J Phys Anthropol* 141:297–314.
- Perez SI, Lema V, Diniz-Filho JAF, Bernal V, Gonzalez PN, Gobbo D, Pucciarelli HM. 2011. The role of diet and temperature in shaping cranial diversification of South American human populations: An approach based on spatial regression and divergence rate tests. *J Biogeogr* 38:148–163.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Perez SI, Monteiro LR. 2009. Nonrandom factors in modern human morphological diversification: A study of craniofacial variation in southern South American populations. *Evolution* 63:978–993.
- Pivoňková V. 2009. Maskulinní a feminní znaky. In: Blažek V, Trnka R, editoři. *Lidský obličej: Vnímání tváře z pohledu kognitivních, behaviorálních a sociálních věd*. Praha: Karolinum. p 63–64.
- Poláček L. 2008. Great Moravia, the power centre at Mikulčice and the issue of the socio-economic structure. In: Velemínský P, Poláček L, editoři. *Studien zum Burgwall von Mikulčice VIII*. Brno: Archeologický ústav Akademie věd České republiky. p 11–44.
- Porter SC. 1986. Pattern and forcing of Northern Hemisphere glacier variations during the last millennium. *Quaternary Research* 26:27–48.
- Postan MM. 2008. *Essays on medieval agriculture and general problems of the medieval economy*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Raff R. 1996. *The shape of life: Genes, development, and the evolution of animal form*. Chicago: University Of Chicago Press.
- Raidl A, Kalvová J. 1998. Čeká nás změna klimatu? *Pokroky matematiky, fyziky a astronomie* 43:278–293.
- Rathnayaka K, Sahama T, Schuetz MA, Schmutz B. 2011. Effects of CT image segmentation methods on the accuracy of long bone 3D reconstructions. *Med Eng Phys* 33:226–233.
- Rebato E. 2007. The secular trend in physical anthropology. In: Bláha P, Susanne C, Rebato E, editoři. *Essentials of biological anthropology*. Praha: Karolinum. p 260–270.
- Relethford JH. 1994. Craniometric variation among modern human populations. *Am J Phys Anthropol* 95:53–62.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Relethford JH. 2004. Boas and beyond: Migration and craniometric variation. *Am J Hum Biol* 16:379–386.
- Richtsmeier JT, DeLeon VB, Lele SR. 2002. The promise of geometric morphometrics. *Am J Phys Anthropol* 119:63–91.
- Rohlf FJ. 1990. Morphometrics. *Annu Rev Ecol Syst* 21:299–316.
- Rohlf FJ. 1999. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces. *Journal of Classification* 16:197–223.
- Rohlf FJ, Corti M. 2000. Use of two-block partial least-squares to study covariation in shape. *Syst Biol* 49:740–753.
- Rohlf FJ, Marcus LF. 1993. A revolution in morphometrics. *Trends Ecol Evol* 8:129–132.
- Rohlf FJ, Slice D. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst Biol* 39:40–59.
- Roche AF. 1978. Secular trends in human growth, maturation, and development. *Monogr Soc Res Child Dev* 44:1–120.
- Roney JR, Simmons ZL. 2008. Women's estradiol predicts preference for facial cues of men's testosterone. *Horm Behav* 53:14–19.
- Roney JR, Simmons ZL, Gray PB. 2011. Changes in estradiol predict within-women shifts in attraction to facial cues of men's testosterone. *Psychoneuroendocrinology* 36:742–749.
- Rosas A. 1995. Seventeen new mandibular specimens from the Atapuerca/Ibeas Middle Pleistocene Hominids sample (1985-1992). *J Hum Evol* 28:533–559.
- Rosas A, Bastir M. 2002. Thin-plate spline analysis of allometry and sexual dimorphism in the human craniofacial complex. *Am J Phys Anthropol* 117:236–245.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Rosas A, Bastir M. 2004. Geometric morphometric analysis of allometric variation in the mandibular morphology of the hominids of Atapuerca, Sima de los Huesos site. *Anat Rec A Discov Mol Cell Evol Biol* 278A:551–560.
- Rosas A, Bastir M, Martínez-Maza C, Bermúdez de Castro JM. 2002. Sexual dimorphism in the Atapuerca-SH hominids: The evidence from the mandibles. *J Hum Evol* 42:451–474.
- Roseman CC. 2004. Detecting interregionally diversifying natural selection on modern human cranial form by using matched molecular and morphometric data. *Proc Nat Acad Sci USA* 101:12824–12829.
- Roseman CC, Weaver TD. 2004. Multivariate apportionment of global human craniometric diversity. *Am J Phys Anthropol* 125:257–263.
- Saini V, Srivastava R, Shamal SN, Singh TB, Pandey AK, Tripathi SK. 2011. Sex determination using mandibular ramus flexure: a preliminary study on Indian population. *J Forensic Leg Med* 18:208–212.
- Sardi ML, Novellino PS, Pucciarelli HM. 2006. Craniofacial morphology in the Argentine center-west: Consequences of the transition to food production. *Am J Phys Anthropol* 130:333–343.
- Savriama Y, Neustupa J, Klingenberg CP. 2010. Geometric morphometrics of symmetry and allometry in *Micrasterias rotata* (Zygnemophyceae, Viridiplantae). *Nova Hedwigia Suppl* 136:43–54.
- Scott GR, Turner CG. 1988. Dental anthropology. *Annu Rev Anthropol* 17:99–126.
