

**Západočeská univerzita v Plzni**

**Fakulta filozofická**

**Diplomová práce**

**Věk a robusticita kostry v pleistocénu**

**Stanislava Eisová**

Plzeň 2014

**Západočeská univerzita v Plzni**

**Fakulta filozofická**

Katedra antropologie

**Studijní program Antropologie**

**Studijní obor Antropologie populací minulosti**

**Diplomová práce**

**Věk a robusticita kostry v pleistocénu**

**Stanislava Eisová**

*Vedoucí práce:*

Mgr. Lukáš Friedl, M.A., Ph.D.

Katedra antropologie

Fakulta filozofická Západočeské univerzity v Plzni

Plzeň 2014

Prohlašuji, že jsem práci zpracovala samostatně a použila jen uvedených pramenů a literatury.

*Plzeň, duben 2014*

.....

## Poděkování

Ráda bych poděkovala Mgr. Lukáši Friedlovi, M.A., Ph.D. za cenné rady, věcné připomínky a vstřícnost při konzultacích a vedení mé diplomové práce. Mé poděkování patří též Lauře L. Shackelford, Ph.D. za poskytnutí dat jedinců z Jebel Sahaba.

## Obsah

<b>SEZNAM TABULEK.....</b>	<b>2</b>
<b>SEZNAM GRAFŮ .....</b>	<b>4</b>
<b>1 ÚVOD .....</b>	<b>6</b>
<b>2 CÍL A HYPOTÉZY .....</b>	<b>12</b>
<b>3 TEORETICKÉ POZADÍ .....</b>	<b>13</b>
<b>3.1 Robusticita – biomechanický model.....</b>	<b>13</b>
<b>3.2 Robusticita – evoluční trendy.....</b>	<b>17</b>
<b>3.3 Robusticita – závislost na věku.....</b>	<b>24</b>
<b>4 MATERIÁL .....</b>	<b>28</b>
<b>5 METODY .....</b>	<b>30</b>
<b>6 VÝSLEDKY.....</b>	<b>34</b>
<b>6.1 Věk a robusticita.....</b>	<b>37</b>
<b>6.2 Věk jedinců a evoluční trend v robusticitě .....</b>	<b>49</b>
<b>6.3 Evoluční trend v robusticitě .....</b>	<b>50</b>
<b>7 DISKUSE.....</b>	<b>75</b>
<b>8 ZÁVĚR.....</b>	<b>88</b>
<b>9 SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY A PRAMENŮ.....</b>	<b>89</b>
<b>10 RESUMÉ .....</b>	<b>98</b>
<b>11 PŘÍLOHY.....</b>	<b>100</b>

## SEZNAM TABULEK

Tabulka 1. Standardizované parametry robusticity stehenní kosti v 50% BML v období pleistocénu a počátku holocénu.

Tabulka 2. Standardizované parametry robusticity stehenní kosti v 80% BML v období pleistocénu a počátku holocénu.

Tabulka 3. Standardizované parametry robusticity holenní kosti v 50% BML v období pleistocénu a počátku holocénu.

Tabulka 4. Analýza rozptylu (ANOVA) pro věkové kategorie jednotlivých parametrů robusticity u stehenní kosti v 50% BML.

Tabulka 5. Analýza rozptylu (ANOVA) pro věkové kategorie jednotlivých parametrů robusticity u stehenní kosti v 80% BML.

Tabulka 6. Analýza rozptylu (ANOVA) pro věkové kategorie jednotlivých parametrů robusticity u holenní kosti v 50% BML.

Tabulka 7. Spearmanovy korelační koeficienty pro věk a parametry robusticity stehenní kosti v 50% a 80% BML a holenní kosti v 50% BML.

Tabulka 8. Popisná statistika rozložení věkových kategorií v časových obdobích u stehenní kosti v 50% a 80% BML a holenní kosti v 50% BML.

Tabulka 9. Kruskal–Wallisův test pro srovnání věku v jednotlivých obdobích pleistocénu u stehenní kosti v 50% a 80% BML a holenní kosti v 50% BML.

Tabulka 10. Analýza rozptylu (ANOVA) pro jednotlivá časová období pro parametry robusticity u stehenní kosti v 50% BML u jedinců se známým odhadem věku dožití.

Tabulka 11. Analýza rozptylu (ANOVA) pro jednotlivá časová období pro parametry robusticity u stehenní kosti v 80% BML u jedinců se známým odhadem věku dožití.

Tabulka 12. Analýza rozptylu (ANOVA) pro jednotlivá časová období pro parametry robusticity u holenní kosti v 50% BML u jedinců se známým odhadem věku dožití.

Tabulka 13. Analýza rozptylu (ANOVA) pro jednotlivá časová období pro parametry robusticity u stehenní kosti v 50% BML u všech jedinců.

Tabulka 13. Analýza rozptylu (ANOVA) pro jednotlivá časová období pro parametry robusticity u stehenní kosti v 80% BML u všech jedinců.

Tabulka 14. Analýza rozptylu (ANOVA) pro jednotlivá časová období pro parametry robusticity u holenní kosti v 50% BML u všech jedinců.

Tabulka 15. Výsledky regresní analýzy (RMA) pro parametry robusticity v evoluci pro stehenní kost v 50% BML.

Tabulka 16. Výsledky regresní analýzy (RMA) pro parametry robusticity v evoluci pro stehenní kost v 80% BML.

Tabulka 17. Výsledky regresní analýzy (RMA) pro parametry robusticity v evoluci pro holenní kost v 50% BML.

## SEZNAM GRAFŮ

Graf 1 – 6. Rosotucí robusticita (TA, CA, J stand. BM a Ruff et al., 1993) během života u F50% – rozdíl mezi věkovými kategoriemi.

Graf 7 – 12. Rosotucí robusticita (TA, CA, J stand. BM a Ruff et al., 1993) během života u F80% – rozdíl mezi věkovými kategoriemi.

Graf 13 – 18. Rosotucí robusticita (TA, CA, J stand. BM a Ruff et al., 1993) během života u T50% – rozdíl mezi věkovými kategoriemi.

Graf 19 - 24. Závislost robusticity (TA, CA, J stand. BM a Ruff et al., 1993) na rostoucím věku u F50% s proloženými regresními přímkami (RMA).

Graf 25 - 30. Závislost robusticity (TA, CA, J stand. BM a Ruff et al., 1993) na rostoucím věku u F80% s proloženými regresními přímkami (RMA).

Graf 31 - 36. Závislost robusticity (TA, CA, J stand. BM a Ruff et al., 1993) na rostoucím věku u T50% s proloženými regresními přímkami (RMA).

Graf 37 – 42. Změna robusticity (TA, CA, J stand. BM a Ruff et al., 1993) v čase u jedinců se známým odhadem věku dožití u F50%.

Graf 43 – 48. Změna robusticity (TA, CA, J stand. BM a Ruff et al., 1993) v čase u jedinců se známým odhadem věku dožití u F80%.

Graf 49 – 54. Změna robusticity (TA, CA, J stand. BM a Ruff et al., 1993) v čase u jedinců se známým odhadem věku dožití u T50%.

Graf 55 – 60. Změna robusticity (TA, CA, J stand. BM a Ruff et al., 1993) v čase u všech jedinců u F50%.



Graf 61 – 66. Změna robusticity (TA, CA, J stand. BM a Ruff et al., 1993) v čase u všech jedinců u F80%.

Graf 67 – 72. Změna robusticity (TA, CA, J stand. BM a Ruff et al., 1993) v čase u všech jedinců u T50%.

Graf 73 – 78. Změna robusticity (TA, CA, J stand. BM a Ruff et al., 1993) v čase u jedinců se známým odhadem věku u F50% s proloženou regresní přímkou (RMA).

Graf 79 – 84. Změna robusticity (TA, CA, J stand. BM a Ruff et al., 1993) v čase u všech jedinců u F50% s proloženou regresní přímkou (RMA).

Graf 85 – 90. Změna robusticity (TA, CA, J stand. BM a Ruff et al., 1993) v čase u jedinců se známým odhadem věku dožití u F80% s regresní přímkou (RMA).

Graf 91 – 96. Změna robusticity (TA, CA, J stand. BM a Ruff et al., 1993) v čase u všech jedinců u F80% s proloženou regresní přímkou (RMA).

Graf 97 – 102. Změna robusticity (TA, CA, J stand. BM a Ruff et al., 1993) v čase u jedinců s odhadem věku dožití u T50% s proloženou regresní přímkou (RMA).

Graf 103 – 108. Změna robusticity (TA, CA, J stand. BM a Ruff et al., 1993) v čase u všech jedinců u T50% s proloženou regresní přímkou (RMA).

## 1 ÚVOD

Robusticita v širším smyslu odkazuje k síle kosti vzhledem k její velikosti a tvaru (Stock a Shaw, 2007). Jinými slovy jde o strukturální zesílení kosti prostřednictvím přírůstku kostní tkáně. U dlouhých kostí končetin pak tento termín charakterizuje vztah mezi vnější šíří (nebo obvodem) těl dlouhých kostí a délkou těl dlouhých kostí (Bräuer, 1988). Robusticita popisuje vzájemný vztah mezi pevností (odolností) struktury a mechanicky relevantním měřítkem velikosti těla, u kostí končetin je to pak odolnost kostní struktury s ohledem na váhu těla (Ruff et al., 1993).

Většinou se předpokládá, že robusticita dlouhých kostí končetin reflektuje především jejich mechanickou odolnost vůči různým typům fyzické zátěže (např. Lovejoy et al., 1976; Ruff et al., 1993; Pearson, 2000a; Stock a Pfeiffer, 2004; Ruff et al., 2006; Ruff, 2007; Stock a Shaw, 2007). Tento vztah se opírá o zákon funkční adaptace kosti, který vychází z původně zformulovaného Wolffova zákona (Wolff, 1892; Ruff et al., 2006). Kost se neustále remodeluje a v přímé závislosti na mechanickou zátěž mění svou strukturu i tvar. Pokud zatížení v určitém místě roste, kost se během času remodeluje a stává se v tomto místě silnější a odolnější vůči danému typu pnutí. Tento princip platí i naopak. Tam, kde je kost namáhaná méně, je její struktura méně odolná a kost se v těchto místech může odbourávat (Frost, 1985; Wolff, 1892; Trinkaus et al., 1994; Pearson a Lieberman, 2004; Ruff et al., 2006; Ruff, 2007). Na kost působí síly v různém směru, přičemž lze tyto síly rozdělit do základních skupin – tah, tlak, ohyb, střih a torze (Ruff a Hayes, 1983a).

Na celoživotní proces remodelace kosti a na to, jak kost vypadá morfologicky, mají vliv i další faktory – genetické a negenetické. Mezi negenetické patří vlivy působící lokálně i vlivy působící na celou kostru. Vedle mechanické zátěže sem lze zařadit např. působení hormonů, nutriční deficit, onemocnění, traumatická zranění apod.

(Ruff et al., 1993; Ruff, 2007). Všechny tyto faktory vypovídají o způsobu života člověka a morfologie kosti se stává potencionálním zdrojem informací (Stock a Pfeiffer, 2001; Ruff, 2007). Skrze analýzy mechanických vlivů působících na kostru je pak možné rekonstruovat vzorce chování a aktivity lidí v minulosti, přičemž se k těmto analýzám využívají především dlouhé kosti dolních, popř. i horních končetin.

K měření robusticity se využívají analýzy příčných řezů dlouhých kostí. V inženýrské terminologii lze dlouhou kost považovat za dutý nosník, a je na ni pak aplikovatelná teorie nosníků, podle které lze vypočítat napětí, sílu a pevnost kosti pod různou mechanickou zátěží (Lovejoy et al., 1976; Ruff a Hayes, 1983a; Ruff et al., 1993; Lieberman et al., 2004; Ruff, 2007).

Míru robusticity lze odvodit za prvé od odolnosti kosti vůči tlaku a tahu, resp. odolnosti vůči osovému zatížení, pak se jedná o parametry vztahující se k ploše průřezu kosti – *CA* (*cortical bone area* – plocha hutné kosti), *TA* (*total subperiosteal area* – celková plocha průřezu), *MA* (*medullary area* – plocha dřeňové dutiny) a *%CA* (*percent cortical area* – procentuální podíl hutné kosti na celkové ploše průřezu, počítáno jako:  $(CA/TA) \times 100$ ). Druhým stupněm odhadu robusticity je výpočet odolnosti kosti vůči ohybu a torzi, pak se jedná o parametry *I* (*second moment of area*), resp.  $I_x$  (odolnost vůči ohybu podél anteroposteriorní osy),  $I_y$  (odolnost vůči ohybu podél mediolaterální osy),  $I_{max}$  (maximální odolnost v ohybu),  $I_{min}$  (minimální odolnost v ohybu) a *J* (*polar moment of area* – součet jakýchkoli na sebe kolmých *I*). Tyto parametry (*I*, *J*) reflektují množství hutné kostní tkáně a zároveň její vzdálenost od neutrální osy (Lovejoy et al., 1976; Ruff a Hayes, 1983a; Ruff et al., 1993; Lieberman et al., 2004).

Pro srovnávání robusticity mezi jedinci a populacemi a pro další analýzy je u některých parametrů nutná jejich standardizace. Většinou jsou přepočítávány na váhu těla nebo délku kosti (Ruff et al., 1993; Ruff, 2000;

Marchi et al., 2006; Stock a Shaw, 2007; Ruff et al., 2012). Relativní parametry, např. %CA, není nutné standardizovat.

Robusticita kostry člověka je vedle analýzy vztahu k habituálnímu chování studována také v souvislosti s evolučními trendy. Evoluční trajektorie rodu *Homo* je charakteristická mimo jiné redukcí robusticity postkraniální kostry (např. Ruff et al., 1993; Ruff, 2005, 2007). Tento proces doprovázející vývoj člověka je silně podmíněn faktory celkové adaptace na měnící se prostředí daných populací člověka. Vlivů působících ve prospěch redukce robusticity je mnoho a jsou ve vzájemném, úzce provázaném vztahu. Během pleistocénu a holocénu se mění ekologické prostředí, především klima. Robusticita, stejně jako proporce těla, podléhá Bergmanovu a Allenovu pravidlu, takže v chladnějších podnebí bude robusticita dlouhých kostí vyšší a v teplejších podnebí nižší (Pearson, 2000a, 2000b).

Významný vliv na robusticitu kostí má to, v jakém fyzickém terénu populace žije (Ruff, 2005, 2007). Stupeň mechanického zatížení je vyšší, pokud se předpokládá, že jedinci neustále a dlouhodobě musí překonávat výškové rozdíly. Nejvyšších hodnot robusticity dosahují v holocénních populacích jedinci žijící v hornatém terénu a výrazně se tak liší od jedinců pocházejících z rovinnatého terénu.

S přírodními podmínkami úzce souvisí sociální a kulturní prostředí a s ním spojené aktivity a způsob života lidí v dané populaci. V kontextu dlouhých časových úseků na míru robusticity kostry významně působí především míra mobility populace, která úzce souvisí s využívanou subsistenční strategií (např. Holt, 1999, 2003; Stock a Pfeiffer, 2004; Holt a Formicola, 2008; Sparacello a Marchi, 2008).

Redukce robusticity probíhá paralelně s procesem encefalizace (Ruff et al., 1993; Ruff, 2005, 2007). S tím souvisí jedno z tradičních vysvětlení, totiž že zavedení technologií jako primárního způsobu adaptace

na prostředí mělo za následek snížení množství fyzické práce a tedy pokles robusticity kostí (Smith, 1985; Holt, 1999; Ruff, 2007).

U dlouhých kostí končetin byl během vývoje rodu *Homo* pozorován trend redukce robusticity, resp. trend redukce mechanické odolnosti kostí (Ruff et al., 1993; Ruff, 2005, 2007). Množství kostní tkáně v tělech dlouhých kostí (pažní a stehenní kost) minulých populací je v průměru větší, než je tomu u recentních populací. Robusticita kostí končetin je zde explicitně definována jako odolnost kostní struktury s ohledem na váhu těla (body mass), (Ruff et al., 1993). Robusticita těla stehenní kosti vykazuje konzistentní, exponenciální pokles v rámci vývoje rodu *Homo* od raného pleistocénu až k recentním populacím (Ruff et al., 1993). U minulých populací byla velikost dřevňové dutiny stehenní kosti menší a celkový povrch průřezu byl větší. Lze tedy pozorovat pokles v odolnosti vůči osovému zatížení i vůči ohybu a torzi ve středu těla stehenní kosti. Změna probíhá i v rámci vývoje *Homo sapiens* od svrchního paleolitu po současnost s tím, že raně moderní *H. sapiens* jsou více podobní archaickým *H. sapiens* než recentním populacím (Ruff et al., 1993).

Ruff et al. (1993) tyto výsledky zakládá na materiálu, který sestává z relativně velkého souboru recentních jedinců a relativně omezeného souboru jedinců minulých populací, jež obsahuje zástupce raného *Homo*, jedince *H. erectus*, archaické *Homo* (neandrtálce) a raně moderní *H. sapiens*. Tito jedinci spadají do období od 1,89 mil. let BP do 15 tis. let BP, zatímco recentní populace jsou v této studii datovány až od 2 tis. let BP do současnosti.

Ruff a Trinkaus (2012) poněkud revidovali tyto výsledky, když u holenní kosti v 50% biomechanické délky (BML) sice potvrdili pokles v %CA (procentuální podíl hutné kosti na celkové ploše průřezu), ale u stehenní kosti v 50% BML výrazný klesající trend u %CA neobjevili.

Změna a rozdíly v robusticitě se vyskytují nejen na úrovni populací v různém čase a v různém prostředí, ale zároveň jsou pozorovatelné v kontextu individuálního celoživotního vývoje každého jednotlivce. V minulosti platily stejné principy vývoje robusticity jako v současnosti (Ruff a Hayes, 1983b; Ruff et al., 1994; Cowgill a Hager, 2007; Ruff 2007; Cowgill, 2010; Streeter et al., 2010).

Během života člověka se míra robusticity jeho kostí mění v závislosti na růstu a vývoji v charakteristických periodách. Různé části kostry rostou různým tempem a reagují na mechanické zatížení v různém věku (Ruff a Hayes, 1983b; Ruff et al., 1994; Pearson a Lieberman, 2004; Ruff, 2007). V dětství a adolescenci lze pozorovat podobné růstové trajektorie u délky diafýz a kloubních ploch, které pak obě v dospělosti stagnují. Růstová trajektorie šířky hutné kostní tkáně zprvu zaostává a dohání délku kosti a velikost kloubních ploch během rané dospělosti. Analogií je vztah výšky postavy a hmotnosti těla. Zprvu je výraznější růst do výšky, který se pak zastaví, zatímco hmotnost přibývá v pozdějším věku a pak se může měnit během celého dospělého života. Vzrůstající váha má přitom i přímý mechanický efekt na přirůstání hutné kostní tkáně, tedy na robusticitu. Během dospívání se zvětšuje robusticita kostí především v závislosti na mechanickém zatížení, ale ovlivňuje ji i strava, nutriční deficit, působení hormonů, onemocnění, genetické dispozice apod. (Ruff et al., 1994; Ruff, 2007).

Kostní remodelace probíhá po celý život člověka a pokud na dlouhé kosti dolní končetiny působí mechanická zátěž, robusticita se zvyšuje v důsledku neustálé tendence k optimalizaci odolnosti kosti (např. Lovejoy et al., 1976; Ruff a Hayes, 1983b; Frost, 1985; Ruff et al., 1993; 1994; Trinkaus et al., 1994; Stock a Pfeiffer, 2004; Ruff et al., 2006; Ruff, 2007; Stock a Shaw, 2007). S procesem stárnutí na druhou stranu kostní hmoty ubývá v důsledku kostní degenerace a různých onemocnění (Ruff a Hayes, 1983b; Ruff a Hayes, 1988; Ruff, 2007). Dochází k endosteální resorpci (u žen ve větší míře než u mužů), a k periostální expanzi

(naopak více u mužů a u žen minulých populací méně, u žen moderních populací kost periostálně nepřibývá). Zvětšování dřeňové dutiny (endosteální resorpce) je kompenzováno apozičním růstem kosti do šířky, tedy zvětšováním celkového vnějšího obvodu těla kosti, takže se mechanická odolnost kosti více či méně zachovává (Ruff a Hayes, 1988; Ruff, 2007). Ruff a Hayes (1983b) například na souboru z Pecos Pueblo pozorují, že s přibývajícím věkem jedinců se zvětšuje plocha hutné kostní tkáně dolních končetin a zároveň se zvyšují hodnoty maximálního a minimálního second moment of area ( $I_{max}$ ,  $I_{min}$ ). Tento nárůst v robusticitě probíhá nejvýrazněji do přibližně čtvrté dekády života a s dalšími přibývajícími roky robusticita spíše stagnuje, popř. v některých případech klesá (Ruff a Hayes, 1983b).

Pokud tato pozorování vztahujeme k populacím pleistocénu, je možné je zobecnit na základní tezi, že robusticita dlouhých kostí má během života člověka neustálou tendenci růst. Individuální pokles robusticity ve stáří u minulých populací nebude pravděpodobně tak dramatický vzhledem k výrazně menšímu výskytu osteoporotických onemocnění a zároveň v důsledku kratší délky života lidí v pleistocénu bude také hůře zachytitelný. Počet jedinců ve věku dožití nad 40 let je v pleistocénních populacích minimální (např. Caspari a Lee, 2004; Trinkaus, 2011; Bocquet-Appel a Degioanni, 2013). Oba důvody spolu totiž souvisí, protože kratší délka života zabraňuje projevu osteoporózy.

Analýzy věnované robusticitě v kontextu evolučních trendů nezohledňují individuální vývoj v robusticitě u jedinců zkoumaných populací. Nabízí se otázka, zda se zohlednění věku může významně projevit na výsledcích těchto studií. Pokud se zohlední věk dožití jedinců zahrnutých do analýzy trendů robusticity kostí dolních končetin během pleistocénu a zároveň se zvětší velikost zkoumaného souboru, je možné, že výsledek klesající robusticity dolních končetin bude nějakým způsobem ovlivněn nebo upraven. S ohledem na množství faktorů, které se podílí na utváření podoby kostí dolních končetin a s důrazem

na všechny adaptační procesy a způsob života lidí, nemusí být pokles robusticity vůbec samozřejmý.

## 2 CÍL A HYPOTÉZY

Cílem práce je ověřit, zda bude platit klesající trend robusticity u pleistocénních jedinců, i když se zohlední jejich věk dožití. Hypotézy se týkají vztahu robusticity a věku a změny robusticity během času.

Pro testování zmíněného cíle byly stanoveny následující hypotézy:

**H<sub>0(1)</sub>:** S přibývajícím věkem se hodnoty parametrů *TA*, *CA* a *J* u stehenní kosti v 50% a 80% biomechanické délky (BML) a u holenní kosti v 50% BML pleistocénních a raně holocénních jedinců nemění.

**H<sub>A(1)</sub>:** S přibývajícím věkem rostou u stehenní kosti v 50% a 80% BML a u holenní kosti v 50% BML pleistocénních a raně holocénních jedinců hodnoty parametrů *TA*, *CA* a *J*.

Jedinci první věkové kategorie mají nejnižší hodnoty *TA*, *CA*, *J*. Největší rozdíl v hodnotách *TA*, *CA*, *J* je mezi jedinci první a čtvrté věkové kategorie.

**H<sub>0(2)</sub>:** Hodnoty parametrů *TA*, *CA*, *J* u stehenní kosti v 50% a 80% BML a u holenní kosti v 50% BML pleistocénních a raně holocénních jedinců v dlouhém časovém úseku klesají (Ruff et al., 1993). Z dat lze prokázat trend klesající robusticity.

**H<sub>A(2)</sub>:** Hodnoty parametrů *TA*, *CA*, *J* u stehenní kosti v 50% a 80% BML a u holenní kosti v 50% BML pleistocénních a raně holocénních jedinců v dlouhém časovém úseku neklesají. V datech se klesající trend robusticity neprojeví a výsledky se liší od závěrů práce Ruff et al. (1993).

**H<sub>0(3)</sub>:** Rozložení jedinců jednotlivých věkových skupin se rovná ve všech časových úsecích.



V žádném časovém úseku ani jedna věková kategorie významně nepřevládá.

$H_{A(3)}$ : Rozložení jedinců jednotlivých věkových skupin ve všech časových úsecích se nerovná.

V alespoň jednom časovém úseku alespoň jedna věková kategorie významně převládá.

### 3 TEORETICKÉ POZADÍ

#### 3.1 Robusticita – biomechanický model

V biomechanických analýzách příčných průřezů dlouhých kostí lze na dlouhé kosti končetin aplikovat teorii nosníků. Dlouhá kost je v tomto případě považována za dutý nosník a je tedy možné vypočítat napětí, sílu, pevnost a odolnost kosti pod různou mechanickou zátěží (Lovejoy et al., 1976; Ruff and Hayes, 1983a; Lieberman et al., 2004; Ruff, 2007).

Robusticitu lze počítat buď jako míru odolnosti kosti vůči osovému zatížení v tlaku a tahu ( $CA$ ,  $TA$ ,  $MA$ ,  $\%CA$ ), nebo jako míru odolnosti vůči ohybu a torzi ( $I$ ,  $J$ ), kdy parametry  $I$  a  $J$  reflektují množství hutné kostní tkáně v průřezu a zároveň její vzdálenost od neutrální osy (Lovejoy et al., 1976; Ruff a Hayes, 1983a; Ruff et al., 1993; Lieberman et al., 2004; Ruff, 2007).

Plocha průřezu je pro výpočty rozdělena na menší plošné jednotky  $a_i$ , je dáno těžiště  $G$  a jeho osa, a osa otáčení  $X-X$ . Dále je známá vzdálenost  $D$ , která vyjadřuje délku úsečky jdoucí z těžiště kolmo na osu otáčení  $X-X$  (vnější okraj průřezu). Celková plocha průřezu násobená délkou  $D$  se pak rovná součtu součinů jednotlivých jednotek plochy ( $a_i$ ) a jejich vzdáleností k ose otáčení ( $d_i$ ). *Second moment of area* ( $I$ ) k ose těžiště pak lze vypočítat jako sumu součinu plochy každé jednotlivé jednotky plochy ( $a_i$ ) a druhé mocniny jejich vzdáleností k ose otáčení ( $d_i$ ). Odolnost kosti vůči ohybu počítaná skrze *second moment of area* ( $I$ ) lze vztáhnout k jakékoli

ose v průřezu, tedy např. anteroposteriorní osa ( $I_x$ ), mediolaterální osa ( $I_y$ ), osa procházející v maximální šířce průřezu ( $I_{max}$ ), osa procházející v minimální šířce průřezu ( $I_{min}$ ). Vzdálenost  $D$  je pak část dané osy (více v Lovejoy et al., 1976).

Oproti *second moment of area* ( $I$ ) je *polar moment of area* ( $J$ ) vztažen pouze k jednomu bodu, tedy k těžišti, a slučuje vždy dvě na sebe kolmé *second moment of area* ( $I$ ). Vyjadřuje odolnost kosti vůči silám stříhu, torze a ohybu (Lovejoy et al., 1976; Ruff a Hayes, 1983a; Ruff et al., 1993).

Největší podíl hutné kostní tkáně (CA) je u stehenní a holenní kosti mezi střední a proximální částí těla kosti. Celková plocha průřezu ( $TA$ ) a plocha dřeňové dutiny ( $MA$ ) dosahují nejvyšších hodnot v blízkosti kolenního kloubu, tedy v distální části stehenní kosti a v proximální části holenní kosti. U holenní kosti pak jsou nejvyšší hodnoty  $I_{max}$  a poměru  $I_{max}/I_{min}$  mezi střední částí a proximálním koncem kosti, kde se orientace  $I_{max}$  blíží anteroposteriorní ose. Zatímco u stehenní kosti má  $I_{max}$  nejvyšší hodnoty v proximální a distální části. Poměr  $I_{max}/I_{min}$  nabývá nejvyšších hodnot v nejvíce proximální části kosti a nejnižších hodnot ve středu kosti, v místech, kde je příčný průřez nejvíce blízký kruhu. Orientace  $I_{max}$  a  $I_{min}$  se mění (točí) kolem celé délky těla kosti (Ruff a Hayes, 1983a).

Kost se celý život člověka remodeluje a přestavba kosti se řídí zákonem o funkční adaptaci kosti, který vychází z tzv. Wolffova zákona (Frost, 1985; Wolff, 1892; Trinkaus et al., 1994; Pearson a Lieberman, 2004; Ruff et al., 2006; Ruff, 2007). Původní formulace Wolffova zákona se týká organizace trámčiny během růstu a vývoje. Wolff zakládá svou teorii na studiu proximálního konce stehenní kosti a vysvětluje remodelaci a strukturu spongiozní kosti na základě vlivu měnícího se mechanického zatížení kosti (Wolff, 1892; Pearson a Lieberman, 2004; Ruff et al., 2006).

Zákon o funkční adaptaci kosti rozvíjí tuto premisu a dává jí obecnější rozměr. Myšlenka funkční adaptace je založena na tom, že každý organismus je schopen se během života do jisté míry přizpůsobovat okolí a že kostní buňky jsou schopné odpovědi na lokalizovanou mechanickou zátěž. Kostní remodelace funguje jako zpětná vazba na aktuální míru fyzické deformace kostní tkáně. Zvyšující se zatížení vede k vyšší tvorbě kostní tkáně, takže si kost udržuje určitou rovnováhu mezi svou strukturou a zátěží, kterou snese. Tato optimalizace struktury kosti je ovlivněna věkem, nemocemi, působením hormonů i genetickými dispozicemi (Pearson a Lieberman, 2004; Ruff et al., 2006).

Kostra plní v živém organismu mnoho funkcí a mechanický význam kostry je pouze jedním z mnoha dalších. Morfologie a samotná hmota kostí odpovídá nejen na mechanické nároky, které jsou na kostru během života kladeny, ale reflektuje i další fyziologické vlivy. Na přestavbu kostí významně působí systémové vlivy organismu, tedy celkový zdravotní stav, strava, hormonální stav organismu apod. Systémové faktory mohou posílit či snížit efektivnost remodelace kosti jako odpovědi na zátěž. Kost tak nikdy není plně optimalizovaná na mechanickou zátěž, která na ni působí (Turner, 2001; Ruff et al., 2006).

U dlouhých kostí končetin existuje také určitý stupeň pohlavního dimorfismu. U moderní populace se ukazuje, že ženy mají o něco málo větší mediolaterální zesílení v proximální části těla stehenní kosti. To odpovídá tomu, že roste mediolaterální vzdálenost mezi oběma kyčelními klouby. Zároveň se objevuje dimorfismus ve tvaru průřezu stehenní kosti v distální části a holenní kosti v proximální části blízko kolenního kloubu, a to v závislosti na typu subsistence. Rozdíl je především v anteroposteriorním zesílení, neboť mechanické zatížení v kolenním kloubu působí hlavně v tomto směru. Častější a intenzivnější ohýbání kolenního kloubu a pohyb s tím spojený, tedy např. běh, zvyšuje anteroposteriorní zesílení stehenní a holenní kosti. Výraznější zesílení

v tomto směru se vyskytuje u populací žijících v hornatém terénu, nebo u vysoce mobilních skupin (Ruff, 1987, 2005).

Pohlavní dimorfismus v morfologii dlouhých kostí dolních končetin a stejně tak v jejich robusticitě je závislý na subsistenční strategii populací (Ruff and Hayes, 1983b; Ruff, 1987, 2007). V každé kultuře jsou pro muže a ženy jiné vzorce chování, jiná dělba práce a tedy i jiná míra zátěže působící na kostru. Nejvyšší stupeň pohlavního dimorfismu robusticity kostí se vyskytuje u lovecko-sběračských populací, zemědělské populace jsou méně dimorfní a u industriálních populací není téměř žádný pohlavní dimorfismus v souvislosti s redukcí rozdílů mezi prací mužů a žen a se snížením mobility obecně (Ruff and Hayes, 1983b; Ruff, 1987; Holt, 1999, 2003; Wescott, 2006; Ruff, 2007; Holt a Formicola, 2008).

U lovecko-sběračských populací ale neplatí pravidlo vyššího dimorfismu mužů a žen ve všech případech. Například ve studii týkající se australských Aboridžinců (Carlson et al., 2007) se pohlavní dimorfismus dolních končetin u kosterního materiálu výrazně neprojevuje. U těchto skupin lovců a sběračů nejspíše nebyl velký rozdíl v mobilitě mužů a žen. V etnografické dokumentaci je zaznamenáno, že ženy často doprovázely muže při jejich loveckých činnostech nebo absolvovaly srovnatelné vzdálenosti při shánění potravy a objevování nových pobřežních zdrojů. Navíc ženy při doprovázení mužů na lov nosily těžká břemena a toto mechanické zatížení mohlo kompenzovat to, kterému byli vystaveni muži v souvislosti se zdoláváním dlouhých vzdáleností a s jejich vyšší mobilitou.

