

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Eliška Turková

Vývoj postkraniální kostry člověka v závislosti na terénu
Development of human postcranial skeleton depending on terrain

Bakalářská práce

Vedoucí práce:

doc. Mgr. Vladimír Sládek, Ph.D.

Praha 2014

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,

.....

Eliška Turková

Poděkování:

V první řadě děkuji doc. Mgr. Vladimíru Sládkovi Ph.D., který mě vedl při vypracování bakalářské práce, za jeho trpělivost, cenné rady a připomínky k práci. Dále děkuji své rodině za podporu a pochopení při psaní bakalářské práce.

Abstrakt

Kost člověka je dynamická struktura reagující na vnější i vnitřní podněty změnou uspořádání tkáně. Vnější podněty jsou mechanické, environmentální, klimatické a další. Působení mechanických podnětů se na kosti projevuje už při přirozených pohybech, jako jsou chůze a běh, konkrétně změnou tvaru transverzálního průřezu kosti. Změny na průřezích kostí lze pozorovat na kosterních nálezech minulých populací. Tvary průřezů dlouhých kostí dolních končetin se mění od paleolitických populací po neolitické populace trendem vzrůstající cirkularity transverzálního průřezu kostí dolní končetiny. Vysvětlením tohoto trendu je změna subsistenční strategie populací od paleolitických po neolitické. Subsistenční ekonomika paleolitických populací vyžadovala více pohybu, naproti tomu neolitické populace žily na základě subsistenčních ekonomik vyžadujících spíše sedavý způsob života. Tento trend by mohly vyvracet některé kosterní nálezy neolitických populací z hornatých oblastí (např: Liguria v Itálii), jejichž transverzální průřezy dlouhých kostí dolních končetin jsou spíše eliptického tvaru. Tato naleziště se většinou nacházejí v hornatých oblastech s náročným terénem. Výsledky studií prezentované v této práci naznačují, že terén je jedním z faktorů ovlivňující distribuci kostní tkáně.

Klíčová slova: biomechanika, mechanická zátěž, robusticita, geometrie transverzálních průřezů, terén

Abstract

A human bone is a dynamic structure that changes tissue arrangement according to inner and outer stimuli. The outer stimuli include among others the mechanical, environmental, and climatic ones. The impact of mechanical stimuli on the bones shows already with natural activities such as walking and running through change in the shape of a transverse bone cross section. The changes in the bone cross section can be observed on bone findings of ancient populations. The cross section shape of the long bones of lower extremities changes from the Palaeolithic to Neolithic population in such a way that the circulation of transverse cross-section increases. The explanation of this trend lies in the change of subsistence strategies from the Palaeolithic to the Neolithic era. The subsistence economy of the Palaeolithic population demanded more movement in comparison to the Neolithic population that lived a more sedentary lifestyle. This trend might be challenged by few bone findings of the Neolithic population from the mountain regions (e.g. Liguria, Italy) whose transverse bone cross section are more of a elliptic shape. Those excavations are mostly situated in the mountain regions with a demanding terrain. The outcomes presented in this study suggest that terrain is one of the factors that affect the distribution of bone tissues.

Key words: biomechanics, mechanical loading, robusticity, cross sectional geometry, terrain

Obsah

Abstrakt.....	
..iii	
Abstract.....	
..iv	
1 Úvod.....	1
2 Kost.....	2
2.1 Základní popis kosti.....	2
2.2 Typy kostní tkáně.....	2
2.3 Robusticita kosti	3
3 Biomechanické vlastnosti dlouhých kostí	4
3.1 Reakce dlouhých kostí na mechanickou zátěž.....	4
3.2 Bone functional adaptation	5
4 Metody zkoumání distribuce kostní tkáně.....	6
4.1. Geometrie transversálních průřezů – cross-sectional geometry	6
4.2. Vlastnosti geometrie transversálních průřezů.....	6
4.3 Další faktory ovlivňující parametry geometrie transversálních průřezů	6
4.3.1 Genetické faktory	6
4.3.2 Hormonální faktory	7
5 Terén.....	7
5.1 Život člověka v terénu	7
5.2 Vliv terénu na kosti dlouhých končetin	8
6 Závěr.....	11
7 Reference:.....	13
Přílohy	16

1 Úvod

Kost člověka je dynamická struktura. Během života člověka se kontinuálně mění struktura kostní tkáně. Na změny struktury kostní tkáně má vliv mnoho faktorů. Nejvíce změn v kostní tkáni probíhá v období puberty (Rizzoli et al., 2010) a u postmenopauzálních žen (Neer et al., 2001). Změny kostní tkáně jsou především způsobeny změnami v hladině estrogenu (Richelson et al., 1984), somatotropinu (Andreassen et al., 1995; Ohlsson et al., 1998; Wüster et al., 2001), vitamínu D (Neer et al., 2001; Rizzoli et al., 2010) a vápníku v těle člověka. Dalším faktorem ovlivňujícím strukturu kostní tkáně je genetická vybavenost jedince (Judex et al., 2002; Obermayer-Pietsch et al., 2004; Brown et al., 2005; Ferrari, 2008). Výše uvedené lze považovat za vnitřní vlivy. Dále na strukturu kostní tkáně působí faktory vnější, například strava a environmentální podmínky, klimatické podmínky, subsistenční strategie.

Kost také reaguje změnou struktury na míru mechanické zátěže, které je vystavena. Mechanická zátěž se na kosti projevuje změnou distribuce kostní tkáně. Změnu distribuce kostní tkáně můžeme pozorovat na transverzálních průřezech kosti (Ruff CB, 2008). Při zvýšené mechanické zátěži se mění tvar transverzálního průřezu kosti. Zvýšená mechanická zátěž souvisí se zvýšenou mobilitou jedince (Marchi, 2008). Faktorem, který může mít také vliv na změnu distribuce kostní tkáně při mechanické zátěži je terén. Při pohybu v náročném terénu je mechanická zátěž vyšší. Některé studie se zabývají pohybem člověka v náročném terénu a jeho vlivem na distribuci kostní tkáně (Stock and Pfeiffer, 2004; Wescott, 2006; Ruff CB, 2008). Zdá se, že změny v distribuci kostní tkáně úzce souvisí se subsistenční strategií populace, která rozhoduje o míře mobility jedinců (Holt, 2003; Marchi et al., 2006; Sparacello and Marchi, 2008). Například pastevecká subsistenční strategie vyžaduje více mobility, než zemědělská subsistenční strategie (Nikita et al., 2011).

Cílem této práce je z nashromážděných literárních zdrojů prezentovat vliv terénu na postkranální kostru člověka, primárně na dlouhých kostech dolních končetin. Prezentovat výsledky dosavadních prací, které se zabývají touto problematikou a navrhnout, jakým směrem by se mohl ubírat případný další výzkum.

