

Západočeská univerzita v Plzni

Fakulta filozofická

Diplomová práce

**Optimalizace objemu vůči povrchu: reflexe
ekogeografických pravidel postkraniální kostry
(Bergmannova a Allenova pravidla) ve tvaru
lebky**

Kristýna Čupová

Plzeň 2015

Západočeská univerzita v Plzni

Fakulta filozofická

Katedra antropologie

Studijní program Antropologie

Studijní obor Antropologie populací minulosti

Diplomová práce

**Optimalizace objemu vůči povrchu: reflexe
ekogeografických pravidel postkraniální kostry
(Bergmannova a Allenova pravidla) ve tvaru
lebky**

Kristýna Čupová

Vedoucí práce:

Mgr. Lukáš Friedl, Ph.D.

Katedra antropologie

Fakulta filozofická Západočeské univerzity v Plzni

Plzeň 2015

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

Plzeň, duben 2015

.....

Poděkování

Především bych ráda poděkovala Mgr. Lukáši Friedlovi, Ph.D. za vedení mé diplomové práce, vstřícný přístup během konzultací a za cenné rady a připomínky, které mi pomohly k dokončení práce.

Dále bych chtěla poděkovat také Mgr. Patriku Galetovi, Ph.D. za pomoc se statistickými analýzami.

V neposlední řadě chci poděkovat rodině a všem svým blízkým, kteří mě podporovali během celého mého studia.

OBSAH

1 ÚVOD	1
2 STANOVENÍ HYPOTÉZ A CÍL PRÁCE	5
3 TEORETICKÁ VÝCHODISKA	6
3.1 Principy adaptace	6
3.1.1 Adaptace z hlediska evoluce	6
3.1.2 Adaptace na klima	8
3.1.3 Ekogeografická pravidla	10
3.1.3.1 Bergmannovo pravidlo.....	10
3.1.3.2 Allenovo pravidlo	12
3.1.3.3 Cylindrický model.....	13
3.1.3.4 „Tin Man“ model	14
3.2 Adaptace evropských Neandrtálců	15
3.3 Adaptace postkraniálního skeletu	17
3.3.1 Adaptace postkraniálního skeletu živočichů.....	17
3.3.2 Adaptace postkraniálního skeletu člověka	18
3.4 Tvarová optimalizace lebky	20
3.4.1 Tvarová optimalizace zvířecích lebek.....	20
3.4.2 Tvarová optimalizace lidské lebky	21
4 MATERIÁL A METODY	24
4.1 Materiál	24

4.2 Metody	25
4.2.1 Výběr proměnných.....	25
4.2.2 Rozdělení dat.....	28
4.2.3 Statistické zpracování	30
Analýza rozptylu	30
Analýza hlavních komponent.....	31
5 VÝSLEDKY	34
5.1 Analýza rozptylu	34
Maximální kraniální délka (GOL)	36
Délka lebeční baze (BNL).....	37
Výška basion-bregma (BBH)	38
Maximální kraniální šířka (XCB)	40
Největší šířka čela (XFB)	41
Biaurikulární šířka (AUB)	42
Minimální lebeční šířka (WCB)	45
Největší týlní šířka (ASB).....	47
Délka obličeje (BPL)	49
Maximální zygomatická délka (XML)	50
Bistefanická šířka (STB)	51
5.2 Analýza hlavních komponent	53
5.2.1 Mužské lebky	53

5.2.2 Ženské lebky.....	59
5.2.3 Výběr mužských lebek.....	64
5.2.4 Výběr ženských lebek.....	70
6 DISKUZE	76
7 ZÁVĚR.....	84
8 SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY	86
9 RESUMÉ	94
10. PŘÍLOHY	95
10.1 Příloha 1.....	95