- Shea BT. 1977. Eskimo craniofacial morphology, cold stress and the maxillary sinus. *Am J Phys Anthropol* 47:289–300.
- Sheehan MJ, Nachman MW. 2014. Morphological and population genomic evidence that human faces have evolved to signal individual identity. *Nat Commun* 5:1–10, in press.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Shiau YY, Peng CC, Hsu CW. 1999. Evaluation of biting performance with standardized test-foods. *J Oral Rehabil* 26:447–452.
- Schmitt A, Brůžek J, Černý V, Stránská P, Šefčáková A, Čech P, Murail P. 2001. Metody odhadu věku dožití dospělých jedinců a jejich vliv na věkové složení archeologické populace: Příklad raně-středověké populace Žatce z 11. až 13. století (pohřebiště Chelčického náměstí). *Bull Slov Antropol Spoloč* 4:159–167.
- Schmitt A, Murail P, Cunha E, Rougé D. 2002. Variability of the pattern of aging on the human skeleton: Evidence from bone indicators and implications on age at death estimation. *J Forensic Sci* 47:1203–1209.
- Schutzkowski H. 1987. Sex determination of fetal and neonate skeletons by means of discriminant analysis. *Int J Anthropol* 2:347–352.
- Schutzkowski H. 1993. Sex determination of infant and juvenile skeletons: I. Morphognostic features. *Am J Phys Anthropol* 90:199–205.
- Slice DE. 2005. Modern morphometrics. In: Slice DE, editor. *Modern morphometrics in physical anthropology*. New York: Kluwer Academic Publishers-Plenum Publishers. p 1–45.
- Slice DE. 2007. Geometric morphometrics. *Annu Rev Anthropol* 36:261–281.
- Smith HF. 2009. Which cranial regions reflect molecular distances reliably in humans? Evidence from three-dimensional morphology. *Am J Hum Biol* 21:36–47.
- Smith KK. 1996. Integration of craniofacial structures during development in mammals. *Amer Zool* 36:70–79.
- Snyder JK, Kirkpatrick LA, Barrett HC. 2008. The dominance dilemma: Do women really prefer dominant mates? *Pers Relatsh* 15:425–444.
- Sokal RR, Uytterschaut H. 1987. Cranial variation in European populations: A spatial autocorrelation study at three time periods. *Am J Phys Anthropol* 74:21–38.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Sonnesen L, Bakke M, Solow B. 2001. Temporomandibular disorders in relation to craniofacial dimensions, head posture and bite force in children selected for orthodontic treatment. *Eur J Orthod* 23:179–192.
- Sørensen K, Mouritsen A, Aksglaede L, Hagen CP, Mogensen SS, Juul A. 2012. Recent secular trends in pubertal timing: Implications for evaluation and diagnosis of precocious puberty. *Horm Res Paediatr* 77:137–145.
- Sparks CS, Jantz RL. 2002. A reassessment of human cranial plasticity: Boas revisited. *Proc Nat Acad Sci* 99:14636–14639.
- Sparks CS, Jantz RL. 2003. Changing times, changing faces: Franz Boas's immigrant study in modern perspective. *Am Anthropol* 105:333–337.
- Starec P. 2011. Plán lokality Malé náměstí s hroby. *Archiv antropologického oddělení Národního Muzea*, nepublikováno.
- Steyn M, İşcan MY. 1998. Sexual dimorphism in the crania and mandibles of South African whites. *Forensic Sci Int* 98:9–16.
- Stiner MC. 2001. Thirty years on the „Broad Spectrum Revolution” and paleolithic demography. *PNAS* 98:6993–6996.
- Stinson S. 2005. Sex differences in environmental sensitivity during growth and development. *Am J Phys Anthropol* 28:123–147.
- Stloukal M. 1963. První pohřebiště na hradišti „Valy“ u Mikulčic; Die erste Begräbnisstätte auf dem Burgwall „Valy“ bei Mikulčice. *Pam Arch* 54:114–140.
- Stloukal M. 1964. Čtvrté pohřebiště na hradišti „Valy“ u Mikulčic; Die vierte Begräbnisstätte auf dem Burgwall „Valy“ bei Mikulčice. *Pam Arch* 55:479–505.
- Stloukal M. 1967. Druhé pohřebiště na hradišti „Valy“ u Mikulčic; Die zweite Begräbnisstätte auf dem Burgwall „Valy“ bei Mikulčice. *Pam Arch* 58:272–319.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Stloukal M. 1969. Třetí pohřebiště na hradišti „Valy“ u Mikulčic; Die dritte Begräbnisstätte auf dem Burgwall „Valy“ bei Mikulčice. *Pam Arch* 60:498–532.
- Stloukal M. 1999. Antropologická charakteristiky pravěkých a středověkých populací. In: Stloukal M, editor. *Antropologie: Příručka pro studium kostry*. Praha: Národní muzeum v Praze. p 383–385.
- Stloukal M. 2008. Antropologický posudek pohřebiště Nespěšice. *Archiv antropologického oddělení Národního Muzea*, nepublikováno.
- Stloukal M, Hanáková H. 1985. Materiál z pohřebiště Mikulčice-Klášteřisko; Anthropologisches Material aus dem Gräberfeld Mikulčice-Klášteřisko. *Pam Arch* 76:540–588.
- Stránská P. 1997. Kostrové pozůstatky ze hřbitova u Týnského chrámu v Praze. *Archaeologia Pragensia* 13:201–217.
- Stránská P. 1998. Středověká Praha - antropologická sonda na pohřebišti z 12.-13. století na Malé Straně - Klárově. *Archaeologia Pragensia* 14:277–290.
- Svoboda J, Vašků Z, Cílek V. 2003. *Velká kniha o klimatu zemí Koruny české*. Czech Republic: Regia.
- Swaddle JP, Reiersen GW. 2002. Testosterone increases perceived dominance but not attractiveness in human males. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 269:2285–2289.