Práce je rozdělena celkem do čtyř hlavních kapitol, z nichž každá má ještě podkapitoly. V kapitole Kost je základní popis kosti a rozvedení pojmu robusticita. V kapitole Biomechanické vlastnosti dlouhých kostí je popsáno, jak kosti reagují na mechanickou zátěž. V této kapitole jsou popsány základní modely pro pochopení reakce kosti na

mechanickou zátěží. Kapitola Metody zkoumání distribuce kostní tkáně se zabývá metodou geometrie transversálních průřezů a faktory, které ji ovlivňují. Tato metoda je používána při výzkumu distribuce kostní tkáně. Kapitola Terén shrnuje poznatky vědeckých prací z oblasti vlivu terénu na dlouhé kosti dolních končetin. Součástí práce je také část s obrázkovými přílohami, které zobrazují některé děje probíhající v kosti při mechanické zátěži, parametry geometrie transversálních průřezů a vliv terénu na diafýzu femuru.

2 Kost

2.1 Základní popis kosti

Kost člověka je pasivním prvkem pohybového aparátu člověka. Kost je pevná struktura tvořena kolagenem, minerály fosfátu vápenatého a hydroxyapatitu a buněčnou hmotou (Currey, 2002).

Na stavbě kosti se podílí několik typů buněk a mezibuněčná hmota (kostní matrix). Prvním buněčným typem jsou osteoblasty, velké buňky zajišťující tvorbu látek pro výstavbu kosti, například kolagenu I. Osteoblasty se postupně mění v osteocyty, které jsou menší, větvenovité s mnoha výběžky, které směřují do malých kanálků (*canaliculi ossium*). Osteocyty jsou uloženy v dutinkách, takzvaných lakunách kosti. Díky osteocytům dochází k uvolňování minerálních látek z kosti, zejména vápníku. Zajišťují metabolismus a obměnu kostní matrix. Posledním typem buněk jsou osteoklasty, velké buňky s mnoha jádry, které vznikají splýváním monocytů a jsou zodpovědné za přestavbu kosti.

2.2 Typy kostní tkáně

Rozlišujeme dva základní typy kostní tkáně, které se liší ve své mikroskopické struktuře. Kostní tkáň fibrilární a lamelární. Fibrilární kostní tkáň se ukládá velice rychle, až 4 μm za den a je vysoce mineralizovaná (Currey, 2002). Vyskytuje se v kostře plodu a také ve svalku, který vzniká při hojení zlomeniny kosti. Vlákná kolagenu ve fibrilární kostní tkáni mají průmět 0.1-3 μm a jsou v tkáni náhodně orientované. Fibrilární kost obsahuje osteocyty a je protkaná krevními cévami (Currey, 2002). Prostory obklopující osteocyty ve fibrilární kosti jsou rozsáhlé a tímto se liší od prostor kolem osteocytů v lamelární kosti. V dospělosti má člověk v kostech většinu tkáně lamelární (Currey, 2002). Pro mechanické vlastnosti kosti není fibrilární tkáň tolik podstatná jako lamelární tkáň.

Lamelární kostní tkáň je vysoce uspořádaná struktura. Kolagen a s ním asociované minerály jsou uspořádány do lamel. Několik koncentricky uspořádaných lamel tvoří osteon

neboli Haversův systém. V osteonu je až 20 lamel kolem centrálního Haversova kanálku. V lamelách jsou uloženy osteocyty v lakunách. Haversův systém je výsledkem remodelace kosti. Lamelární kost dále dělíme na hutnou kostní tkáň (*substantia compacta*) a houbovitou kostní tkáň (*substantia spongiosa*). Hutná kostní tkáň je tvořena Haversovými systémy. Houbovitá kostní tkáň je uspořádána v kostní trámce, jejichž uspořádání a směr je závislý na působení mechanických sil na kost. Vyskytuje se v epifýzách kosti a uvnitř kosti.

2.3 Robusticita kosti

Termín „robusticita“ je používán k popisu rozmanitého spektra kosterních znaků. V původním pojetí je chápána jako poměr tloušťky dlouhé kosti a délky kosti. Pojem robusticita je také používán při popisu velikosti kloubní plochy vzhledem k délce kosti, pevnosti v krutu, a k množství kortikální kosti na průřezu vzhledem k délce kosti. (Pearson, 2000). Stock a Pfeiffer (2004) píší, že robusticita v neobecnějším pojetí je zmohutnění kosti v důsledku přírůstku kostní tkáně. Další autoři robusticitu v obecném smyslu popisují jako pevnost kosti, která se odráží na tvaru a velikosti kosti (Stock and Shaw, 2007).

Při biomechanické analýze se využívá model nosníku, robusticita je v tomto modelu zakomponovaná a je odvozena z parametrů, které je možné pozorovat na transverzálním průřezu diafýzy kosti (Stock and Pfeiffer, 2004). Robusticita kostry může být také definována jako pevnost a tuhost struktury vztažená k mechanicky relevantní míře tělesné velikosti (Ruff et al., 1993). V praxi byl termín robusticita používán jako odkaz na variace odlišných metod kvantifikujících změny ve velikosti a tvaru kostí (Stock and Shaw, 2007).

Na robusticitu má vliv mnoho faktorů, jako je například klima, mobilita jedince, věk jedince či pohlaví. Tyto faktory jsou porovnávány a je zkoumán jejich vliv v mnoha studiích. Například Wescott (2006) zkoumá průřezy střední části diafýzy stehenní kosti u různých prehistorických a historických populací Severní Ameriky, které se liší v subsistenční strategii a úrovni pohybu za účelem sledovat rozdíly v robusticitě a tvaru průřezů a také změny v sexuálním dimorfismu populací. Stock (2006) zkoumá, jak by mohlo klima a habituální chování korelovat s rozdíly v robusticitě dlouhých kostí lovců – sběračů z různých oblastí. Pearson (2000) ve své studii hodnotí vliv klimatu a pohybové aktivity na robusticitu a morfologii kostry neandrtálců a anatomicky moderního člověka porovnáním skeletů recentních populací, které se lišily v daných parametrech, jako jsou tělesné proporce, hmotnost vztažená k postavě či způsob života.

3 Biomechanické vlastnosti dlouhých kostí

Biomechanika je disciplína aplikující mechanické principy v biologických systémech. Dnes je biomechanika používána v mnoha disciplínách, včetně výzkumu kosterního materiálu. V biologické antropologii je biomechanická teorie užívána pro výzkum různých přestaveb tkáně, evoluce lidské chůze a výzkum vlivu stravy na morfologii kostry (Ruff CB, 2008).