Seznam tabulek

Tabulka 1: Přehled počtu jedinců v jednotlivých populacích	25
Tabulka 2: Definice kranio-metrických proměnných dle Howellse (1973)	26
Tabulka 3: Rozdělení populací do klimatických pásem	29
Tabulka 4: Popisná statistika mužských lebek	35
Tabulka 5: Popisná statistika ženských lebek	35
Tabulka 6: Popisná statistika mužských a ženských lebek	35
Tabulka 7: Výsledky ANOVA a Tukeyho <i>post-hoc</i> srovnání GOL ve všech klimatických pásmech	37
Tabulka 8: Výsledky ANOVA a Tukeyho <i>post-hoc</i> srovnání BNL ve všech klimatických pásmech	38
Tabulka 9: Výsledky ANOVA a Tukeyho <i>post-hoc</i> srovnání BBH ve všech klimatických pásmech	39
Tabulka 10: Výsledky ANOVA a Tukeyho <i>post-hoc</i> srovnání XCB ve všech klimatických pásmech	41
Tabulka 11: Výsledky ANOVA a Tukeyho <i>post-hoc</i> srovnání XFB ve všech klimatických pásmech	42
Tabulka 12: Výsledky ANOVA a Tukeyho <i>post-hoc</i> srovnání AUB ve všech klimatických pásmech (mužské lebky)	44
Tabulka 13: Výsledky ANOVA a Tukeyho <i>post-hoc</i> srovnání AUB ve všech klimatických pásmech (ženské lebky)	45
Tabulka 14: Výsledky ANOVA a Tukeyho <i>post-hoc</i> srovnání WCB ve všech klimatických pásmech (mužské lebky)	46

Tabulka 15: Výsledky ANOVA a Tukeyho <i>post-hoc</i> srovnání WCB ve všech klimatických pásmech (ženské lebky)	47
Tabulka 16: Výsledky ANOVA a Tukeyho <i>post-hoc</i> srovnání ASB ve všech klimatických pásmech	48
Tabulka 17: Výsledky ANOVA a Tukeyho <i>post-hoc</i> srovnání BPL ve všech klimatických pásmech	50
Tabulka 18: Výsledky ANOVA a Tukeyho <i>post-hoc</i> srovnání XML ve všech klimatických pásmech	51
Tabulka 19: Výsledky ANOVA a Tukeyho <i>post-hoc</i> srovnání STB ve všech klimatických pásmech	52
Tabulka 20: Podíl jednotlivých hlavních komponent na celkové variabilitě souboru (mužské lebky).....	54
Tabulka 21: Podíl jednotlivých hlavních komponent na celkové variabilitě souboru (ženské lebky).....	59
Tabulka 22: Podíl jednotlivých hlavních komponent na celkové variabilitě souboru	65
Tabulka 23: Podíl jednotlivých hlavních komponent na celkové variabilitě souboru (výběr ženských lebek)	70
Tabulka 24: Definice kranio-metrických bodů (Howells, 1973).....	95

Seznam grafů

Graf 1: Průměrná hodnota GOL v jednotlivých klimatických pásmech....	36
Graf 2: Průměrná hodnota BNL v jednotlivých klimatických pásmech	37
Graf 3: Průměrná hodnota BBH v jednotlivých klimatických pásmech	39
Graf 4: Průměrná hodnota XCB v jednotlivých klimatických pásmech....	40
Graf 5: Průměrná hodnota XFB v jednotlivých klimatických pásmech	42
Graf 6: Průměrná hodnota AUB v jednotlivých klimatických pásmech (mužské lebky).....	43
Graf 7: Průměrná hodnota AUB v jednotlivých klimatických pásmech (ženské lebky).....	44
Graf 8: Průměrná hodnota WCB v jednotlivých klimatických pásmech (mužské lebky).....	46
Graf 9: Průměrná hodnota WCB v jednotlivých klimatických pásmech (ženské lebky).....	47
Graf 10: Průměrná hodnota ASB v jednotlivých klimatických pásmech ..	48
Graf 11: Průměrná hodnota BPL v jednotlivých klimatických pásmech ..	49
Graf 12: Průměrná hodnota XML v jednotlivých klimatických pásmech ..	51
Graf 13: Průměrná hodnota STB v jednotlivých klimatických pásmech ..	52
Graf 14: Zátěžový graf koeficientů PC1 (mužské lebky)	54
Graf 15: Bodový diagram PC1-PC2 (mužské lebky)	55
Graf 16: Bodový diagram PC1-PC3 (mužské lebky)	55
Graf 17: Zátěžový graf koeficientů pro PC2 (mužské lebky)	56
Graf 18: Zátěžový graf koeficientů PC3 (mužské lebky)	57