Typ mechanické zátěže ovlivňuje také morfologii kosti a tudíž i tvar příčného průřezu těla kosti. Tvar kosti se v tomto smyslu odvíjí od převládajícího typu aktivit, které člověk vykonává. Anteroposteriorní zesílení kostí často indikuje aktivity, které zahrnují běh, pohyb těžkým terénem, pohyb v horách apod. Tvar stehenní kosti je také ovlivněn

strukturou pánve, především její mediolaterální šíří a mechanickým zatížením v kyčelním kloubu (Ruff, 1987, 2005, 2007).

### 3.2 Robusticita – evoluční trendy

V evoluční trajektorii rodu *Homo* byl popsán dlouhodobý trend exponenciálně klesající robusticity dlouhých kostí dolních končetin (Ruff et al., 1993; Ruff, 2005, 2007). Kostí všech raných forem rodu *Homo* vykazují vyšší zastoupení hutné kosti a mají relativně úzkou dřevnou dutinu, takže výsledná odolnost vůči mechanickému zatížení je relativně vysoká (Ruff et al., 1993).

Trinkaus a Ruff (2012) přehodnocují některé závěry o evolučních trendech v robusticitě dlouhých kostí dolních končetin. U holenní kosti potvrzují snížení robusticity (%CA) u populací po raném pleistocénu (EP). Redukuje se i odolnost v mediolaterálním směru vůči anteroposteriornímu. %CA stehenní kosti se zmenšuje méně než u holenní kosti, není zde výrazný klesající trend. Avšak nezanedbatelný rozdíl je ve tvaru průřezu stehenní kosti. Objevuje se výrazná redukce mediolaterálního vůči anteroposteriornímu zesílení především ve středu těla stehenní kosti mezi populacemi raného pleistocénu a pozdějšími archaickými a raně moderními populacemi. K omezení robusticity dochází především díky zmenšení mediolaterálního zesílení kosti.

Výsledkem je tedy i změna tvaru průřezů dlouhých kostí dolních končetin. Redukuje se anteroposteriorní zesílení kosti v souvislosti se snižující se mobilitou. Tento jev se projevuje především v období holocénu, kdy se populace začínají trvale usídlivat na jednom území (Ruff a Hayes, 1983b; Ruff, 2007; Holt, 1999; Sládek et al., 2006a, 2006b; Stock, 2006; Holt a Formicola, 2008). Přejít populací od lovecko-sběračského způsobu života k zemědělství je doprovázen jak poklesem absolutního množství hutné kosti, tak i zakulacováním těl kostí dolních končetin. Spolu s trvalým usídlením a zavedením zemědělství klesá mobilita

a mění se nároky na pohyb (Holt, 1999; Ruff, 2007; Holt a Formicola, 2008), ale projevuje se také změna ve stravě populací. Nutriční deficit spojený s přechodným obdobím mezi lovecko-sběračským a zemědělským způsobem obživy může také ovlivnit množství kostní tkáně (Brock a Ruff, 1988). Industriální populace pak mají anteroposteriorní zakřivení stehenní kosti vysoce redukované a tvar průřezu kosti je více cirkulární (Ruff, 1987; Shackelford a Trinkaus, 2002; Ruff, 2007). U lovecko-sběračských a zemědělských populací je ve tvaru průřezu kostí dolních končetin pohlavní dimorfismus, ten ale u recentních industriálních populací mizí (Ruff, 1987, 2007).

Zásadní význam na morfologii kostí má prostředí, ve kterém populace žijí a na které se adaptují. Během pleistocénu se globální klima a prostředí výrazně měnily v důsledku střídání dob ledových a meziledových. Kromě teplotních změn také kolísala hladina moří a v dobách ledových byla odkryta větší část pevniny, než v dobách meziledových. S tím souvisí migrace živočichů i předků člověka, kteří v určitém období osidlují nová doposud nedostižná území. Dramatické změny prostředí jsou charakteristické především pro přechodné období mezi pozdním pleistocénem a počátkem holocénu. V pozdním pleistocénu před asi 20 000 lety dosáhla poslední doba ledová svého maxima. Zároveň ve svrchním paleolitu expanduje anatomicky moderní člověk na nová území a rozšiřuje se po celém světě (Conroy, 1997).

Spolu s rozšiřováním zástupců rodu *Homo* a především zástupců anatomicky moderního člověka do celého světa, se postupně zvyšuje počet typů prostředí, ve kterých je člověk schopen přežít. Člověk se adaptuje na chladnější teplotní podmínky podle ekogeografických pravidel (např. Ruff, 1994; Holliday, 2002; Pearson, 2000a, 2000b). Nejen tvar, velikost a proporce těla podléhají Bergmanovu (Bergmann, 1847) a Allenovu (Allen, 1877) pravidlu, ale řídí se jimi i robusticita kostí (Pearson, 2000a, 2000b).

Podle Bergmannova pravidla (1847) se populace geograficky široce rozšířených druhů liší v závislosti na klimatu. V teplejších prostředích mají jedinci stejného druhu tendenci být menší než ti, kteří obývají chladnější prostředí. Ti se naopak snaží svou velikost maximalizovat. Allenovo pravidlo (1877) říká, že populace druhu, jež se nachází v chladnějším prostředí, mají kratší končetiny, zatímco populace s delšími končetinami jsou charakteristické pro teplejší prostředí. Tato ekogeografická pravidla jsou aplikována pro popsání variability mezi druhy i uvnitř jednotlivých druhů. Obecněji platí, že v teplejším prostředí se bude zvyšovat podíl mezi povrchem a tělesnou hmotou. Organismy v chladnějším podnebí mají tendenci se zakulacovat, aby zamezily ztrátě tepla tím, že zredukují svůj povrch, kterým teplo uniká, a maximalizují objem, ve kterém se teplo drží. V teplých oblastech je výhodné mít menší objem a větší povrch, díky čemuž dochází k rychlému odvodu tepla z těla (Ruff, 1994; Holliday, 2002; Pearson, 2000a, 2000b).

Pokud tato pravidla aplikujeme na robusticitu, pak bude platit, že v chladnějším podnebí bude robusticita dlouhých kostí vyšší a v teplejších podnebí nižší (Pearson; 2000a, 2000b).

Pearson (2000a) dokumentuje dočasně rostoucí postkranální robusticitu kostí v období mezi raným (EUP) a pozdním (LUP) svrchním paleolitem, tedy v období, které je předěleno posledním glaciálním maximem. Pearson tento obrat vysvětluje jako adaptivní reakci na chladnější podnebí, které následovalo po raném svrchním paleolitu. Robusticita kostí se zvětšila v závislosti na Bergmannově a Allenově pravidle.

Určitý vliv na robusticitu kostí má také fyzický terén obývaných geografických oblastí (Ruff, 2005, 2007). Více robustní dlouhé kosti dolních končetin budou mít jedinci populací obývajících horský nebo hornatý terén. Mechanické nároky spojené s pohybem v krajině se zvyšují s náročností terénu. V souvislosti se subsistenční strategií se ukazuje,

že vyšší vliv než způsob obživy má na míru robusticity právě terén krajiny (Ruff, 2007).

S ekologicko-geografickými podmínkami souvisí sociální a kulturní prostředí populací, od kterého se odvíjí další možné faktory ovlivňující míru robusticity dlouhých kostí dolních končetin. Během dlouhých časových etap se projeví především míra mobility populací, která souvisí se subsistenční strategií a životním stylem populací (Holt, 1999; Pearson, 2000a, 2000b; Holt, 2003; Stock a Pfeiffer, 2004; Sládek et al., 2006a, 2006b; Holt a Formicola, 2008; Sparacello a Marchi, 2008). Obecně platí, že změny v mobilitě mění způsob ohýbání a namáhání dolních končetin (především ve středu délky těla kosti), což vede ke změně robusticity kosti a ke změně tvaru průřezu kosti (Holt, 2003).

Redukce robusticity dolních končetin v evoluci probíhá paralelně s procesem encefalizace (Ruff et al., 1993; Ruff, 2004, 2007). V souvislosti se zvětšováním mozku se klesající robusticita tradičně vysvětlovala jako důsledek zavedení technologií do života populací. Technologie se stala primárním způsobem adaptace na prostředí, což mělo za následek snížení množství nutné fyzické práce k přežití dané populace. Důsledkem byla menší mechanická zátěž působící na dlouhé kosti končetin a tedy jejich nižší robusticita (Smith, 1985; Ruff, 2007; Holt, 1999).

Všechny zmíněné vlivy působící na míru exprese robusticity dlouhých kostí končetin se výrazně uplatňují v pozdním pleistocénu a na počátku holocénu. Klima pozdního pleistocénu v Evropě je obdobím poslední doby ledové. Ta začala před 115 tisíci lety a trvala asi do doby před 10 tisíci lety (Conroy, 1997; Holt, 1999). Svrchní paleolit (UP) začíná před 40 – 30 tisíci lety, kdy teploty výrazně klesají, stejně tak klesá hladina moře a vrstva ledu pokrývá většinu severní Evropy. Před 18 tisíci lety, tedy v období přechodu středního svrchního paleolitu (MUP) v pozdní svrchní paleolit (LUP), bylo dosaženo glaciálního maxima.



Dochází k odlesnění většiny území Evropy a nahrazení lesnatého prostředí suchou stepí a tundrou. Faunou tohoto prostředí se stávají stáda velké zvěře, např. mamutů, sobů, bizonů, vlků, medvědů apod. Teploty dále kolísají a kolem 16 tisíc let BP (LUP) začínají stoupat, ledy ustupují, hladina moře stoupá a dochází k navracení lesnatých oblastí. Toto trvá do 13 tisíc let BP. V tomto období mizí mamuti a ostatní megafauna, ale stále převládá stepní prostředí. Dále pak teploty postupně stoupají a pleistocenní fauna se ztrácí, začíná holocén. Kolem 10 tisíc let BP začíná doba meziledová, která přináší mírné a teplé klimatické podmínky. Mezi 10 – 5 tisíci lety BP dosáhnou teploty a hladina moří podobné úrovně jako je tomu v současnosti (Gamble 1986; Conroy, 1997; Holt, 1999, 2003; Holt a Formicola, 2008).

Archeologická evidence ukazuje, že v období raného svrchního paleolitu (EUP) byli lidé vysoce mobilní, pohybovali se na velkém území, aby získali potřebné suroviny a udrželi mezi-skupinové vztahy (Holt, 1999, 2003). V období pozdního svrchního paleolitu (LUP) lidé čelili demografickému a environmentálnímu tlaku a v důsledku toho zintenzivnili využívání zdrojů, rozvíjí se specializace, organizace a nové technologie. Dochází ke změně v lovu a posunu v subsistenčních strategiích. Vyšší populační hustota, pokles mobility a zintenzivnění využívání přírodních zdrojů vede k regionální diversifikaci technokulturních komplexů. Demografický stres vzniklý v důsledku měnícího se prostředí ústí v redukci obývaných teritorií. Mění se i subsistenční strategie, do stravy je nutné zahrnout položky, které jsou nákladné na získání, ale přitom mají nižší výživovou hodnotu (ryby, korýši, ptáci apod.) a je tedy nutné zefektivnění využívání zdrojů (Holt, 2003; Shackelford a Trinkaus, 2002). Archeologická evidence ukazuje na pokles mobility a rostoucí sociální komplexitu. V mezolitu tyto procesy pokračují a archeologická evidence opět naznačuje klesající mobilitu (Holt, 1999, 2003). Během závěrečného období pozdního pleistocénu

se rozvíjí technologie výroby mikrolitických nástrojů, dochází k diferenciaci skupin a prohlubuje se teritorialita (Holt a Formicola, 2008).

Populace před a po posledním glaciálním maximu se vzájemně liší. Snižuje se výška postavy, roste šíře těla, snižuje se robusticita a tělesná váha. Tyto změny způsobují již zmiňované faktory, jak přírodní prostředí a klima, tak behaviorální změny, např. změna techniky lovu, složení stravy, změna genového toku mezi populacemi anebo jiná úroveň aktivit (Holt, 1999, 2003).

Tyto trendy jsou dokumentovány kromě Evropy po celém Starém světě. Podle Shackelford (2007) se v období pozdního svrchního paleolitu (LUP) objevuje lokální variabilita a regionálně odlišitelné skupiny, o čemž svědčí archeologická i fosilní evidence z Evropy, Afriky a Asie. Všechny populace z období po posledním glaciálním maximu poskytují podobné informace o vzrůstající populační hustotě, o redukci mobility a o změnách subsistenčních strategií, především pak jde o využívání širokého spektra zdrojů, jež začalo již v době glaciálního maxima. U všech populací pozoruje nárůst stupně robusticity u levé pažní kosti. U kostí dolních končetin se redukuje anteroposteriorní zesílení těla kostí (Shackelford, 2007).

V pozdním pleistocénu bylo adaptivní reakcí na nepříznivé podmínky a ubývající zdroje s největší pravděpodobností podle mnoha autorů (např. Holt 1999, 2003; Ruff 2005; Shackelford, 2007; Holt a Formicola, 2008) omezení mobility a velikosti teritorií, což vedlo k postupnému usazování se na jednom místě a přechodu k zemědělství s nástupem neolitu. Při porovnání s moderními etnografickými příklady je toto chování v rozporu se strategiemi známých kultur. U většiny etnograficky pozorovaných společností se setkáváme s tím, že omezené a ubývající zdroje ústí ve zvýšení mobility (Holt a Formicola, 2008).

Holt (1999, 2003) zaznamenává v období po posledním glaciálním maximu redukci robusticity dlouhých kostí dolních končetin vlivem snižující se mobility populací tohoto období. Také se výrazně mění tvar průřezu stehenní kosti. V období raného svrchního paleolitu (EUP) mají jedinci anteroposteriorní zesílení velice výrazné, zatímco populace pozdního svrchního paleolitu (LUP) mají zesílení kosti v tomto směru méně výrazné a u populací mezolitu je pak tento jev patrný ještě méně a tvar průřezu je spíše kruhový. Navíc mají populace mezolitu výrazně méně robustní kosti než populace EUP (Holt, 1999, 2003; Holt a Formicola, 2008). Holt (2003) také pozoruje překvapivě nízký pohlavní dimorfismus v období pozdního pleistocénu. Navíc se rozdíl mezi muži a ženami v robusticitě dlouhých kostí dolních končetin nezměnil ani během přechodu z EUP na LUP a pak z LUP na mezolit.

Trinkaus (1993) na základě analýzy collodiafyzárního úhlu femuru, který podle něj vypovídá o lokomočních aktivitách v ontogenezi, tvrdí, že u populací raného svrchního paleolitu byl vyšší stupeň lokomočního chování během ontogeneze. Jinými slovy byli jedinci těchto populací v dětství mnohem mobilnější než v pozdějších obdobích.

Pozdní pleistocén je obdobím, kdy v Evropě žijí neandrtálci. Neandrtálci se vyskytovali převážně na území Evropy a v přilehlých oblastech v době před 140 - 29 tisíci lety. Jejich postkraniální skelet je charakteristický menší tělesnou výškou a větší tělesnou velikostí. Jejich stavbu těla lze označit za hyperpolární, tedy za maximálně přizpůsobenou životu v chladném prostředí. Typický je pro ně kónický tvar hrudníku, absence pasu a krátké končetiny (Cartmill a Smith, 2011). Jejich stavba těla je extrémním vyjádřením Bergmanova a Allenova pravidla (Ruff et al., 1993; Ruff, 1994; Pearson, 2000a, 2000b).

Navíc jsou mezi neandrtálci a moderními lidmi nezanedbatelné rozdíly i v robusticitě kostí (Pearson, 2000b). Neandrtálci mají tendenci k větší robusticitě dlouhých kostí končetin, vzhledem k jejich kratší délce a také

v souvislosti s adaptací na chladnější podnebí. Avšak recentní populace žijící v chladném prostředí vykazují podobné tendence (Trinkaus et al., 1999; Trinkaus a Ruff, 1999).

Pearson (2000a, 2000b) navíc pozoruje, že i u populací anatomicky moderních lidí se v době posledního glaciálního maxima zvýšila robusticita kostí, což nasvědčuje adaptaci na chladné prostředí. Pozoruje změnu robusticity nejen u těl dlouhých kostí dolních končetin, ale také u kloubních konců dlouhých kostí dolních končetin. Přičemž vývoj obojího následuje obdobné trendy v čase.

### **3.3 Robusticita – závislost na věku**

Na úrovni jednotlivce pro robusticitu dlouhých kostí končetin platí stejné principy, které byly popsány výše. Robusticita dlouhých kostí každého člověka je ovlivněna genetickými dispozicemi, prostředím, ale významný vliv má i životní styl a prostředí, ve kterém se během celého svého života pohybuje (Ruff et al., 1993, 1994; Holt, 1999; Pearson a Lieberman, 2004; Cowgill et al., 2007; Cowgill et al., 2012).

Kritickým obdobím pro rozvoj robusticity dlouhých kostí končetin je období prvních fází ontogeneze až do počátku dospělosti, tedy dětství a juvenilní věk. Během normálního vývoje jedince rostou dlouhé kosti končetin tak, že velikost epifýz (kloubních zakončení) a délka těla mají podobnou lineární křivku růstu, jako platí pro růst těla, např. pro výšku postavy. Dramatický a rychlý růst nastává v období rané adolescence a ustálení a vyrovnání růstu následuje v období pozdní adolescence. Naproti tomu průřezové rozměry těl dlouhých kostí následují růstovou křivku, která je více podobná růstu tělesné váhy, zprvu zaostává za růstem kosti do délky během adolescence, ale pak pokračuje během rané dospělosti, dokud nedosáhne normální dospělé velikosti během pozdní třetí nebo rané čtvrté dekády života. V důsledku těchto dvou

odlišných trajektorií růstu se neustále mění proporce mezi epifýzami, resp. kloubními konci dlouhých kostí, a průřezovými proporcemi těla dlouhých kostí, především stehenní kosti. Maximální disproporcionalita se objevuje v období od pozdního dětství do rané adolescence (Ruff et al., 1994; Lieberman et al., 2001).

Tyto principy platí pro současné populace, na kterých byly zjištěny. Dají se ale vztáhnout i k minulým populacím. Např. nedospělý jedinec *H. erectus* KNM-WT 15000, u kterého se odhaduje věk dožití 11 – 12 let, má vysoce neproporcionální stehenní kosti. Kloubní konce stehenní kosti jsou výrazně větší než průřezové rozměry těla. Oproti standardním moderním rozměrům stehenní kosti dospělých se jeví kloubní konce příliš velké. Nicméně s přihlédnutím k věku tohoto jedince a porovnáním s nedospělými podobného věku spadají rozměry stehenních kostí pouze lehce pod průměr moderních juvenilních jedinců (Ruff et al., 1994).

Rozdíly existují i v trajektoriích růstu periostálního a endosteálního povrchu těl dlouhých kostí. Rozdílné tempo růstu také vede k disproporcionalitě, tentokrát v průřezových rozměrech těla kosti. Růst kosti vnějším směrem (periostální apozice) probíhá od dětství do dospělosti. Dřeňová dutina v dětství a rané adolescenci zprvu expanduje (endosteální resorpce), poté se naopak zužuje (endosteální apozice) od středně adolescentního věku až do raného období dospělosti. V důsledku toho se mění procentuální podíl hutné kosti na celkové ploše průřezu (%CA). V dětství je menší a stoupá v rané dospělosti (Ruff et al., 1994).

U jedince KNM-WT 15000 se tato nesouměrnost objevuje také. Těla kostí jsou relativně tenká oproti dospělým jedincům raných *Homo*, avšak v porovnání s moderními populacemi je procentuální podíl hutné kosti na celkové ploše průřezu (%CA) vyšší (Ruff et al., 1994).

Cowgill (2010) porovnává vývojové trajektorie pažní a stehenní kosti a vývoj jejich robusticity u nedospělých jedinců neandrtálců z období pozdního pleistocénu, u moderních nedospělých jedinců a u několika souborů z různých geografických oblastí z období holocénu. Neandrtálci zapadají do škály variability v robusticitě kostí moderního souboru (Cowgill et al., 2007; Cowgill, 2010). U holocenních souborů objevují populační rozdíly v průřezových parametrech, které se ukazují velice brzy v rané ontogenezi, často před prvním rokem života. Rozdíly mezi populacemi jsou pravděpodobně způsobeny kombinací faktorů, především ale vzorci aktivit daných populací, genetickým základem jedinců a stravou, resp. nutričním dostatkem či nedostatkem (Cowgill, 2010). Vliv na vývoj kostí má i klima. Cowgill et al. (2012) zkoumají vliv ekogeografických pravidel na lidské tělo během vývoje do dospělosti. Ukazuje se, že Bergmannovo i Allenovo pravidlo platí pro nedospělé jedince také a že se dokonce projevuje ještě výrazněji.

Důležitým faktorem ve vývoji dlouhých kostí jsou tedy vlivy prostředí, ale především vliv mechanického zatížení. Efektu vyššího zatížení na strukturální proporce dlouhých kostí lze lépe porozumět, pokud se zahrnou vývojové faktory. Kloubní konce dlouhých kostí se mění v dospělosti v závislosti na mechanickém zatížení minimálně, zatímco změna v průřezových rozměrech těl dlouhých kostí je dramatická (Ruff et al., 1991). To samé platí i u nedospělých, velikost kloubních konců se v závislosti na vyšším mechanickém zatížení nemění, tloušťka těla se ale zvyšuje (Lieberman et al., 2001).

Mechanické zatížení má různý účinek na remodelaci podle toho, v jakém věku působí. V dětství a rané adolescenci odpovídá remodelace na mechanické zatížení více periosteální apozicí, zatímco v období následujícím a v dospělosti kost více reaguje na mechanické zatížení endosteálně. V dospělosti můžeme najít rozdíly ve velikosti dřeňové dutiny také v závislosti na věku (Ruff a Hayes, 1983b; Ruff et al., 1994; Pearson a Lieberman, 2004)

Na základě klinických a dalších studií (např. Garn, 1970; Martin a Atkinson, 1977), které ukazují, že tělo dlouhé kosti dolních končetin s přibývajícím věkem v dospělosti periostálně roste a dřevná dutina se zvětšuje, Ruff a Hayes (1983b) provedli výzkum vlivu věku na dlouhé kosti u minulých populací. Na souboru z Pecos Puebla dokládají s věkem se zvyšující *second moment of area* ( $I$ ) a zvětšující se celkovou plochu průřezu ( $TA$ ) u žen i u mužů.

Konkrétně pozorují nárůst  $CA$  do čtvrté dekády, následovaný úbytkem, přičemž tento proces je rychlejší u žen.  $MA$  do třetí až čtvrté dekády zůstává konstantní nebo mírně klesá, poté roste po překročení 35 – 40 let věku, opět rychlejší průběh se objevuje u žen. Dále popisují konzistentní nárůst  $TA$  během dospělosti u obou pohlaví. Ve výsledku je pak po čtyřicátém roce života endosteální resorpce větší než endosteální expanze, což vede k poklesu  $CA$  v průměru o 1% u mužů a o 10% u žen. Zvětšování celkové plochy průřezu vede k zvyšujícím se  $I_{max}$  a  $I_{min}$  (Ruff a Hayes, 1983b).

Přibývání kosti do šířky a tedy zvyšování průměru průřezu těla kosti je zde dáváno do souvislosti s ubývajícím hustotou kostní tkáně. Růst do šířky se jeví jako kompenzace toho, že kostní matrix ztrácí s věkem pevnost v důsledku klesající hustoty materiálu (Ruff a Hayes, 1983b).

Ruff a Hayes (1988) zkoumají vliv věku na kostní remodelaci a na podobu průřezu těla dlouhých kostí dolních končetin u moderních lidí na souboru bílých Američanů. U mužů i u žen dochází během věku k endosteální resorpci a rozšiřování dřevné dutiny, pouze muži vykazují periostální expanzi. U mužů je tedy pouze malá změna v  $CA$  a *polar moment of area* ( $J$ ) s věkem mírně roste, zatímco u žen klesají s věkem jak  $CA$  tak i  $J$ . Výsledky analýzy moderní populace se liší od předchozích výsledků vycházejících z archeologických populací, ve kterých nebyly objeveny výrazné rozdíly mezi muži a ženami. U těchto recentních populací u obou pohlaví nebyl zaznamenán rozdíl v množství hutné kosti a u obou byl

zachycen nárůst v  $J$ , což souvisí s vyšším stupněm aktivity u jedinců těchto populací v porovnání s moderními lidmi.

Abbott et al. (1996) provedli histomorfologickou analýzu těl stehenní a holenní kosti u sedmi jedinců archaických *Homo* a tří jedinců raně moderních lidí a porovnali je s jedinci ze souboru Pecos Pueblo a populacemi předkolumbovských původních obyvatel Ameriky. U pleistocénních jedinců byla zřejmá menší kostní změna (pohyb) a také menší velikost osteonů než u recentních populací. Z toho usuzují, že vyšší robusticita dlouhých kostí dolních končetin u dospělých pleistocénních jedinců v porovnání s recentními populacemi nemůže být vysvětlena rychlejší nebo účinnější remodelací.

#### 4 MATERIÁL

Materiálem pro analýzu jsou průřezové charakteristiky kostí dolních končetin dospělých jedinců z období pleistocénu a raného holocénu, u kterých je známý odhad věku dožití. Data jsou omezena pouze na stehenní a holenní kosti. Analýzy robusticity se pak týkají u stehenní kosti středního (50%) a proximálního (80%) segmentu biomechanické délky (BML) kosti, u holenní kosti pouze střední části biomechanické délky kosti (50%).

Parametry robusticity a průřezové charakteristiky jedinců pochází především ze dvou publikací: Trinkaus a Ruff (2012) a Holt (1999). Odhady věku dožití pak vychází z podrobného studia další odborné literatury.

Průřezové charakteristiky patří jedincům z období téměř dvou miliónů let. Tito jedinci jsou představiteli moderních *H. sapiens* i jejich předchůdců. V analýzách byli rozděleni podle odhadovaného stáří do několika skupin. Nejstarší kategorie obsahuje jedince raného a středního pleistocénu



(Early / Middle Pleistocene, dále jen EP/MP), popř. pouze jedince středního pleistocénu (Middle Pleistocene, dále jen MP) u některých analýz holenní kosti, nebo pouze jedince raného pleistocénu (Early Pleistocene, dále jen EP) u některých analýz s daty standardizovanými na velikost těla (více ve výsledcích). Nejstarším kosterním materiálem zahrnutým v základním souboru je stehenní kost jedince KNM-ER 1472, jež je datována do období před 1,91 mil. let (Ruff et al., 1993; Day et al., 1975). Další skupinou jsou moderní lidé středního pleistocénu a neandrtálci (Middle Paleolithic Modern Humans / Neandertals, dále jen MPMH/Nea). Třetí skupinou jsou jedinci raného a středního svrchního paleolitu (Early / Mid Upper Paleolithic, dále jen EUP/MUP) a nejmladší skupinou jedinci pozdně svrchního paleolitu a mezolitu (Late Upper Paleolithic / Mesolithic, dále jen LUP/Mes). Data tedy patří jedincům v časovém období od 1,91 mil. let do 5 tis. let BP.

Jedinci raného pleistocénu patří geograficky do oblasti východní Afriky, středně paleolitičtí jedinci pochází z oblasti Afriky, Číny a Blízkého východu. Neandrtálci zahrnutí v souboru jsou z Evropy i z Blízkého východu. Jedinci raného a středního svrchního paleolitu pochází z oblasti Evropy, Blízkého východu a Japonska. Jedinci z období pozdně svrchního paleolitu a mezolitu pochází z Evropy, kromě jedinců z lokality Jebel Sahaba, kteří jsou z Afriky.

Pro účely některých analýz a pro maximalizaci souboru byl soubor jedinců se známým odhadem věku dožití a se známými parametry robusticity rozšířen o další jedince ze stejných období a stejných geografických prostředí, u kterých jsou známy pouze parametry robusticity.

## 5 METODY

Míra robusticity kostí je vyjádřena parametry  $J$ ,  $CA$  a  $TA$ . Tyto parametry vypovídají o změně robusticity nejvíce (Ruff et al., 1993; Lieberman et al., 2004). Primární data průřezových charakteristik z výše zmíněných publikací byla dále standardizována, abychom mohli jedince mezi sebou porovnávat.

Hodnoty  $J$ ,  $CA$  a  $TA$  jsou standardizovány na velikost těla. Takový způsob standardizace je poměrně spolehlivý, neboť zohledňuje různou stavbu a proporcionalitu těla (Ruff, 2000; Marchi et al., 2006; Stock and Shaw, 2007; Ruff et al., 2012). Pro tento způsob standardizace dat bylo nutné u téměř poloviny jedinců dopočítat hodnoty odhadované tělesné váhy (*body mass*, BM).

Existují dva základní přístupy odhadu tělesné váhy z kosterních pozůstatků. Mechanický přístup vychází ze vztahu mezi BM a aspekty kosterních elementů, jako je např. hlavice stehenní kosti, které tvoří mechanickou podporu pro váhu těla. Existuje několik sad regresních rovnic pro výpočet BM z velikosti hlavice stehenní kosti (FH), (Ruff et al., 1991; McHenry, 1992; Grine et al., 1995; Ruff et al., 2012). Morfometrický přístup odhaduje velikost a tvar těla přímo ze zachovalých kosterních elementů. Výpočet závisí na odhadu výšky postavy (ST) a bikristální šíři (BIB) a poskytuje relativně přesnější odhad. Tento způsob je často aplikován na archeologické a paleontologické druhy. Nevýhodou je, že k přesnému odhadu je nutná přítomnost více kosterních elementů a kompletní pánev (Auerbach and Ruff, 2004; Ruff et al., 2012).

V této studii byl odhad tělesné váhy vypočten primárně na základě rozměrů hlavice stehenní kosti, a pouze v případě, že rozměry hlavice stehenní kosti nebyly známé, byl použit výpočet na základě bikristální šíře a odhadu výšky postavy. Tento způsob výpočtu je použit, protože u jedinců v pleistocénu se předpokládá nízká zachovalost

a nekompletnost kostry a z toho důvodu nepřesné odhady výšky postavy. K odhadu tělesné váhy z hlavice stehenní kosti byly použity regresní rovnice podle Ruff et al. (2012):

$$BM = 2,80 \times FH - 66,70 \text{ (muži),}$$

$$BM = 2,18 \times FH - 35,81 \text{ (ženy),}$$

$$BM = 2,30 \times FH - 41,72 \text{ (neurčené pohlaví).}$$

K odhadu tělesné váhy z bikristální šíře a odhadu výšky postavy byly použity regresní rovnice podle Ruff et al. (1997):

$$BM = 0,373 \times ST + 3,033 \times BIB - 82,5 \text{ (muži),}$$

$$BM = 0,522 \times ST + 1,809 \times BIB - 75,5 \text{ (ženy),}$$

a modifikované rovnice podle populací z vyšších zeměpisných šířek (Ruff et al., 2005):

$$BM = 0,422 \times ST + 3,126 \times BIB - 92,9 \text{ (muži),}$$

$$BM = 0,504 \times ST + 1,804 \times BIB - 72,6 \text{ (ženy).}$$

Z těchto dvou způsobů pak byl vypočten průměr.

Standardizace parametrů robusticity na základě odhadu tělesné váhy (Ruff, 2000; Marchi et al., 2006) pak byla vypočítána takto:

$$\text{Polar moment of area (J):} \quad [J / (BM \times \text{délka kosti}^2)] \times 10^5,$$

$$\text{Cortical area (CA):} \quad (CA / BM^2) \times 10^2,$$

$$\text{Total area (TA):} \quad (TA / BM^2) \times 10^2.$$

Na základě předběžných výsledků byla provedena standardizace ještě dalším způsobem. Aby bylo možné co nejlépe porovnat tuto analýzu se studií Ruff et al. (1993), byla standardizace vypočítána ještě podle postupu z této studie, tedy na základě délky kosti:

$$\text{Polar moment of area (J):} \quad (J / \text{délka kosti}^{5,33}) \times 10^{12},$$

$$\text{Cortical area (CA):} \quad (CA / \text{délka kosti}^3) \times 10^8,$$

$$\text{Total area (TA):} \quad (TA / \text{délka kosti}^3) \times 10^8.$$

V tomto případě jsou sestaveny speciální rovnice pro neandrtálce:

$$\text{Polar moment of area (J):} \quad [J / (1,38 \times \text{délka kosti}^{5,33})] \times 10^{12},$$

$$\text{Cortical area (CA):} \quad [CA / (1,21 \times \text{délka kosti}^3)] \times 10^8,$$

$$\text{Total area (TA):} \quad [TA / (1,21 \times \text{délka kosti}^3)] \times 10^8.$$

Vztah mezi délkou stehenní kosti a výškou postavy u raných *Homo* a dokonce i u australopitéků spadá do stejné škály variability, kam spadá moderní populace, a tudíž může být délka femuru považována za validní index v analýzách, které srovnávají minulé a současné populace (Ruff et al. 1993).