3.1 Reakce dlouhých kostí na mechanickou zátěž

Pro pochopení reakce dlouhé kosti na mechanickou zátěž je potřeba nejdříve zmínit model nosníku (*beam model*). Huiskes (1982) ve své práci zkoumal mechanické chování lidské stehenní kosti jako konstrukčního prvku při zatížení. Ukázalo se, že diafýza dlouhé kosti člověka reaguje na mechanické zatížení podobně jako nosník používaný ve strojírenství. Aplikace nosníkové teorie poskytuje možnosti odhadovat mechanické vlastnosti diafýzy dlouhých kostí při různých typech zatížení (Stock and Pfeiffer, 2004). Lze si tedy dlouhou kost představit jako nosník pro nějakou konstrukci, na který působí vnější síla, která způsobuje tlak uvnitř kosti (*stress*). *Stress* lze popsat jako intenzitu síly, která působí na strukturu a je vypočítána jako podíl působící síly a plochy, na kterou síla působí (Currey, 2001). Překročí-li síly působící na strukturu určitou mez (*critical point*) tlak uvnitř struktury se stane neúnosným a kost se zlomí (Ruff CB, 2008). Tento proces je zobrazen pomocí takzvané křivky *stress-strain* (viz. Přílohy: Obrázek 1) (Pearson and Lieberman, 2004). Pojem *strain* představuje deformaci struktury, na kterou působí síla (*stress*). Jednotkou síly je newton (N). *Strain* lze vysvětlit také jako proporční změnu v délce dané struktury (Currey, 2001). Křivka je rozdělena dvěma body na dva regiony. První z regionů nazýváme elastickým regionem. Elastický region končí v bodě *yeld point*. Elastický region je část křivky, kde poměr hodnot *stress* a *strain* stoupá lineárně. Tato lineární část křivky je označována jako Youngův modul elasticity a představuje tuhost kosti (*stiffness*) (Currey, 2001). Druhý region *stress-strain* křivky je plastický region. Plastický region začíná protnutím *yeld point*. V této části křivky poměr hodnot *stress* a *strain* nestoupá lineárně. Plastický region křivky *stress-strain* zobrazuje nenávratné poškození struktury. Plastický region končí v bodě *break point*, který značí zlomení struktury vlivem působící síly. Pokud síla působící na strukturu odezní ještě v elastickém regionu, není deformace struktury trvalá. Struktura se vrátí do stavu před začátkem působení síly. Pokud zátěž překročí hodnotu *yeld point*, struktura vystavená působení síly se dostane do plastického regionu. V plastickém regionu struktura stále odolává působící

síle, ale po odeznění působení síly zůstává struktura deformovaná. Pokud intenzita působící síly dojde až do bodu *break point*, struktura působící síle podlehne a zlomí se (Pearson and Lieberman, 2004). Schopnost struktury odolávat zlomení je nazývána pevností (*strength*) a odolnost struktury před deformací, předcházející selhání se nazývá tuhost (*rigidity*).

Na kost může působit několik typů sil v různých směrech působení. Síla působící na kost může být statická nebo nárazová. Osová komprese je síla, která kost stlačuje v axiální rovině, působí shora. Kompresní síla působí například na dlouhé kosti dolních končetin. Osová tenze je síla, která kost natahuje v axiální rovině. Osová tenze působí například na dlouhé kosti horních končetin. Ohýbání (*bending*) způsobuje kompresi i tenzi, a torze (*torsion*) produkuje diagonálně působící sílu, která strukturu kroutí kolem axiální osy (Ruff CB, 2008).

Základem při rekonstrukci chování z kosterních pozůstatků je předpoklad, že dlouhá kost člověka v průběhu života reaguje na mechanickou zátěž prostředí. Pokud není kost citlivá na mechanické zatížení, na orientaci a velikost působící mechanické síly, neotiskne se tato zátěž na morfologii kosti, což brání odhadnout způsob chování, které vedlo k této zátěži (Ruff CB, 2008). Tento koncept je znám jako „*Wolff's Law*“ (Pearson and Lieberman, 2004). Dnes už je tento koncept překonán a nahrazen konceptem „*bone functional adaptation*“. Wolffův koncept vycházel ze striktního matematického modelu, který na kost pohlížel jako na homogenní, pevnou a isotropickou strukturu (Ruff et al., 2006b). Vzhledem k dnešním poznatkům o působení mnoha okolních faktorů, které ovlivňují reakci kostní tkáně na mechanickou zátěž, víme, že Wolffův model je neplatný. Pojem „*Wolff's law*“ byl později přejmenován na „*Roux's law*“ podle Rouxe, který se také zabýval biomechanikou kosti, ale oproti Wolffovi přidal dvě zásadní pravidla, a sice že organismy mají schopnost přizpůsobovat své struktury měnícím se vnějším podmínkám a že kostní buňky jsou schopné reagovat na měnící se zátěž (Ruff et al., 2006b). Z Rouxových poznatků byl následně odvozen termín *bone functional adaptation* (viz. Přílohy: Obrázek 2).

3.2 Bone functional adaptation

Model *bone functional adaptation* je založen na předpokladu, že remodelace kosti je reakcí na aktuální fyzické deformaci kostní tkáně (*strain*), nikoli na síle působící v tkáni (*stress*). Na deformace kosti způsobené zatížením kost reaguje depozicí kostní tkáně (Ruff et al., 2006b). Při zvýšené deformaci (*strain*), která vzniká například zvýšenou svalovou

aktivitou, dojde k depozici nové kostní tkáně na místo působení deformace v kosti. Depozicí kostní tkáně na deformované místo v kosti dojde ke zmírnění deformačních aktivit na optimální úroveň. Naopak při snížené deformaci, způsobené stavem bez tíže, svalovou paralýzou nebo inaktivitou, dochází k resorpci kostní tkáně. Resorpce kostní tkáně umožní obnovení původní optimální deformace kosti (Ruff CB, 2008). Tyto procesy vždy směřují k takzvanému „*optimal customary strain level*“, což lze chápat jako optimální míru deformace kosti, ke kterému oba výše zmíněné typy přestavby směřují (viz. Přílohy: Obrázek 2). Zároveň je optimální stupeň deformace kosti ovlivněn mnoha dalšími faktory, jako jeho anatomická pozice zatížení, nebo systemické faktory jako strava, věk, zdravotní stav jedince, hormonální a genetické faktory. Proto je důležité, při každém popisu strukturních proporcí tyto faktory zohlednit (Ruff CB, 2008).

4 Metody zkoumání distribuce kostní tkáně

4.1. Geometrie transverzálních průřezů – cross-sectional geometry

Průřezová geometrie je metoda, která využívá transverzálních řezů kostí k výzkumu distribuce kostní tkáně. Jak je uvedeno výše, k výzkumu vlivu mechanického zatížení na kost je používán model nosníku. Zatížení, které na kost působí je pak interpretováno na transverzálním průřezu kosti a jeho vlastnostech, které jsou většinou měřeny kolmo na centrální osu nosníku (kosti) (Ruff CB, 2008).