Graf 19: Bodový diagram PC2-PC3 (mužské lebky)	58
Graf 20: Zátěžový graf koeficientů PC1 (ženské lebky)	60
Graf 21: Bodový diagram PC1-PC2 (ženské lebky)	60
Graf 22: Bodový diagram PC1-PC3 (ženské lebky)	61
Graf 23: Zátěžový graf koeficientů PC2 (ženské lebky)	62
Graf 24: Zátěžový graf koeficientů PC3 (ženské lebky)	62
Graf 25: Bodový diagram PC2-PC3 (ženské lebky)	63
Graf 26: Zátěžový graf koeficientů PC1 (výběr mužských lebek).....	65
Graf 27: Bodový diagram PC1-PC2 (výběr mužských lebek).....	66
Graf 28: Bodový diagram PC1-PC3 (výběr mužských lebek).....	66
Graf 29: Zátěžový diagram koeficientů PC2 (výběr mužských lebek)	67
Graf 30: Zátěžový graf koeficientů PC3 (výběr mužských lebek).....	68
Graf 31: Bodový diagram PC2-PC3 (výběr mužských lebek).....	69
Graf 32: Zátěžový graf koeficientů PC1 (výběr ženských lebek).....	71
Graf 33: Bodový diagram PC1-PC2 (výběr ženských lebek).....	71
Graf 34: Bodový diagram PC1-PC3 (výběr ženských lebek).....	72
Graf 35: Zátěžový graf koeficientů PC2 (výběr ženských lebek).....	73
Graf 36: Zátěžový diagram koeficientů PC3 (výběr ženských lebek)	73
Graf 37: Bodový diagram PC2-PC3 (výběr ženských lebek).....	74

1 ÚVOD

Lebka anatomicky moderního člověka je již mnoho let často diskutovaným tématem. Existuje celá řada studií, které se zabývají variabilitou ve tvaru lebky, ať už z morfologického nebo z genetického hlediska (např. Beals, 1972, Howells, 1973, 1989; Beals et al., 1984; Harvati a Weaver, 2006; Lieberman, 2008; Nowaczewska et al., 2011). Problémem těchto prací ale bohužel je, že se v určité míře rozcházejí ve výsledcích, kdy se autoři nemohou shodnout, jaké části lebky jsou ovlivňovány klimatickými změnami a jaké části genetickými faktory.

Lebka jako celek se skládá ze dvou samostatných funkčních jednotek – neurokrania a splachnokrania. Neurokranium zahrnuje lebeční klenbu a lebeční bazi. Splachnokranium se skládá z kostí obličeje, z kostí, které tvoří dutinu ústní a dutinu nosní.

Někteří na základě svých výsledků tvrdí, že tvar lebeční klenby a proporcionalita splachnokrania závisí na klimatických podmínkách a baze lebky odráží genetické vlivy (Roseman, 2004). Jiní zase zastávají názor, že tvar neurokrania je dán geneticky a tvar splachnokrania závisí na vnějších podmínkách (Harvati a Weaver, 2006). Existuje ovšem také názor, že je třeba přihlížet k jiným faktorům, než jsou teplo, jeho výměna a genetika (Beals, 1972).

Vedle fenotypové plasticity jsou dalšími příčinami fenotypové i genetické variability evoluční mechanismy (např.: mutace, selekce, migrace, genetický drift). Právě díky tomu, že je celkový tvar lebky ovlivněn více faktory, odrážejí některé části lebky spíše populační historii a jiné spíše klimatickou adaptaci. Evoluční historii odrážejí nejvíce ty znaky na lebce, které jsou nejméně ovlivněny přírodními podmínkami a naopak (Harvati a Weaver, 2006). Většinou je ovšem velmi složité určit do jaké míry se na variabilitě konkrétního znaku podílí přírodní výběr a z jaké části se na variabilitě téhož znaku podílí vývojová plasticita (Nowaczewska et al., 2011). To je nejspíše zapříčiněno řadou experimentálních a etických omezení, které znesnadňují analyzovat vlivy

jednotlivých faktorů podílejících se na utváření lidské lebky (Lieberman, 2008). Dalším problémem při posuzování variability jednotlivých částí lidské lebky je skutečnost, že jsou tyto znaky do určité míry integrovány. To znamená, že když dojde ke změně nějaké konkrétní části, vyvolá tato změněná část změny také změny v přilehlých segmentech této části (Gonzalez-Jose et al., 2004). V tom případě může být problematické určit, jaký znak byl původním předmětem selekce a které znaky byly pozměněny díky genetické vazbě na znaky jiné (Lieberman, 2008).