Způsob standardizace dat může výrazně ovlivnit výsledky. Např. Holliday (2002) ukazuje, že při použití nevhodné standardizace parametru CA v 80% BML stehenní kosti se zdá, že vyšší robusticita, resp. vyšší CA, je u jedinců LUP než u jedinců EUP. Tento výsledek vychází pouze u standardizace CA na délku kosti<sup>3</sup>. Jako alternativní standardizace používá u recentních jedinců a jedinců z období LUP standardizaci na základě průměru hlavice stehenní kosti a standardizaci využívající bikristální šíři a výšku postavy.

Odhad věku dožití u dospělých nelze s vysokou spolehlivostí provést v úzkých časových intervalech podle žádné z používaných metod, tedy ani z reliéfu *facies auricularis* (Buckberry a Chamberlain, 2002), ani z reliéfu *facies symphysialis* (Brooks a Suchey, 1990), ani na základě srůstu švů (Masset, 1989), nebo opotřebení zubů (Lovejoy, 1985). Přesto byl u jedinců použitých v této práci v dostupné literatuře odhadován věk dožití a to v různých podobách. Ve většině případů byly udávány různě široké časové intervaly, někde byl zmíněn pouze průměrný věk a v některých pracích byl věk specifikován pouze jako mladý, starší a velmi starý dospělý.

Jedinci se známým odhadem věku dožití pak byli rozděleni do čtyř věkových skupin. První skupina sestává z jedinců, jejichž odhad věku dožití se pohybuje v rozmezí 15 – 24 let, v druhé skupině v rozmezí 25 – 34 let, ve třetí skupině 35 – 45 let a ve čtvrté skupině jsou jedinci s odhadem věku dožití vyšším než 45 let. Věkové skupiny jsou navrženy tak, aby bylo možné jedince co nejsnáze zařadit a aby co nejmenší počet jedinců byl na hranicích dvou skupin. Zároveň jsou kategorie stejné

široké, rozdělené po desetiletých intervalech. Kategorie jedinců s nejstaršími odhady věku dožití začíná už na 45 letech, avšak s přihlédnutím ke kratší délce života v pleistocénu je tato věková hranice odpovídající. Lidé starší 45 let a více byli v pleistocénu spíše výjimkami (Caspari a Lee, 2004; Trinkaus, 2011; Bocquet-Appel a Degioanni, 2013).

Všechna data byla analyzována pomocí statistických metod. Materiál pro analýzy byl rozdělen do tří souborů, stehenní kost v 50%, v 80% a holenní kost v 50% biomechanické délky. Každý soubor pak tvoří ještě podsoubor jedinců se známým odhadem věku dožití. U všech analýz byly použity oba dva způsoby standardizace. Pro zpracování dat byl využit Microsoft Excel a PAST 2.17 (Hammer et al., 2001).

Pro potvrzení či zamítnutí první hypotézy a ověření toho, že s přibývajícím věkem rostou u stehenní kosti hodnoty parametrů  $TA$ ,  $CA$  a  $J$  je použita analýza rozptylu (ANOVA) s metodou párových porovnání dle Tukeyho (1953). Dále jsou vypočítány Spearmanovy korelační koeficienty (Press et al., 1992), které jsou určeny pro analýzu neparametrických dat a pro vizualizaci rozdílů jsou vytvořeny krabicové grafy (boxploty).

Pro zhodnocení druhé hypotézy a ověření toho, že hodnoty parametrů  $TA$ ,  $CA$ ,  $J$  v dlouhém časovém úseku klesají, je vypočítána analýza rozptylu (ANOVA) opět s párovým porovnáním podle Tukeyho (1953), poté je aplikována regresní analýza redukovanou hlavní osou (RMA) a pro vizualizaci rozdílů jsou opět vytvořeny boxploty.

U třetí hypotézy se pomocí Kruskal–Wallisova testu (Zar, 1996) zjišťuje, zda se rozložení jedinců jednotlivých věkových skupin ve všech časových úsecích rovná.

Jednocestná ANOVA testuje, zda několik souborů vztahujících se k jedné proměnné je vzato z populace se stejným průměrem, popř. rozptylem.

Podmínkou je, aby daná proměnná měla normální rozdělení a podobnou odchylku. Pokud jsou soubory podobně velké, nemusí být toto striktně dodrženo. Pro párové srovnání je použit Tukeyho test, který najde statisticky odlišné průměry souborů (Lund a Lund, 1983).

Kruskal-Wallisův test (Zar, 1996) je neparametrická obdoba analýzy rozptylu, která srovnává mediány několika souborů jedné proměnné. Test nepředpokládá normální rozdělení, ale pouze stejný tvar rozdělení všech souborů. Je použitý pro nespojitě proměnné. Párová srovnání jsou počítána na základě Mann-Whitneyho testu.

U testování první hypotézy byli z analýzy jako odlehlé hodnoty vyřazeni někteří jedinci. U stehenní kosti v 50% BML to jsou jedinci Broken Hill E 690, Qafzeh 9 a Dolní Věstonice 3. U stehenní kosti v 80% BML nebyli do analýz zahrnuti jedinci Dolní Věstonice 3 a Culoz 2. U holenní kosti v 50% BML byli vyřazeni jedinci Dolní Věstonice 3 a Sunghir 1.

## 6 VÝSLEDKY

Nejdříve byl analyzován vliv věku na robusticitu, dále vliv věku jedinců na trend robusticity v minulosti a nakonec byl přezkoumán sám trend robusticity v minulosti. Analýzy se týkají stehenní kosti v 50% BML (F50%), v 80% BML (F80%) a holenní kosti v 50% BML (T50%), a to všech tří parametrů robusticity ( $TA$ ,  $CA$ ,  $J$ ) standardizovaných oběma způsoby, tedy přepočteny na BM a na délku kosti (Ruff et al., 1993). Popisné statistiky všech tří souborů stehenní a holenní kosti parametrů  $TA$ ,  $CA$  a  $J$  jsou shrnuty do Tabulek 1, 2 a 3.

Tabulka 1. Standardizované parametry robusticity stehenní kosti v 50% BML v období pleistocénu a počátku holocénu.

Všichni jedinci	Standardizace BM						
	N	TA		CA		J	
		Průměr	SE	Průměr	SE	Průměr	SE
Early Pleistocene	3	775,02	73,38	625,51	71,45	331,85	43,44
Middle Paleolithic Modern Humans/Neandertals	16	923,91	38,83	725,00	33,98	480,87	29,76
Early/Mid Upper Paleolithic	23	875,45	875,45	649,07	30,17	447,00	41,21
Late Upper Paleolithic/Mesolithic	61	903,52	10,22	716,76	11,93	440,48	10,17
<b>Jedinci se známým odhadem věku dožití</b>							
Middle Paleolithic Modern Humans/Neandertals	14	926,88	43,43	727,96	38,06	483,31	33,62
Early/Mid Upper Paleolithic	16	911,05	32,13	687,69	34,44	416,21	29,26
Late Upper Paleolithic/Mesolithic	38	899,79	12,30	720,16	16,11	435,22	10,75
Standardizace Ruff et al. (1993)							
Všichni jedinci	N	TA		CA		J	
		Průměr	SE	Průměr	SE	Průměr	SE
Early Pleistocene/Middle Pleistocene	15	683,24	27,57	552,70	25,68	433,24	32,05
Middle Paleolithic Modern Humans/Neandertals	16	648,09	23,63	507,23	19,37	411,10	26,39
Early/Mid Upper Paleolithic	28	620,18	20,74	477,27	19,10	368,06	20,98
Late Upper Paleolithic/Mesolithic	63	746,38	14,90	590,86	12,68	503,53	17,26
<b>Jedinci se známým odhadem věku dožití</b>							
Middle Paleolithic Modern Humans/Neandertals	15	652,56	24,93	515,88	20,79	414,96	27,93
Early/Mid Upper Paleolithic	17	621,22	24,92	464,33	22,95	373,75	27,66
Late Upper Paleolithic/Mesolithic	38	742,12	19,81	591,20	16,32	497,71	21,61

Tabulka 2. Standardizované parametry robusticity stehenní kosti v 80% BML v období pleistocénu a počátku holocénu.

	Standardizace BM						
	N	TA		CA		J	
		Průměr	SE	Průměr	SE	Průměr	SE
<b>Všichni jedinci</b>							
Early Pleistocene	3	924,68	30,56	702,10	58,52	481,93	10,62
Middle Paleolithic Modern Humans/Neandertals	11	1017,65	28,07	764,78	29,86	552,62	43,12
Early/Mid Upper Paleolithic	23	976,34	29,58	738,11	27,96	493,10	25,42
Late Upper Paleolithic/Mesolithic	59	1010,65	17,09	776,67	14,19	540,76	20,06
<b>Jedinci se známým odhadem věku dožití</b>							
Middle Paleolithic Modern Humans/Neandertals	10	1025,37	29,83	767,56	32,87	552,73	47,67
Early/Mid Upper Paleolithic	18	996,60	34,12	743,65	34,47	505,53	29,12
Late Upper Paleolithic/Mesolithic	37	1017,96	22,43	785,90	17,94	557,59	26,37
	Standardizace Ruff et al. (1993)						
	N	TA		CA		J	
		Průměr	SE	Průměr	SE	Průměr	SE
<b>Všichni jedinci</b>							
Early Pleistocene/Middle Pleistocene	9	757,51	37,64	580,29	30,32	543,66	43,11
Middle Paleolithic Modern Humans/Neandertals	11	694,19	47,10	516,20	25,68	468,42	57,06
Early/Mid Upper Paleolithic	26	688,52	22,79	525,15	23,14	458,94	27,44
Late Upper Paleolithic/Mesolithic	59	806,66	19,20	621,14	15,02	599,29	29,05
<b>Jedinci se známým odhadem věku dožití</b>							
Middle Paleolithic Modern Humans/Neandertals	11	693,81	47,08	522,59	27,61	469,31	57,11
Early/Mid Upper Paleolithic	18	695,70	25,38	526,63	27,63	471,20	31,45
Late Upper Paleolithic/Mesolithic	37	782,50	21,18	597,00	16,14	549,14	28,59



Tabulka 3. Standardizované parametry robusticity holenní kosti v 50% BML v období pleistocénu a počátku holocénu.

Všichni jedinci	Standardizace BM						
	N	TA		CA		J	
		Průměr	SE	Průměr	SE	Průměr	SE
Middle Paleolithic Modern Humans/Neandertals	11	789,44	45,33	603,69	36,08	550,88	30,05
Early/Mid Upper Paleolithic	17	691,41	23,38	542,35	24,51	429,71	34,19
Late Upper Paleolithic/Mesolithic	42	777,99	13,43	664,27	13,02	501,64	16,16
Jedinci se známým odhadem věku dožití							
Middle Paleolithic Modern Humans/Neandertals	11	789,44	45,33	603,69	36,08	550,88	30,05
Early/Mid Upper Paleolithic	14	688,86	27,48	533,49	28,35	419,15	36,82
Late Upper Paleolithic/Mesolithic	25	783,90	16,78	664,21	16,91	505,73	20,42
Všichni jedinci	Standardizace Ruff et al. (1993)						
	N	TA		CA		J	
		Průměr	SE	Průměr	SE	Průměr	SE
Early Pleistocene/Middle Pleistocene	3	984,37	121,02	806,71	53,31	918,91	242,45
Middle Paleolithic Modern Humans/Neandertals	13	1078,53	63,05	818,00	48,13	1040,51	101,77
Early/Mid Upper Paleolithic	19	955,02	44,36	755,26	42,48	868,46	72,29
Late Upper Paleolithic/Mesolithic	43	1020,89	24,00	864,75	21,93	954,55	40,30
Jedinci se známým odhadem věku dožití							
Middle Pleistocene	2	1030,21	194,00	814,93	91,23	1042,68	361,10
Middle Paleolithic Modern Humans/Neandertals	13	1070,21	60,01	814,69	42,67	1012,19	85,52
Early/Mid Upper Paleolithic	14	907,40	54,39	707,79	49,78	791,06	84,07
Late Upper Paleolithic/Mesolithic	26	1021,62	34,33	852,28	30,19	950,82	57,35

## 6.1 Věk a robusticita

Data byla rozdělena do čtyř věkových kategorií podle odhadu věku dožití jedinců – 1. kategorie: 15 – 24 let (Věk 1), 2. kategorie: 25 – 34 let (Věk 2), 3. kategorie: 35 – 45 let (Věk 3) a 4. kategorie: 45 let a více (Věk 4).

Nejdříve byl ověřen předpoklad rostoucí robusticity kostí dolních končetin s přibývajícím věkem. U všech tří souborů (F50%, F80%, T50%) byly pro vizualizaci rozdílů mezi čtyřmi věkovými kategoriemi použity boxploty

(graf 1 – 18) a vypočítány analýzy rozptylu (ANOVA) mezi jednotlivými věkovými skupinami (tabulka 4, 5, 6).

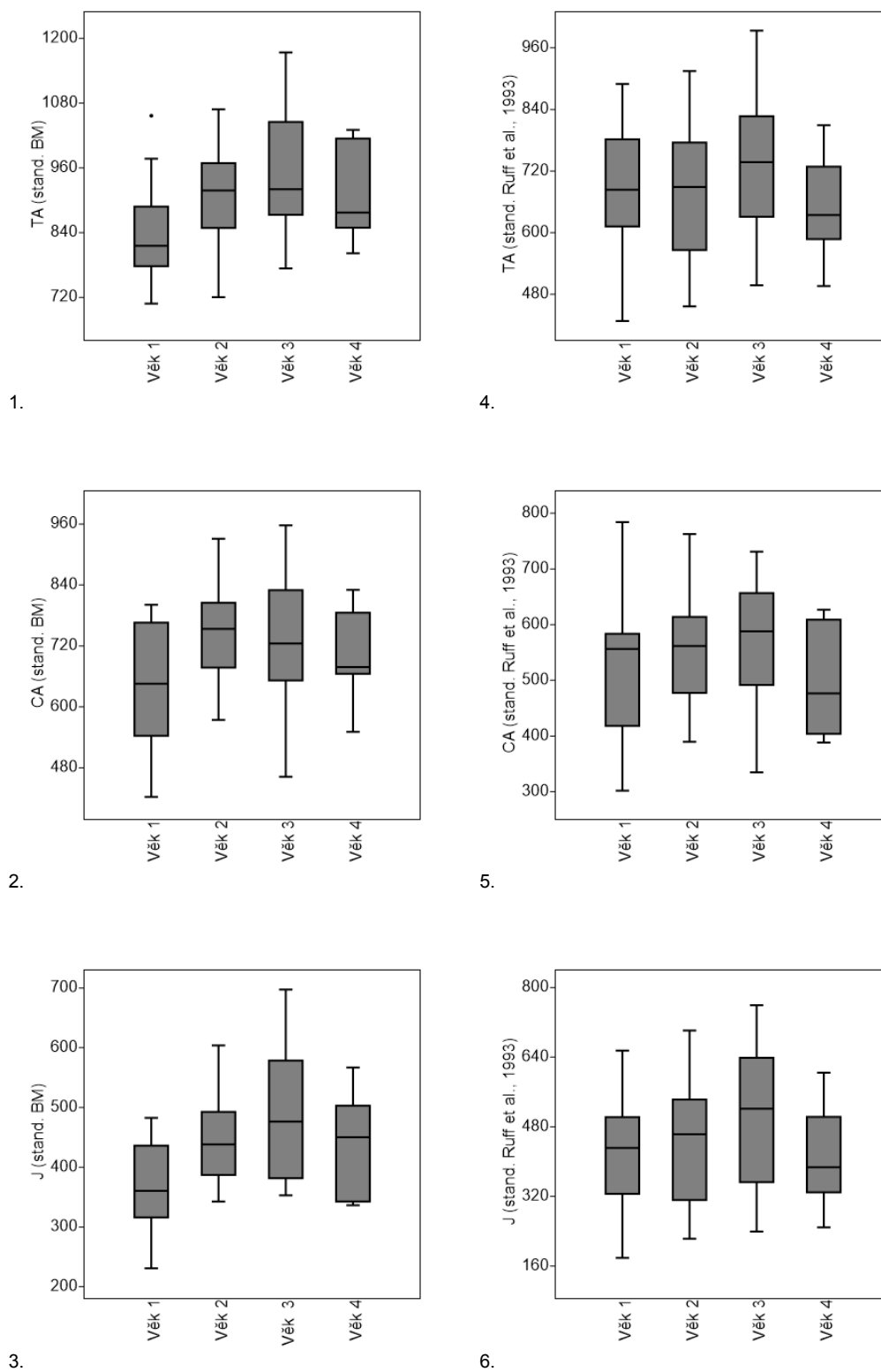
U stehenní kosti v 50% BML byly výsledky ANOVY statisticky významné při použití standardizace dat podle hodnot BM u všech tří parametrů robusticity. U standardizace podle Ruff et al. (1993) nevyhází statisticky významný rozdíl v žádné věkové skupině u žádného z parametrů (tabulka 4). V případě standardizace podle BM se v párovém porovnání ukazuje, že nejvíce se od zbylých věkových skupin liší první věková skupina, v některých případech jsou rozdíly i statisticky významné (tabulka 4). Grafické znázornění pomocí boxplotů ukazuje rostoucí tendenci robusticity během života člověka u všech parametrů a u obou standardizací. Nejvýrazněji se tento trend projevuje u *polar moment of area (J)*, (graf 3), který také nejvíce odpovídá míře robusticity (Ruff et al., 1993; Lieberman et al., 2004). Věkové skupiny se nejvýznamněji liší právě u *J* (ANOVA,  $P = 0,002$ ).

Tabulka 4. Analýza rozptylu (ANOVA) pro věkové kategorie jednotlivých parametrů robusticity u stehenní kosti v 50% BML.

	Standardizace BM			Standardizace Ruff et al. (1993)		
	N	F	p	N	F	p
TA		4,046	<b>0,011</b>		1,192	0,320
CA	66	3,327	<b>0,025</b>	68	0,672	0,572
J		5,663	<b>0,002</b>		1,277	0,290

Párová srovnání										
TA										
	N	Věk 1	Věk 2	Věk 3	Věk 4	N	Věk 1	Věk 2	Věk 3	Věk 4
Věk 1	16		0,170	<b>0,015</b>	0,108	16		0,999	0,715	0,841
Věk 2	25			0,734	0,996	25			0,617	0,909
Věk 3	17				0,852	18				0,244
Věk 4	8					9				
CA										
	N	Věk 1	Věk 2	Věk 3	Věk 4	N	Věk 1	Věk 2	Věk 3	Věk 4
Věk 1	16		0,061	0,119	0,289	16		0,946	0,860	0,919
Věk 2	25			0,991	0,868	25			0,995	0,635
Věk 3	17				0,965	18				0,488
Věk 4	8					9				
J										
	N	Věk 1	Věk 2	Věk 3	Věk 4	N	Věk 1	Věk 2	Věk 3	Věk 4
Věk 1	16		0,125	<b>0,002</b>	0,108	16		0,988	0,449	0,994
Věk 2	25			0,424	1,000	25			0,650	0,937
Věk 3	17				0,465	18				0,307
Věk 4	8					9				



Graf 1 – 6. Rostoucí robustičita (TA, CA, J stand. BM a Ruff et al., 1993) během života u F50% – rozdíl mezi věkovými kategoriemi.

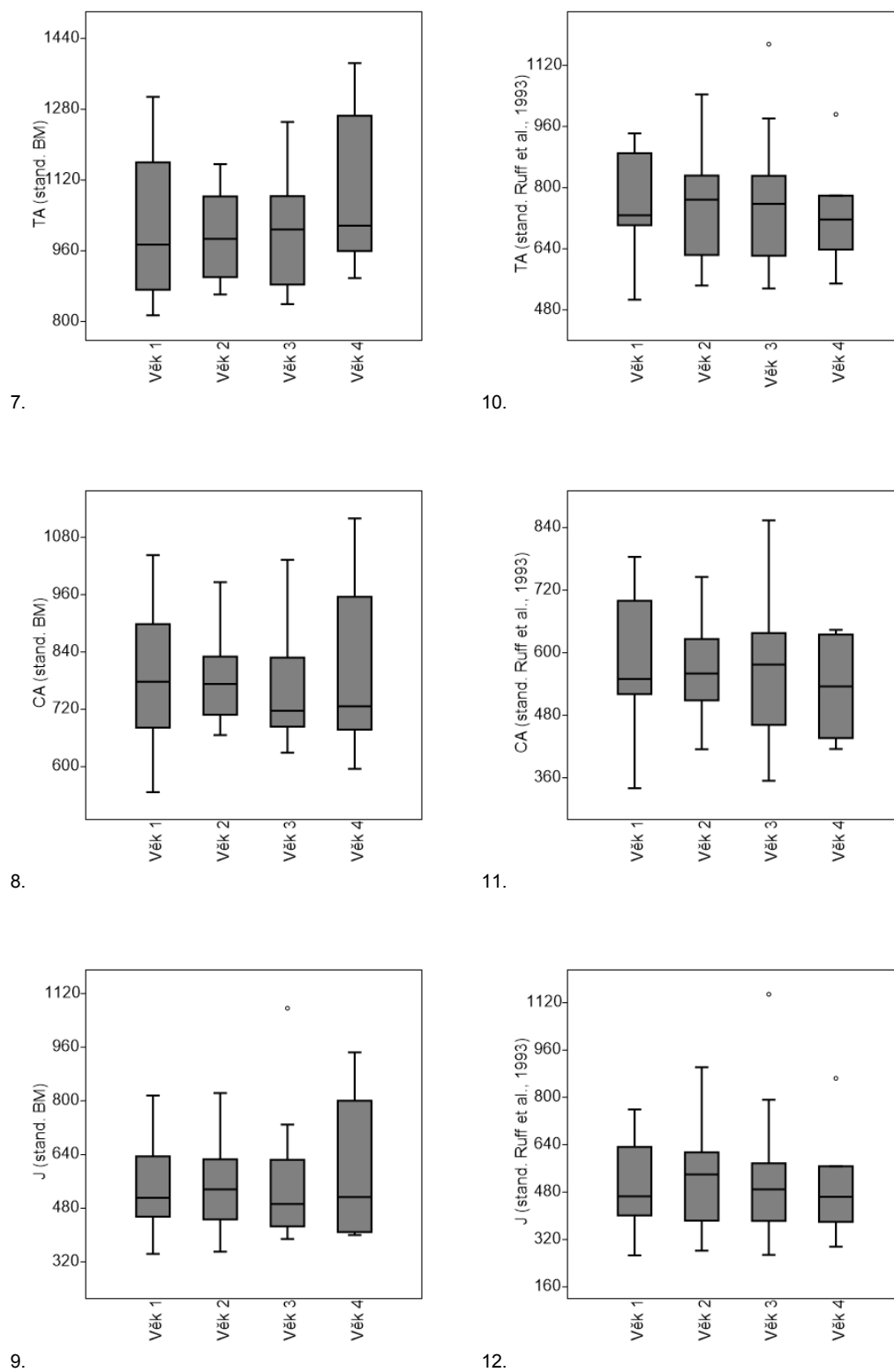
U stehenní kosti v 80% BML byly výsledky ANOVY statisticky nevýznamné u obou standardizací dat u všech tří parametrů robusticity (tabulka 5). V párovém porovnání vychází rozdíly mezi skupinami také nevýznamně. Z grafického znázornění pomocí boxplotů je v tomto případě trend rostoucí robusticity s věkem hůře pozorovatelný (graf 7 – 12).

Tabulka 5. Analýza rozptylu (ANOVA) pro věkové kategorie jednotlivých parametrů robusticity u stehenní kosti v 80% BML.

	Standardizace BM			Standardizace Ruff et al. (1993)		
	N	F	p	N	F	p
TA		1,166	0,330		0,196	0,899
CA	63	0,204	0,893	64	0,737	0,534
J		0,311	0,818		0,071	0,975

Párová srovnání										
						TA				
	N	Věk 1	Věk 2	Věk 3	Věk 4	N	Věk 1	Věk 2	Věk 3	Věk 4
Věk 1	15		0,993	0,999	0,350	15		0,986	0,999	0,850
Věk 2	23			1,000	0,223	23			0,997	0,967
Věk 3	17				0,270	17				0,907
Věk 4	8					9				
						CA				
	N	Věk 1	Věk 2	Věk 3	Věk 4	N	Věk 1	Věk 2	Věk 3	Věk 4
Věk 1	15		0,993	0,941	0,998	15		0,900	0,877	0,360
Věk 2	23			0,991	0,969	23			1,000	0,775
Věk 3	17				0,876	17				0,805
Věk 4	8					9				
						J				
	N	Věk 1	Věk 2	Věk 3	Věk 4	N	Věk 1	Věk 2	Věk 3	Věk 4
Věk 1	15		1,000	1,000	0,768	15		1,000	1,000	0,974
Věk 2	23			1,000	0,770	23			1,000	0,968
Věk 3	16				0,789	17				0,970
Věk 4	8					9				



Graf 7 – 12. Rostoucí robusticita (TA, CA, J stand. BM a Ruff et al., 1993) během života u F80% – rozdíl mezi věkovými kategoriemi.

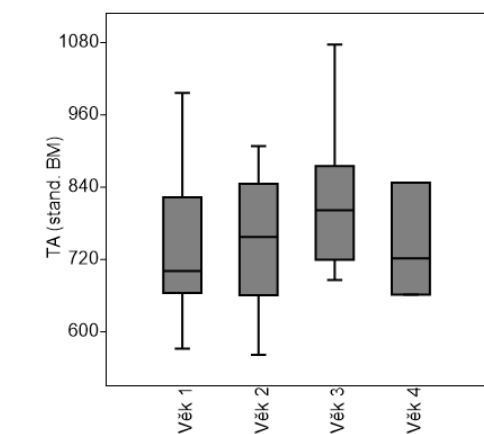
U holenní kosti v 50% BML se rozdíly mezi věkovými skupinami neukazují (tabulka 6). Z grafického znázornění pomocí boxplotů je v tomto případě trend rostoucí robusticity méně patrný (graf 13 – 18).

Tabulka 6. Analýza rozptylu (ANOVA) pro věkové kategorie jednotlivých parametrů robusticity u holenní kosti v 50% BML.

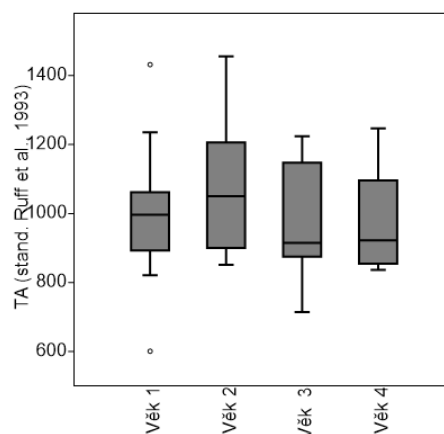
	Standardizace BM			Standardizace Ruff et al. (1993)		
	N	F	p	N	F	p
TA		1,032	0,388		1,391	0,257
CA	48	0,790	0,506	53	1,349	0,269
J		0,557	0,646		1,526	0,220

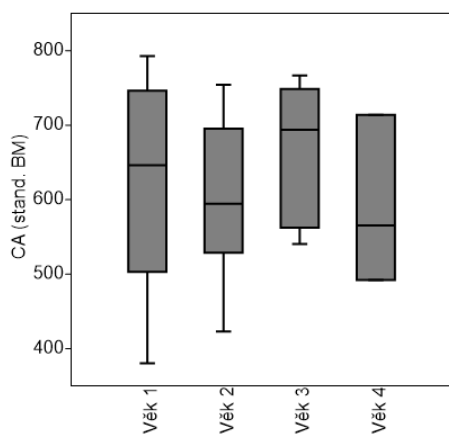
Párová srovnání											
TA											
	N	Věk 1	Věk 2	Věk 3	Věk 4		N	Věk 1	Věk 2	Věk 3	Věk 4
Věk 1	13		0,999	0,552	1,000		13		0,785	0,937	0,999
Věk 2	20			0,640	1,000		21			0,434	0,702
Věk 3	11				0,598		14				0,972
Věk 4	4						5				
CA											
	N	Věk 1	Věk 2	Věk 3	Věk 4		N	Věk 1	Věk 2	Věk 3	Věk 4
Věk 1	13		0,990	0,819	0,999		13		0,862	0,870	1,000
Věk 2	20			0,643	0,998		21			0,418	0,855
Věk 3	11				0,750		14				0,877
Věk 4	4						5				
J											
	N	Věk 1	Věk 2	Věk 3	Věk 4		N	Věk 1	Věk 2	Věk 3	Věk 4
Věk 1	13		0,792	0,863	0,929		13		0,657	0,979	0,998
Věk 2	20			0,999	0,989		21			0,416	0,769
Věk 3	11				0,998		14				0,936
Věk 4	4						5				



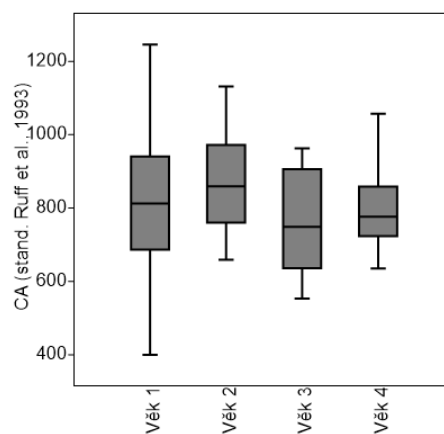
13.



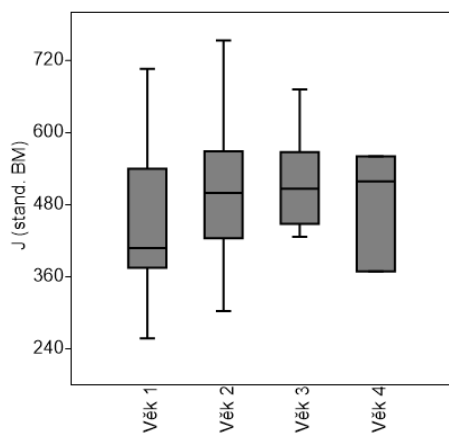
16.



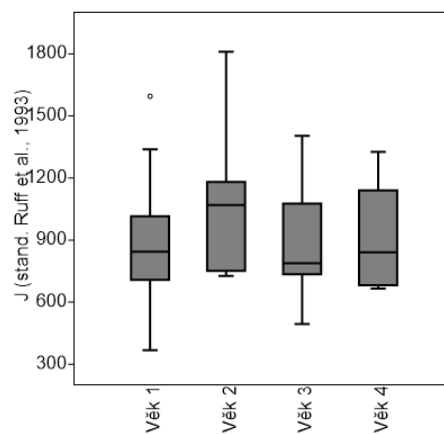
14.



17.



15.



18.

Graf 13 – 18. Rostoucí robusticita (TA, CA, J stand. BM a Ruff et al., 1993) během života u T50% – rozdíl mezi věkovými kategoriemi.



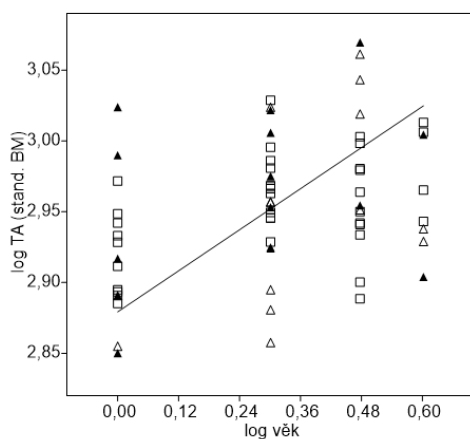
Pro zjištění závislosti robusticity na věku byly spočítány Spearmanovy korelační koeficienty (tabulka 7) a vytvořeny bodové grafy (graf 19 - 36). U stehenní kosti v 50% BML vychází významná pozitivní korelace mezi věkem a robusticitou kosti při použití standardizace podle hodnot BM u parametrů CA a J (Spearmanův test, CA:  $P = 0,007$ ; J:  $P = 0,002$ ). Při standardizaci podle Ruff et al. (1993) nebyl žádný korelační vztah zaznamenán (Spearmanův test, TA:  $P = 0,886$ ; CA:  $P = 0,801$ ; J:  $P = 0,886$ ).

U stehenní kosti v 80% BML a holenní kosti v 50% BML se žádný vztah mezi věkem a robusticitou kosti neprojevil u žádného z parametrů ani u jedné ze standardizací (tabulka 7).

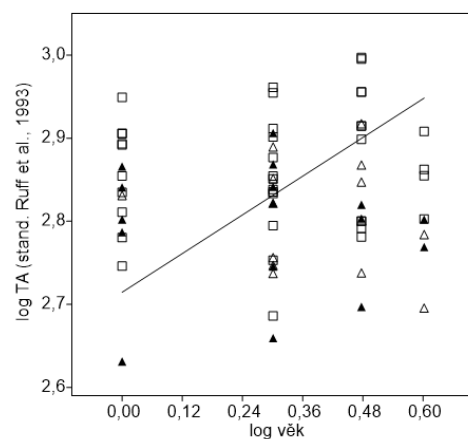
U stehenní kosti v 50% BML se nejvíce projevila závislost robusticity na věku u J ( $P = 0,002$ ), což je viditelné na grafu 21.