4.2. Vlastnosti geometrie transverzálních průřezů

Ruff (2008) popisuje všechny vlastnosti transverzálních průřezů i s definicemi a s parametry, které jsou na nich pozorovány. Vlastnosti transverzálních průřezů mohou být použity pro vyhodnocení pevnosti a tuhosti nosníku nebo kosti. V tabulce 1 jsou zobrazeny všechny vlastnosti geometrie transverzálních průřezů.

4.3 Další faktory ovlivňující parametry geometrie transverzálních průřezů

Kromě faktorů již zmíněných, jako jsou mobilita, klima či sexuální dimorfismus, mají na přestavbu kosti vliv i jiné faktory, vnitřní fyziologické faktory jako je výživa jedince, hormonální stav jedince, věk jedince a genetická vybavenost jedince (Ruff et al., 2006b).

4.3.1 Genetické faktory

Vliv genetických faktorů na kost a její vývoj je poměrně složitý proces probíhající na molekulární úrovni. Kostí postkranálního skeletu jsou všechny produktem stejného genu. Rozdíly mezi jednotlivými kostmi nejsou řízeny geneticky, ale regulačně pomocí regulace

genové exprese (Lovejoy et al., 2003). Genová exprese je řízena transkripčními faktory. Transkripční faktory podléhají regulaci dalších faktorů, například růstových.

4.3.2 Hormonální faktory

Vliv hormonálních faktorů úzce souvisí s vlivem faktorů genetických. Například mutace v určitém genu může způsobit necitlivost pro estrogen, který je nezbytný pro správný vývoj kostry v pubertě (Bouillon et al., 2004). Pokles hladiny estrogenu u žen po menopauze přispívá ke vzniku osteoporózy (Christenson ES et al., 2012). Při tomto onemocnění dochází ke ztrátě kostní hmoty a následným zlomeninám (Richelson et al., 1984; Christenson ES et al., 2012). Osteoporóza může vznikat i v dětském věku jako důsledek nedostatku růstového hormonu. Růstový hormon je v dětství důležitý pro nárůst kostní hmoty. Nedostatek růstového hormonu zapříčiňuje četné zlomeniny (Högler and Shaw, 2010).

Parathyroidní hormon je důležitý pro uvolňování vápníku do krve. Nedostatek parathyroidního hormonu tak způsobuje nedostatek vápníku v těle. Vápník je nezbytnou minerální složkou kostí, zajišťující pevnost kosti. Při nedostatku vápníku dochází častěji ke zlomeninám. Parathyroidní hormon se užívá v hormonální terapii u žen po menopauze, pro snížení četnosti zlomenin a léčbu osteoporózy (Neer et al., 2001).

5 Terén

Terén uvažujeme jako další z faktorů, který by mohl mít vliv na změny v morfologii kosti. Díky terénu by se mohla měnit robusticita a pevnost kosti. Tato závislost by mohla být spojena s fyzickou náročností terénu. Morfologie kosti by se měnila úměrně s náročností terénu a zároveň s nutností tento náročný terén zdolávat. Je možné, že v jedné populaci by se vliv terénu na morfologii kosti lišil mezi jedinci. Již několik studií, se touto problematikou zabývalo (Marchi et al., 2006; Marchi, 2008; Sparacello and Marchi, 2008; Sparacello et al., 2011; Zachwieja and Shackelford, 2014).

5.1 Život člověka v terénu

Chceme-li uvažovat terén jako faktor ovlivňující dynamické změny kostní tkáně, je potřeba analyzovat nejen geometrii transverzálních průřezů. Z nalezených pozůstatků potřebujeme zjistit o dané populaci co nejvíce informací. Například subsistenční strategii, která pravděpodobně úzce souvisí s mobilitou jedinců v terénu. Dle subsistenční strategie lze odvodit, jaký způsob života daná populace vedla, zda sedavý nebo více mobilní.

Jednou z metod používaných k odhalení pravděpodobné subsistenční strategie je isotopová analýza. Díky spektrometrii je možné monitorovat množství či poměr daného isotopu, který je uložen v kolagenu kostí. Množství stabilních isotopů v tkáni je jakýmsi podpisem určitých prvků ze stravy (Coltrain JB, Stafford TW Jr., 1999). V této studii byla isotopová analýza použita pro odhalení spotřeby kukuřice amerických populací z oblasti kolem Salt Lake City. Ruff (1999) se zabývá ve své studii populacemi ze stejné oblasti jako výše uvedená studie. Zaměřuje se na strukturu kostí a vzory chování těchto populací. Zde byla také využita data isotopové analýzy, konkrétně isotopu uhlíku ^{13}C . Data z analýzy byla porovnána se strukturou kostí daných jedinců pro zjištění případných vztahů mezi stravou a robusticitou kosti. Výsledky této analýzy ukazovaly na snižující se robusticitu femuru a humeru se zvyšující se konzumací kukuřice zejména u mužů. Konzumace kukuřice také úzce souvisela s délkou femuru u mužů, čím vyšší byla konzumace kukuřice, tím delší byl femur. Na tomto příkladu lze pozorovat vliv stravy na stavbu kosti jedince.

5.2 Vliv terénu na kosti dlouhých končetin

Ruff (1999) se ve své studii, zabývající se několika populacemi ze Severní Ameriky, poprvé zabývá terénem jako faktorem, který by mohl mít vliv na robusticitu kosti člověka. Kosterní nálezy patřily populacím ze Severní Ameriky z tří různých oblastí kolem jezera Salt Lake. Stehenní kosti z nalezišť nacházejících se v hornatých oblastech byly signifikantně robustnější než stehenní kosti z nalezišť v rovinatých a pobřežních oblastech. Stehenní kosti z nalezišť v rovinatých oblastech a na pobřeží se mezi sebou v robusticitě nijak signifikantně nelišily (viz Přílohy: Obrázek 3). Výsledky této studie vypovídají o terénu jako o faktoru, který ovlivňuje robusticitu stehenní kosti.

Sparacello a Marchi (2008) studovali kosterní nálezy dvou populací, které pocházely z oblasti Liguria v Itálii. Datování kosterních nálezů každé z populací spadá do jiného období. Subsistenční strategie populací se odlišovala. Kosterní nálezy první populace pocházely z období neolitu před 5 až 6 tisíci let. Neolitická populace se živila převážně pastevectvím, pravděpodobně kvůli hornatému terénu, kde nedokázali mnoho vypěstovat. Kosterní nálezy druhé populace pocházely ze středověku, a jejich datování spadá do 10 až 15 století. Středověká populace se pravděpodobně živila zejména rybářstvím. Na transversálních průřezích femuru výše uvedených populací, které byly odebrány z 50% délky kosti, pozorovali parametry I_x , I_y , a J (viz Přílohy: Tabulka 1). Mezi populacemi nebyl nalezen signifikantní rozdíl v pozorovaných parametrech, přestože každá z populací

měla jinou subsistenční strategii. Autoři argumentovali, že příčinou výsledků mohla být stejná geografická lokalita, odkud pocházely obě studované populace. Aby se potvrdil nebo vyvrátil tento argument, došlo ještě k porovnání výše uvedených kosterních nálezů z Liguria, s kosterními nálezy populací z oblasti Karelian ve Finsku. Karelianská populace měla podobnou subsistenční strategii jako populace z Liguria, ale pohybovala se v méně náročném terénu. Porovnávaly se pouze mužské kosterní nálezy stehenních kostí. Kosterní nálezy populací z Liguria měly signifikantně vyšší index J na transverzálním průřezu stehenní kosti oproti kosterním nálezům Karelianské populace. Tento výsledek říká, že vliv terénu na robusticitu femuru je signifikantní.