- Šmahel Z. 2001. *Principy, teorie a metody auxologie*. Praha: Karolinum.
- Thayer ZM, Dobson SD. 2010. Sexual dimorphism in chin shape: Implications for adaptive hypotheses. *Am J Phys Anthropol* 143:417–425.
- Thornhill R, Grammer K. 1999. The body and face of woman: One ornament that signals quality? *Evol Hum Behav* 20:105–120.
- Tobias PV. 1985. The negative secular trend. *J Hum Evol* 14:347–356.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Ulijaszek SJ, Mann N, Elton S. 2012. *Evolving human nutrition: implication for public health*. New York: Cambridge University Press.
- Urbanová P. 2009. *A study of human craniofacial variation by using geometric morphometrics*. Brno: Disertační práce, Masarikova univerzita.
- Varrela J. 1990. Effects of attritive diet on craniofacial morphology: A cephalometric analysis of a Finnish skull sample. *Eur J Orthod* 12:219–223.
- Varrela J. 1992. Dimensional variation of craniofacial structures in relation to changing masticatory-functional demands. *Eur J Orthod* 14:31–36.
- Vasulu TS, Pal M. 1989. Size and shape components of anthropometric differences among the Yanadis. *Ann Hum Biol* 16:449–462.
- Velemínská J, Bigoni L, Krajiček V, Borský J, Šmahelová D, Cagaňová V, Peterka M. 2012. Surface facial modelling and allometry in relation to sexual dimorphism. *Homo* 63:81–93.
- Velemínský P, Likovský J, Trefný P, Dobisíková M, Velemínská J, Poláček L, Hanáková H. 2005. Anthropologische Analyse des grossmährischen Gräberfeldes Kostelisko im Suburbium des Burgwalls von Mikulcice: Demographie, Spuren nicht spezifischer physiologischer und physischer Belastungen an den Skeletten, Gesundheitszustand. In: Poláček L, editor. *Studien zum Burgwall von Mikulcice VI*. Brno: Archeologický ústav Akademie věd České republiky. p 539–633.
- Veyre-Goulet SA, Mercier C, Robin O, Guérin C. 2008. Recent human sexual dimorphism study using cephalometric plots on lateral telerradiography and discriminant function analysis. *J Forensic Sci* 53:786–789.
- Viðarsdóttir US, O’Higgins P, Stringer C. 2002. A geometric morphometric study of regional differences in the ontogeny of the modern human facial skeleton. *J Anat* 201:211–229.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Vignerová J, Riedlová J, Bláha P, Kobzová J, Krejčovský L, Brabec M, Hrušková M. 2006. 6. celostátní antropologický výzkum dětí a mládeže 2001. Česká republika. Souhrnné výsledky. Praha: Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze a Státní zdravotní ústav.
- Vodanović M, Dumančić J, Demo Ž, Mihelić D. 2006. Determination of sex by discriminant function analysis of mandibles from two Croatian archaeological sites. *Acta Stomatol Croat* 40:263–277.
- Vondráková M. 1900. Absolute and relative skull length in the population of Early Middle Ages. *Sborník Národního Muzea v Praze. Řada B - přírodní vědy XLVI/3-4*:221–226.
- Wagner GP, Altenberg L. 1996. Complex adaptations and the evolution of evolvability. *Evolution* 50:967–976.
- Walker PL. 2008. Sexing skulls using discriminant function analysis of visually assessed traits. *Am J Phys Anthropol* 136:39–50.
- Weisensee KE, Jantz RL. 2011. Secular changes in craniofacial morphology of the portuguese using geometric morphometrics. *Am J Phys Anthropol* 145:548–559.
- Wellens HLL, Kuijpers-Jagtman AM, Halazonetis DJ. 2013. Geometric morphometric analysis of craniofacial variation, ontogeny and modularity in a cross-sectional sample of modern humans. *J Anat* 222:397–409.
- Wescott DJ, Jantz RL. 2005. Assessing craniofacial secular change in American blacks and whites using geometric morphometry. In: Slice DE, editor. *Modern Morphometrics in Physical Anthropology*. New York: Kluwer Academic Publishers-Plenum Publishers. p 231–245.
- Williams FL, Richtsmeier JT. 2003. Comparison of mandibular landmarks from computed tomography and 3D digitizer data. *Clin Anat* 16:494–500.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Wood B, Lieberman DE. 2001. Craniodental variation in *Paranthropus boisei*: A developmental and functional perspective. *Am J Phys Anthropol* 116:13–25.
- Zelditch ML. 1987. Evaluating models of developmental integration in the laboratory rat using confirmatory factor analysis. *Syst Biol* 36:368–380.
- Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD. 2004. Geometric morphometrics for biologists: a primer. San Diego: Elsevier Academic Press.
- Zellner K, Jaeger U, Kromeyer-Hauschild K. 1998. The phenomenon of debrachycephalization in Jena school children. *Anthropol Anz* 56:301–312.
- Zežula M, Kozák P, Pankowská A, Plaštiaková M. 2010. Opava. Areál pivovaru (tzv. horní dvůr), p. č. 128/7, 128/8. Zjišťovací výzkum. Archive of National Heritage Institute (NPÚ – ÚOP).
- Zhang J, Yan C-H, Chui C-K, Ong S-H. 2010. Fast segmentation of bone in CT images using 3D adaptive thresholding. *Comput Biol Med* 40:231–236.