Tabulka 7. Spearmanovy korelační koeficienty pro věk a parametry robusticity stehenní kosti v 50% a 80% BML a holenní kosti v 50% BML.

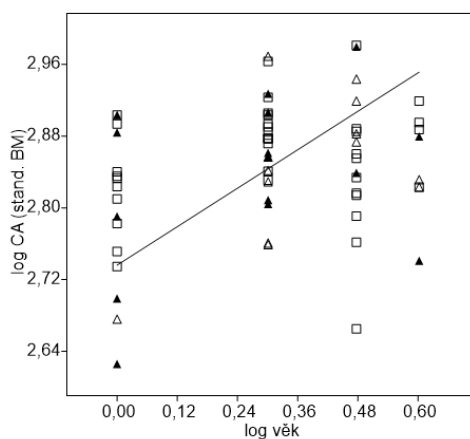
	Standardizace BM			Standardizace Ruff et al. (1993)		
	N	$\rho$	$p$	N	$\rho$	$p$
<b>F 50%</b>						
<b>věk vs TA</b>		0,189	0,128		0,018	0,886
<b>věk vs CA</b>	66	0,332	<b>0,007</b>	68	0,031	0,801
<b>věk vs J</b>		0,371	<b>0,002</b>		0,018	0,886
<b>F 80%</b>						
<b>věk vs TA</b>		0,109	0,396		-0,093	0,463
<b>věk vs CA</b>	63	-0,101	0,430	64	-0,167	0,186
<b>věk vs J</b>		0,013	0,922		-0,081	0,526
<b>T 50%</b>						
<b>věk vs TA</b>		0,164	0,265		-0,133	0,341
<b>věk vs CA</b>	48	0,101	0,494	53	-0,148	0,292
<b>věk vs J</b>		0,151	0,307		-0,075	0,592



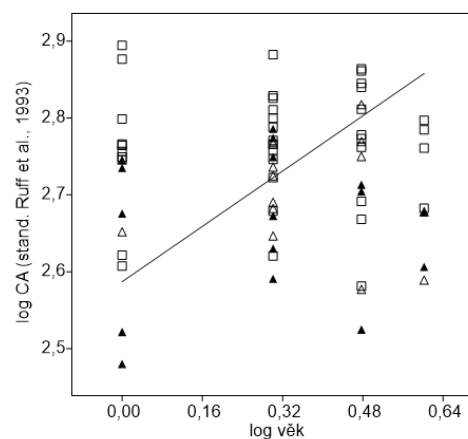
19.



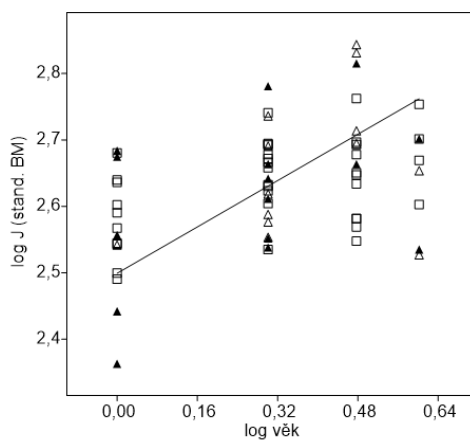
22.



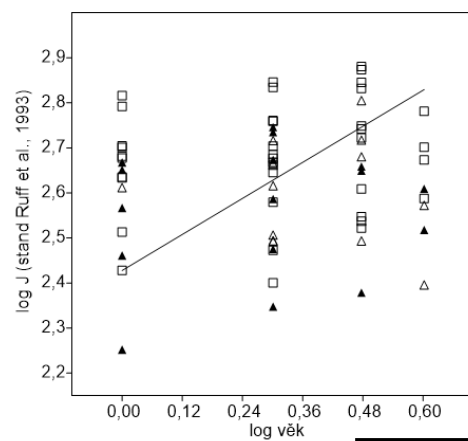
20.



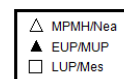
23.



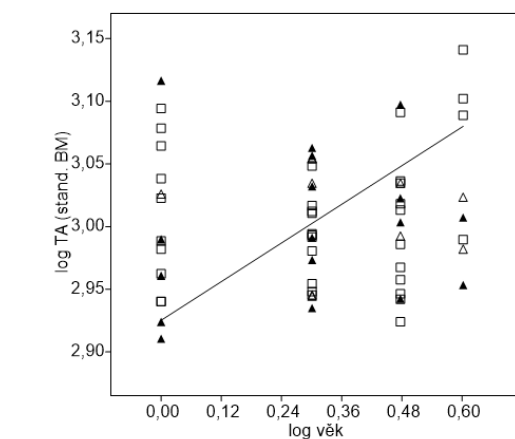
21.



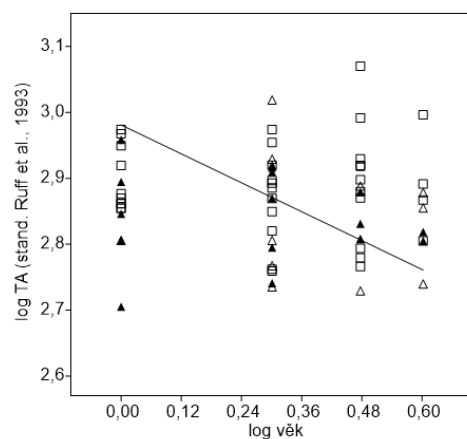
24.



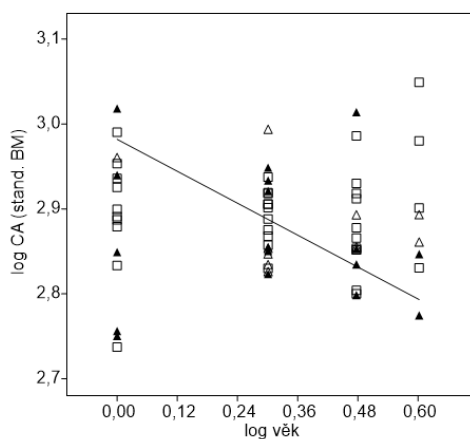
Graf 19 - 24. Závislost robusticity ( $TA$ ,  $CA$ ,  $J$  stand. BM a Ruff et al., 1993) na rostoucím věku u F50% s proloženými regresními přímkami (RMA).



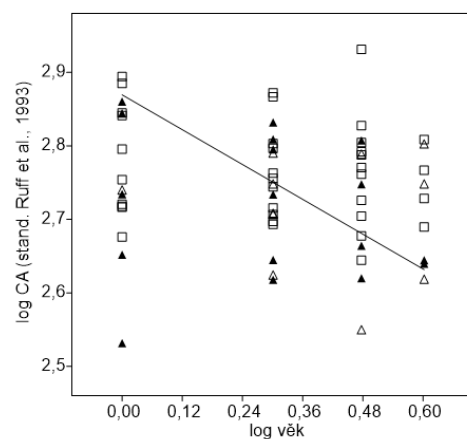
25.



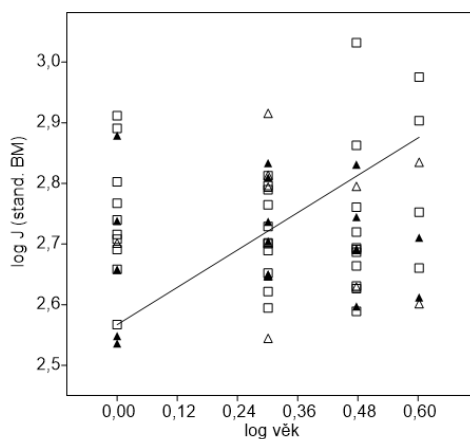
28.



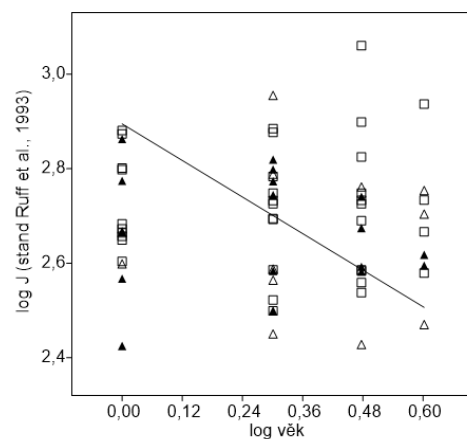
26.



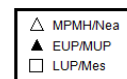
29.



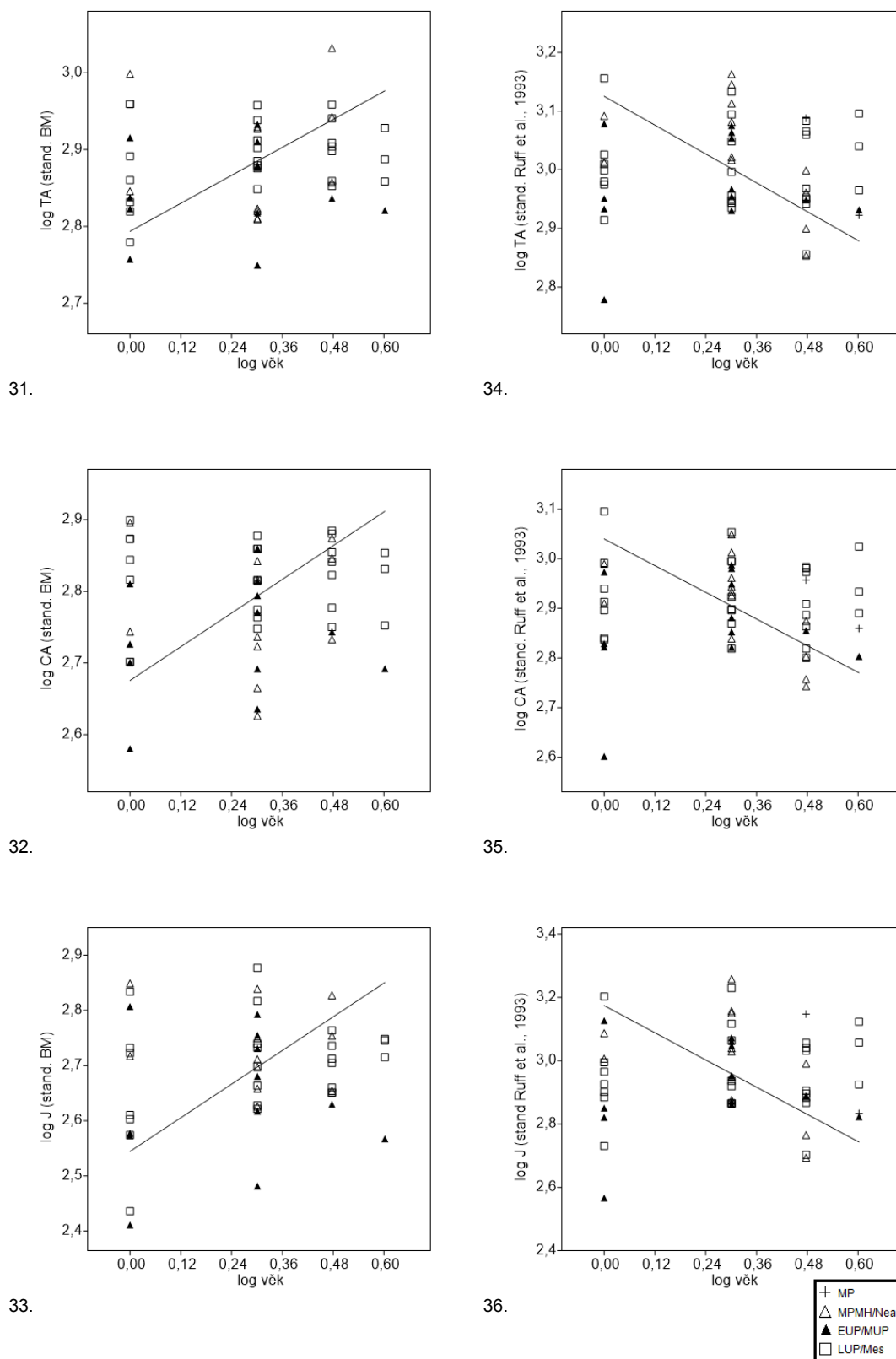
27.



30.



Graf 25 - 30. Závislost robusticity ( $TA$ ,  $CA$ ,  $J$  stand. BM a Ruff et al., 1993) na rostoucím věku u F80% s proloženými regresními přímkami (RMA).



Graf 31 - 36. Závislost robusticity ( $TA$ ,  $CA$ ,  $J$  stand. BM a Ruff et al., 1993) na rostoucím věku u T50% s proloženými regresními přímkami (RMA).

## 6.2 Věk jedinců a evoluční trend v robusticitě

Při zkoumání vlivu věku dožití na průběh evoluční změny robusticity byla popisná statistika souborů (tabulka 8) doplněna o Kruskal–Wallisův test (neparametrická analýza rozptylu), který testuje rozdíly v rozložení věku v jednotlivých obdobích pleistocénu (tabulka 9). Výsledky tohoto testu nejsou významné u žádného ze souborů, tedy ani u stehenní kosti v 50% BML a v 80% BML, ani u holenní kosti v 50% BML u žádné ze standardizací (Kruskal–Wallisův test, stand. BM: F50%:  $P = 0,464$ ; F80%:  $P = 0,717$ ; T50%:  $P = 0,590$ ; stand. Ruff et al., 1993: F50%:  $P = 0,381$ ; F80%:  $P = 0,492$ ; T50%:  $P = 0,178$ ). V párovém porovnání souborů z jednotlivých období také nejsou žádné statisticky významné rozdíly v rozložení věkových skupin u žádného ze souborů (tabulka 9).

Tabulka 8. Popisná statistika rozložení věkových kategorií v časových obdobích u stehenní kosti v 50% a 80% BML a holenní kosti v 50% BML.

	F50% BML			F80% BML			T50% BML		
	N	Průměr	SD	N	Průměr	SD	N	Průměr	SD
<b>Standardizace BM</b>									
<b>MP</b>							2	3,500	0,707
<b>MPMH/Nea</b>	14	2,643	0,929	11	2,636	1,027	13	2,154	0,689
<b>EUP/MUP</b>	16	2,125	1,025	17	2,176	1,015	12	1,917	0,900
<b>LUP/Mes</b>	38	2,237	0,971	36	2,250	0,996	26	2,269	1,002
<b>Standardizace Ruff et al. (1993)</b>									
<b>MPMH/Nea</b>	13	2,538	0,877	10	2,500	0,972	11	2,091	0,701
<b>EUP/MUP</b>	15	2,067	1,033	17	2,176	1,015	12	1,917	0,900
<b>LUP/Mes</b>	38	2,237	0,971	36	2,250	1,057	25	2,240	1,012

Tabulka 9. Kruskal–Wallisův test pro srovnání věku v jednotlivých obdobích pleistocénu u stehenní kosti v 50% a 80% BML a holenní kosti v 50% BML.

F50% BML	Standardizace BM			Standardizace Ruff et al. (1993)			
	N	H	<i>p</i>	N	H	<i>p</i>	
MPMH/Nea	13			14			
EUP/MUP	15	1,403	0,464	16	1,764	0,381	
LUP/Mes	38			38			
<b>Párová srovnání</b>							
	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes	
MPMH/Nea		0,231	0,336		0,166	0,336	
EUP/MUP			0,663			0,516	
LUP/Mes							
F80% BML	N	H	<i>p</i>	N	H	<i>p</i>	
MPMH/Nea	10			11			
EUP/MUP	17	0,613	0,717	17	1,309	0,492	
LUP/Mes	36			36			
<b>Párová srovnání</b>							
	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes	
MPMH/Nea		0,429	0,523		0,789	0,308	
EUP/MUP			0,789			0,789	
LUP/Mes							
T50% BML	N	H	<i>p</i>	N	H	<i>p</i>	
MP				2			
MPMH/Nea	11			13	4,440	0,178	
EUP/MUP	12	0,946	0,590	12			
LUP/Mes	25			26			
<b>Párová srovnání</b>							
	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes	MP	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes
MP					0,055	0,067	0,115
MPMH/Nea		0,459	0,759			0,327	0,790
EUP/MUP			0,349				0,293
LUP/Mes							

### 6.3 Evoluční trend v robusticitě

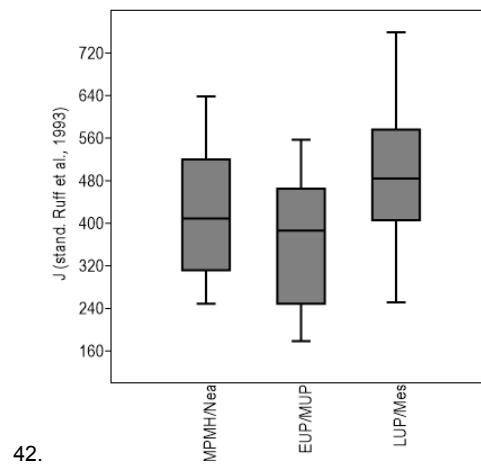
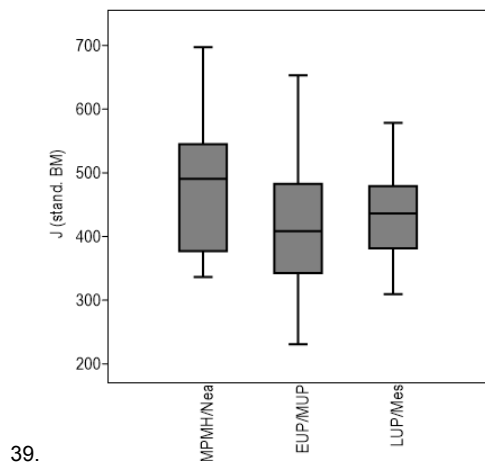
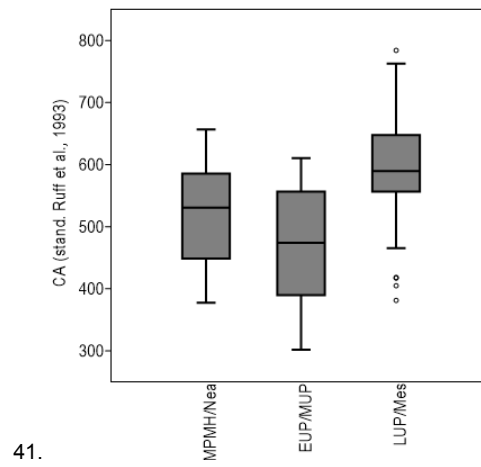
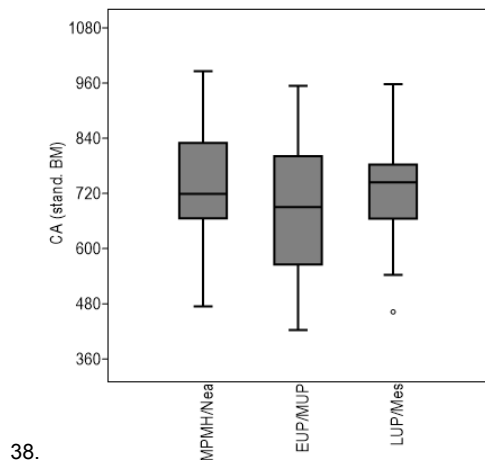
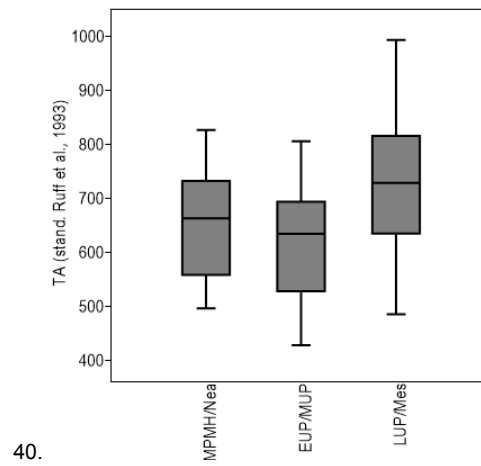
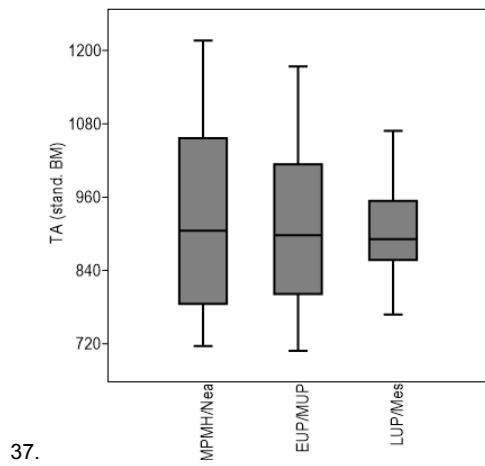
Druhou částí výsledků jsou analýzy týkající se evolučních trendů v robusticitě. U všech tří souborů (F50%, F80%, T50%) byla pro ověření toho, že hodnoty parametrů *TA*, *CA*, *J* v dlouhém časovém úseku klesají,

vypočítána analýza rozptylu (ANOVA), (tabulka 10) a pro vizualizaci rozdílů byly opět použity boxploty (graf 37 – 54).

Nejprve byly analyzovány soubory jedinců se známým odhadem věku dožití. U stehenní kosti v 50% BML se při standardizaci podle BM mezi jednotlivými časovými úseky neukazuje významný rozdíl v robusticitě podle žádného z parametrů (ANOVA, TA:  $P = 0,734$ ; CA:  $P = 0,584$ ; J:  $P = 0,137$ ). Avšak podle standardizace Ruff et al. (1993) je mezi časovými úseky významný rozdíl v robusticitě u všech parametrů (ANOVA, TA:  $P = 0,001$ ; CA:  $P = 0,000$ ; J:  $P = 0,002$ ). V tomto případě pak z párového porovnání vyplývá, že nejvíce se od ostatních časových skupin odlišuje LUP/Mes (tabulka 10). Z grafického znázornění (graf 37 – 42) je ale patrné, že období LUP/Mes je oproti očekávání umístěno výše než období předcházející a jedinci tohoto období mají vyšší hodnoty robusticity než jedinci v období EUP/LUP.

Tabulka 10. Analýza rozptylu (ANOVA) pro jednotlivá časová období pro parametry robusticity u stehenní kosti v 50% BML u jedinců se známým odhadem věku dožití.

	Standardizace BM			Standardizace Ruff et al. (1993)				
	N	F	p	N	F	P		
TA		0,311	0,734		8,018	<b>0,001</b>		
CA	68	0,542	0,584	70	11,250	<b>0,000</b>		
J		2,047	0,137		6,632	<b>0,002</b>		
<b>Párová srovnání</b>								
<b>TA</b>								
	N	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes	N	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes
MPMH/Nea	14		0,901	0,738	15		0,659	<b>0,039</b>
EUP/MUP	16			0,949	17			<b>0,004</b>
LUP/Mes	38				38			
<b>CA</b>								
	N	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes	N	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes
MPMH/Nea	14		0,555	0,978	15		0,213	<b>0,041</b>
EUP/MUP	16			0,681	17			<b>0,000</b>
LUP/Mes	38				38			
<b>J</b>								
	N	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes	N	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes
MPMH/Nea	14		0,081	0,268	15		0,551	0,098
EUP/MUP	16			0,810	17			<b>0,007</b>
LUP/Mes	38				38			



Graf 37 – 42. Změna robusticity (TA, CA, J stand. BM a Ruff et al., 1993) v čase u jedinců se známým odhadem věku dožití u F50%.



U stehenní kosti v 80% BML se při standardizaci podle BM neukazuje žádný významný rozdíl v robusticitě mezi časovými úseky (ANOVA, TA:  $P = 0,816$ ; CA:  $P = 0,473$ ; J:  $P = 0,472$ ), (tabulka 11). Při standardizaci podle Ruff et al. (1993) se časová období významně liší v parametrech TA a CA, neliší se v J (ANOVA, TA:  $P = 0,028$ ; CA:  $P = 0,023$ ; J:  $P = 0,172$ ). V párovém porovnání u obou typů standardizací se u časových období neprojeví žádné významné rozdíly v robusticitě (tabulka 11). V grafech jsou opět hodnoty robusticity vyšší v období LUP/Mes než v období EUP/MUP (graf 43 – 48).

Tabulka 11. Analýza rozptylu (ANOVA) pro jednotlivá časová období pro parametry robusticity u stehenní kosti v 80% BML u jedinců se známým odhadem věku dožití.

	Standardizace BM			Standardizace Ruff et al. (1993)		
	N	F	p	N	F	P
TA		0,204	0,816		3,776	<b>0,028</b>
CA	65	0,759	0,473	66	3,989	<b>0,023</b>
J		0,759	0,472		1,810	0,172

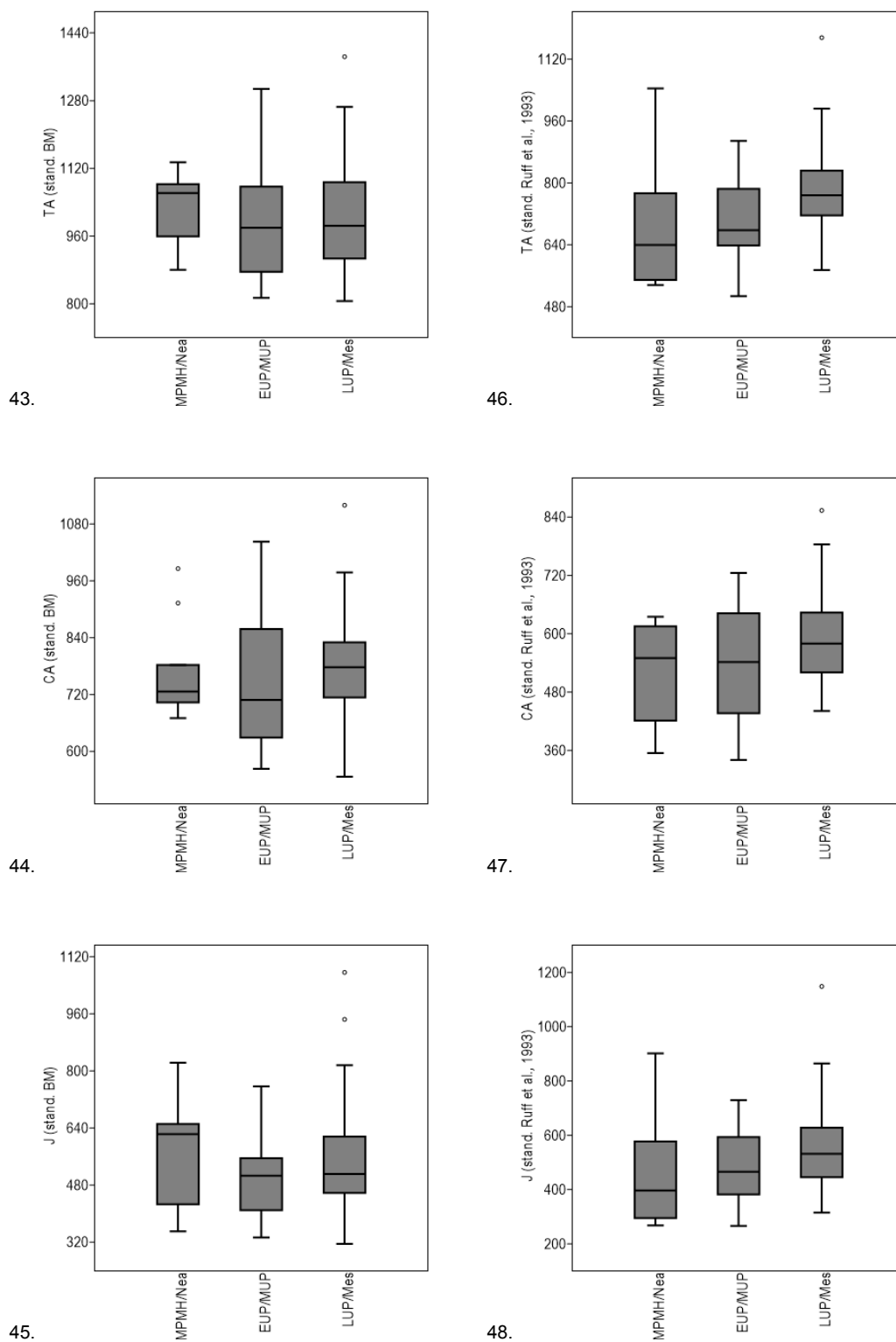
Párová srovnání								
TA								
	N	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes	N	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes
MPMH/Nea	10		0,812	0,986	11		0,999	0,113
EUP/MUP	18			0,891	18			0,124
LUP/Mes	37				37			

CA								
	N	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes	N	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes
MPMH/Nea	10		0,836	0,900	11		0,993	0,092
EUP/MUP	18			0,573	18			0,117
LUP/Mes	37				37			

J								
	N	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes	N	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes
MPMH/Nea	10		0,641	0,995	11		1,000	0,343
EUP/MUP	18			0,582	18			0,360
LUP/Mes	37				37			



Graf 43 – 48. Změna robusticity (TA, CA, J stand. BM a Ruff et al., 1993) v čase u jedinců se známým odhadem věku dožití u F80%.

U holenní kosti v 50% BML vychází výsledky jinak než u stehenní kosti. Významné rozdíly mezi časovými obdobími se projevují u standardizace podle BM u všech parametrů robusticity (ANOVA, *TA*:  $P = 0,021$ ; *CA*:  $P = 0,001$ ; *J*:  $P = 0,015$ ), zatímco u standardizace podle Ruff et al. (1993) vychází rozdíly jako nevýznamné (ANOVA, *TA*:  $P = 0,173$ ; *CA*:  $P = 0,072$ ; *J*:  $P = 0,260$ ), (tabulka 12). Při standardizaci na BM se významně liší období MPMH/Nea od období EUP/MUP, přičemž všechny parametry robusticity mají vyšší hodnoty v období MPMH/Nea (tabulka 12). Navíc se významně liší i období EUP/MUP a LUP/Mes a to stejným způsobem jako u stehenní kosti, vyšší hodnoty spadají pod období LUP/Mes. Analýzy jsou opět doplněny grafy (graf 49 – 54).

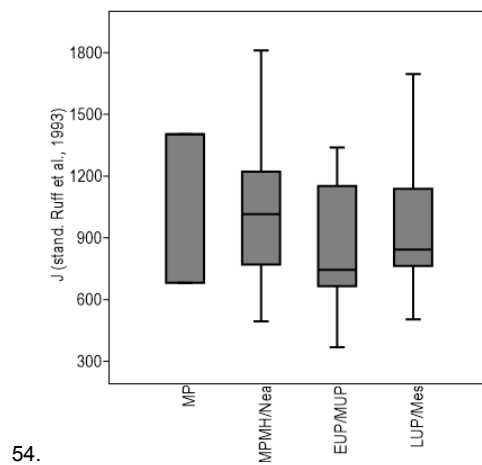
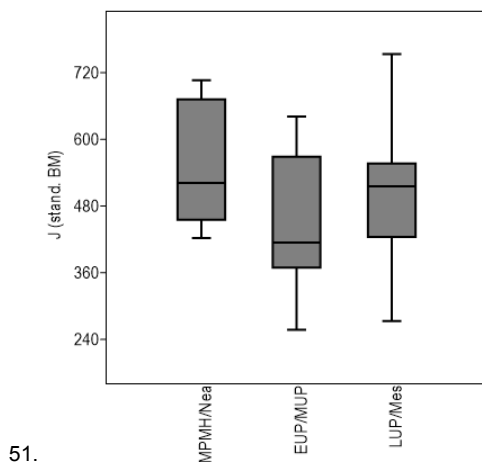
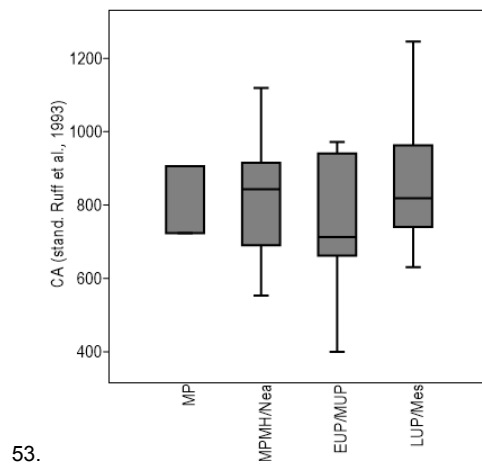
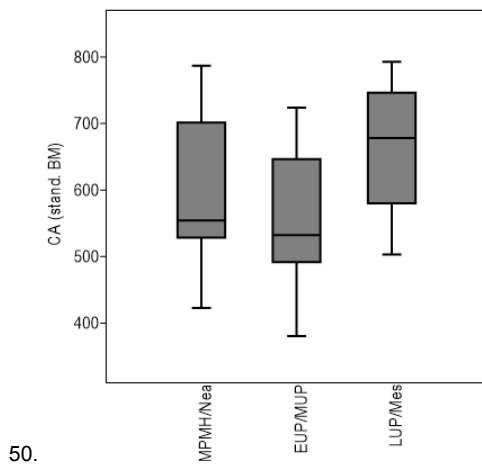
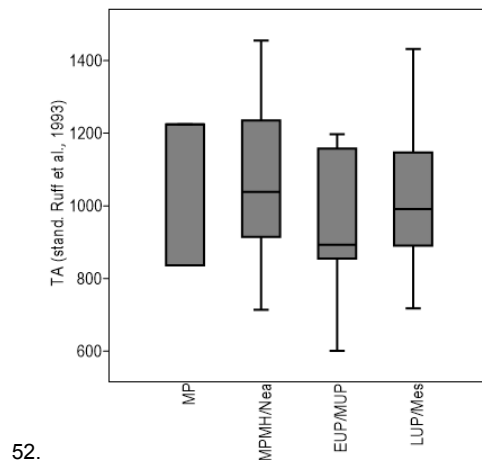
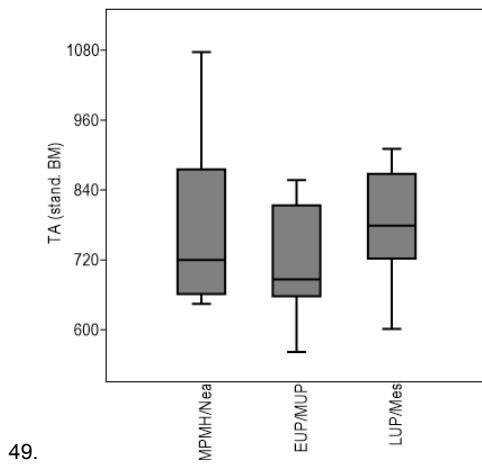
U standardizace Ruff et al. (1993) po sloučení MP a MPMH/Nea do jedné kategorie pak vychází významné rozdíly i s použitím této standardizace u parametrů *TA* a *CA*, s významným rozdílem mezi MPMH/Nea a EUP/MUP.