Další porovnávací studie pochází opět z oblastí v Itálii (Sparacello et al., 2011). Jednalo se zde o neolitickou populaci z Liguria v Itálii (Marchi et al., 2006; Sparacello and Marchi, 2008) a o populaci Samnitů z Oblasti Abruzzo ve střední Itálii, které pocházejí z doby železné a jsou staré asi 2500 let. Subsistenční strategie obou populací byla podobná, živili se pastevectvím a zemědělstvím. Zemědělství u populace Samnitů převládalo nad pastevectvím. Obě populace také žily v podobném prostředí, obě oblasti Liguria i Abruzzo jsou hornaté. U populací byly porovnány transverzální průřezy femuru, konkrétně parametry I_x , I_y , a I_{max} , I_{min} (viz Přílohy, tab. 1). Mezi populacemi nebyly nalezeny signifikantní rozdíly v robusticitě femuru a to u obou pohlaví. Je možné, že obdobný terén, ve kterém se obě populace pohybovaly, mohl smazat rozdíly v robusticitě, které by jinak byly zapříčiněny jinými faktory. Ale naproti tomu, populace Samnitů vykazovala nižší indexy (I_x/I_y a I_{max}/I_{min}) průřezu a to u obou pohlaví oproti populaci z Liguria. Tvar průřezu je dalším parametrem, který poukazuje na mobilitu. Čím více je průřez eliptický, antero - posteriorně orientovaný, tím vyšší mobilitu jedince vykazuje (Ruff CB, 2008). Tento výsledek by tedy znamenal vyšší mobilitu populace z Liguria oproti populaci z Abruzzo. To i přes podobnost terénu a subsistenční strategie.

Stejná neolitická skupina z italského Liguria byla porovnávána v další studii (Marchi et al., 2006). Neolitické pozůstatky byly porovnány s pozůstatky ze svrchního paleolitu a mezolitu. Paleolitické pozůstatky pocházely z různých částí Evropy a některé byly z Liguria, stejně jako neolitické pozůstatky. Mezolitické pozůstatky pocházely z různých částí Evropy, většina z nehornatých oblastí. Metodou geometrie transverzálních průřezů byly tyto pozůstatky porovnávány. Pro potvrzení důležitosti terénu v utváření robusticity femuru byly porovnány mužské paleolitické pozůstatky z Liguria s paleolitickými pozůstatky ze zbytku Evropy. Zde rozdíly nebyly nijak statisticky signifikantní. Tento

výsledek mohl být ovlivněn velikostí souboru z Liguria, který byl velmi malý. Přesto všechny ukazatele robusticity (I_x , I_y a J) byly vyšší u souboru z Liguria oproti evropskému souboru. Navíc tvary průřezů souborů z Liguria (neolitických i paleolitických) byly antero - posteriorně eliptické, zatímco u evropského paleolitického souboru byly průřezy více cirkulární. Tento výsledek vypovídá o vysoké mobilitě souboru z Liguria. Průřezy kostí evropské paleolitické populace a mezolitické populace měly spíše cirkulární průřez. Paleolitické populace měly průřez kosti méně cirkulární oproti populacím mezolitickým (Holt, 2003). Tento výsledek poukazuje na pravděpodobné snížení mobility u mezolitických populací v důsledku změny subsistenční strategie.

Ve studii, která se zabývala rozdíly v průřezových parametrech končetin mezi populacemi obývajícími africký kontinent (Nikita et al., 2011) byly publikovány zajímavé výsledky. Při porovnání populace Garamantů pocházející z oblasti Fezzan v jihozápadní Libyi, jejichž datování spadá do doby před 2900 - 1500 let (900 př.n.l. - 500 n.l.) s populací Badari, kteří pocházeli ze severní části horního Egypta z oblasti el - Badari a jejichž stáří je 7000 - 6000 let (5000 - 4000 př.n.l.). Starší populace Badari se živila kočovným pastevectvím, předpokládala se u nich vyšší mobilita v důsledku subsistenční strategie a s tím spojené vyšší zatížení končetin podepisující se na robusticitě. U populace Garamantů, u nichž se většina populace věnovala zemědělským aktivitám, a jen zlomek mužů se věnoval pasteveckým aktivitám vyžadujícím vyšší mobilitu, se předpokládala nižší robusticita než u populace Badari. Při porovnání průřezů dolních končetin mužů obou populací byly rozdíly jen velmi málo signifikantní. Kostí populace Badari byly gracilnější než kosti populace Garamantů. Ani rozdíly ve tvaru průřezu kostí nebyly signifikantní. Tento výsledek může být zapříčiněn terénem, ve kterém se populace pohybovaly. Terén v oblasti Fezzan je velmi členitý a nerovný. Mohl by tedy být příčinou vyšší robusticity dolních končetin Garamantů.

K teorii, že terén ovlivňuje distribuci kostní tkáně dolních končetin, přispívá i nález mumifikovaného muže v tyrolských Alpách. Tento muž patřil k Neolitické skupině a byl nazván jako *iceman*. Průřezy kostí jeho dolních končetin byly porovnávány s průřezy kostí dolních končetin skupiny mužů pocházejících z rozmezí doby od paleolitu až do doby bronzové, celkem jich bylo 139. Celkově byl *iceman* menší, poměrně mohutněji stavěný oproti příkladům z paleolitu a doby bronzové. Geometrie transverzálních průřezů jeho femuru vykazovala medio - laterální zatížení, což mohlo být způsobeno právě mohutností jeho těla. Oproti tomu geometrie transverzálních průřezů tibie vykazovala antero -

posteriorní zatížení. Příčinou tohoto výsledku může být vysoká pohyblivost v náročném terénu (Ruff et al., 2006a).

Rozdíly v hodnotách geometrie transverzálních průřezů se objevují i mezi holocénními populacemi Andamanů a japonských a vietnamských populací. I zde je jako jedna z možných příčin růstu robusticity dolních končetin uváděn terén (Zachwieja and Shackelford, 2014). Autoři argumentují, že snížení robusticity u post-pleistocénních populací může být spíše vlastností daného vzorku populace, nežli všeobecným biologickým trendem.