SEZNAM ZKRATEK**Zkratky vztahující se k hodnoceným souborům jedinců**

| | |
|----|--------------------|
| RS | raný středověk |
| VS | vrcholný středověk |
| RN | raný novověk |
| RE | recentní období |

Zkratky vztahující se k použitým statickým analýzám

| | |
|----------|--|
| CS | <i>centroid size</i> , středová velikost |
| CV | <i>canonical variate</i> , kanonická proměnná |
| CVA | <i>canonical variate analysis</i> , kanonická variační analýza |
| GPA, GPS | <i>generalized Procrustes analysis</i> , <i>generalized Procrustes superimposition</i> , Prokrustovská superimpozice |
| LDA | <i>linear discriminant analysis</i> , lineární diskriminační analýza |
| MANCOVA | <i>multivariate analysis of covariance</i> , vícerozměrná analýza kovariance |
| PC | <i>principal component</i> , hlavní komponenta |
| PCA | <i>principal component analysis</i> , analýza hlavní komponenty |
| PLS | <i>partial least squares</i> , metoda parciálních nejnejších čtverců |
| TPS | <i>thin-plate spline</i> , metoda tenkých ohebných pásků |

Další zkratky

| | |
|-------|--|
| 3D | trojrozměrný |
| CT | <i>computed tomography</i> , počítačová tomografie |
| DICOM | <i>digital imaging and communications in medicine</i> , formát sloužící k zobrazování a sdílení dat v medicíně |
| GV | <i>gray value</i> , stupeň šedi |
| HU | <i>Hounsfield unit</i> , Hounsfieldova jednotka |
| PACS | <i>picture archiving and communications system</i> , komunikační a archivační systém obrazových dat |