Tabulka 12. Analýza rozptylu (ANOVA) pro jednotlivá časová období pro parametry robusticity u holenní kosti v 50% BML u jedinců se známým odhadem věku dožití.

	Standardizace BM			Standardizace Ruff et al. (1993)		
	N	F	p	N	F	p
TA		4,173	<b>0,021</b>		1,730	0,173
CA	50	7,894	<b>0,001</b>	53	2,483	0,072
J		4,615	<b>0,015</b>		1,382	0,260

Párová srovnání									
TA									
	N	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes	N	MP	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes
MP					2		0,985	0,698	1,000
MPMH/Nea	11		<b>0,035</b>	0,989	13			0,478	0,973
EUP/MUP	14			<b>0,049</b>	14				0,742
LUP/Mes	25				26				
CA									
	N	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes	N	MP	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes
MP					2		1,000	0,674	0,979
MPMH/Nea	11		0,142	0,230	13			0,676	0,979
EUP/MUP	14			<b>0,002</b>	14				0,433
LUP/Mes	25				26				
J									
	N	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes	N	MP	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes
MP					2		0,998	0,503	0,956
MPMH/Nea	11		<b>0,007</b>	0,524	13			0,609	0,986
EUP/MUP	14			0,102	14				0,809
LUP/Mes	25				26				



Graf 49 – 54. Změna robusticity (TA, CA, J stand. BM a Ruff et al., 1993) v čase u jedinců se známým odhadem věku dožití u T50%.

Na základě těchto výsledků a pro maximalizaci souboru, popř. pro porovnání s výsledky Ruff et al. (1993) byl soubor s průřezovými charakteristikami, které lze přiřadit k jedincům se známým odhadovaným věkem, rozšířen o další data jedinců, u kterých odhad věku dožití není známý. Tito jedinci pochází ze stejného geografického prostředí a patří do stejného vývojového období. Byly provedeny stejné analýzy a sestaveny grafy pro vizualizaci.

U stehenní kosti v 50% BML při standardizaci na BM vychází významný rozdíl mezi časovými úseky pouze u CA, u TA a J rozdíl není významný (ANOVA, TA:  $P = 0,111$ ; CA:  $P = 0,053$ ; J:  $P = 0,259$ ), přičemž se od sebe významně liší období EP a MPMH/Nea, kdy v období EP jsou hodnoty robusticity vyšší (tabulka 13). U standardizace podle Ruff et al. (1993) se ukazují vysoce významné rozdíly v časových obdobích pro všechny parametry robusticity (ANOVA, TA:  $P = 0,000$ ; CA:  $P = 0,000$ ; J:  $P = 0,000$ ). V tomto případě se pak nejvíce liší robusticita v období LUP/Mes od období EUP/MUP, opět spíše oproti očekávání dosahují vyšší robusticity jedinci období LUP/Mes (tabulka 13). Rozložení robusticity v jednotlivých obdobích je možné vidět v grafech 55 – 60.

Tabulka 13. Analýza rozptylu (ANOVA) pro jednotlivá časová období pro parametry robusticity u stehenní kosti v 50% BML u všech jedinců.

	Standardizace BM			Standardizace Ruff et al. (1993)		
	N	F	p	N	F	p
TA		2,056	0,111		9,286	<b>0,000</b>
CA	104	2,647	0,053	118	9,743	<b>0,000</b>
J		1,361	0,259		8,039	<b>0,000</b>

Párová srovnání

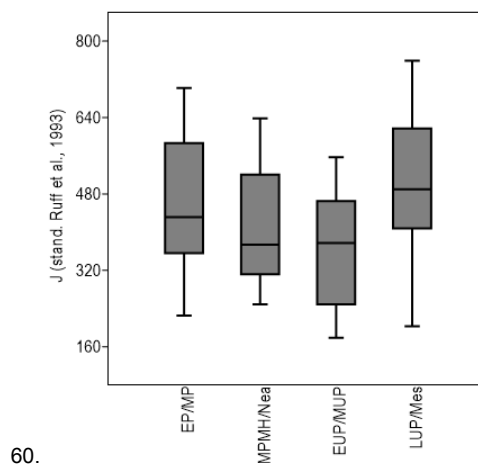
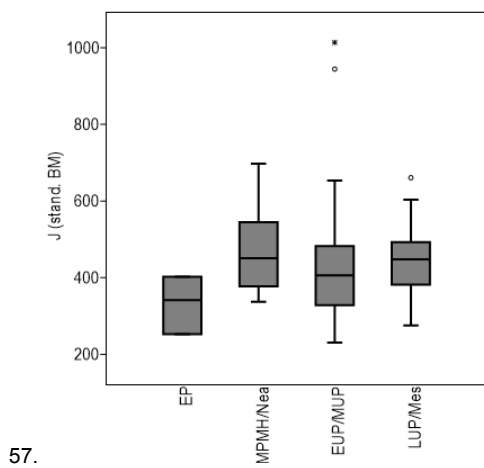
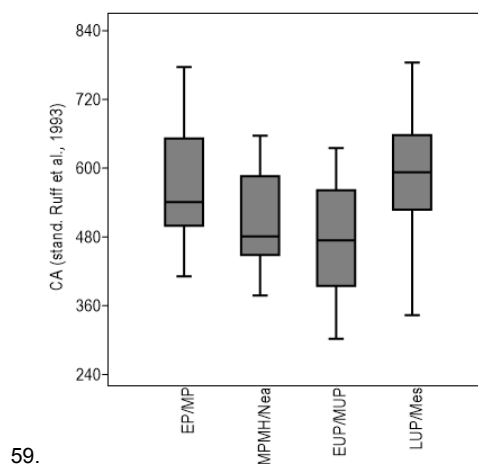
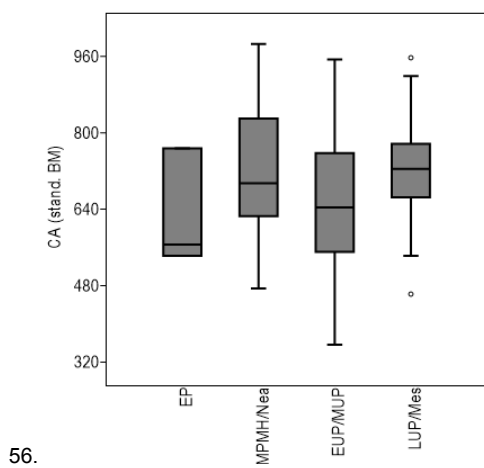
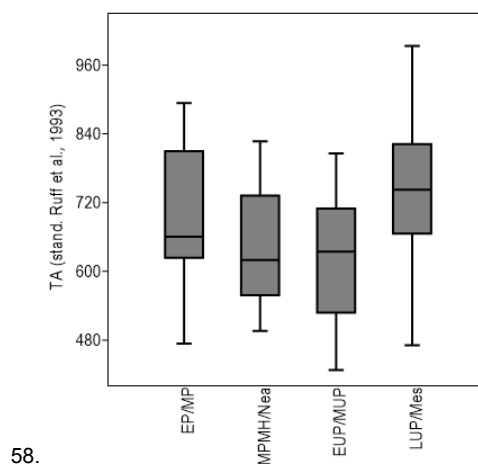
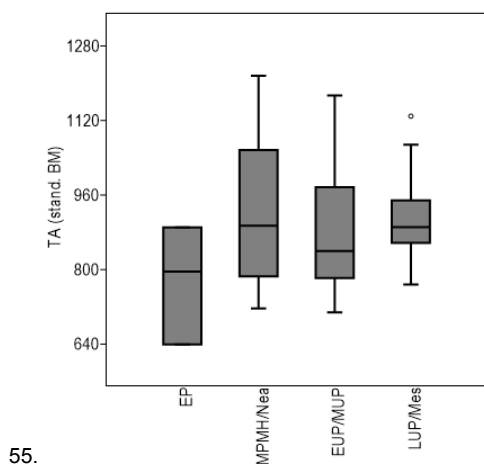
TA										
	N	EP	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes	N	EP/MP	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes
EP/MP	3		<b>0,021</b>	0,202	0,061	15		0,700	0,369	0,255
MPMH/Nea	16			0,774	0,978	16			<b>0,039</b>	0,868
EUP/MUP	23				0,945	28				<b>0,004</b>
LUP/Mes	61					63				

CA										
	N	EP	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes	N	EP/MP	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes
EP/MP	3		0,267	0,973	0,343	15		0,241	<b>0,028</b>	0,873
MPMH/Nea	16			0,506	0,999	16			0,780	<b>0,046</b>
EUP/MUP	23				0,602	28				<b>0,003</b>
LUP/Mes	61					63				

J										
	N	EP	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes	N	EP/MP	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes
EP/MP	3		0,056	0,201	0,247	15		0,890	0,292	0,415
MPMH/Nea	16			0,937	0,898	16			0,718	0,113
EUP/MUP	23				1,000	28				<b>0,007</b>
LUP/Mes	61					63				



Graf 55 – 60. Změna robusticity (TA, CA, J stand. BM a Ruff et al., 1993) v čase u všech jedinců u F50%.



U stehenní kosti v 80% BML jsou výsledky podobné (tabulka 14). Nevýznamné rozdíly v jednotlivých obdobích vychází pro všechny parametry standardizované na BM (ANOVA, TA:  $P = 0,490$ ; CA:  $P = 0,431$ ; J:  $P = 0,498$ ), zatímco u standardizace podle Ruff et al. (1993) se časová období od sebe celkově významně liší ve všech parametrech robusticity (ANOVA, TA:  $P = 0,002$ ; CA:  $P = 0,001$ ; J:  $P = 0,013$ ). Rozložení robusticity v časových úsecích je podobné tomu u stehenní kosti v 50% BML (graf 61 – 66).

Tabulka 14. Analýza rozptylu (ANOVA) pro jednotlivá časová období pro parametry robusticity u stehenní kosti v 80% BML u všech jedinců.

	Standardizace BM			Standardizace Ruff et al. (1993)		
	N	F	p	N	F	p
TA		0,812	0,490		5,343	<b>0,002</b>
CA	95	0,927	0,431	105	5,935	<b>0,001</b>
J		0,799	0,498		3,747	<b>0,013</b>

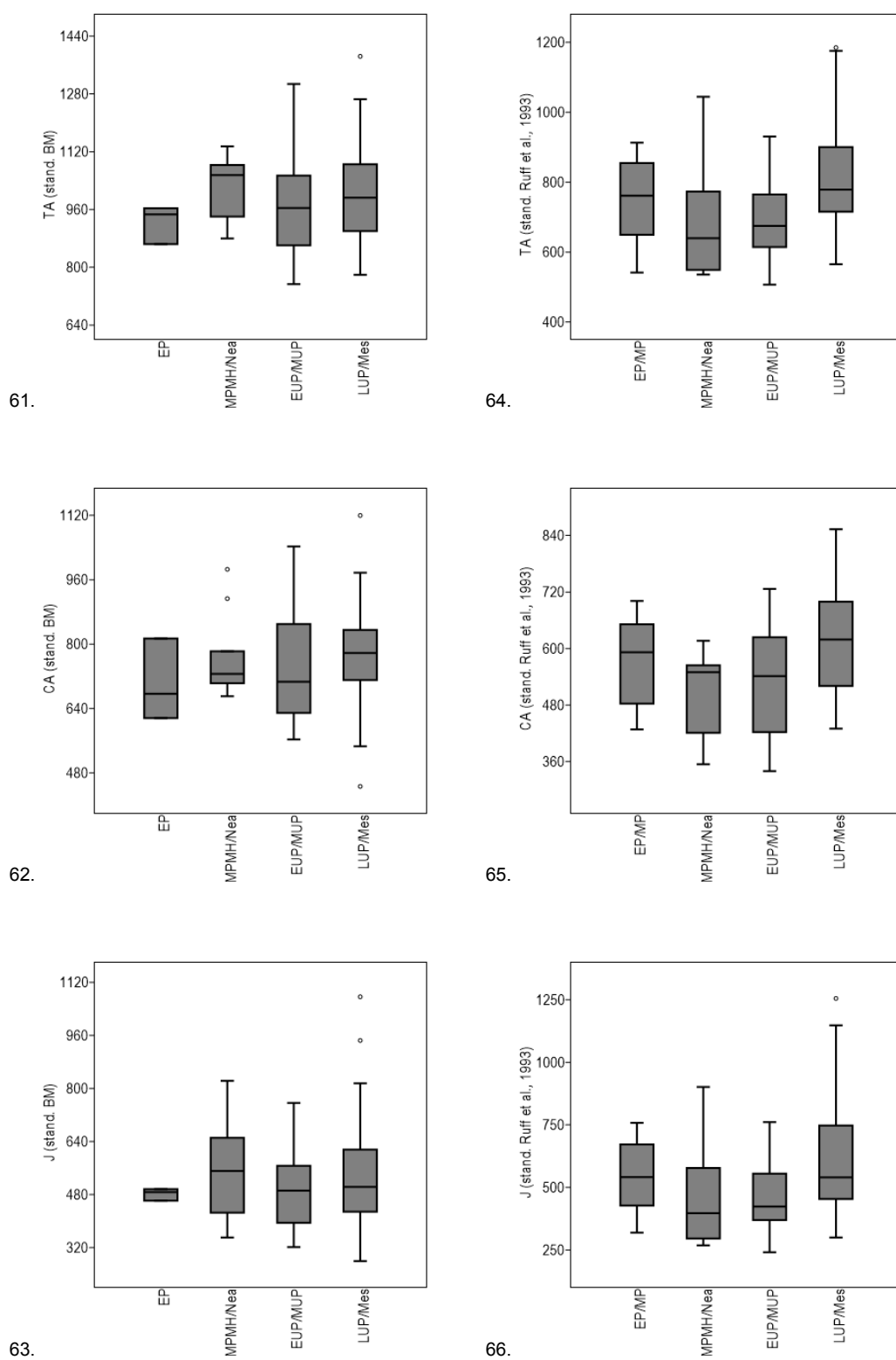
Párová srovnání										
TA										
	N	EP	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes	N	EP/MP	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes
EP/MP	3		0,752	0,999	0,840	9		0,583	0,511	0,757
MPMH/Nea	11			0,836	0,998	11			1,000	0,115
EUP/MUP	23				0,908	26				0,089
LUP/Mes	59					59				

CA										
	N	EP	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes	N	EP/MP	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes
EP/MP	3		0,682	0,919	0,550	9		0,384	0,517	0,738
MPMH/Nea	11			0,965	0,997	11			0,996	<b>0,049</b>
EUP/MUP	23				0,903	26				0,084
LUP/Mes	59					59				

J										
	N	EP	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes	N	EP/MP	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes
EP/MP	3		0,752	0,999	0,840	9		0,708	0,625	0,858
MPMH/Nea	11			0,836	0,998	11			0,999	0,251
EUP/MUP	23				0,908	26				0,196
LUP/Mes	59					59				



Graf 61 – 66. Změna robusticity (TA, CA, J stand. BM a Ruff et al., 1993) v čase u všech jedinců u F80%.

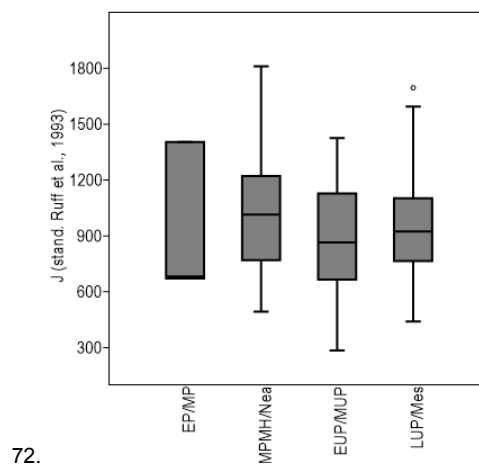
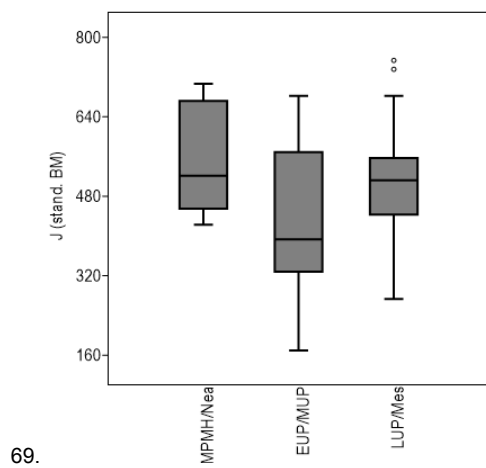
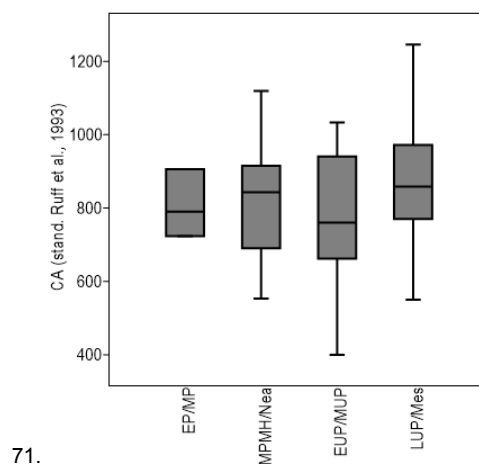
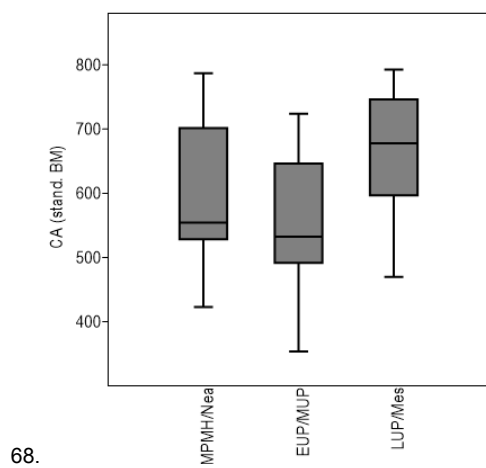
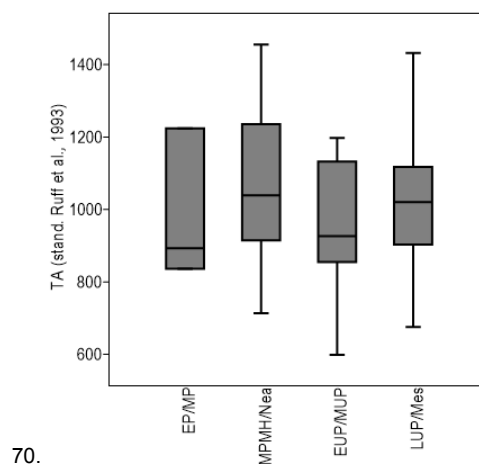
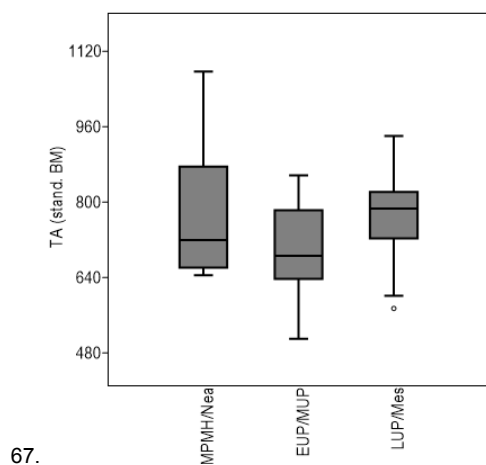
U holenní kosti opět vychází významné rozdíly v časových obdobích u standardizace parametrů robusticity na BM (ANOVA, TA:  $P = 0,009$ ; CA:  $P = 0,000$ ; J:  $P = 0,020$ ) a nevýznamné rozdíly u standardizace podle Ruff et al. (1993) u všech parametrů robusticity (ANOVA, TA:  $P = 0,291$ ; CA:  $P = 0,103$ ; J:  $P = 0,461$ ), (tabulka 15). V grafech 67 – 72 je zobrazeno rozložení robusticity v daných obdobích.

Tabulka 15. Analýza rozptylu (ANOVA) pro jednotlivá časová období pro parametry robusticity u holenní kosti v 50% BML u všech jedinců.

	Standardizace BM			Standardizace Ruff et al. (1993)		
	N	F	$p$	N	F	$p$
TA		5,033	<b>0,009</b>		1,271	0,291
CA	70	10,400	<b>0,000</b>	78	2,133	0,103
J		4,171	<b>0,020</b>		0,869	0,461

Párová srovnání									
TA									
	N	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes	N	EP/MP	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes
EP/MP					3		0,717	0,988	0,977
MPMH/Nea	11		<b>0,016</b>	0,941	13			0,513	0,917
EUP/MUP	17			<b>0,038</b>	19				0,881
LUP/Mes	42				43				
CA									
	N	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes	N	EP/MP	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes
EP/MP					3		0,999	0,913	0,880
MPMH/Nea	11		0,145	0,151	13			0,854	0,933
EUP/MUP	17			<b>0,001</b>	19				0,504
LUP/Mes	42				43				
J									
	N	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes	N	EP/MP	MPMH/Nea	EUP/MUP	LUP/Mes
EP/MP					3		0,845	0,986	0,995
MPMH/Nea	11		<b>0,007</b>	0,416	13			0,654	0,938
EUP/MUP	17			0,159	19				0,938
LUP/Mes	42				43				



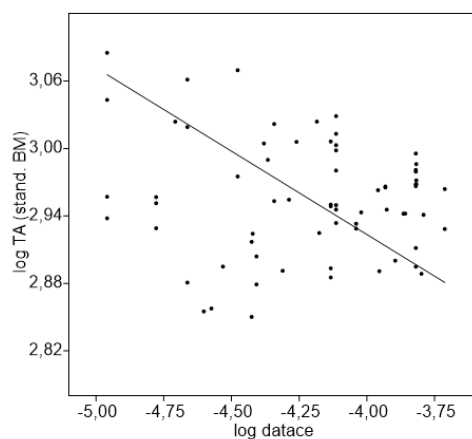
Graf 67 – 72. Změna robusticity (TA, CA, J stand. BM a Ruff et al., 1993) v čase u všech jedinců u T50%.

Pro zjištění síly trendu klesající robusticity byla vypočítána regresní analýza. U průřezových charakteristik stehenní kosti v 50% BML jedinců se známým odhadem věku dožití standardizovaných na BM není signifikantní pokles robusticity patrný (RMA,  $TA: P = 0,287$ ; CA:  $P = 0,807$ ; J:  $P = 0,662$ ), (tabulka 16) a při standardizaci podle Ruff et al. (1993) se projeví naopak trend rostoucí robusticity s časem, dokonce vysoce významný pro všechny parametry (RMA,  $TA: P = 0,000$ ; CA:  $P = 0,000$ ; J:  $P = 0,000$ ), (tabulka 16). Hodnoty robusticity jedinců se známým odhadem věku jsou zaneseny pro jednotlivé parametry a obě standardizace v grafech 73 – 78.

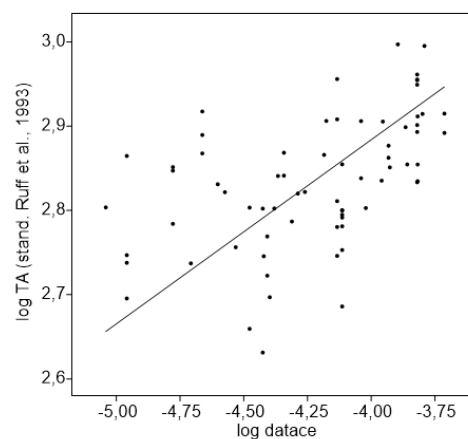
Na základě těchto výsledků a pro maximalizaci souboru, popř. pro porovnání s výsledky Ruff et al. (1993) byl soubor doplněn o další jedince, a při standardizaci na BM opět žádný významný vztah mezi robusticitou a časem patrný není (RMA,  $TA: P = 0,405$ ; CA:  $P = 0,289$ ; J:  $P = 0,373$ ), při standardizaci podle Ruff et al. (1993) jsou výsledky opět opačné, než by se čekalo, ukazují rostoucí trend robusticity a tedy významnou závislost robusticity na čase (RMA,  $TA: P = 0,003$ ; CA:  $P = 0,026$ ; J:  $P = 0,011$ ), (tabulka 16). Grafy 79 – 84 zobrazují hodnoty parametrů robusticity v čase u všech jedinců.

Tabulka 16. Výsledky regresní analýzy (RMA) pro parametry robusticity v evoluci pro stehenní kost v 50% BML.

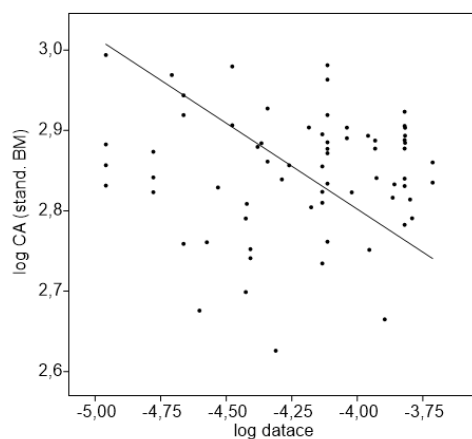
Standardizace BM								
Všichni jedinci	N	Sklon <sub>(a)</sub>	SE <sub>(a)</sub>	Úsek <sub>(b)</sub>	SE <sub>(b)</sub>	R	r <sup>2</sup>	p
log TA vs log datace		0,233	0,023	3,615	0,010	0,083	0,007	0,405
log CA vs log datace	103	0,110	0,011	3,413	0,002	0,105	0,011	0,289
log J vs log datace		0,164	0,016	3,531	0,005	0,089	0,008	0,373
Jedinci se známým odhadem věku dožití								
log TA vs log datace		-0,148	0,018	2,330	0,006	-0,131	0,017	0,287
log CA vs log datace	68	-0,214	0,026	1,947	0,012	-0,030	0,001	0,807
log J vs log datace		-0,270	0,033	1,499	0,020	-0,054	0,003	0,662
Standardizace Ruff et al. (1993)								
Všichni jedinci	N	Sklon <sub>(a)</sub>	SE <sub>(a)</sub>	Úsek <sub>(b)</sub>	SE <sub>(b)</sub>	R	r <sup>2</sup>	p
log TA vs log datace		0,132	0,012	3,408	0,003	0,273	0,075	<b>0,003</b>
log CA vs log datace	118	0,149	0,014	3,378	0,004	0,206	0,042	<b>0,026</b>
log J vs log datace		0,233	0,021	3,641	0,009	0,234	0,055	<b>0,011</b>
Jedinci se známým odhadem věku dožití								
log TA vs log datace		0,219	0,023	3,758	0,009	0,508	0,258	<b>0,000</b>
log CA vs log datace	70	0,253	0,027	3,798	0,013	0,469	0,220	<b>0,000</b>
log J vs log datace		0,379	0,041	4,236	0,031	0,444	0,197	<b>0,000</b>



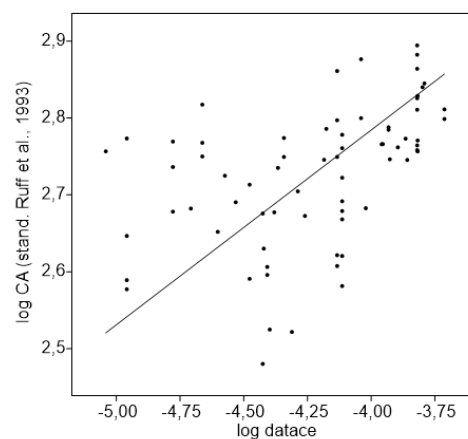
73.



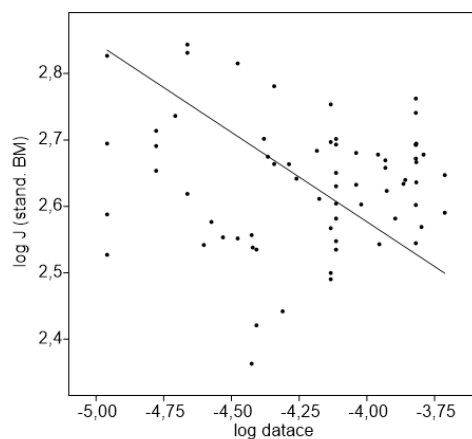
76.



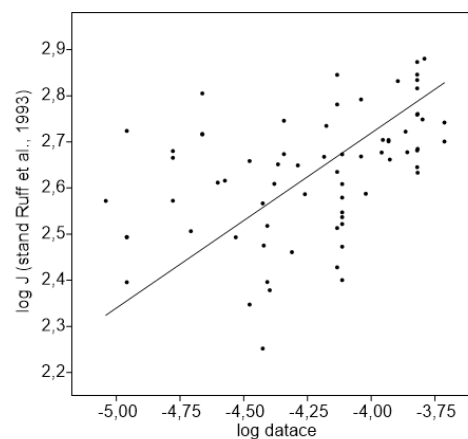
74.



77.

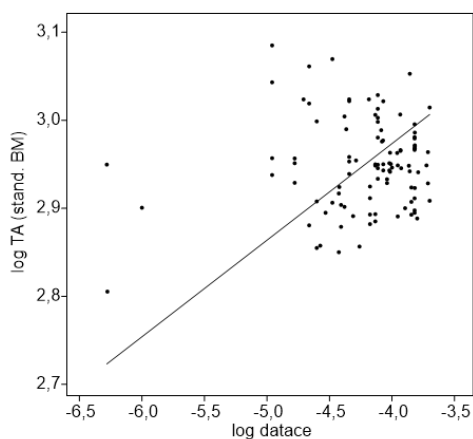


75.

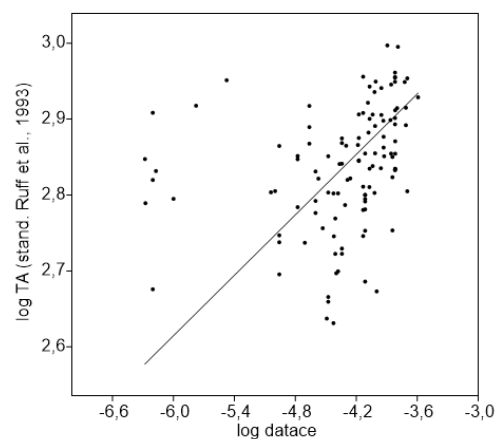


78.

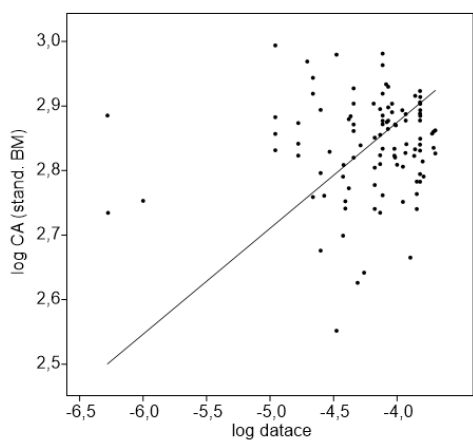
Graf 73 – 78. Změna robusticity (*TA*, *CA*, *J* stand. BM a Ruff et al., 1993) v čase u jedinců se známým odhadem věku u F50% s proloženou regresní přímkou (RMA).