6 Závěr

Většina výše uvedených studií se především zabývá rozdíly v parametrech transverzálních průřezů v důsledku odlišné subsistenční strategie a míry mobility dvou různých populací. Terén je zde zmiňován, jako jedna z možných příčin, které měly vliv na transverzální průřezy kostí daných populací (Sparacello and Marchi, 2008; Nikita et al., 2011; Sparacello et al., 2011). Nejnovější ze studií (Zachwieja and Shackelford, 2014) předkládá zajímavý argument proti teorii, že se robusticita a parametry transverzálních průřezů od paleolitu po neolit snižovaly. Dalším nálezem, který tuto teorii nepotvrzuje je mumie *icemana*. Transverzální průřez jeho tibie se spíše podobal průřezům tibií mužů z období mezolitu. Zatímco život *icemana* byl datován do období neolitu (Ruff et al., 2006a). Všechny studie naznačují, že terén má vliv na robusticitu kosti a na distribuci kostní tkáně.

Dále je potřeba uvažovat i o ostatních vlivech, které na kost působí. Žena po menopauze, která se celý život pohybovala v hornatém terénu, může vykazovat signifikantně nižší parametry geometrie transverzálních průřezů, než žena před menopauzou žijící ve stejném prostředí. Jiné parametry také budou vykazovat jedinci juvenilní oproti jedincům adultním. Další rozdíly budou mezi muži a ženami, proto je lepší, mít v souboru zastoupena obě pohlaví a hodnotit je zvlášť.

Studií s podobnou tématikou by mělo přibývat. Z výše uvedených studií vyplývá, že terén má vliv na distribuci kostní tkáně. S tím vyvstává mnoho dalších otázek. Je vliv terénu na distribuci kostní tkáně a robusticitu signifikantní? Není působení terénu na kost zanedbatelné v porovnání množství jiných vlivů působících na kost? Mění se míra vlivu terénu na kost s rostoucím věkem jedince? Terén by například mohl být významným faktorem v juvenilním věku jedince, kdy dochází ke změnám kostní tkáně působením hormonů a mechanické zátěže.

Další výzkum vlivu terénu na postkranialní kostru člověka by mohl směřovat k současné populaci lidí. Výzkum by probíhal *in vivo* pomocí metody snímání CT na kulturních jedincích současné populace. Mohly by tak být porovnány průřezy kostí populace stejné etnicity a poměrně malého území. To by skýtalo výhodu i v pravděpodobnosti podobného životního stylu a stravování porovnávaných skupin obyvatel. Každá ze skupin by žila v jiném prostředí z hlediska terénu. Nevýhodou takového výzkumu je finanční a časová náročnost.

7 Reference:

- Andreassen TT, Jørgensen PH, Oxlund H, Flyvbjerg A, Ørskov H. 1995. Growth hormone stimulates bone formation and strength of cortical bone in aged rats. *J Bone Miner Res* 10:1057–1067.
- Bouillon R, Bex M, Vanderschueren D, Boonen S. 2004. Estrogens Are Essential for Male Pubertal Periosteal Bone Expansion. *J Clin Endocrinol Metab* 89:6025–6029.
- Brown LB, Streeten EA, Shapiro JR, McBride D, Shuldiner AR, Peyser PA, Mitchell BD. 2005. Genetic and environmental influences on bone mineral density in pre- and post-menopausal women. *Osteoporos Int* 16:1849–1856.
- Christenson ES, Jiang X, Kagan R, Schnatz P. 2012. Osteoporosis management in post-menopausal women. *Minerva Ginecol* 64:181–194.
- Coltrain JB, Stafford TW Jr. 1999. Stable Carbon Isotopes and Great Salt Lake Wetlands Diet. In: *Prehistoric Lifeways in the Great Basin Wetlands: Bioarchaeological Reconstruction and Interpretation*. Vol. 1999. Salt Lake City: University Utah Press. p 55–84.
- Currey JD. 2001. Bone Strength: What are We Trying to Measure? *Calcif Tissue Int* 68:205–210.
- Currey JD. 2002. *Bones: Structure and Mechanics*. Princeton University Press.
- Ferrari S. 2008. Human genetics of osteoporosis. *Best Pract Res Clin Endocrinol Metab* 22:723–735.
- Högler W, Shaw N. 2010. Childhood growth hormone deficiency, bone density, structures and fractures: scrutinizing the evidence. *Clin Endocrinol (Oxf)* 72:281–289.
- Holt BM. 2003. Mobility in Upper Paleolithic and Mesolithic Europe: Evidence from the lower limb. *Am J Phys Anthropol* 122:200–215.
- Huiskes R. 1982. On the modelling of long bones in structural analyses. *J Biomech* 15:65–69.
- Judex S, Donahue L-R, Rubin C. 2002. Genetic predisposition to low bone mass is paralleled by an enhanced sensitivity to signals anabolic to the skeleton. *FASEB J* 16:1280–1282.
- Lovejoy CO, McCollum MA, Reno PL, Rosenman BA. 2003. Developmental Biology and Human Evolution. *Annu Rev Anthropol* 32:85–109.
- Marchi D. 2008. Relationships between lower limb cross-sectional geometry and mobility: The case of a Neolithic sample from Italy. *Am J Phys Anthropol* 137:188–200.
- Marchi D, Sparacello VS, Holt BM, Formicola V. 2006. Biomechanical approach to the reconstruction of activity patterns in Neolithic Western Liguria, Italy. *Am J Phys Anthropol* 131:447–455.