SEZNAM TABULEK

| | |
|---|----|
| TABULKA 1. Počet lebek jedinců použitých v disertační práci..... | 39 |
| TABULKA 2. Přehled raně a vrcholně středověkých lokalit využívaných v disertační práci | 40 |
| TABULKA 3. Počet jedinců použitých při hodnocení dílčích segmentů obličejového skeletu | 48 |
| TABULKA 4. Definice landmarků použitých při hodnocení horního obličeje | 51 |
| TABULKA 5. Definice landmarků použitých při hodnocení dolní čelisti..... | 53 |
| TABULKA 6. Definice landmarků použitých při hodnocení patra..... | 55 |
| TABULKA 7. Podíl dopočítaných landmarků | 66 |
| TABULKA 8. Testování mezipopulačních rozdílů ve velikosti horního obličeje. <i>P</i> -hodnoty permutačních <i>t</i> -testů průměrných středových velikostí horního obličeje mezi jednotlivými populacemi..... | 67 |
| TABULKA 9. Testování mezipopulačních rozdílů ve velikosti dolní čelisti. <i>P</i> -hodnoty permutačních <i>t</i> -testů průměrných středových velikostí dolní čelisti mezi jednotlivými populacemi..... | 69 |
| TABULKA 10. Testování mezipopulačních rozdílů ve velikosti patra. <i>P</i> -hodnoty permutačních <i>t</i> -testů průměrných středových velikostí patra mezi jednotlivými populacemi | 70 |
| TABULKA 11. Testování mezipopulačních rozdílů ve tvaru horního obličeje. Prokrustovské vzdálenosti mezi jednotlivými populacemi | 74 |
| TABULKA 12. Testování mezipopulačních rozdílů ve tvaru dolní čelisti. Prokrustovské vzdálenosti mezi jednotlivými populacemi | 78 |
| TABULKA 13. Testování mezipopulačních rozdílů ve tvaru patra. Prokrustovské vzdálenosti mezi jednotlivými populacemi | 82 |

SEZNAM TABULEK

| | |
|--|-----|
| TABULKA 14. Modularita obličejového skeletu..... | 84 |
| TABULKA 15. Průměrná středová velikost (CS) horního obličeje a její relativní rozdíly mezi muži a ženami | 84 |
| TABULKA 16. Průměrná středová velikost (CS) dolní čelisti a její relativní rozdíly mezi muži a ženami | 85 |
| TABULKA 17. Průměrná středová velikost (CS) patra a její relativní rozdíly mezi muži a ženami | 86 |
| TABULKA 18. Diskriminační analýza s cross-validizací pro pohlavní dimorfismus horního obličeje | 87 |
| TABULKA 19. Diskriminační analýza s cross-validací pro pohlavní dimorfismus dolní čelisti..... | 90 |
| TABULKA 20. Diskriminační analýza s cross-validizací pro pohlavní dimorfismus patra | 95 |
| TABULKA 21. <i>P</i> -hodnoty MANCOVA analýzy testující alometrii horního obličeje | 98 |
| TABULKA 22. <i>P</i> -hodnoty MANCOVA analýzy testující alometrii dolní čelisti | 101 |

SEZNAM OBRÁZKŮ

- Obr. 1. Průměrný objem mozkovny (cm³) v jednotlivých klimatických zónách (upraveno podle Beals et al., 1984)..... 12
- Obr. 2. Porovnání průměrného tvaru nosní dutiny u populací z chladného a suchého klimatu (vlevo) s populacemi z teplého a vlhkého klimatu (vpravo). Nosní dutina je znázorněná pomocí spojnicového modelu z předního, horního a bočního pohledu. Šipky ukazují oblasti největších tvarových změn. Čísla korespondují se třemi morfologickými regiony: 1. *apertura piriformis*, 2. horní část nosní dutiny, 3. nosohltan (upraveno podle Noback et al., 2011)..... 14
- Obr. 3. Tvarová variabilita dolní čelisti spojená se subsistenční strategií. Zemědělské populace (prázdné symboly) mají relativně krátké a široké dolní čelisti. Populace lovců a sběračů (vyplněné symboly) mají úzké a vysoké dolní čelisti (upraveno podle von Cramon-Taubadel, 2011)..... 18
- Obr. 4. Rozdílná morfologie dolní čelisti v případě velkého (A) a malého objemu (B) *musculus masseter* a *musculus pterygoideus medialis* (upraveno podle Gionhaku a Lowe, 1989)..... 19
- Obr. 5. Sekulární trend obličejového skeletu u rakouských vojáků. Horní obrázek znázorňuje průměrný obličejový skelet v 19. století, dolní obrázek průměrný obličejový skelet ve 20. století. Morfologické změny od 19. do 20. století jsou znázorněny pomocí deformace ohebné mřížky (upraveno podle Jonke et al., 2007). 22
- Obr. 6. Pohlavní rozdíly u dětských dolních čelistí (upraveno podle Schutkowski, 1993). 26
- Obr. 7. Atraktivita mužské tváře. Horní řada: kompozitní snímky vytvořené z mužských tváří hodnocených respondenty jako nejvíce atraktivní (vlevo) a nejméně atraktivní (vpravo). Dolní řada: kompozitní snímky vysoce maskulinní mužské tváře (vlevo) a málo maskulinní tváře (vpravo) vytvořené na základě objektivních antropometrických kritérií (upraveno podle Havlíček a Rubešová, 2009). 28