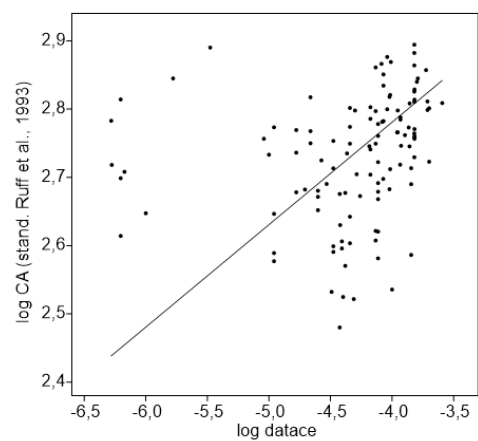
79.



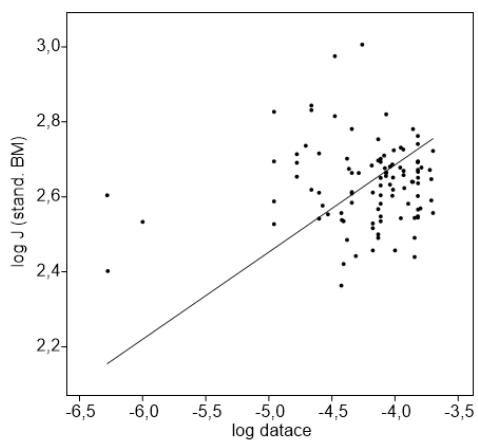
82.



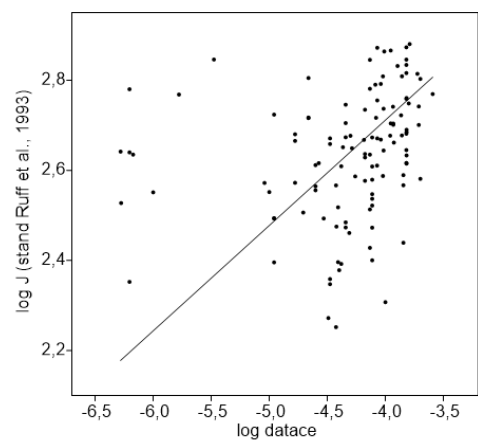
80.



83.



81.



84.

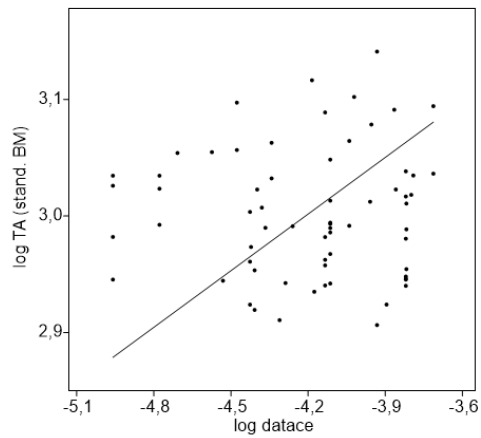
Graf 79 – 84. Změna robusticity (TA, CA, J stand. BM a Ruff et al., 1993) v čase u všech jedinců u F50% s proloženou regresní přímkou (RMA).



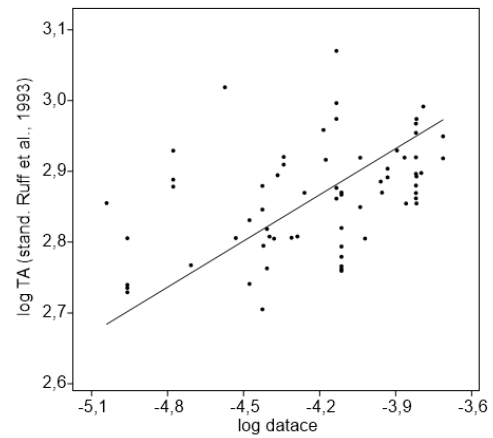
U stehenní kosti v 80% BML jsou výsledky regresních rovnic podobné (graf 85 – 96). Pokud se data standardizují na BM, neukazuje se žádný významný vztah mezi parametry robusticity a časem a to ani u jedinců se známým věkem dožití, ani u všech jedinců (tabulka 17). Naopak standardizace dat podle Ruff et al. (1993) ukazuje určitou závislost robusticity na čase (RMA, všichni jedinci: TA:  $P = 0,018$ ; CA:  $P = 0,019$ ; J:  $P = 0,066$ ; jedinci se známým odhadem věku dožití: TA:  $P = 0,000$ ; CA:  $P = 0,001$ ; J:  $P = 0,003$ ). V této standardizaci se u jedinců se známým věkem i u všech jedinců projevuje trend rostoucí robusticity v čase (tabulka 17). Hodnoty parametrů robusticity jedinců se známým odhadem věku dožití jsou vyznačeny v grafech 85 – 90, hodnoty všech jedinců v grafech 91 – 96.

Tabulka 17. Výsledky regresní analýzy (RMA) pro parametry robusticity v evoluci pro stehenní kost v 80% BML.

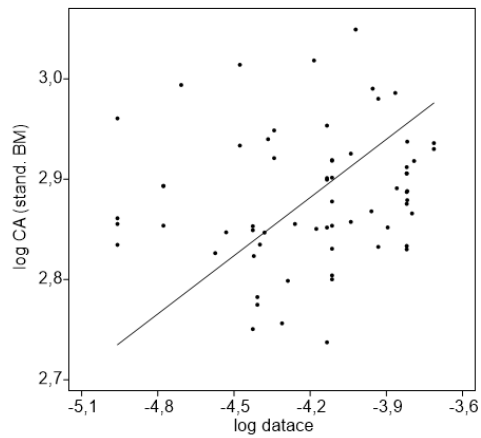
Všichni jedinci	Standardizace BM							
	N	Sklon <sub>(a)</sub>	SE <sub>(a)</sub>	Úsek <sub>(b)</sub>	SE <sub>(b)</sub>	r	r <sup>2</sup>	p
log TA vs log datace		0,115	0,012	3,478	0,003	0,098	0,010	0,342
log CA vs log datace	95	0,136	0,014	3,452	0,004	0,120	0,014	0,243
log J vs log datace		0,235	0,024	3,695	0,011	0,086	0,007	0,404
Jedinci se známým odhadem věku dožití								
log TA vs log datace		0,162	0,020	3,682	0,007	0,023	0,001	0,857
log CA vs log datace	65	0,193	0,024	3,694	0,010	0,144	0,021	0,252
log J vs log datace		0,329	0,041	4,100	0,030	0,154	0,024	0,222
Všichni jedinci	Standardizace Ruff et al. (1993)							
	N	Sklon <sub>(a)</sub>	SE <sub>(a)</sub>	Úsek <sub>(b)</sub>	SE <sub>(b)</sub>	r	r <sup>2</sup>	p
log TA vs log datace		0,137	0,013	3,461	0,003	0,231	0,053	<b>0,018</b>
log CA vs log datace	105	0,150	0,014	3,400	0,004	0,228	0,052	<b>0,019</b>
log J vs log datace		0,251	0,024	3,789	0,011	0,180	0,032	0,066
Jedinci se známým odhadem věku dožití								
log TA vs log datace		0,217	0,024	3,780	0,011	0,442	0,195	<b>0,000</b>
log CA vs log datace	66	0,237	0,027	3,741	0,013	0,410	0,169	<b>0,001</b>
log J vs log datace		0,384	0,045	4,309	0,036	0,365	0,133	<b>0,003</b>



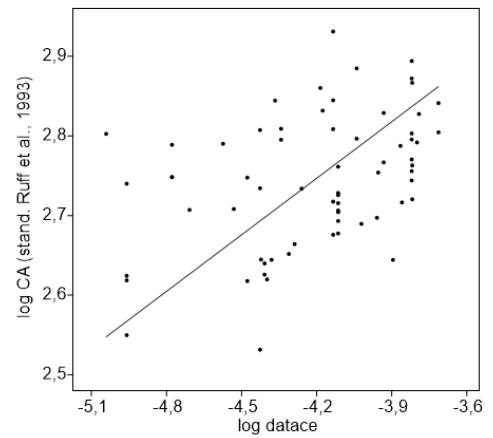
85.



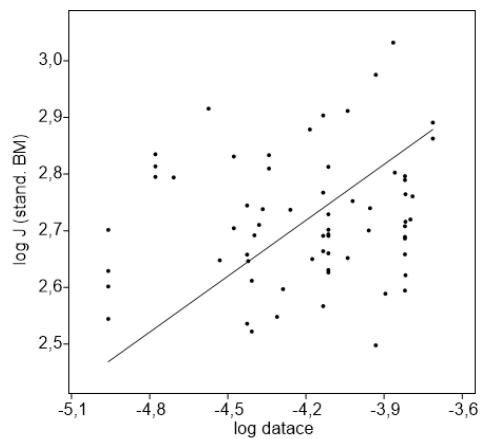
88.



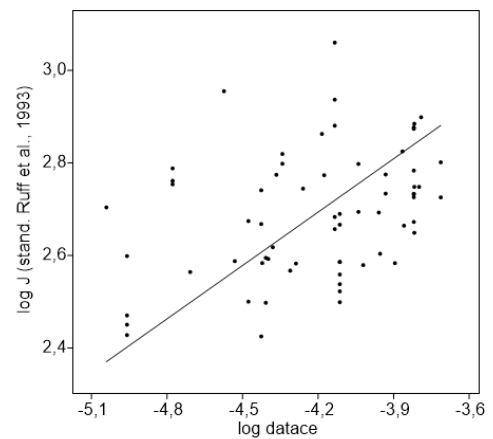
86.



89.

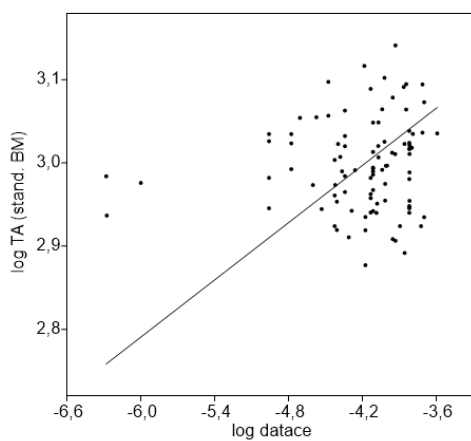


87.

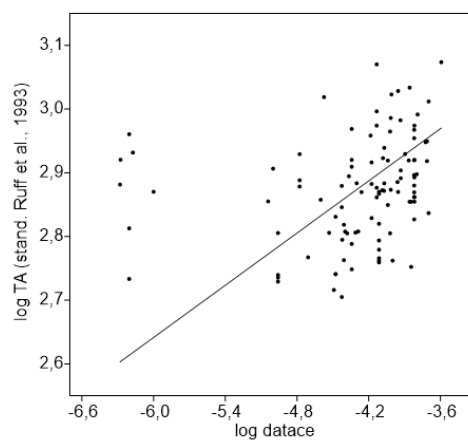


90.

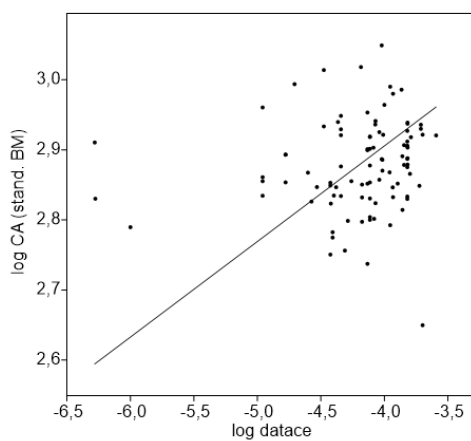
Graf 85 – 90. Změna robusticity (*TA*, *CA*, *J* stand. BM a Ruff et al., 1993) v čase u jedinců se známým odhadem věku dožití u F80% s regresní přímkou (RMA).



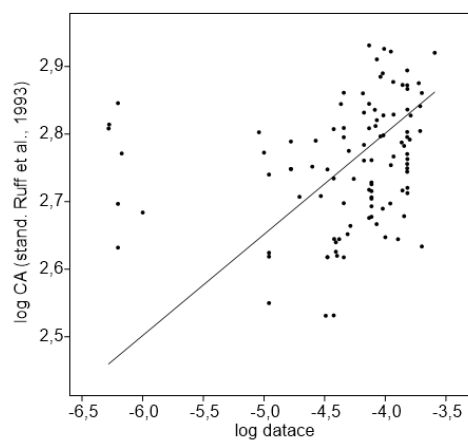
91.



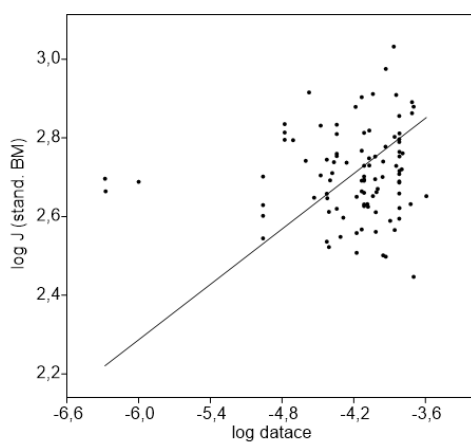
94.



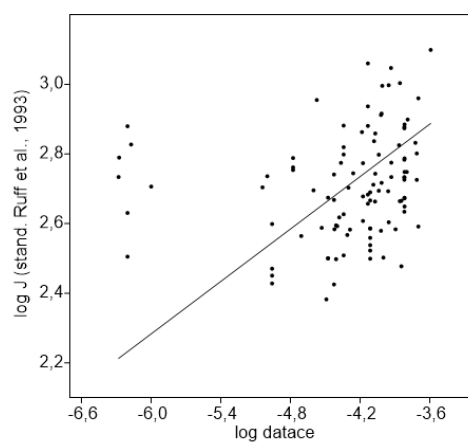
92.



95.



93.



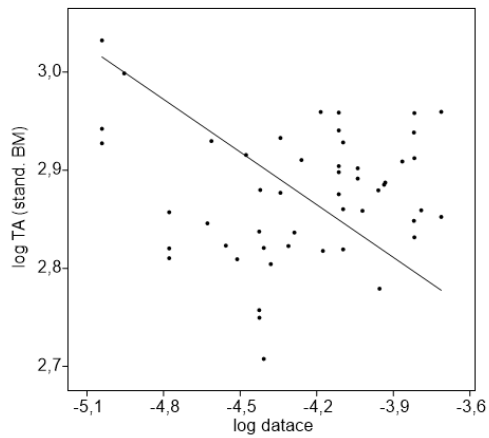
96.

Graf 91 – 96. Změna robusticity (TA, CA, J stand. BM a Ruff et al., 1993) v čase u všech jedinců u F80% s proloženou regresní přímkou (RMA).

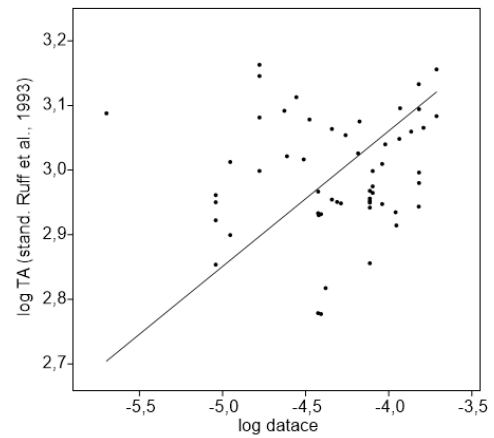
Regresní analýzy dat holenní kosti v 50% BML neukazují trend klesající robusticity v čase (tabulka 18; graf 97 - 108). Jediný významný vztah se vyskytuje u CA standardizované podle Ruff et al. (1993) u všech jedinců, kde se ale ukazuje, že CA s časem roste (RMA, CA:  $P = 0,029$ ), (tabulka 18).

Tabulka 18. Výsledky regresní analýzy (RMA) pro parametry robusticity v evoluci pro holenní kost v 50% BML.

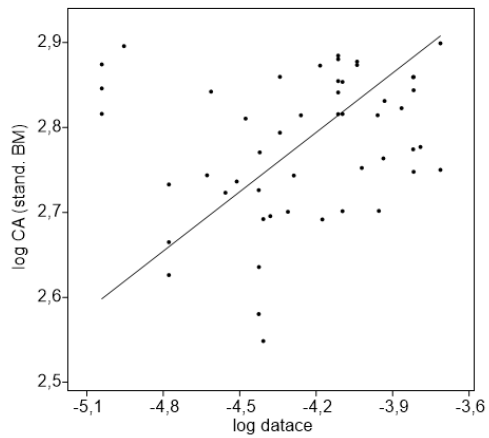
Standardizace BM								
Všichni jedinci	N	Sklon <sub>(a)</sub>	SE <sub>(a)</sub>	Úsek <sub>(b)</sub>	SE <sub>(b)</sub>	$r$	$r^2$	$p$
log TA vs log datace		-0,179	0,022	2,128	0,008	-0,030	0,001	0,808
log CA vs log datace	70	0,230	0,027	3,752	0,013	0,212	0,045	0,079
log J vs log datace		-0,337	0,041	1,267	0,030	-0,054	0,003	0,658
Jedinci se známým odhadem věku dožití								
log TA vs log datace		-0,179	0,026	2,113	0,012	-0,024	0,001	0,870
log CA vs log datace	50	0,233	0,033	3,773	0,020	0,202	0,041	0,160
log J vs log datace		-0,333	0,048	1,258	0,043	-0,017	0,000	0,906
Standardizace Ruff et al. (1993)								
Všichni jedinci	N	Sklon <sub>(a)</sub>	SE <sub>(a)</sub>	Úsek <sub>(b)</sub>	SE <sub>(b)</sub>	$r$	$r^2$	$p$
log TA vs log datace		0,177	0,020	3,753	0,008	0,117	0,014	0,306
log CA vs log datace	78	0,203	0,023	3,773	0,009	0,247	0,061	<b>0,029</b>
log J vs log datace		0,325	0,037	4,340	0,026	0,100	0,010	0,384
Jedinci se známým odhadem věku dožití								
log TA vs log datace		0,210	0,029	3,900	0,016	0,092	0,009	0,503
log CA vs log datace	55	0,234	0,031	3,905	0,018	0,246	0,060	0,070
log J vs log datace		0,378	0,052	4,574	0,051	0,066	0,004	0,634



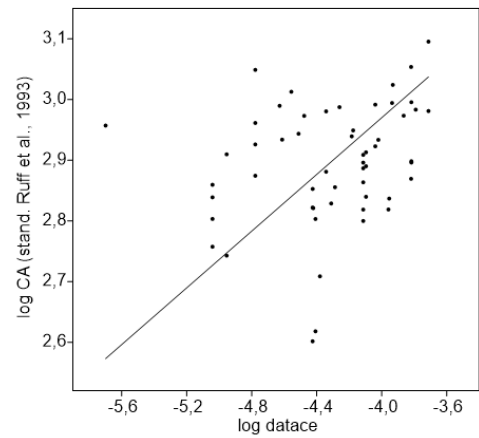
97.



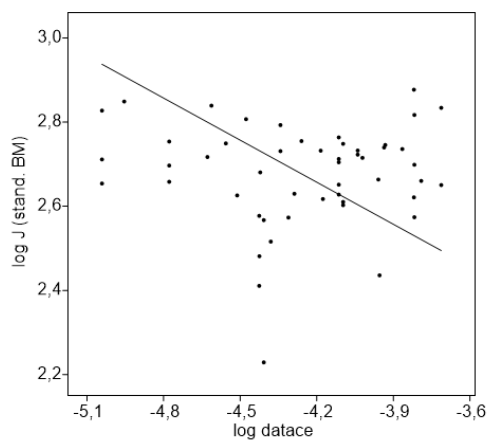
100.



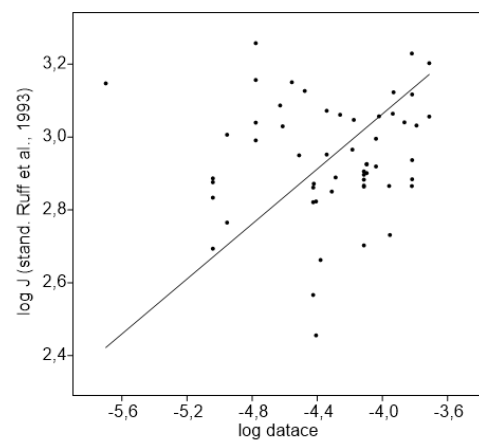
98.



101.

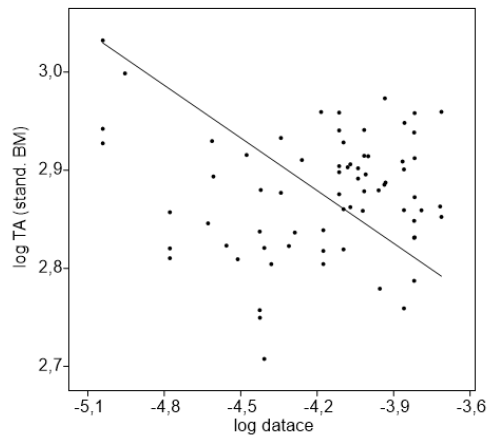


99.

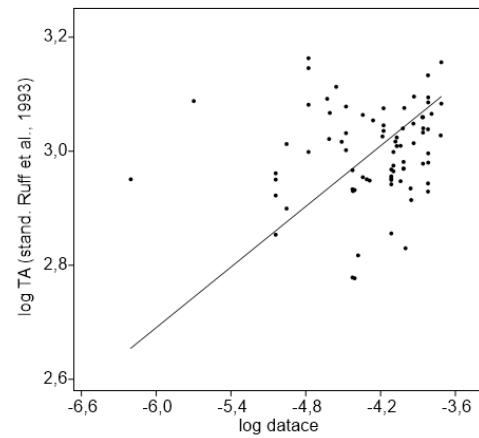


102.

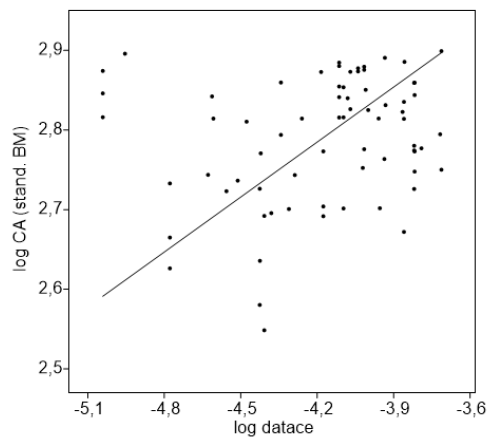
Graf 97 – 102. Změna robusticity (*TA*, *CA*, *J* stand. BM a Ruff et al., 1993) v čase u jedinců s odhadem věku dožití u T50% s proloženou regresní přímkou (RMA).



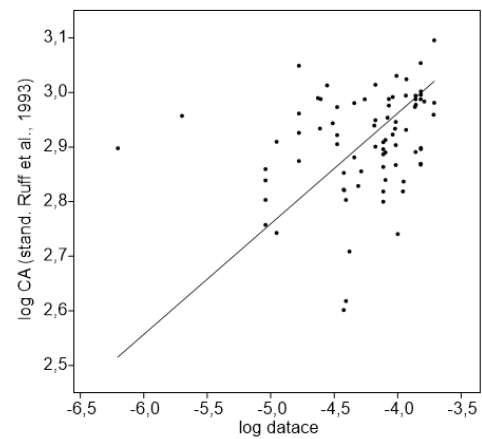
103.



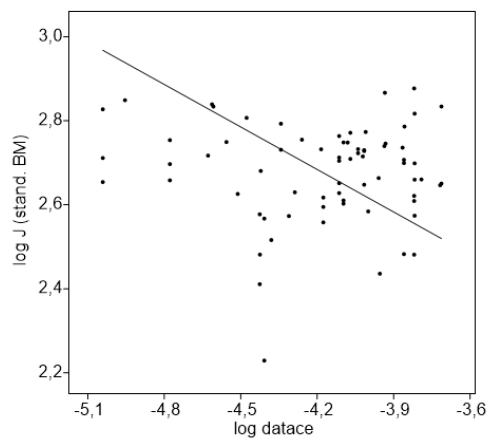
106.



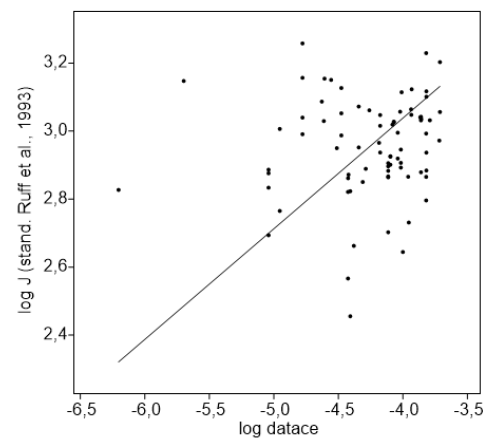
104.



107.



105.



108.

Graf 103 – 108. Změna robusticity (*TA*, *CA*, *J* stand. BM a Ruff et al., 1993) v čase u všech jedinců u T50% s proloženou regresní přímkou (RMA).

První nulová hypotéza se na základě analyzovaných dat zamítá. Ukazuje se, že věk významně ovlivňuje míru robusticity jedinců a projevuje se tendence k rostoucí robusticitě v dospělosti. Druhou nulovou hypotézu také nelze přijmout, klesající trend (Ruff et al., 1993) se nepodařilo zopakovat. Potvrzuje se alternativní hypotéza a ukazuje se trend zprvu klesající a poté rostoucí robusticity v daném časovém období. Třetí nulovou hypotézu se podařilo ověřit, ani v jednom časovém období nepřevládají jedinci jedné věkové kategorie. Vliv věku na časový trend v robusticitě se neprokázal.

## 7 DISKUSE

Pro analýzy trendu robusticity stehenní a holenní kosti v minulosti s přihlédnutím k věku jedinců byl shromážděn materiál postihující téměř 90 tisíc let od středního pleistocénu po počátek holocénu. Dohledat odhad věku dožití v dostupné literatuře se podařilo celkem u 79 jedinců se známými průřezovými charakteristikami. S ohledem na zachovalost a množství kosterního materiálu z období pleistocénu je velikost souboru relativně přijatelná a ani získané výsledky nejsou zcela zanedbatelné.

Porovnáním dat jedinců všech čtyř věkových skupin se ukazuje změna v robusticitě ovlivněná přibývajícím věkem u všech parametrů, přičemž nejvýrazněji se projevila u stehenní kosti v 50% BML u všech parametrů ( $TA$ ,  $CA$ ,  $J$ ), kde při standardizaci na BM vychází rozdíly i statisticky významně (ANOVA,  $P < 0,05$ ). Dochází k nárůstu robusticity u prvních tří kategorií a mírný pokles ve čtvrté kategorii. U těchto výsledků je zajímavé to, že se zdá, že po čtvrté dekádě se u jedinců zmenšuje i celková plocha průřezu těla kosti ( $TA$ ). U stehenní kosti v 80% BML je růst parametrů robusticity s věkem o něco méně výrazný. Nejlépe viditelný je růst  $TA$  a to od první až po čtvrtou věkovou skupinu. Holenní kost v 50% ukazuje podobné tendence všech parametrů jako stehenní kost v 50 % BML, tedy nárůst odolnosti kosti a následný pokles kolem čtyřicátého roku života.

Čtvrtá věková kategorie je poněkud problematická, neboť obsahuje nejmenší počet jedinců. Především u holenní kosti mohou být výsledky pro vývoj robusticity v pokročilejším věku méně relevantní. Fakt, že jedinců s odhadovaným věkem dožití přes 45 let je malý počet, odpovídá i tomu, že takto poměrně hodně starých jedinců bylo v pleistocénu méně (Caspari a Lee, 2004; Trinkaus, 2011; Bocquet-Appel a Degioanni, 2013).

Z boxplotů je změna s věkem patrná téměř ve všech případech. Z většiny grafů lze vyvodit rostoucí trend robusticity, kdy od rané dospělosti se zde vyskytuje tendence k zvyšování odolnosti kosti vůči mechanické zátěži až do období pozdní dospělosti, kdy je růst pozastaven a spíše začíná lehce klesat. Věk, ve kterém se růst pozastavuje, může odpovídat přibližně 45 letům, popř. celé čtvrté dekádě života. Navíc má první věková skupina ve všech analýzách nejnižší hodnoty robusticity. Tyto výsledky jsou v souladu s předchozími studiemi, ve kterých byl diskutován vliv věku na odolnost kostí (Martin a Atkinson, 1977; Ruff a Hayes, 1983; Ruff a Hayes, 1988), dokonce, celkem překvapivě, téměř přesně kopírují trendy, které popisují Ruff a Hayes (1983b). Ti pozorují u archeologické populace z Pecos Puebla konzistentní nárůst  $TA$ ,  $I_{max}$  a  $I_{min}$  po celý život jedinců a dále zvyšování  $CA$  do čtvrté dekády života a poté mírný pokles. Po čtyřicátém roce jedinců je endosteální resorpce větší než endosteální expanze (Ruff a Hayes, 1983b). Podle zákona o funkční adaptaci se kost po celý život remodeluje s tendencí k optimalizaci své struktury a to tak, aby byla co nejvíce odolná mechanickému zatížení, které na ni působí. U dolních končetin se robusticita dlouhých kostí neustále zvyšuje v důsledku permanentního osového zatížení, které na ně působí během jakéhokoliv pohybu či stojí na nohou (Lovejoy et al., 1976; Frost, 1985; Wolff, 1892; Trinkaus et al., 1994; Pearson a Lieberman, 2004; Ruff et al., 2006; Ruff, 2007)

V těchto i v následujících analýzách je patrný vliv standardizace dat. Oba přístupy přináší poněkud odlišné výsledky. Nejvýrazněji se projevil



způsob standardizace na výsledcích stehenní kosti v 80% BML a více u TA a CA, než u J. Nejmenší efekt měla standardizace u stehenní kosti v 50% BML. Hodnoty se ve většině případů liší pouze o málo, jen u několika jedinců se projeví výrazný rozdíl mezi oběma standardizacemi. Standardizace dat na BM je spolehlivější, neboť zohledňuje stavbu a proporcionalitu těla (Ruff, 2000; Marchi et al., 2006; Stock and Shaw, 2007; Ruff et al., 2012). Při výpočtech BM podle velikosti hlavice stehenní kosti i při počítání s výškou postavy a bikristální šíří je zohledněna mimojiné i šíře těla, zatímco přepočet pouze podle délky kosti šíří těla nezohledňuje (Ruff et al., 1991; McHenry, 1992; Grine et al., 1995; Auerbach and Ruff, 2004; Ruff et al., 1997; Ruff, 2000; Ruff et al., 2005; Marchi et al., 2006; Ruff et al., 2012). Jedinci, u kterých se vyskytuje velký rozdíl v jejich standardizovaných datech, budou pravděpodobně méně proporční, jejich šíře těla bude ovlivňovat výsledky standardizace podle BM. Tito jedinci pak mění výsledky anebo způsobují zneviditelnění některých tendencí a trendů robusticity.

Pokud předpokládáme vliv věku na míru robusticity stehenní a holenní kosti, můžeme dále uvažovat o případném efektu věku na trend klesající robusticity během pleistocénu a raného holocénu. Ze statistických testů, popisné statistiky i grafů s věkovými kategoriemi (graf 19 – 36) je patrné, že analýzy časových trendů v minulosti jsou ovlivněny různým stářím jedinců pouze minimálně a možná je neovlivňují vůbec. V grafickém znázornění vlivu věku jedinců na průřezové parametry je vidět, že ani v jedné věkové kategorii nepřevládají jedinci ani z jednoho časového období. V žádné kategorii nejsou data patřící jedincům pouze jednoho časového úseku, nýbrž jedinci všech časových období zabírají celkem rovnoměrně místa v jednotlivých věkových kategoriích. Kruskal–Wallisův test, který srovnává rozložení věkových skupin v jednotlivých obdobích pleistocénu, vychází nevýznamně u stehenní i u holenní kosti. Neobjevuje žádný rozdíl, který by se týkal věkových skupin uvnitř

pleistocenních a holocenních etap. Neprokázalo se tedy, že by věk jedinců mohl ovlivnit trend klesající robusticity v minulosti.

Další fází analýz byla snaha o rekonstrukci klesajícího trendu robusticity během pleistocénu a holocénu. Nejprve byly použity soubory s průřezovými daty stehenní a holenní kosti jedinců se známým odhadem věku dožití, tedy soubory, u kterých je pravděpodobné, že věk jedinců nemá významný efekt na případné časové trendy v robusticitě.