- Neer RM, Arnaud CD, Zanchetta JR, Prince R, Gaich GA, Reginster J-Y, Hodsmann AB, Eriksen EF, Ish-Shalom S, Genant HK, Wang O, Mellström D, Oefjord ES, Marciniowska-Suchowierska E, Salmi J, Mulder H, Halse J, Sawicki AZ, Mitlak BH. 2001. Effect of Parathyroid Hormone (1-34) on Fractures and Bone Mineral Density in Postmenopausal Women with Osteoporosis. *N Engl J Med* 344:1434–1441.
- Nikita E, Ysi Siew Y, Stock J, Mattingly D, Mirazón L M. 2011. Activity patterns in the Sahara Desert: An interpretation based on cross-sectional geometric properties. *Am J Phys Anthropol* 146:423–434.
- Obermayer-Pietsch BM, Bonelli CM, Walter DE, Kuhn RJ, Fahrleitner-Pammer A, Berghold A, Goessler W, Stepan V, Dobnig H, Leb G, Renner W. 2004. Genetic Predisposition for Adult Lactose Intolerance and Relation to Diet, Bone Density, and Bone Fractures. *J Bone Miner Res* 19:42–47.
- Ohlsson C, Bengtsson B-Å, Isaksson OGP, Andreassen TT, Sootweg MC. 1998. Growth Hormone and Bone. *Endocr Rev* 19:55–79.
- Pearson O, Lieberman D. 2004. The aging of Wolff's "law": Ontogeny and responses to mechanical loading in cortical bone. *Am J Phys Anthropol* 125:63–99.
- Pearson OM. 2000. Activity, Climate, and Postcranial Robusticity: Implications for Modern Human Origins and Scenarios of Adaptive Change. *Curr Anthropol* 41:569–607.
- Richelson LS, Wahner HW, Melton LJ, Riggs BL. 1984. Relative Contributions of Aging and Estrogen Deficiency to Postmenopausal Bone Loss. *N Engl J Med* 311:1273–1275.
- Rizzoli R, Bianchi ML, Garabédian M, McKay HA, Moreno LA. 2010. Maximizing bone mineral mass gain during growth for the prevention of fractures in the adolescents and the elderly. *Bone* 46:294–305.
- Ruff CB. 1999. Skeletal Structure and Behavioral patterns of Prehistoric Great Basin Populations. In: *Prehistoric Lifeways in the Great Basin Wetlands: Bioarchaeological Reconstruction and Interpretation*. Vol. 1999. University of Utah Press. p 290–320.
- Ruff CB. 2008. Biomechanical analyses of archaeological human skeletons. In: Katzenberg MA, Saunders SR, editors. *Biological anthropology of the human skeleton*. New York: Wiley. p 183–206.
- Ruff CB, Holt BM, Sládek V, Berner M, Murphy Jr. WA, zur Nedden D, Seidler H, Recheis W. 2006a. Body size, body proportions, and mobility in the Tyrolean "Iceman." *J Hum Evol* 51:91–101.
- Ruff CB, Trinkaus E, Walker A, Larsen CS. 1993. Postcranial robusticity in Homo. I: Temporal trends and mechanical interpretation. *Am J Phys Anthropol* 91:21–53.
- Ruff C, Holt B, Trinkaus E. 2006b. Who's afraid of the big bad Wolff?: "Wolff's law" and bone functional adaptation. *Am J Phys Anthropol* 129:484–498.

Sparacello V, Marchi D. 2008. Mobility and subsistence economy: A diachronic comparison between two groups settled in the same geographical area (Liguria, Italy). *Am J Phys Anthropol* 136:485–495.

Sparacello V s., Pearson O m., Coppa A, Marchi D. 2011. Changes in skeletal robusticity in an iron age agropastoral group: The samnites from the Alfedena necropolis (Abruzzo, Central Italy). *Am J Phys Anthropol* 144:119–130.

Stock JT. 2006. Hunter-gatherer postcranial robusticity relative to patterns of mobility, climatic adaptation, and selection for tissue economy. *Am J Phys Anthropol* 131:194–204.

Stock JT, Pfeiffer SK. 2004. Long bone robusticity and subsistence behaviour among Later Stone Age foragers of the forest and fynbos biomes of South Africa. *J Archaeol Sci* 31:999–1013.

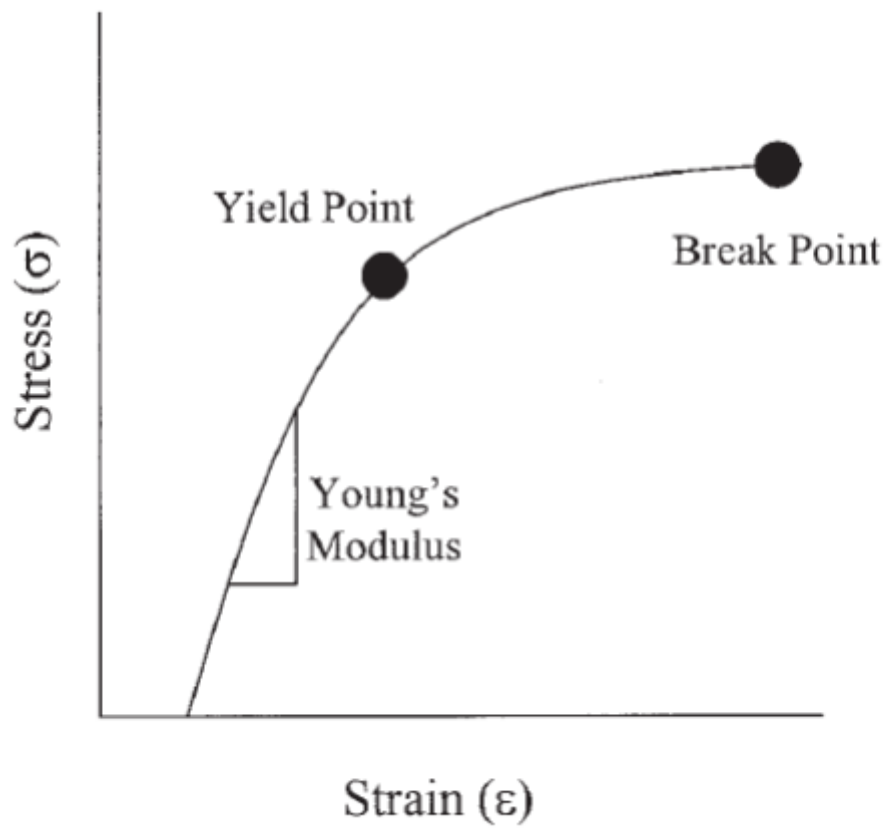
Stock JT, Shaw CN. 2007. Which measures of diaphyseal robusticity are robust? A comparison of external methods of quantifying the strength of long bone diaphyses to cross-sectional geometric properties. *Am J Phys Anthropol* 134:412–423.

Wescott DJ. 2006. Effect of mobility on femur midshaft external shape and robusticity. *Am J Phys Anthropol* 130:201–213.