SEZNAM OBRÁZKŮ

| | |
|--|----|
| Obr. 8. Tvarové změny lebky spojené s měnící se velikostí lebky. Deformace ohebné mřížky znázorňuje odlišnost od průměrného tvaru lebky (upraveno podle Rosas a Bastir, 2002)..... | 30 |
| Obr. 9. Fluktuace délky ledovce <i>Grosser Aletsch</i> (Alpy, Švýcarsko) v průběhu posledních 2000 let (upraveno podle Brázdil et al., 2005) | 32 |
| Obr. 10. Krátkodobé a dlouhodobé kolísání úhrnu srážek ve střední Evropě za posledních 1000 let podle výzkumů geografa Rüdinger Glasera (upraveno podle Behringer, 2010). 33 | |
| Obr. 11. Segmentace CT-snímků kosterního materiálu a vytváření 3D počítačového modelu lebky (finální model vlevo nahoře)..... | 45 |
| Obr. 12. Segmentace CT-snímků hlavy s měkkými tkáněmi a vytváření 3D počítačového modelu lebky (finální model vlevo nahoře)..... | 46 |
| Obr. 13. Příklad degradace CT-řezu způsobená artefaktem na plombách zubů..... | 47 |
| Obr. 14. Umístění landmarků na skeletu horního obličeje a z nich vytvořený spojnicový model. | 49 |
| Obr. 15. Umístění landmarků na dolní čelisti a z nich vytvořený spojnicový model..... | 49 |
| Obr. 16. Umístění landmarků na patře a z nich vytvořený spojnicový model. | 50 |
| Obr. 17. Prokrustovská superimpozice provedená na modelu dolní čelisti..... | 59 |
| Obr. 18. Promítnutí Kendallova prostoru na tangenciální rovinu: B – trojúhelník v Kendallově prostoru; A – stejný trojúhelník o jednotkové středové velikosti; C, D, E – promítnutí tohoto trojúhelníku na tangenciální rovinu (upraveno podle Zelditch et al., 2004)..... | 62 |
| Obr. 19. Krabicové grafy znázorňující středovou velikost horního obličeje mužů a žen u jednotlivých populací. Šedé grafy jsou ženské, bílé mužské. Zkratky pro populace viz Tab. 1. | 68 |

- Obr. 20. Krabicové grafy znázorňující středovou velikost dolní čelisti mužů a žen u jednotlivých populací. Šedé grafy jsou ženské, bílé mužské. Zkratky pro populace viz Tab. 1. 69
- Obr. 21. Krabicové grafy znázorňující středovou velikost patra mužů a žen u jednotlivých populací. Šedé grafy jsou ženské, bílé mužské. Zkratky pro populace viz Tab. 1. 71
- Obr. 22. Grafy CVA pro první a třetí kanonickou proměnnou (CV1 a CV3) a landmarkové (spojnicové) modely horního obličeje ukazující tvarovou variabilitu, za kterou zodpovídá CV1 a CV3. Graf nahoře ukazuje oddělení jednotlivých populací, graf dole oddělení mužů a žen na stejných datech. Variabilita je znázorněna také pomocí 50% konfidenčních elips. Modely horního obličeje ukazují tvar horního obličeje pro záporné (tečkovaná čára) a kladné hodnoty (plná čára) CV1 a CV3. Zkratky viz Tab. 1. 73
- Obr. 23. Mezipopulační tvarové rozdíly horního obličeje u mužů (vlevo) a žen (vpravo). Anteriorní, superiorní a laterální pohled na průměrný model horního obličeje určité populace. Porovnávány jsou vždy dvě chronologicky následující populace. Průměrné modely časově starší populace jsou znázorněny pomocí silnějších šedých čar, modely časově mladších populací pomocí černých tečkovaných čar. Šipky jsou umístěny v landmarcích s největšími tvarovými rozdíly. Jejich velikost odráží míru tvarového rozdílu mezi dvěma chronologicky sousedícími populacemi. Směr šipek odpovídá změně směrem k časově mladší populaci. Délka šipek je třikrát zvětšena, aby tato změna byla jasněji patrná. Tvarové rozdíly od raného středověku po raný novověk odpovídají CV3. Tvarové rozdíly mezi raně středověkou a současnou populací odpovídají CV1. 76
- Obr. 24. První dvě kanonické proměnné (CV1 a CV2) pro CVA tvarové variability dolní čelisti. Graf vlevo ukazuje oddělení jednotlivých populací, variabilita souborů znázorněna pomocí 90% konfidenčních elips. Graf vpravo ukazuje na stejných datech oddělení mužů a žen, variabilita znázorněna pomocí 50% konfidenčních elips. Zkratky viz Tab. 1. 77
- Obr. 25. Mezipopulační tvarové rozdíly dolní čelisti u mužů (vlevo) a žen (vpravo). Anteriorní, superiorní a laterální pohled na průměrný model horního obličeje určité populace. Porovnávány jsou vždy dvě chronologicky sousedící populace. Průměrné modely časově starší populace jsou znázorněny pomocí silnějších šedých čar, modely