Očekávaný konstantní pokles v robusticitě dlouhých kostí dolních končetin (Ruff et al., 1993; Holt, 1999; Ruff, 2005, 2007, Trinkaus a Ruff, 2012) se ale v těchto souborech neprojevil. U stehenní kosti v 50% BML se významné rozdíly (ANOVA,  $P < 0,005$ ) v hodnotách všech průřezových parametrů jedinců jednotlivých období ukazují pouze při standardizaci na délku kosti (Ruff et al. 1993). Zároveň je významný i nárůst v hodnotách  $TA$ ,  $CA$  a  $J$  v období LUP/Mes. U stehenní kosti v 80% BML jsou výsledky méně významné, ale opět se ukazuje výraznější nárůst hodnot parametrů v LUP/Mes. Významný rozdíl se opět ukazuje jen při standardizaci na délku kosti (Ruff et al. 1993). Holenní kost ukazuje stejný trend jako stehenní kost, ale výsledné rozdíly mezi obdobími jsou významné při použití standardizace na BM a při sloučení jedinců z MP a MPMH/Nea do jedné skupiny i při standardizaci na délku kosti (Ruff et al. 1993). Ani v regresních analýzách se významný klesající trend neukázal ani u jednoho parametru u žádné z kostí. Naopak lze na základě těchto dat sledovat v celkovém měřítku spíše růst robusticity v období středního pleistocénu až raného holocénu. Především u stehenní kosti v 50% a 80% BML parametry  $TA$ ,  $CA$  a  $J$  standardizované na délku kosti (Ruff et al., 1993) vykazují vysoce významný trend rostoucích hodnot parametrů robusticity v tomto období (RMA,  $F_{50\%}: P < 0,001$ ;  $F_{80\%}: P < 0,005$ ). U holenní kosti nevychází žádný významný regresní vztah, nejspíše kvůli nižšímu počtu jedinců.

Nejlépe lze uvažovat o trendu v robusticitě v kontextu krabicových grafů. U stehenní i holenní kosti jedinců se známým odhadem věku se ukazuje, že oproti jedincům z raného a středního svrchního paleolitu byli pravděpodobně více robustní moderní lidé středního paleolitu a neandrtálci. Ovšem jedinci pozdního svrchního paleolitu a mezolitu mají hodnoty parametrů robusticity opět vysoké, vyšší než jedinci EUP/MUP a dokonce někdy vyšší než MPMH/Nea. Pokles v robusticitě mezi středním a pozdním pleistocénem není natolik překvapivý. V období středního pleistocénu žijí neandrtálci, kteří díky dlouhodobé adaptaci na chladné klima mají hyperpolární stavbu těla. Pearson (2000a, 2000b) dokládá zvyšující se robusticitu dlouhých kostí končetin v závislosti na působení ekogeografických pravidel. V chladnějším prostředí má kost tendenci mít vyšší robusticitu. Toto se v datech potvrzuje, neandrtálci mají relativně vysokou robusticitu kostí. Vzhledem k chladným podmínkám jsou i moderní lidé středního pleistocénu poměrně robustní. Důležitým faktorem je ale také vysoká mobilita těchto středně pleistocénních jedinců, která je spojena s životem v poměrně náročných přírodních podmínkách, s nelehkým způsobem obstarávání potravy, s méně pokročilou technologií apod. To vše vede k poměrně vysoké robusticitě dlouhých kostí končetin (Ruff et al., 1993; Holt, 1999; Pearson, 2000a, 2000b; Holt, 2003; Stock a Pfeiffer, 2004; Ruff, 2005, 2007; Holt a Formicola, 2008; Cartmill a Smith, 2011). U populací raného a středního svrchního paleolitu dochází k poklesu robusticity kostí. V tomto období anatomicky moderní člověk osidluje nová území a přichází do severnějších částí světa. V Evropě se objevuje před 40 – 30 tisíci lety na počátku svrchního paleolitu. Tyto populace nejsou adaptovány na chladné klima, využívají pokročilé technologie a jejich mobilita není tak vysoká, jako byla u jedinců středního pleistocénu (Conroy, 1997; Ruff et al., 1993; Holt, 1999; Pearson, 2000a, 2000b; Holt, 2003; Ruff, 2007; Cartmill a Smith, 2011). Z těchto důvodů je tedy možné sledovat pokles v robusticitě dlouhých kostí dolních končetin. Nárůst v robusticitě u jedinců LUP/Mes je pak ale v rozporu s většinou závěrů

z minulých studií (Ruff et al. 1993; Holt, 1999; Holt, 2003; Ruff, 2005, 2007; Trinkaus a Ruff, 2012), které ukazují výrazný pokles v robusticitě dlouhých kostí dolních končetin v období celého pozdního paleolitu. Holt (1999, 2003) dokládá, že se snižující se mobilitou v LUP, která je podložena archeologickou evidencí, se výrazně snižuje robusticita kostí. Naproti tomu ale Pearson (2000a, 2000b) naopak dochází k závěrům, že v tomto období robusticita spíše narůstá a to v důsledku adaptace na chladné podmínky v rámci ekogeografických pravidel. Lze tedy předpokládat, že zaznamenaný nárůst v robusticitě jedinců se známým odhadem věku dožití v této práci je důsledkem působení Bergmannova a Allenova pravidla, ale pro další vysvětlení bylo nutné soubor rozšířit.

Na základě výsledků analýz dat jedinců se známým odhadem věku byl soubor rozšířen o jedince pouze se známými průřezovými charakteristikami. Díky rozdílům ve významnosti ANOVY u stehenní a holenní kosti při použití různých standardizací a díky výsledkům regresních analýz je patrné, jaký vliv na výsledky má velikost souboru. Přestože se od sebe obě kosti počtem jedinců v jednotlivých obdobích výrazně neliší, i těchto několik jedinců navíc u stehenní kosti může mít vliv na výslednou sílu případného trendu v robusticitě, alespoň při standardizaci podle BM u ANOVY. Přidání jedinci rozšiřují škálu hodnot v jednotlivých etapách a ukazují poměrně vysokou variabilitu a je tedy otázkou, zda se nějaký trend může vůbec projevit. I to je důvod pro rozšíření základního souboru o další jedince, přestože není známý odhad jejich věku dožití.

Dalším důvodem pro rozšíření souboru je fakt, že jedinci v období LUP/Mes mají neočekávaně vysoké hodnoty průřezových parametrů a je tedy otázkou, zda se při navýšení počtu jedinců nejen v tomto období, ale především v předchozích obdobích, výsledný trend nezmění. Vliv na výsledky mohl mít nejen nízký počet jedinců, ale zároveň i nevhodný výběr jedinců, jež neodpovídá skutečné variabilitě původní populace a který mohl nadhodnocovat míru robusticity v tomto období.

Tento problém mohl samozřejmě nastat ve všech obdobích, nejen u LUP/Mes. Navýšením počtu jedinců se šance nevhodného výběru minimalizuje, avšak počet jedinců se nemůže o moc zvýšit vzhledem k omezenému materiálu, jak bylo diskutováno výše. Přinejmenším u LUP/Mes se ale ukázalo, že důvodem vysokých hodnot s nejvyšší pravděpodobností není nereprezentativní vzorek.

Do souboru byla tedy přidána data jedinců bez známého odhadu věku dožití. Do analýz pak bylo celkem zahrnuto 129 jedinců z období od raného pleistocénu až po počátek holocénu. U standardizace dat podle BM je problematické období raného pleistocénu, popř. středního pleistocénu, neboť tyto kategorie v případě standardizace na BM obsahují minimální počet jedinců. Důvodem je nemožný odhad BM u těchto několika nejstarších jedinců a jsou tedy zahrnuti do analýz pouze při standardizaci dat podle délky kosti (Ruff et al., 1993). Podobný problém je u holenní kosti, kde je také malý počet jedinců v období EP/MP u dat standardizovaných podle délky kosti (Ruff et al., 1993). U těchto kategorií se pak musí případné závěry formulovat opatrněji.

U stehenní kosti v 50% a 80% BML z analýz ANOVA vyplývá, že významně se liší především parametry standardizované podle Ruff et al. (1993) jedinců z období EUP/MUP a LUP/Mes. U holenní kosti v 50% BML se významné rozdíly v souboru vyskytují při standardizaci dat podle BM, nejspíše z toho důvodu, že chybí jedinci z nejstarších časových etap. Soubor je opět o něco menší než u stehenní kosti a scházejí právě data jedinců z raného a středního pleistocénu. Obecné schéma patrné z boxplotů (graf 55 – 72) je ale u všech parametrů stehenní a holenní kosti obdobné. Mírný klesající trend průřezových parametrů v období od raného pleistocénu do středního svrchního paleolitu, který je následován nárůstem hodnot parametrů v období pozdního svrchního paleolitu a mezolitu. V regresních analýzách se pak u stehenní kosti v 50% a 80% BML ukazuje významný rostoucí trend při standardizaci všech parametrů podle Ruff et al. (1993), (RMA, F50%:

$P < 0,05$ ; F80%:  $P < 0,005$ ). U holenní kosti vychází významný pozitivní regresní vztah (RMA, T50%:  $P < 0,05$ ) pouze u parametru CA standardizovaném také na délku kosti (Ruff et al., 1993).

U grafů regresních vztahů lze opět sledovat odlišnosti způsobené jinou standardizací. Rozdíl je nejvíce patrný u stehenní kosti v 50% BML, kde u standardizovaných dat na délku kosti (Ruff et al., 1993) vypadá prvotní pokles hodnot parametrů konstantněji a hodnoty v LUP/Mes jsou poměrně hodně vysoké, dosahují totiž průměrně nejvyšších hodnot z celého souboru (tabulka 1). Zatímco při standardizaci na BM není pokles během pleistocénu konstantní a jedinci v období LUP/Mes nedosahují tak vysokých hodnot. Průměrně nejvyšší hodnoty průřezových parametrů má skupina moderních lidí středního paleolitu a neandrtálců. Jedinci období LUP/Mes mají o něco nižší hodnoty (tabulka 1).

Tento rozdíl pravděpodobně způsobuje skupina neandrtálců. Oproti využití standardizace na BM jsou data standardizovaná podle délky kosti (Ruff et al., 1993) většiny neandrtálců podhodnocena. Přestože Ruff et al. (1993) vytvořil pro neandrtálce speciální výpočet, standardizace na délku kosti v tomto případě pravděpodobně příliš nereflektuje odlišnou tělesnou stavbu neandrtálců. Neandrtálci se vyznačují menší výškou postavy a větší tělesnou velikostí (BM), navíc mají vzhledem k tělu kratší končetiny (Ruff et al., 1993; Ruff, 1994; Pearson, 2000a, 2000b; Cartmill a Smith, 2011). Standardizovaná data se tedy liší, ale ne dramaticky.

Naopak tomu je u jedinců z období LUP/Mes. Zde se standardizovaná data vysoce liší. Vyšší hodnoty standardizovaných parametrů vychází u přepočtu hodnot podle délky kosti (Ruff et al., 1993) a nižší hodnoty při použití standardizace na BM. Pokud jsou jedinci pozdního svrchního paleolitu a mezolitu adaptováni na chladné podmínky poslední doby ledové a jejího maxima v důsledku působení Bergmannova a Allenova pravidla, pak je možné, že standardizace bez zohlednění šíře těla není relevantní. Tito jedinci žijí v extrémně chladném prostředí a lze

předpokládat, že jejich stavba těla se více podobala stavbě těla neandrtálců. Populacím pozdního svrchního paleolitu se snižuje výška postavy a roste šíře těla. Kromě klimatu se na těchto změnách podílí i změna přírodního prostředí a behaviorální změny lidí, např. změna techniky lovu, složení stravy, nebo změna genového toku mezi populacemi (Conroy, 1997; Holt, 1999; Pearson, 2000a, 2000b; Holt, 2003). Pokud se nezohlední odlišná proporcionalita těla, resp. kratší končetiny vzhledem k tělu, výsledky mohou být zkreslené. Při standardizaci podle Ruff et al. (1993) pak mohou být jedinci v robusticitě kostí nadhodnocováni.

Konstantní klesající trend (Ruff et al. 1993; Holt, 1999; Holt, 2003; Ruff, 2005, 2007; Trinkaus a Ruff, 2012) se ale ve výsledcích neukázal ani tentokrát u žádného z parametrů ani u jedné kosti. Nejen, že průřezové parametry jedinců datovaných do raného a středního pleistocénu nejsou obecně hodně vysoké, ale nejsou ani vyšší než tytéž parametry jedinců z mladšího období LUP/Mes. Kromě toho, že se neukazuje výjimečně vysoká robusticita v nejstarším období, se potvrzuje vysoká míra robusticity u jedinců v období LUP/Mes, tedy na přelomu pleistocénu a holocénu.

Rozdíl ve výsledcích této práce a v závěrech Ruff et al. (1993) mohou být způsobeny několika faktory. V první řadě to mohou být rozdíly v datech. Ruff et al. (1993) v analýzách počítají se souborem dat, který obsahuje pouze 22 jedinců z období pleistocénu, a porovnávají je s daty 322 recentních jedinců. Vynechání raného holocénu pak způsobí zdánlivě klesající trend v robusticitě. Dalším faktorem mohou být nepřesné hodnoty parametrů naměřené v roce 1993, které byly konfrontovány s daty získanými v roce 2012. Ruff a Trinkaus (2012) shromáždili velké množství dat týkající se robusticity pleistocénních jedinců a revidovali předchozí výzkumy. Mimo jiné poukazují na mírnější pokles robusticity (%CA) holenní kosti a na téměř nepatrné změny u stehenní kosti v 50%

BML. Nezahrnují však do studie žádné jedince z přelomu pleistocénu a holocénu.

Míra robusticity v raném a středním pleistocénu je převážně vyšší než v období raného a středního paleolitu. Lze předpokládat, že se snižující se mírou mobility, se zdokonalováním technologií, se zvětšováním kapacity mozku, se změnami ve způsobu života a v závislosti na typu obývaného prostředí se míra robusticity obecně snižovala. Vyšší míra robusticity u neandrtálců lze pak vysvětlit adaptací na klima s vysokou mírou mobility. Nižší robusticita jedinců EUP/MUP je spojena s nižším stupněm mobility moderních lidí, s vyspělými technologiemi a s nízkou adaptací na chladné klima (viz výše), (Conroy, 1997; Ruff et al., 1993; Holt, 1999; Pearson, 2000a, 2000b; Shackelford a Trinkaus, 2002; Holt, 2003; Stock a Pfeiffer, 2004; Ruff, 2005, 2007; Shackelford, 2007; Holt a Formicola, 2008; Cartmill a Smith, 2011). Tyto závěry korespondují do značné míry s předchozími výzkumy i s výsledky této práce.

Interpretace výsledků, které ukazují nárůst v robusticitě u jedinců v období LUP/Mes je komplikovanější. Jak již bylo několikrát poznamenáno, několik autorů pozoruje pokles v míře robusticity dlouhých kostí dolních končetin v období přechodu MUP k LUP a dále k mezolitu a současným populacím (Ruff et al., 1993; Holt, 1999, 2003; Shackelford, 2007; Holt a Formicola, 2008). Za hlavní důvod redukce robusticity se považuje nižší mobilita těchto mladších pozdně pleistocénních a raně holocénních populací, která je doložitelná archeologickou evidencí. Lidé v LUP čelili vysokému demografickému tlaku, žili v relativně nepříznivých podmínkách poslední doby ledové a byli nuceni zintenzivnit využívání zdrojů. V tomto období je dokumentovaná rostoucí sociální komplexita, rozvíjí se specializace, organizace a nové technologie. Dochází k regionální diversifikaci technokulturních komplexů a k redukci obývaných teritorií. Výsledkem všech těchto procesů je počátek zemědělství v neolitu. Tyto populace tedy byly výrazně méně mobilní



než populace EUP/MUP (Holt, 1999; Shackelford a Trinkaus, 2002; Holt, 2003; Shackelford, 2007; Holt a Formicola, 2008).

Holt (1999, 2003) pracuje s velice podobným souborem jedinců z období pozdního pleistocénu a mezolitu, jaký je použit v této práci. Data standardizuje tradičně podle hodnot BM. Tato práce obsahuje o několik jedinců více, jedná se o jedince z Jebel Sahaba a o dalších několik jedinců z raného svrchního paleolitu. Z výsledků této práce ale plyne, že jedinci v období LUP/Mes měli velice vysokou míru robusticity dlouhých kostí dolních končetin.

Na druhou stranu například Pearson (2000a, 2000b) dochází k alternativním závěrům, které s výsledky této práce korespondují více. Pearson (2000a, 2000b) pozoruje změny v robusticitě v závislosti na klimatu. Robusticitu definuje jednoduše jako poměr tloušťky těla a délky dlouhé kosti, v případě středu těla stehenní kosti:  $((A-P + M-L \text{ průměr}) / \text{bikondylární délka}) \times 100$ . Robusticita v tomto smyslu nejvíce odpovídá asi parametru *TA*. Na základě této definice analyzuje data z fosilního materiálu a zároveň i data několika recentních skupin z prostředí teplého a chladného klimatu. Dochází mimo jiné k tomu, že jedinci z gravettiénského období (EUP/MUP) mají nižší míru robusticity než jedinci z období magdalénienu, epigravettiénu i mezolitu (LUP/Mes). Robusticita u recentních populací pak klesá, ale ukazuje se, že jedinci adaptovaní na chladné klima jsou více robustní, než jedinci adaptovaní na teplé klima. V celkovém porovnání se ukazuje, že raně moderní lidé mají míru robusticity kostí podobnou té, která se objevuje u recentních populací z prostředí s teplým klimatem. Neandrtálci se zase neliší tolik od recentních populací z arktického prostředí. U moderní populace adaptované na chladné prostředí se pak ukazuje větší robusticita a masivnější kloubní konce než u jedinců z období EUP v Evropě. Podle Pearsona (2000a, 2000b) je masivní nárůst v robusticitě v období LUP způsoben adaptací na extrémně chladné podmínky, které byly v Evropě během vrcholu poslední doby ledové. Robusticita podléhá

ekogeografickým pravidlům, takže se tito LUP jedinci v důsledku změny klimatu přiblížili robusticitou dolních končetin neandrtálcům.

Anatomicky moderní člověk se objevuje v Evropě někdy na začátku svrchního paleolitu před 40 – 30 tisíci lety. Přichází z Afriky adaptovaný původně na teplé klima. Během dalšího vývoje v Evropě je vystaven chladnějším prostředí, které dosahuje extrému právě během LUP před asi 20 – 18 tisíci lety a na které se člověk postupně adaptuje (Conroy, 1997; Cartmill a Smith, 2011). Data z období EUP/MUP patří anatomicky moderním lidem převážně z Evropy. Svou robustitou dlouhých kostí dolních končetin se výrazně liší od neandrtálců, neboť se jedná o jedince, kteří se ještě nestačili adaptovat na chladné podmínky tak jako neandrtálci, kteří v chladném prostředí žili desetitisíce let. Zároveň se tito jedinci liší od raně a středně pleistocénních jedinců z Afriky a Asie, kteří jsou sice robustnější, ale pravděpodobně jsou robustnější díky vyšší mobilitě (Ruff et al., 1993; Holt, 1999, 2003). Nižší robustita u jedinců EUP/MUP může být důsledkem dlouhodobé adaptace na teplé klima, zároveň může být způsobena nižší mobilitou, popř. postupným zlepšováním technologií.

U jedinců LUP/Mes se naopak mohla více projevit adaptace na chladné klima. Data z období LUP/Mes použité v analýzách této práce patří, kromě jedinců z Jebel Sahaby, jedincům původem z Evropy. Evropské populace byly vystaveny chladným podmínkám po delší dobu, navíc se podnebí v LUP ještě více ochladilo (Conroy, 1997; Cartmill a Smith, 2011). Jedinci pozdního paleolitu nemuseli být nutně vysoce mobilní ani mobilnější než jejich předchůdci. Archeologická evidence ostatně nasvědčuje spíše tomu, že mobilita byla nižší, jak je popsáno výše (Holt, 1999; Shackelford a Trinkaus, 2002; Holt, 2003; Shackelford, 2007; Holt a Formicola, 2008).

Holocén začíná zároveň s další dobou meziledovou před asi 10 tisíci lety. Ke stabilizaci přírodních podmínek dochází asi před 5 tisíci lety,

kdy se teploty a hladina moří dají srovnat s dnešní situací. Tato práce neobsahuje data, která by mapovala vývoj v holocénu a ani není možné srovnání s moderním vzorkem. Výsledky jiných studií poskytují různá data. Například Ruff et al. (1993) vypočítali průměrnou robusticitu stehenní kosti v 50% BML moderních bílých Američanů ( $N = 322$ ;  $J = 445,3$ ), která je v porovnání s daty analyzovanými v této studii nižší než průměrná hodnota  $J$  jedinců LUP/Mes, ale vyšší než průměrná hodnota  $J$  jedinců EUP/MUP, a dokonce i jedinců středního a raného pleistocénu. Data jsou standardizována na délku kosti a tak lze tento průměr porovnat s daty této práce. Ruff et al. (1993) tato data srovnávali s 22 pleistocenními jedinci. Na základě dalších analýz všech dat docházejí k závěru, že robusticita se zmenšuje ve směru k současným populacím.

V porovnání s výsledky Pearsona (2000a, 2000b) by relativně vyšší hodnoty souboru bílých Američanů nebyly příliš překvapivé. Tato populace byla dlouhodobě adaptována spíše na chladné podmínky, takže i když je mobilita nízká, ponechávají si jedinci relativně vyšší robusticitu kostí. Pearson (2000a, 2000b) sice definuje robusticitu trochu jinak (viz výše), ale pozoruje podobnost recentních populací chladných oblastí s neandrtálci a recentních populací teplých oblastí s raně moderními lidmi počátku pozdního pleistocénu. Celkově robusticita u recentních populací klesá, ale vysoký podíl na utváření odolnosti kostí má klima a adaptace na chladné podnebí. Pomineme-li klimatické podmínky, dochází u moderních populací k výrazné redukci mobility a tedy obecně k poklesu robusticity.

Raději než o trendu klesající robusticity v minulosti by se spíše mělo uvažovat obecněji o robusticitě jako takové, v evoluci ovlivňované především dvěma faktory – mobilitou a klimatem. Ukazuje se, že oba vlivy hrály v minulosti významnou roli, ať už působily protichůdně nebo ne a výsledkem je kolísající vývoj robusticity dlouhých kostí dolních končetin.

## 8 ZÁVĚR

Úkolem práce bylo prověřit evoluční trend v robusticitě dlouhých kostí dolní končetiny. Za předpokladu že se robusticita s věkem jedince mění, by mohl mít věk zkoumaných jedinců efekt na evoluční trend redukce robusticity. Na základě analýz průřezových parametrů stehenní kosti v 50% a 80% BML a holenní kosti v 50% BML ( $TA$ ,  $CA$ ,  $J$ ) standardizovaných podle dvou metod lze dojít k těmto závěrům:

Za prvé byla potvrzena hypotéza, že robusticita se s věkem mění. Parametry  $TA$ ,  $CA$  a  $J$  se zvyšují s rostoucím věkem přibližně do čtvrté dekády života, poté se růst zastaví nebo začne mírně klesat. Toto se nejvíce projeví u stehenní kosti v 50% BML a u holenní kosti v 50% BML.

Druhým závěrem této práce je, že vývoj robusticity v minulosti nebyl konstantní a že byl ovlivňován především klimatickými faktory a mírou mobility jedinců v populacích. U žádného z parametrů ( $TA$ ,  $CA$ ,  $J$ ) se neukázal stálý klesající trend. Naopak hodnoty parametrů stoupaly v obdobích s chladným klimatem a klesaly se zmírňující se mírou mobility. Předpokládaný obecný pokles v robusticitě dlouhých kostí dolních končetin od minulých populací k moderním lidem se ukázal jako ne zcela přesný a ve skutečnosti komplikovanější.

Za třetí, není pravděpodobné, že by věk jedinců mohl ovlivnit výslednou trajektorii vývojové linie robusticity ( $TA$ ,  $CA$ ,  $J$ ) v minulosti. Rozložení jedinců jednotlivých věkových skupin nasvědčuje tomu, že ani v jednom časovém úseku nepřevažují pouze mladí, středně staří nebo pouze staří jedinci. Významný efekt na výsledný trend robusticity věk jedinců nemá.

Tyto závěry jsou založeny na předpokladu, že zkoumaná data jsou dostatečně reprezentativní. Zároveň se předpokládá, že odhady věku dožití jsou stanoveny správně a stejně tak datace jedinců a jejich parametry robusticity. Pro spolehlivější výsledky by bylo nutné mít více dat, popř. přesnější údaje o jedincích.

## 9 SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY A PRAMENŮ

Abbott S, Trinkaus E, Burr DB. 1996. Dynamic bone remodeling in later Pleistocene fossil hominids. *American Journal of Physical Anthropology* 99:585-601.

Allen JA. 1877. The influence of physical conditions in the genesis of species. *Radical Review* 1:108-140.

Auerbach BM, Ruff CB. 2004. Human body mass estimation: a comparison of "morphometric" and "mechanical" methods. *American Journal of Physical Anthropology* 125:331-342.

Bergmann C. 1847. Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. *Göttingen Studien* 3:595-708.

Bocquet-Appel JP, Degioanni A. 2013. Neanderthal demographic estimates. *Current Anthropology* 54:202-213.

Bräuer G. 1988. *Antropologie: Handbuch der vergleichenden Biologie des Menschen I*. Stuttgart: Fischer Verlag.

Brock SL, Ruff CB. 1988. Diachronic patterns of change in structural properties of the femur in the prehistoric American Southwest. *American Journal of Physical Anthropology* 75:113-127.

Brooks S, Suchey JM. 1990. Skeletal age determination based on the os pubis: a comparison of the Acsádi-Nemeskéri and Suchey-Brooks methods. *Human Evolution* 5:227-238.

Buckberry JL, Chamberlain AT. 2002. Age estimation from the auricular surface of the ilium: a revised method. *American Journal of Physical Anthropology* 119:231-239.

Cartmill M, Smith FH. 2011. *The human lineage*. 2. vyd. John Wiley & Sons.

Carlson KJ, Grine FE, Pearson OM. 2007. Robusticity and sexual dimorphism in the postcranium of modern hunter-gatherers from Australia. *American Journal of Physical Anthropology* 134:9-23.

Caspari R, Lee SH. 2004. Older age becomes common late in human evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101:10895-10900.

Conroy GC. 1997. *Reconstructing human origins: a modern synthesis*. New York: WW Norton.

Cowgill LW. 2010. The ontogeny of Holocene and Late Pleistocene human postcranial strength. *American Journal of Physical Anthropology* 141:16-37.

Cowgill LW, Hager LD. 2007. Variation in the development of postcranial robusticity: an example from Çatalhöyük, Turkey. *International Journal of Osteoarchaeology* 17:235-252.

Cowgill LW, Trinkaus E, Zeder MA. 2007. Shanidar 10: A middle paleolithic immature distal lower limb from Shanidar cave, Iraqi Kurdistan. *Journal of Human Evolution* 53:213-223.

Cowgill LW, Eleazer CD, Auerbach BM, Temple DH, Okazaki K. 2012. Developmental variation in ecogeographic body proportions. *American Journal of Physical Anthropology* 148:557-570.

Day MH, Leakey REF, Walker AC, Wood BA. 1975. New Hominids from East Rudolf, Kenya, I. *American Journal of Physical Anthropology* 42:461-476.

Formicola V. 2005. *Arene Candide, 1940-1942, 1970-1971. Catalogue of Italian Fossil Human Remains from the Palaeolithic to the Mesolithic*, Roma, Istituto Italiano di Antropologia.

Frost HM. 1985. The "new bone": Some anthropological potentials. *American Journal of Physical Anthropology* 28:211-226.

Gamble C. 1986. *The Palaeolithic Settlement of Europe*. Cambridge University Press.

Garn SM. 1970. *The earlier gain and the later loss of cortical bone, in nutritional perspective*. Springfield: Thomas.

Grine FE, Jungers WL, Tobias PV, Pearson OM. 1995. Fossil Homo femur from Berg Aukas, northern Namibia. *American Journal of Physical Anthropology* 97:151-185.

Hammer Ř, Harper DAT, Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4:9. [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm).

Holliday TW. 2002. Body size and postcranial robusticity of European Upper Paleolithic hominins. *Journal of Human Evolution*, 43:513-528.

Holt BM. 1999. Biomechanical evidence of decreased mobility in Upper Paleolithic and Mesolithic Europe. Ph.D. dissertation, University of Missouri-Columbia.

Holt BM. 2003. Mobility in Upper Paleolithic and Mesolithic Europe: Evidence from the lower limb. *American Journal of Physical Anthropology* 122:200-215.

Holt BM, Formicola V. 2008. Hunters of the Ice Age: The biology of Upper Paleolithic people. *American Journal of Physical Anthropology* 137:70-99.

Lieberman DE, Devlin MJ, Pearson OM. 2001. Articular area responses to mechanical loading: effects of exercise, age, and skeletal location. *American Journal of Physical Anthropology* 116:266-277.

Lieberman DE, Polk JD, Demes B. 2004. Predicting long bone loading from cross-sectional geometry. *American Journal of Physical Anthropology* 123:156-171.

Lovejoy CO. 1985. Dental wear in the Libben population: its functional pattern and role in the determination of adult skeletal age at death. *American Journal of Physical Anthropology* 68:47-56.

Lovejoy CO, Burstein AH, Heiple KG. 1976. The biomechanical analysis of bone strength: A method and its application to platycnemia. *American Journal of Physical Anthropology* 44:489-505.

Lund RE, Lund JR. 1983. Algorithm AS 190: Probabilities and upper quantiles for the studentized range. *Journal of the Royal Statistical Society C* 32:204-210.

Marchi D, Sparacello VS, Holt BM, Formicola V. 2006. Biomechanical approach to the reconstruction of activity patterns in Neolithic Western Liguria, Italy. *American Journal of Physical Anthropology* 131:447-455.

Martin RB, Atkinson PJ. 1977. Age and sex-related changes in the structure and strength of the human femoral shaft. *Journal of Biomechanics* 10:223-231.

Masset C. 1989. Age estimation on the basis of cranial sutures. In (M. Y. Iscan, Ed) *Age Markers in the Human Skeleton*. Springfield: Charles C. Thomas. p.71-103.

McHenry HM. 1992. Body size and proportions in early hominids. *American Journal of Physical Anthropology* 87:407-431.

Pearson OM. 2000a. Activity, Climate, and Postcranial Robusticity Implications for Modern Human Origins and Scenarios of Adaptive Change. *Current Anthropology* 41:569-607.



Pearson OM. 2000b. Postcranial remains and the origin of modern humans. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 9:229-247.

Pearson OM, Lieberman DE. 2004. The aging of Wolff's "law": ontogeny and responses to mechanical loading in cortical bone. *American Journal of Physical Anthropology* 125:63-99.

Press WH, Teukolsky SA, Vetterling WT, Flannery BP. 1992. *Numerical Recipes in C*. Cambridge University Press.

Ruff CB. 1987. Sexual dimorphism in human lower limb bone structure: relationship to subsistence strategy and sexual division of labor. *Journal of Human Evolution* 16:391-416.

Ruff CB. 1994. Morphological adaptation to climate in modern and fossil hominids. *American Journal of Physical Anthropology* 37:65–107.

Ruff CB. 2000. Body size, body shape, and long bone strength in modern humans. *Journal of Human Evolution* 38:269-290.

Ruff CB. 2005. Mechanical determinants of bone form: insights from skeletal remains. *Journal of Musculoskeletal and Neuronal Interactions* 5:202-212.

Ruff CB. 2007. Biomechanical analyses of archaeological human skeletons. In: Katzenberg MA, and Saunders SR, editors. *Biological Anthropology of the Human Skeleton*. New York: A John Wiley & Sons, Inc. p.71-102.

Ruff CB, Hayes WC. 1983a. Cross-sectional geometry of Pecos Pueblo femora and tibiae – A biomechanical investigation: I. Method and general patterns of variation. *American Journal of Physical Anthropology* 60:359-381.

Ruff CB, Hayes WC. 1983b. Cross-sectional geometry of Pecos Pueblo femora and tibiae – A biomechanical investigation: II. Sex, age, and side differences. *American Journal of Physical Anthropology* 60:383-400.

Ruff CB, Hayes WC. 1988. Sex differences in age-related remodeling of the femur and tibia. *Journal of Orthopaedic Research* 6:886–896.

Ruff CB, Scott WW, Liu AYC. 1991. Articular and diaphyseal remodeling of the proximal femur with changes in body mass in adults. *American Journal of Physical Anthropology* 86:397–413.

Ruff CB, Trinkaus E, Walker A, Larsen CS. 1993. Postcranial robusticity in Homo I: Temporal trends and mechanical interpretation. *American Journal of Physical Anthropology* 91:21-53.

Ruff CB, Walker A, Trinkaus E. 1994. Postcranial robusticity in Homo. III: ontogeny. *American Journal of Physical Anthropology* 93:35-54.

Ruff CB, Trinkaus E, Holliday TW. 1997. Body mass and encephalization in Pleistocene Homo. *Nature* 387:173-176.

Ruff CB, Niskanen M, Junno JA, Jamison P. 2005. Body mass prediction from stature and bi-iliac breadth in two high latitude populations, with application to earlier higher latitude humans. *Journal of Human Evolution*, 484:381-392.

Ruff CB, Holt B, Trinkaus E. 2006. Who's afraid of the big bad Wolff?: "Wolff's law" and bone functional adaptation. *American Journal of Physical Anthropology* 129:484-498.

Ruff CB, Holt BM, Niskanen M, Sládek V, Berner M, Garofalo E, Tompkins D. 2012. Stature and body mass estimation from skeletal remains in the European Holocene. *American Journal of Physical Anthropology* 148:601-617.