Klimatické podmínky jsou pravděpodobně nevlivnějším selektivním tlakem působícím na morfologii lidské lebky. Nicméně je tento selektivní tlak značně omezen na populace žijící ve velmi chladném prostředí – v severovýchodní Asii, Severní Americe a v severní Evropě (Hubbe et al., 2009). Chladné klima se možná překvapivě nachází také v jižní části Jižní Ameriky (Hernandez et al., 1997). Nowaczewska et al. (2011) poznamenávají, že nízké teploty ovlivňují tvar lebky podstatně více než vysoké teploty. Lebky v chladném klimatickém prostředí mají tendenci se rozšiřovat, zatímco lebky v teplém klimatickém prostředí zůstávají ze stran oploštěné (Nowaczewska et al., 2011). Rovněž byl prokázán vztah mezi klimatickými podmínkami a velikostí neurokrania, přičemž lebky chladnějších oblastí jsou větší než lebky z teplejších oblastí (Harvati a Weaver, 2006).

Nabízí se zde otázka, do jaké míry je velikost a tvar lidské lebky v souladu s ekogeografickými pravidly. Tato pravidla vznikla na základě pozorování dvou přírodovědců, kteří sledovali vztah tělesných proporcí ke klimatickému prostředí. Prvním z nich byl německý biolog Carl Bergmann (1847) a tím druhým americký zoolog a ornitolog Joel Asaph Allen (1877). Ve zjednodušené formě pravidla říkají, že široce geograficky rozšířené populace jednotlivých druhů teplokrevných živočichů žijících v chladném klimatu budou mít robustnější těla a relativně kratší extremity než jedinci téhož druhu žijící v teplém prostředí a naopak – populace žijící v teplém klimatu budou mít gracilnější těla a relativně dlouhé extremity než populace téhož druhu žijící v chladném klimatickém prostředí (Bergmann,

1847; Allen, 1877). Obě tato pravidla jsou tudíž spjata s optimalizací objemu vůči povrchu, kdy pro živočichy z chladných oblastí je výhodné mít nízký objem těla vůči jeho povrchu a obráceně: pro jedince žijící v teplém prostředí je lepší mít vysoký objem vůči povrchu (Ruff, 1994). Tato optimalizace souvisí s termoregulací organismu všech teplokrevných živočichů včetně člověka. Zde bude přicházet v úvahu pouze Bergmannovo pravidlo, protože Allenovo pravidlo je aplikovatelné jen na tělesné extremity. I když Kenneth Beals (1972) přirovnává adaptaci lidské lebky na chladné prostředí ke speciální formě Allenova pravidla (Beals, 1972).

Fyziologie každého teplokrevného organismu včetně člověka totiž funguje nejlépe, když je udržována konstantní vnitřní tělesná teplota a když je vzduch vdechovaný do extrémně citlivých plic upravený podle potřeb, tj. musí být dostatečně teplý a vlhký. Jen tak se dosáhne stejných nebo co nejvíce přijatelných podmínek vnitřního prostředí lidského těla (Beall a Steegmann, 2000). Z toho lze usoudit, že obličejový skelet a především tvar nosu podléhá klimatickým vlivům více než kosti neurokrania. Nosní otvory u populací z chladných oblastí jsou vyšší, užší a odzadu se bočně zužují. Naopak u populací z teplých oblastí jsou nižší, širší a odzadu se bočně rozšiřují (Noback et al., 2011). U populací z chladných oblastí byl rovněž zaznamenán nízký nasální index – poměr výšky a šířky nosní dutiny (Hubbe et al., 2009). Pokud by nedošlo k adaptaci nosu na chlad, mohlo by dojít k omezením dýchacích funkcí, které by mohly vést až k úmrtí jedince v důsledku poškození sliznice plic a rozvoje infekčních onemocnění (Beall a Steegmann, 2000; Yokley, 2009).

Co se týká neurokrania, byl nejvyšší záporný korelační koeficient v souvislosti s teplotou zaznamenán u baurikulární šíře (Nowaczewska et al., 2011). Dále byl vysoký záporný koeficient naměřen mezi teplotou a maximální šířkou lebky, mezi teplotou a bizygomatickou šíří a mezi teplotou a maximální šířkou čela (Hubbe et al., 2009). Záporným korelačním koeficientem se v této souvislosti rozumí vztah, v němž při

klesající teplotě narůstá velikost daných částí lebky. V praxi to znamená, že čím je teplota prostředí nižší, tím je biaurikulární šíře a ostatní šířky lebky vyšší.