- časově mladších populací pomocí černých tečkovaných čar. Šipky jsou umístěné v landmarcích s největšími tvarovými rozdíly. Jejich velikost odráží míru tvarového rozdílu mezi dvěma chronologicky sousedícími populacemi. Směr šipek odpovídá změně směrem k časově mladší populaci. Délka šipek je třikrát zvětšena, aby tato změna byla jasněji patrná. 80
- Obr. 26. První dvě kanonické proměnné (CV1 a CV2) pro CVA tvarové variability patra. Graf ukazuje oddělení jednotlivých populací. Variabilita souborů znázorněna pomocí 50% konfidenčních elips. Zkratky viz Tab. 1. 81
- Obr. 27. Tvarové rozdíly patra u mužů (vlevo) a žen (vpravo) mezi raně novověkou a současnou populací. Superiorní, laterální a anteriorní a pohled na průměrný model patra. Průměrný model raně novověkého patra je znázorněn pomocí silnějších šedých čar, model současné populace pomocí černých tečkovaných čar. Velikost šipek odráží míru tvarového rozdílu mezi těmito populacemi. Směr šipek odpovídá změně směrem k současné populaci. Délka šipek je třikrát zvětšena, aby tato změna byla jasněji patrná. 83
- Obr. 28. Diskriminační analýza s cross-validací pro pohlavní dimorfismus horního obličeje. 87
- Obr. 29. Charakter tvarového pohlavního dimorfismu horního obličeje. Anteriorní, superiorní a laterální pohled na průměrný model ženského skeletu horního obličeje určité populace. Šipky jsou umístěné v landmarcích s největším stupněm pohlavního dimorfismu. Velikost šipek odráží míru pohlavního dimorfismu. Jejich směr odpovídá změně směrem k průměrnému mužskému skeletu horního obličeje. Délka šipek je šestkrát zvětšena oproti skutečné změně, aby byla jasněji patrná. 89
- Obr. 30. Diskriminační analýza s cross-validací pro pohlavní dimorfismus dolní čelisti. ... 91
- Obr. 31. Stupeň tvarového pohlavního dimorfismu dolní čelisti. Anteriorní, superiorní a laterální pohled na průměrný model dolní čelisti určité populace. Kuličky jsou lokalizované v místě landmarků. Velikost kuliček odráží míru pohlavního dimorfismu v konkrétním bodě. Největší míra tvarového pohlavního dimorfismu se nachází v místě bodu *gonion*. Asymetrie modelů byla ponechána. 92