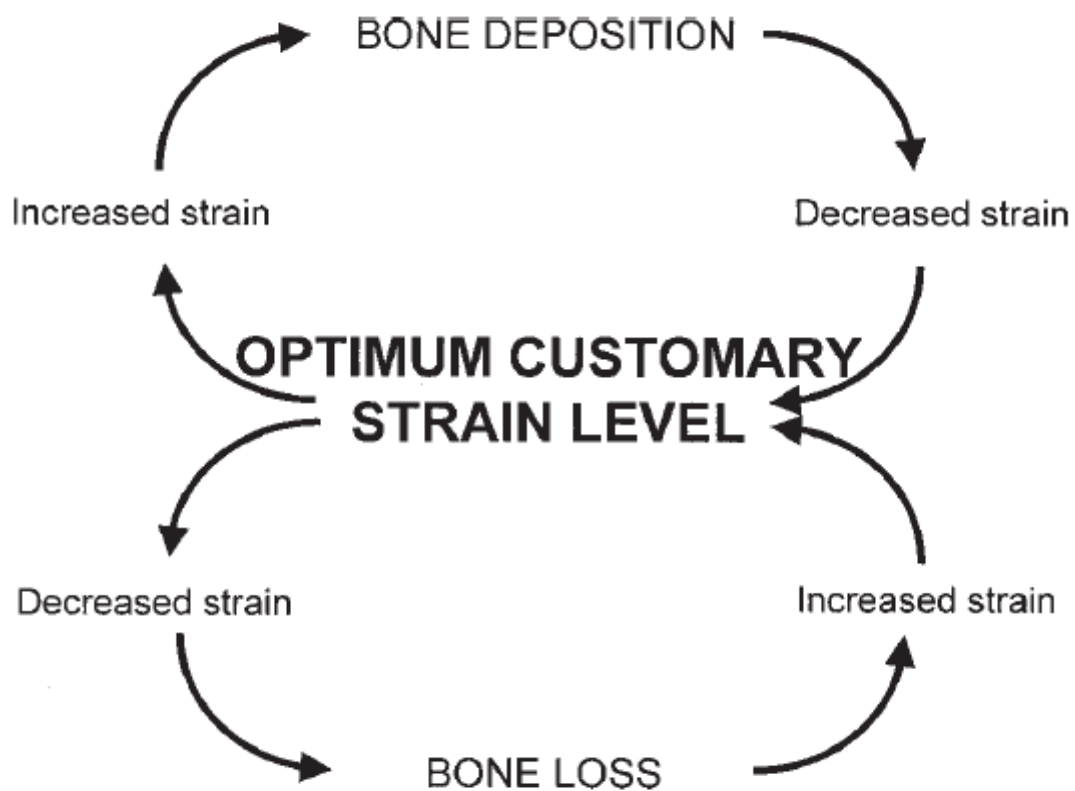
Wüster C, Abs R, Bengtsson B-Å, Bennmarker H, Feldt-Rasmussen U, Hernberg-Ståhl E, Monson JP, Westberg B, Wilton P. 2001. The Influence of Growth Hormone Deficiency, Growth Hormone Replacement Therapy, and Other Aspects of Hypopituitarism on Fracture Rate and Bone Mineral Density. *J Bone Miner Res* 16:398–405.

Zachwieja AJ, Shackelford LL. 2014. Post-Pleistocene gracilization and the effects of terrain on the lower limbs of modern humans. *Am J Phys Anthropol* 153,S58:1–283.

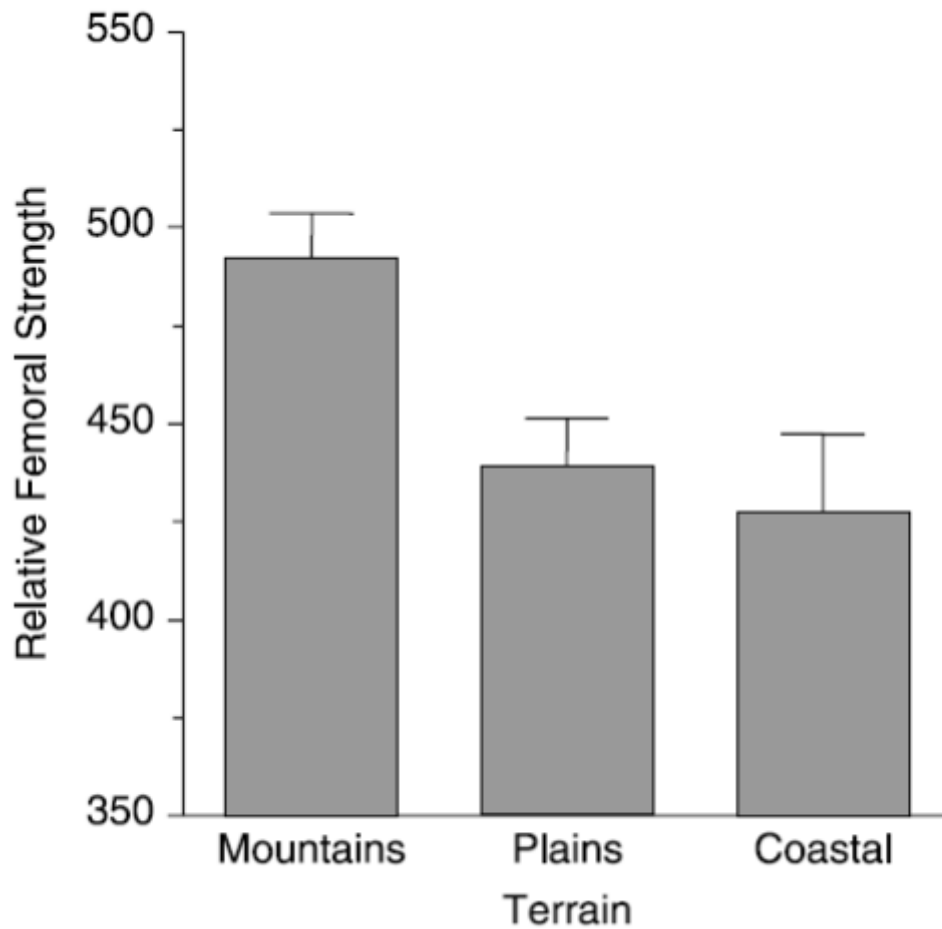
Přílohy



Obrázek 1: Křivka *stress-strain* znázorňující reakci kosti na působení síly (od: Pearson and Lieberman, 2004)



Obrázek 2: Model *bone functional adaptation*, reakce kosti na mechanickou zátěž (od:Ruff et al., 2006).



Obrázek 3: Vliv terénu na robusticitu diafýzy femuru původních obyvatel Severní Ameriky. Porovnání mezi populacemi obyvatel žijících v horách, na rovinatých pláních a na pobřeží. Pozorovaný parametr geometrie transverzálních průřezů *polar second moment of area* (od: Ruff, 1999).

Tabulka 1: Definice vlastností geometrie transverzálních průřezů (od: Ruff CB, 2008).

Property	Abbreviations	Units	Definition
Cortical area	CA	mm ²	compressive/tensile strength
Total subperiosteal area	TA	mm ²	area within outer (subperiosteal) surface
Medullary area	MA	mm ²	area within medullary cavity
Percent cortical area	%CA	%	(CA/TA) x 100
Second moment of area about M-L (x) axis	I _x	mm ⁴	A-P bending rigidity
Second moment of area about A-P (y) axis	I _y	mm ⁴	M-L bending rigidity
Maximum second moment of area	I _(max)	mm ⁴	maximum bending rigidity
Minimum second moment of area	I _(min)	mm ⁴	minimum bending rigidity
Polar second moment of area	J	mm ⁴	torsional and (twice) average bending rigidity
Theta	θ	degrees	orientation of maximum bending rigidity
Section modulus about M-L (x) axis	Z _x	mm ³	A-P bending strength
Section modulus about A-P (y) axis	Z _y	mm ³	M-L bending strength
Maximum section modulus	Z _(max)	mm ³	maximum bending strength
Minimum section modulus	Z _(min)	mm ³	minimum bending strength
Polar section modulus	Z _p	mm ³	torsional and (twice) average bending strength