Obecné rozložení cefalického indexu je vysvětlitelné z hlediska klimatických změn, kdy existuje inverzní vztah mezi průměrným cefalickým indexem a teplotou. Život v chladném klimatu je proto jedním z důvodů brachycefalie u populací žijících v takovém prostředí. Pro populace žijící v chladném podnebí je výhodnější mít kulatější tvar lebky z toho důvodu, že geometrickým tvarem s nejnižším možným povrchem je koule (Beals, 1972). Proto se variabilita ve vnější morfologii lebky (velikost a tvar lebky jako celku) považuje za další rys adaptace člověka na klimatické podmínky (Guglielmino-Matessi et al., 1979; Hernandez et al., 1997).

Tato práce je zaměřena na to, jakým způsobem lidská lebka odráží adaptaci na určité klimatické podmínky. Pozornost bude věnována tomu, zda je možné aplikovat Bergmannovo pravidlo na lebku člověka. To znamená, zda lze lebky z chladnějších oblastí modelovat jako větší a kulatější. A jelikož byla platnost ekogeografických pravidel prokázána na postkraniálním skeletu většiny teplokrevných živočichů včetně člověka a jeho předků, předpokládá se, že by také optimalizace ve velikosti a tvaru lebky mohla být v souladu s Bergmannovým pravidlem. Toto tvrzení je ale nutné otestovat.

2 STANOVENÍ HYPOTÉZ A CÍL PRÁCE

Cílem této práce je zjistit, zda u populací z odlišných klimatických pásem dochází ke změně ve velikosti a tvaru lebky. A pokud k nim dochází, zda jsou v souladu s ekogeografickými pravidly (Bergmannovo pravidlo). Cílem práce tak je ověřit, jestli lze tato pravidla vztáhnout také na lebku člověka.

V tomto kontextu budou prozkoumávány tyto hypotézy:

1) H_1 : populace z chladného klimatického prostředí mají lebku větší než populace z ostatních klimatických pásem.

První hypotéza vychází z předpokladu, že velikost lebky s klesající teplotou narůstá.

2) H_2 : populace z chladného klimatického prostředí mají lebku kulatější než populace z ostatních klimatických pásem.

Druhá hypotéza vychází z předpokladu, že cirkularita lebky s klesající teplotou narůstá.

Tyto hypotézy předpokládají soulad s Bergmannovým pravidlem, kdy se očekává, že lidské populace z chladného prostředí vykazují větší velikost a cirkularitu lebky. U populací žijících v teplém prostředí se naopak očekávají menší a oploštěnější lebky.

3 TEORETICKÁ VÝCHODISKA

3.1 Principy adaptace

3.1.1 Adaptace z hlediska evoluce

Adaptace *sensu stricto* je definována jako proces, během něhož dochází k přizpůsobení určité populace na dané přírodní podmínky skrze evoluční procesy. Jedná se tedy o procesy, které ovlivňují genetickou výbavu jedince. Existují také změny negenetické povahy. V přírodě tak lze pozorovat dva zcela odlišné způsoby, jak se jedinec přizpůsobuje prostředí, v němž žije. O adaptaci tedy hovoříme pouze v případě, že se jedná o změny na základě evolučních procesů, o změny genetické povahy. Evoluce je pak definována jako změna ve frekvenci alel mezi populacemi v čase (Hendry et al., 2011).

Lidský organismus a vlastně organismus všech živočichů reaguje na přírodní podmínky, jež se změnily a pro daný fenotyp přestaly být vyhovující, buď migrací, kdy jedinci přesídlí do vyhovujícího prostředí, nebo změnou fenotypu na úrovni evoluce (adaptace), popřípadě v rámci plasticity jedince (adjustace). Odlišné znaky u populací z odlišných přírodních podmínek funkčně vyrovnávají nebo zmírňují důsledky určitých extrémních podmínek. Z evolučního hlediska pak mají lépe funkčně adaptovaní jedinci větší šanci na úspěch. Tito úspěšní jedinci následně předávají své znaky dalším generacím. Tím dochází k tomu, že se takové znaky postupně stávají u dané populace více frekventovanými. Veličina popisující tento evoluční význam jedince se nazývá *fitness*. Pro individuální *fitness* neexistuje jedna univerzální akceptovatelná definice, ale z evolučního hlediska jde ve své podstatě o úspěšnost, která je měřena na základě reprodukční úspěšnosti jedince za jeho života (Hendry et al., 2011). Jinými slovy, lépe adaptovaní jedinci snášejí nepříznivé klima lépe než hůře adaptovaní jedinci. Existuje u nich také daleko vyšší pravděpodobnost, že budou schopni zplodit více potomků než hůře adaptovaní jedinci. Hůře adaptovaní jedinci tedy mají méně

potomků, kterým by předávali své nevýhodné znaky. Tyto znaky se pak v další generaci objevují v menší frekvenci, až mohou zaniknout úplně. Význam hůře adaptovaných jedinců pak z evolučního hlediska rychle klesá.