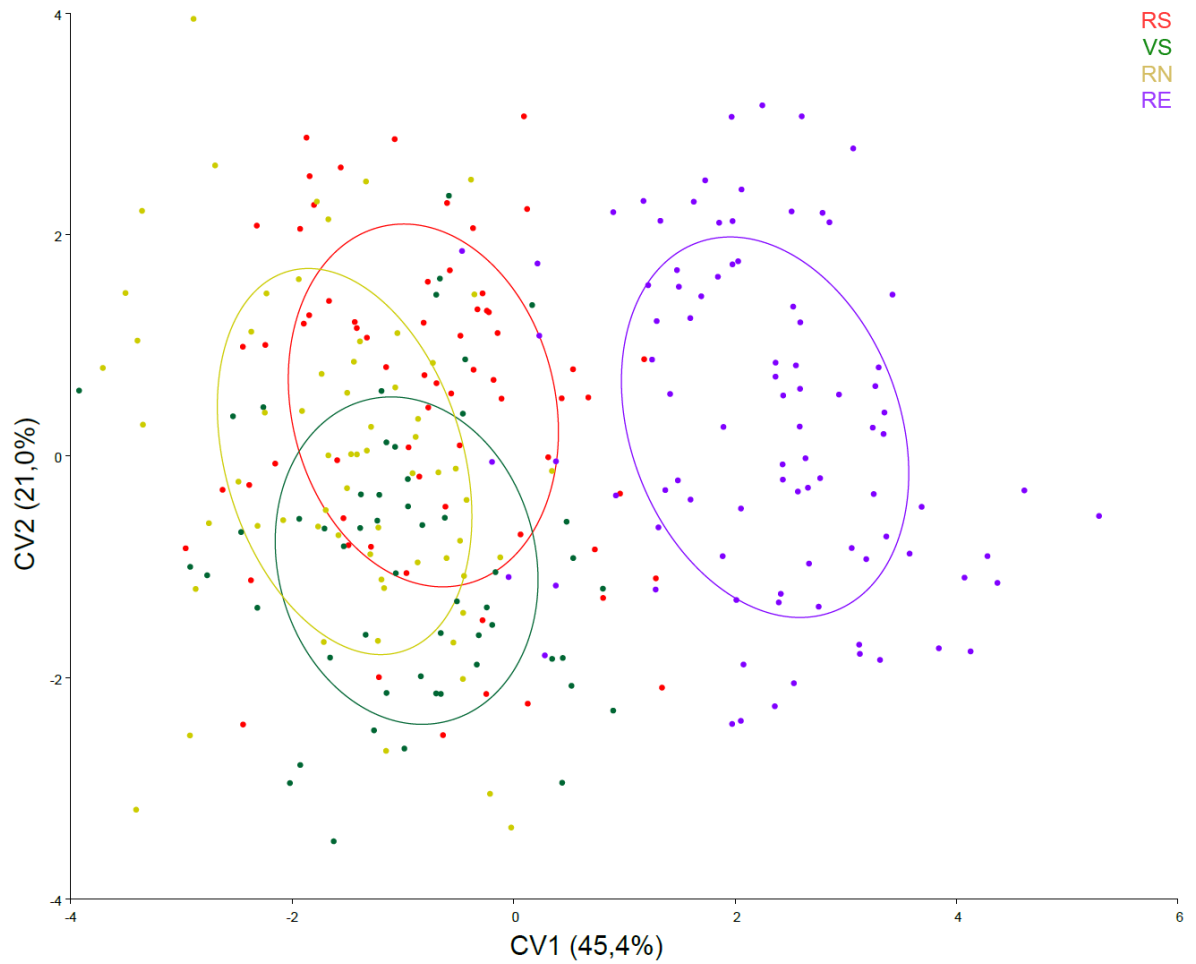
- Obr. 32. Charakter tvarového pohlavního dimorfismu dolní čelisti. Anteriorní, superiorní a laterální pohled na průměrný model ženské dolní čelisti určité populace. Šipky jsou umístěné v landmarcích s největším stupněm pohlavního dimorfismu. Velikost šipek odráží míru pohlavního dimorfismu. Jejich směr odpovídá změně směrem k průměrné mužské dolní čelisti. Délka šipek je šestkrát zvětšena oproti změně z průměrné ženské dolní čelisti do průměrné mužské dolní čelisti, aby tato změna byla jasněji patrná. 94
- Obr. 33. Diskriminační analýza s cross-validací pro pohlavní dimorfismus patra. 96
- Obr. 34. První dvě kanonické proměnné (CV1 a CV2) pro CVA tvarové variability patra. Graf ukazuje oddělení mužů a žen. Variabilita souborů znázorněna pomocí 50% konfidenčních elips. Zkratky viz Tab. 1. 97
- Obr. 35. Alometrické trajektorie horního obličeje znázorněné na podkladě CVA (CV1 a CV3). Šipky označují alometrické trajektorie od menší velikosti směrem k větší velikosti horního obličeje v jednotlivých populacích pro muže a ženy zvlášť. Tvarová variabilita skupin jedinců je znázorněna pomocí 90% konfidenčních elips. Zkratky viz Tab. 1. 99
- Obr. 36. Alometrické korelace horního obličeje vrcholně středověkých žen. Anteriorní, superiorní a laterální pohled na model skeletu horního obličeje s malou velikostí. Šipky znázorňují tvarovou změnu od skeletu horního obličeje s malou velikostí směrem ke skeletu s velkou velikostí. Šipky jsou umístěné v landmarcích s největší stupněm alometrické korelace. Velikost šipek odráží míru tvarových změn. Jejich směr odpovídá změně směrem ke skeletu horního obličeje s velkou velikostí. Délka šipek je šestkrát zvětšena oproti skutečné změně, aby byla jasněji patrná. 100
- Obr. 37. Alometrické trajektorie dolní čelisti znázorněné na podkladě CVA (CV1 a CV2). Šipky označují alometrické trajektorie od menší velikosti směrem k větší velikosti dolní čelisti v jednotlivých populacích pro muže a ženy zvlášť. Tvarová variabilita skupin jedinců je znázorněna pomocí 90% konfidenčních elips. Zkratky viz Tab. 1. 102
- Obr. 38. Alometrické korelace dolní čelisti současných mužů. Anteriorní, superiorní a laterální pohled na model dolní čelisti s malou velikostí. Šipky znázorňují tvarovou změnu od dolní čelisti s malou velikostí směrem k dolní čelisti s velkou velikostí. Šipky jsou umístěné v landmarcích s největší stupněm alometrické korelace. Velikost šipek

SEZNAM OBRÁZKŮ

odráží míru tvarových změn. Jejich směr odpovídá změně směrem k dolní čelisti s velkou velikostí. Délka šipek je šestkrát zvětšena oproti skutečné změně, aby byla jasněji patrná.

..... 103

PŘÍLOHY



Graf 1. CVA pro první a druhou kanonickou proměnnou (CV1 a CV2) horního obličeje ukazující tvarovou variabilitu, za kterou zodpovídá CV1 a CV2. Graf ukazuje oddělení jednotlivých populací. Je zde vidět, že CV2 výrazněji neodděluje populace. Variabilita je znázorněna pomocí 50% konfidenčních elips. Zkratky viz Tab. 1.