Shackelford LL. 2007. Regional variation in the postcranial robusticity of Late Upper Paleolithic humans. *American Journal of Physical Anthropology* 133:655-668.

Shackelford LL, Trinkaus E. 2002. Late Pleistocene human femoral diaphyseal curvature. *American Journal of Physical Anthropology* 118:359-370.

Sládek V, Berner M, Sailer R. 2006a. Mobility in Central European Late Eneolithic and Early Bronze Age: Femoral cross-sectional geometry. *American Journal of Physical Anthropology* 130(3):320-332.

Sládek V, Berner M, Sailer R. 2006b. Mobility in central European late Eneolithic and early Bronze Age: tibial cross-sectional geometry. *Journal of Archaeological Science* 33:470-482.

Smith FH. 1985. Continuity and change in the origin of modern *Homo sapiens*. *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie* 75:197-222.

Sparacello V, Marchi D. 2008. Mobility and subsistence economy: A diachronic comparison between two groups settled in the same geographical area (Liguria, Italy). *American Journal of Physical Anthropology* 136:485-495.

Stock JT. 2006. Hunter-Gatherer Postcranial Robusticity Relative to Patterns of Mobility, Climatic Adaptation, and Selection for Tissue Economy. *American Journal of Physical Anthropology* 131:194-204.

Stock J, Pfeiffer S. 2001. Linking structural variability in long bone diaphyses to habitual behaviors: Foragers from the southern African Later Stone Age and the Andaman Islands. *American Journal of Physical Anthropology* 115:337-348.

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 Original Research Article. *Journal of Archaeological Science* 31:999-1013.

Stock J, 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. *American Journal of Physical Anthropology* 134:412-423.

Streeter M, Stout S, Trinkaus E, Burr D. 2010. Brief communication: Bone remodeling rates in Pleistocene humans are not slower than the rates observed in modern populations: A reexamination of Abbott et al.(1996). *American Journal of Physical Anthropology* 141:315-318.

Trinkaus E. 2011. Late Pleistocene adult mortality patterns and modern human establishment. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108:1267-1271.

Trinkaus E, Ruff CB. 1999. Diaphyseal cross-sectional geometry of Near Eastern Middle Palaeolithic humans: the femur. *Journal of Archaeological Science* 26:409-424.

Trinkaus E, Ruff CB. 2012. Femoral and Tibial Diaphyseal Cross-Sectional Geometry in Pleistocene Homo. *PaleoAnthropology* 13-62.

Trinkaus E, Churchill SE, Ruff CB. 1994. Postcranial robusticity in Homo. II: Humeral bilateral asymmetry and bone plasticity. *American Journal of Physical Anthropology* 93:1-34.

Trinkaus E, Churchill SE, Ruff CB, Vandermeersch B. 1999. Long bone shaft robusticity and body proportions of the Saint-Césaire 1 Châtelperronian Neanderthal. *Journal of Archaeological Science* 26:753-773.

Tukey JW. 1953. The problem of multiple comparisons. Unpublished manuscript. In *The Collected Works of John W. Tukey VIII. Multiple Comparisons: 1948–1983* 1–300. Chapman and Hall, New York.

Turner RT. 2001. Skeletal adaptation to external loads optimizes mechanical properties: fact or fiction. *Current Opinion in Orthopaedics* 12:384–388.

Wescott DJ. 2006. Effect of mobility on femur midshaft external shape and robusticity. *American Journal of Physical Anthropology* 130:201-213.

Wolff J. 1892. *Das Gesetz der Transformation der Knochen*. Berlin: Hirschwald.

Zar JH. 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall.

## 10 RESUMÉ

Several authors (Ruff et al., 1993; Holt, 1999; Ruff, 2005, 2007; Trinkaus and Ruff, 2012) declare a decreasing robusticity trend of lower limb long bones within the genus *Homo* through time from the Early Pleistocene until present. This trend is usually interpreted as a consequence of decreasing levels of mobility and activity patterns, changes in lifestyle, and environmental factors (Ruff et al., 1993; Holt, 1999, 2003; Stock and Pfeiffer, 2004; Holt and Formicola, 2008; Sparacello and Marchi, 2008).

There is also evidence of increasing robusticity during the adult life of individuals (Garn, 1970; Martin and Atkinson, 1977; Ruff and Hayes, 1983b, 1988). This increase is caused by continuous bone remodelling which optimizes the structure of a bone to effectively resist any mechanical loading.

This thesis is aimed at exploring temporal trends in robusticity of lower limb long bones within the genus *Homo* in the Pleistocene and Early Holocene. The principle questions tested here is whether the consideration of age at death of Pleistocene and Holocene individuals can alter, in any way, the robusticity trends, given the fact that robusticity tends to increase over the individual lifespans.

The cross-sectional diaphyseal properties of the midshaft and proximal femur and midshaft tibia of Pleistocene and Early Holocene individuals together with the data on age at death are used to analyze changes in robusticity in relation to age and evolutionary time.

The results show increasing robusticity in adulthood until the fourth decade and then a slight decrease which conforms to the previously published results. However, no significant impact of the age at death to the robusticity trends was detected. In all of the temporal periods analyzed, there is a similar distribution of all age groups with even

distribution of younger and older individuals. The decreasing temporal trend of robusticity published by Ruff et al. (1993) was reviewed and could not be verified. Contrary to the expectations, it seems that the robusticity fluctuated in past populations, mainly as a consequence of changes in their mobility patterns and climate.

## 11 PŘÍLOHY

## Příloha 1. Seznam jedinců.

Období	Jedinec	Věk	Datace (BP)	Kost	Zdroj
EP	KNM-ER 1472		1910000	F50%, F80%	(Day et al., 1975; McHenry, 1991; Ruff et al., 1993; Trinkaus a Ruff, 2012)
EP	KNM-ER 1481a		1890000	F50%, F80%	(McHenry, 1991; Ruff et al., 1993; Trinkaus a Ruff, 2012)
EP	KNM-ER 1808		1600000	F50%, F80%	(Skinner, 1991; Trinkaus a Ruff, 2012)
EP	KNM-ER 736		1600000	F50%, F80%	(McHenry, 1991; Ruff et al., 1993; Trinkaus a Ruff, 2012)
EP	KNM-ER 803		1600000	F50%, F80%, T50%	(McHenry, 1991; Trinkaus a Ruff, 2012)
EP	KNM-ER 737		1490000	F50%, F80%	(McHenry, 1991; Trinkaus a Ruff, 2012)
EP	OH 28		1000000	F50%, F80%	(Ruff et al., 1993; Trinkaus a Ruff, 2012)
MP	Gesher-B.-Y. 1		780000	F50%, F80%	(Goren-Inbar et al., 1992; Goren-Inbar et al., 2000; Trinkaus a Ruff, 2012)
MP	Ain Maarouf		600000	F50%	(Geraads a Amani, 1997; Trinkaus a Ruff, 2012)
MP	Boxgrove 1	3	500000	T50%	(Streeter et al., 2001; Trinkaus a Ruff, 2012)
MP	Zhoukoudian 1		500000	F50%	(Shen et al., 2001; Shang et al., 2007; Trinkaus a Ruff, 2012)
MP	Broken Hill E690	4	300000	F50%, F80%	(Ruff et al. 1993; Trinkaus a Ruff, 2012)
MP	Broken Hill E691	4	300000	T50%	(Trinkaus, 2009; Trinkaus a Ruff, 2012)
MPMH	Qafzeh 8	3	90000	T50%	(Riel-Salvatore a Clark, 2001; Trinkaus a Ruff, 2012)
MPMH	Qafzeh 9	1	91000	F50%, F80%, T50%	(Rak, 1990; Riel-Salvatore a Clark, 2001; Trinkaus a Ruff, 2012)
MPMH	Skhul 4	4	91000	F50%, F80%, T50%	(Stringer et al., 1989; Riel-Salvatore a Clark, 2001; Trinkaus a Ruff, 2012)
MPMH	Skhul 5	3	91000	F50%, F80%, T50%	(Stringer et al., 1989; Riel-Salvatore a Clark, 2001; Trinkaus a Ruff, 2012)
MPMH	Skhul 6	2	91000	F50%, F80%, T50%	(Stringer et al., 1989; Abbott et al., 1996; Riel-Salvatore a Clark, 2001; Trinkaus a Ruff, 2012)
Nea	La Ferrassie 1	4	60000	F50%, F80%, T50%	(Riel-Salvatore a Clark, 2001; Trinkaus a Ruff, 2012)
Nea	La Ferrassie 2	2	60000	F50%, F80%, T50%	(Riel-Salvatore a Clark, 2001; Trinkaus a Ruff, 2012)
Nea	La Chapelle-aux-Saints 1	3	60000	F50%, F80%	(Trinkaus a Zimmerman, 1982; Trinkaus a Ruff, 2012)
Nea	Amud 1	2	51000	F50%, F80%, T50%	(Valladas et al., 1999; Riel-Salvatore a Clark, 2001; Trinkaus a Ruff, 2012)
Nea	Shanidar 2	2	46000	T50%	(Stewart, 1977; Abbott et al., 1996; Trinkaus a Ruff, 2012)
Nea	Shanidar 4	3	46000	F50%	(Stewart, 1977; Abbott et al., 1996; Trinkaus a Ruff, 2012)
Nea	Shanidar 5	3	46000	F50%	(Stewart, 1977; Abbott et al., 1996; Trinkaus a Ruff, 2012)



Nea	Shanidar 6	2	46000	F50%, T50%	(Stewart, 1977; Abbott et al., 1996; Trinkaus a Ruff, 2012)
Nea	Feldhofer 1		40000	F50%, F80%	(Schmitz et al., 2002; Trinkaus a Ruff, 2012)
Nea	Fond-de-Forêt 1		40000	F50%	(Abbott et al., 1996; Trinkaus a Ruff, 2012)
Nea	Palomas 96	1	40000	F50%, T50%	(Walker et al., 2011; Trinkaus a Ruff, 2012)
Nea	Spy 2	2	37500	F50%, F80%, T50%	(Riel-Salvatore a Clark, 2001; Semal et al., 2009; Trinkaus a Ruff, 2012)
Nea	Tabun 1	2	34000	F50%, F80%, T50%	(Abbott et al., 1996; Trinkaus a Ruff, 2012)
EUP/MUP	Mladeč 27		31000	F50%, F80%	(Wild et al., 2005; Trinkaus a Ruff, 2012)
EUP/MUP	Cro-Magnon 1	3	30000	F50%, F80%, T50%	(Holt, 1999; Riel-Salvatore a Clark, 2001; Gambier et al., 2006; Trinkaus a Ruff, 2012)
EUP/MUP	Cro-Magnon 2	2	30000	F50%, F80%	(Holt, 1999; Riel-Salvatore a Clark, 2001; Gambier et al., 2006; Trinkaus a Ruff, 2012)
EUP/MUP	Cro-Magnon 4322		30000	F50%, F80%	(Holt, 1999; Trinkaus a Ruff, 2012)
EUP/MUP	Cro-Magnon 4324		30000	F50%	(Holt, 1999; Trinkaus a Ruff, 2012)
EUP/MUP	Cro-Magnon 4330		30000	T50%	(Holt, 1999; Trinkaus a Ruff, 2012)
EUP/MUP	Cro-Magnon 4332		30000	T50%	(Holt, 1999; Trinkaus a Ruff, 2012)
EUP/MUP	Dolní Věstonice 13	1	26640	F50%, F80%, T50%	(Holt, 1999; Riel-Salvatore a Clark, 2001; Trinkaus a Svoboda, 2006; Trinkaus a Ruff, 2012)
EUP/MUP	Dolní Věstonice 14	1	26640	F50%, F80%, T50%	(Holt, 1999; Riel-Salvatore a Clark, 2001; Trinkaus a Svoboda, 2006; Trinkaus a Ruff, 2012)
EUP/MUP	Dolní Věstonice 15	2	26640	T50%	(Holt, 1999; Riel-Salvatore a Clark, 2001; Trinkaus a Svoboda, 2006; Trinkaus a Ruff, 2012)
EUP/MUP	Tianyuan 1	3	26640	F80%, T50%	(Holt, 1999; Shang et al., 2007)
EUP/MUP	Paviland 1	2	26400	F50%, F80%, T50%	(Oakley, 1971; Holt, 1999; Trinkaus a Ruff, 2012)
EUP/MUP	Dolní Věstonice 3	3	25570	F50%, F80%, T50%	(Holt, 1999; Riel-Salvatore a Clark, 2001; Trinkaus a Svoboda, 2006; Trinkaus a Ruff, 2012)
EUP/MUP	Dolní Věstonice 16	4	25570	F50%, F80%, T50%	(Holt, 1999; Riel-Salvatore a Clark, 2001; Trinkaus a Svoboda, 2006; Trinkaus a Ruff, 2012)
EUP/MUP	Pavlov 1	3	25000	F50%, F80%	(Riel-Salvatore a Clark, 2001; Trinkaus a Svoboda, 2006; Trinkaus a Ruff, 2012)
EUP/MUP	Sunghir 1	4	24000	F50%, F80%, T50%	(Trinkaus a Buzhilova, 2012; Trinkaus a Ruff, 2012)
EUP/MUP	Sunghir 4		24000	F50%	(Mednikova a Trinkaus, 2001; Trinkaus a Ruff, 2012)
EUP/MUP	Paglicci 25	1	23215	F50%, F80%	(Manolis a Mallegni, 1996; Holt, 1999; Trinkaus a Ruff, 2012)
EUP/MUP	Barma Grande 2		22000	F50%, F80%	(Holt, 1999; Trinkaus a Ruff, 2012)
EUP/MUP	Grotte des Esfantes 4		22000	F50%, F80%	(Holt, 1999; Trinkaus a Ruff, 2012)
EUP/MUP	Parabita 1	2	22000	F50%, F80%, T50%	(Holt, 1999; Riel-Salvatore a Clark, 2001; Trinkaus a Ruff, 2012)
EUP/MUP	Parabita 2	2	22000	F50%, F80%, T50%	(Holt, 1999; Riel-Salvatore a Clark, 2001; Trinkaus a Ruff, 2012)
EUP/MUP	Rochette 2		22000	F50%, F80%	(Holt, 1999; Trinkaus a Ruff, 2012)

EUP/MUP	Arene Candide 1	1	20470	F50%, F80%, T50%	(Sergi et al., 1971; Holt, 1999; Trinkaus a Ruff, 2012)
EUP/MUP	Nahal En-Gev 1		20000	F50%, F80%	(Holt, 1999; Trinkaus a Ruff, 2012)
EUP/MUP	Ohalo 2	3	19400	F50%, F80%, T50%	(Hershkovitz et al., 1995; Holt, 1999; Trinkaus a Ruff, 2012)
EUP/MUP	Neuessing 2	2	18200	F50%, F80%, T50%	(Gieseler, 1971; Holt, 1999)
EUP/MUP	St. Germain-la-Riviere 4	1	15300	F50%, F80%, T50%	(Holt, 1999; Gambier et al., 2002; Trinkaus a Ruff, 2012)
EUP/MUP	Minatogawa 1	2	15000	F50%, F80%, T50%	(Suzuki a Hanihara, 1982; Trinkaus a Ruff, 2012)
EUP/MUP	Minatogawa 2		15000	F50%, F80%	(Suzuki a Hanihara, 1982; Trinkaus a Ruff, 2012)
EUP/MUP	Minatogawa 3		15000	F50%, F80%, T50%	(Suzuki a Hanihara, 1982; Trinkaus a Ruff, 2012)
EUP/MUP	Minatogawa 4		15000	F50%, T50%	(Suzuki a Hanihara, 1982; Trinkaus a Ruff, 2012)
LUP/Mes	Bruniquel 24	1	13600	F50%, F80%, T50%	(Sergi et al., 1971; Holt, 1999)
LUP/Mes	Cap Blanc 1	1	13600	F50%, F80%, T50%	(Sergi et al., 1971; Holt, 1999)
LUP/Mes	Chancelade	3	13600	F50%, F80%	(Sergi et al., 1971; Holt, 1999)
LUP/Mes	Oberkassel 1	4	13600	F50%, F80%, T50%	(Gieseler, 1971; Holt, 1999)
LUP/Mes	Oberkassel 2	1	13600	F50%, F80%	(Gieseler, 1971; Holt, 1999)
LUP/Mes	Jebel Sahaba 117-4	3	13000	F50%, F80%	(Shackelford, osobní komunikace)
LUP/Mes	Jebel Sahaba 117-10	2	13000	F50%, F80%	(Shackelford, osobní komunikace)
LUP/Mes	Jebel Sahaba 117-19	4	13000	F50%, F80%	(Shackelford, osobní komunikace)
LUP/Mes	Jebel Sahaba 117-20	3	13000	F50%	(Shackelford, osobní komunikace)
LUP/Mes	Jebel Sahaba 117-22	2	13000	F50%, F80%, T50%	(Shackelford, osobní komunikace)
LUP/Mes	Jebel Sahaba 117-28	2	13000	F50%, F80%	(Shackelford, osobní komunikace)
LUP/Mes	Jebel Sahaba 117-29	3	13000	T50%	(Shackelford, osobní komunikace)
LUP/Mes	Jebel Sahaba 117-38	3	13000	F50%, F80%, T50%	(Shackelford, osobní komunikace)
LUP/Mes	Jebel Sahaba 117-39	3	13000	F50%, F80%, T50%	(Shackelford, osobní komunikace)
LUP/Mes	Jebel Sahaba 117-40	3	13000	F80%, T50%	(Shackelford, osobní komunikace)
LUP/Mes	Grotte-des-Enfants 3		12200	F50%, F80%	(Holt, 1999)
LUP/Mes	Riparo Tagliente		12040	F50%, F80%, T50%	(Holt, 1999)
LUP/Mes	Romanelli 1		11800	F50%, F80%	(Holt, 1999)
LUP/Mes	Arene Candide 4		11750	F50%, F80%, T50%	(Holt, 1999; Formicola, 2005)
LUP/Mes	Arene Candide 10		11750	F50%, F80%, T50%	(Holt, 1999; Formicola, 2005)

LUP/Mes	Arene Candide 12		11750	F50%	(Holt, 1999; Formicola, 2005)
LUP/Mes	Romito 3	2	10960	F50%, F80%, T50%	(Mallegni a Fabbri, 1995; Holt, 1999)
LUP/Mes	Romito 4	1	10960	F50%, F80%, T50%	(Mallegni a Fabbri, 1995; Holt, 1999)
LUP/Mes	Rochereil	4	10500	F50%, F80%, T50%	(Genet-Varcin, 1979; Holt, 1999)
LUP/Mes	San Teodoro		10500	F50%, F80%	(Holt, 1999)
LUP/Mes	Uzzo 2		10370	T50%	(Holt, 1999)
LUP/Mes	Uzzo 5		10370	F50%, F80%, T50%	(Holt, 1999)
LUP/Mes	Uzzo 7		10370	F50%, F80%, T50%	(Holt, 1999)
LUP/Mes	Riparo Continenza		10230	F50%, F80%, T50%	(Holt, 1999)
LUP/Mes	Veyrier 1		10000	F50%, F80%, T50%	(Holt, 1999)
LUP/Mes	Gough's Cave 1	2	9100	F50%, F80%, T50%	(Holt, 1999; Trinkaus et al., 2003)
LUP/Mes	Koelbjerg	1	9000	F50%, F80%, T50%	(Holt, 1999; <a href="http://archive.archaeology.org/online/features/bo/g/koelbjerg.html">http://archive.archaeology.org/online/features/bo/g/koelbjerg.html</a> )
LUP/Mes	Uzzo2		9000	F50%, F80%	(Holt, 1999)
LUP/Mes	Molara 2		8600	F50%, F80%, T50%	(Holt, 1999)
LUP/Mes	Culoz 1	4	8550	F50%, F80%, T50%	(Newell et al., 1979; Holt, 2003, 1999)
LUP/Mes	Culoz 2	2	8550	F50%, F80%, T50%	(Newell et al., 1979; Holt, 2003, 1999)
LUP/Mes	Rastel	2	8450	F50%, F80%, T50%	(Newell et al., 1979; Holt, 1999)
LUP/Mes	Vatte di Zambana	3	7860	F50%, F80%	(Alessio et al., 1983; Holt, 1999)
LUP/Mes	Mondeval	3	7330	F50%, F80%, T50%	(Alciati et al., 1993; Holt, 1999)
LUP/Mes	Gramat 1	1	7220	F50%, F80%	(Newell et al., 1979; Holt, 1999)
LUP/Mes	Loschbour		7205	F50%, F80%, T50%	(Holt, 1999)
LUP/Mes	Moita de Sebastiao 7		7000	F50%, F80%, T50%	(Holt, 1999)
LUP/Mes	Moita de Sebastiao 18		7000	F50%, T50%	(Holt, 1999)
LUP/Mes	Moita de Sebastiao 31		7000	F50%, F80%, T50%	(Holt, 1999)
LUP/Mes	Muge Arruda 3		6600	F50%, F80%	(Holt, 1999)
LUP/Mes	Téviéc 3	1	6600	F50%, F80%, T50%	(Newell, 1979; Holt, 1999; Schulting a Richards, 2001)
LUP/Mes	Téviéc 4	1	6600	F50%, F80%, T50%	(Newell, 1979; Holt, 1999; Schulting a Richards, 2001)
LUP/Mes	Téviéc 7	3	6600	F50%, F80%	(Newell, 1979; Holt, 1999; Schulting a Richards, 2001)
LUP/Mes	Téviéc 8	2	6600	F50%, F80%	(Newell, 1979; Holt, 1999; Schulting a Richards, 2001)

LUP/Mes	Téviéc 9	2	6600	F50%, F80%	(Newell, 1979; Holt, 1999; Schulting a Richards, 2001)
LUP/Mes	Téviéc 11	2	6600	F50%, F80%, T50%	(Newell, 1979; Holt, 1999; Schulting a Richards, 2001)
LUP/Mes	Téviéc 16	2	6600	F50%, F80%, T50%	(Newell, 1979; Holt, 1999; Schulting a Richards, 2001)
LUP/Mes	Hoedic 1		6575	F50%, F80%	(Holt, 1999)
LUP/Mes	Hoedic 4		6575	F50%, F80%	(Holt, 1999)
LUP/Mes	Hoedic 5	2	6575	F50%, F80%, T50%	(Newell, 1979; Holt, 1999; Schulting a Richards, 2001)
LUP/Mes	Hoedic 6	2	6575	F50%, F80%, T50%	(Newell, 1979; Holt, 1999; Schulting a Richards, 2001)
LUP/Mes	Hoedic 8	1	6575	F50%, F80%, T50%	(Newell, 1979; Holt, 1999; Schulting a Richards, 2001)
LUP/Mes	Hoedic 9		6575	T50%	(Holt, 1999)
LUP/Mes	Birmatten	3	6290	F50%, F80%	(Sedlmeier a Kaufmann, 1996; Holt, 1999)
LUP/Mes	Korsor Glas	3	6180	F50%, F80%, T50%	(Newell et al., 1979; Holt, 1999)
LUP/Mes	Sejro		5300	F50%, F80%, T50%	(Holt, 1999)
LUP/Mes	Dragsholm A	1	5160	F50%, F80%, T50%	(Holt, 1999; Price et al., 2007)
LUP/Mes	Dragsholm B	3	5160	F50%, F80%, T50%	(Holt, 1999; Price et al., 2007)
LUP/Mes	Bottendorf		5000	F50%, F80%	(Holt, 1999)
LUP/Mes	Vaegenso		5000	F50%, F80%	(Holt, 1999)
LUP/Mes	Bloksberg		3915	F50%, F80%	(Holt, 1999)

---

## **Příloha 2. Literatura k seznamu jedinců.**

Abbott S, Trinkaus E, Burr DB. 1996. Dynamic bone remodeling in later Pleistocene fossil hominids. *American Journal of Physical Anthropology* 99:585-601.

Alciati G, Cattani L, Font AF, Gerhardinger E, Guerreschi A, Milliken S, Mozzi P, Rowley-Conwy P. 1993. Mondeval de Sora: a high altitude Mesolithic campsite in the Italian Dolomites. *Preistoria Alpina* 28:351-366.

Alessio M, Allegri L, Bella F, Broglio A, Calderoni G, Cortesi C, Turi B. 1983. C Datings of Three Mesolithic Series of Trento Basin in the Adige Valley (Vatte di Zambana, Pradestel, Romagnano) and Comparisons with Mesolithic Series of Other Regions in *Atti della Tavola Rotonda Internazionale Il popolamento delle Alpi in età mesolitica, VIII-V millennio a. C., Trento 26-29 luglio 1983*. *Preistoria Alpina Trento* 19:245-254.

Day MH, Leakey REF, Walker AC, Wood BA. 1975. New Hominids from East Rudolf, Kenya, I. *American Journal of Physical Anthropology* 42:461-476.

Gambier D, Bruzek J, Murail P, and Houët F. 2002. Révision du sexe du squelette magdalénien de Saint-Germain-la-Rivière (Gironde, France). *PALEO. Revue d'archéologie préhistorique* 14:205-212.

Gambier D, Bruzek J, Schmitt A, Houët F, and Murail P. 2006. Révision du sexe et de l'âge au décès des fossiles de Cro-Magnon (Dordogne, France) à partir de l'os coxal. *Comptes Rendus Palevol* 5:735-741.

Genet-Varcin E. 1979. *Éléments de primatologie: Les hommes fossiles: découvertes et travaux depuis dix années*. Boubée, Paris.

Geraads D, Amani F. 1997. La faune du gisement à *Homo erectus* de l'Aïn Maarouf, près de El Hajeb (Maroc). *L'Anthropologie* 101:522-530.

Gieseler W. 1971. Germany. In: Oakley KP, Campbell BG, and Molleson TI. editors. Catalogue Of Fossil Hominids. Trustees of the British Museum (Natural History), London. p. 200-201.

Goren-Inbar N, Belitzky S, Verosub K, Werker E, Kislev M, Heimann A, Rosenfield A. 1992. New discoveries at the middle Pleistocene Acheulian site of Gesher Benot Ya'aqov, Israel. *Quaternary Research* 38:117-128.

Goren-Inbar N, Feibel CS, Verosub KL, Melamed Y, Kislev ME, Tchernov E, Saragusti I. 2000. Pleistocene milestones on the out-of-Africa corridor at Gesher Benot Ya'aqov, Israel. *Science* 289:944-947.

Hershkovitz I, Speirs MS, Frayer D, Nadel D, Wish-Baratz S, Arensburg B. 1995. Ohalo II H2: A 19,000-year-old skeleton from a water-logged site at the Sea of Galilee, Israel. *American Journal of Physical Anthropology* 96:215–234.

Holt BM. 1999. Biomechanical evidence of decreased mobility in Upper Paleolithic and Mesolithic Europe. Ph.D. dissertation, University of Missouri-Columbia.

Holt BM. 2003. Mobility in Upper Paleolithic and Mesolithic Europe: Evidence from the lower limb. *American Journal of Physical Anthropology* 122:200-215.

<http://archive.archaeology.org/online/features/bog/koelbjerg.html>;  
15.4.2014

Mallegni F, Fabbri PF. 1995. The human skeletal remains from the Upper Palaeolithic burials found in Romito cave (Papasidero, Cosenza, Italy). *Bulletins et mémoires de la Société d'anthropologie de Paris* 7:99-137.

Manolis SK, Mallegni FF. 1996. The Gravettian fossil hominids of Italy. *Anthropologie* 34:99-108.

McHenry HM. 1991. Femoral lengths and stature in Plio-Pleistocene hominids. *American Journal of Physical Anthropology* 85:149–158.

Mednikova M, Trinkaus, E. 2001. Femoral midshaft diaphyseal cross-sectional geometry of the Sunghir 1 and 4 Gravettian human remains. *Anthropologie* 39:103-108.

Newell RR, Constandse-Westermann TS, Meiklejohn C. 1979. The skeletal remains of Mesolithic man in western Europe: An evaluative catalogue. *Journal of Human Evolution* 8:1–228.

Oakley KP. 1971. *Biological Sciences: Radiocarbon Dating of Proto-Solutrean in Wales.*

Price TD, Ambrose SH, Bennike P, Heinemeier J, Noe-Nygaard N, Petersen EB, Petersen PV, Richards MP. 2007. New information on the stone age graves at Dragsholm, Denmark. *Acta Archaeologica* 78:193–219.

Rak Y. 1990. On the differences between two pelvises of Mousterian context from the Qafzeh and Kebara caves, Israel. *American Journal of Physical Anthropology* 81:323–332

Riel-Salvatore J, Clark, GA. 2001. Grave markers - Middle and early Upper Paleolithic burials and the use of chronology in contemporary Paleolithic research. *Current Anthropology* 42:449-479.

Ruff CB, Trinkaus E, Walker A, Larsen CS. 1993. Postcranial robusticity in Homo I: Temporal trends and mechanical interpretation. *American Journal of Physical Anthropology* 91:21-53.

Sedlmeier J, Kaufmann B. 1996. Die mesolithische bestattung in der Birmatten-Basisgrotte (Nenzlingen BL). *Archäologie der Schweiz* 19:140-145.

Semal P, Rougier H, Crevecoeur I, Jungels C, Flas D, Hauzeur A, van der Plicht J. 2009. New data on the late Neandertals: direct dating of the Belgian Spy fossils. *American Journal of Physical Anthropology* 138:421-428.

Sergi S, Cardini L, Leonardi P. 1971. Italy. In: Oakley KP, Campbell BG, and Molleson TI. editors. *Catalogue Of Fossil Hominids*. Trustees of the British Museum (Natural History), London. p.248-249.

Shackelford LL. 2014. Osobní komunikace.

Shang H, Tong H, Zhang S, Chen F, Trinkaus E. 2007. An early modern human from Tianyuan Cave, Zhoukoudian, China. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104:6573-6578.

Shen G, Ku TL, Cheng H, Edwards RL, Yuan Z, Wang Q. 2001. High-precision U-series dating of Locality 1 at Zhoukoudian, China. *Journal of Human Evolution* 41:679-688.

Schulting RJ, Richards MP. 2001. Dating women and becoming farmers: new palaeodietary and AMS dating evidence from the Breton Mesolithic cemeteries of Tévéc and Hoëdic. *Journal of Anthropological Archaeology* 20:314-344.

Schmitz RW, Serre D, Bonani G, Feine S, Hillgruber F, Krainitzki H, Pääbo S. 2002. The Neandertal type site revisited: interdisciplinary investigations of skeletal remains from the Neander Valley, Germany. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99:13342-13347.

Skinner M. 1991. Bee brood consumption: an alternative explanation for hypervitaminosis A in KNM-ER 1808 (*Homo erectus*) from Koobi Fora, Kenya. *Journal of Human Evolution* 20:493-503.



Stewart TD. 1977. The Neanderthal skeletal remains from Shanidar Cave, Iraq: A summary of findings to date. *Proceedings of the American Philosophical Society*:121-165.

Streeter M, Stout SD, Trinkaus E, Stringer CB, Roberts MB, and Parfitt SA. 2001. Histomorphometric age assessment of the Boxgrove 1 tibial diaphysis. *Journal of human evolution* 40:331-338.

Stringer CB, Grün R, Schwarcz HP, Goldberg P. 1989. ESR dates for the hominid burial site of Es Skhul in Israel. *Nature* 338:756-758.

Suzuki H, Hanihara K. editors. 1982. *The Minatogawa man: the Upper Pleistocene man from the island of Okinawa (19)*. University of Tokyo Press.

Trinkaus E. 2009. The human tibia from Broken Hill, Kabwe, Zambia. *PaleoAnthropology* 2009:145-165.

Trinkaus E, Zimmerman MR. 1982. Trauma among the Shanidar Neandertals. *American Journal of Physical Anthropology* 57:61–76.

Trinkaus E, Svoboda J. 2006. *Early modern human evolution in Central Europe: the people of Dolní Věstonice and Pavlov*. Human Evolution Series 12. Oxford University Press.

Trinkaus E, Buzhilova AP. 2012. The death and burial of Sunghir 1. *International Journal of Osteoarchaeology* 22:655–666.

Trinkaus E, Ruff CB. 2012. Femoral and Tibial Diaphyseal Cross-Sectional Geometry in Pleistocene Homo. *PaleoAnthropology* 13-62.

Trinkaus ER, Humphrey L, Stringer C, Churchill SE, and Tague RG. 2003. Gough's Cave 1 (Somerset, England): an assessment of the sex and age at death. *Bulletin of The Natural History Museum Geology* 58:45-50.

Wild EM, Teschler-Nicola M, Kutschera W, Steier P, Trinkaus E, and Wanek W. 2005. Direct dating of Early Upper Palaeolithic human remains from Mladeč. *Nature* 435:332-335.

Valladas H, Mercier N, Froget L, Hovers E, Joron JL, Kimbel WH, Rak Y. 1999. TL dates for the Neanderthal site of the Amud Cave, Israel. *Journal of Archaeological Science* 26:259-268.

Walker MJ, Ortega J, Parmová K, López MV, Trinkaus E. 2011. Morphology, body proportions, and postcranial hypertrophy of a female Neandertal from the Sima de las Palomas, southeastern Spain. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108:10087-10091.