Důležitou roli v adaptaci hraje také selekce, která se objevuje v případech, pokud má nějaký fenotyp vyšší *fitness*. Záleží na tom, jak velký je rozdíl mezi optimálním projevem fenotypového znaku a průměrnou hodnotou tohoto, která je kódována v genotypu. Malý rozdíl mezi hodnotou znaku kódovanou v genotypu a fenotypovým projevem, jež je ideální pro dané přírodní podmínky, je nejčastěji vyřešen v rámci plasticity organismu. Pokud ovšem rozdíl mezi těmito hodnotami roste, roste také míra selekčního tlaku. Tento rozdíl může být způsoben rychlostí změn prostředí nebo rychlostí adaptace (Hansen et al., 2012). Jedním z nejlépe pochopených evolučních principů je selekce kvůli nemocem. Existuje totiž mnoho nemocí, které postihují horní cesty dýchací. Ty následně mohou stát za omezením dýchacích funkcí, případně mohou vést ke smrti jedince, což se negativně projevuje na úspěšnosti daného jedince. Z tohoto důvodu se morfologie nosu u populací, které jsou dlouhodobě vystaveny určitým podmínkám, funkčně přizpůsobila tak, aby docházelo k optimalizaci vdechovaného vzduchu. Takovéto přizpůsobení vzniklo v důsledku ochrany plic, jež jsou extrémně citlivé na vnější podmínky, především na teplotu a vlhkost vdechovaného vzduchu. V opačném případě by mohlo docházet k poškození sliznice plic a k rozvoji infekčních chorob (Beall a Steegmann, 2000; Yokley, 2009).

Je také důležité si uvědomit, že rychlost adaptace organismu může být velice rozdílná (Hendry et al., 2011; Hansen et al., 2012). Rychlost evoluce je ovlivněna mnoha faktory. Do nich patří například mutační rychlost, frekvence alel, velikost populace a míra selekčního tlaku (Hansen et al., 2012). Adaptační proces však může být urychlen díky plasticitě organismu. Plasticita se může projevovat na dvou úrovních. Za prvé na úrovni fyziologických reakcí jedince. Sem patří například termoregulace tělesné teploty v podobě pocení. Za druhé se plasticita

může projevit na úrovni exprese genotypu. Pokud tedy dojde ke změně přírodních podmínek v období, kdy dochází k expresi genotypu a nastavování většiny funkcí (raná ontogeneze jedince), dojde ke změně fenotypu během jeho utváření a on tak bude lépe adaptován na okolní prostředí. Za nejrychlejší reakci jedince na změny okolního prostředí je bez pochyby považována behaviorální adaptace, kdy jedince nepřetváří změna fenotypu, nýbrž jedinec snižuje negativní vlivy změněného prostředí pomocí zdokonaleného způsobu chování (např. oblékání, stavění obydlí a jeho vytápění) (Hansen, 2012).

Dále je také dobré vědět, že velmi důležitou součástí lidské existence jsou kompromisy. Hogervorst et al. (2009) ve své studii uvádějí, že klasickým příkladem adaptačního kompromisu je šířka lidské pánve. Bipední chůze je neúčinnější s úzkou pánví. Oproti tomu relativně velká velikost hlavy novorozence vede k tlaku na její rozšiřování. Kompromisem mezi těmito dvěma variantami pak je pánev, která je užší než optimum pro narození dítěte, zároveň je ale širší než je optimum pro bipední chůzi (Hogervorst et al., 2009).

3.1.2 Adaptace na klima

Lidské tělo, jeho morfologie a vlastně také morfologie těla předků člověka, je velmi komplexním systémem, jenž se dokáže přizpůsobit mnoha rozdílným podmínkám vnějšího prostředí. Člověk jako druh je rozšířen po celém světě, čímž osídlil také nehostinné klimatické oblasti, které lze díky svému geografickému umístění považovat za velmi extrémní. Do takovýchto oblastí patří například polární pás. Je tedy vysoce pravděpodobné, že za osídlením extrémních klimatických oblastí stojí právě schopnost adaptace člověka (Beall a Steegmann, 2000).

Člověk se na klimatické podmínky adaptuje na několika úrovních – behaviorální, fyziologické a morfologické – čímž se pokouší vypořádat s klimatickým stresem (Ruff, 1994). Behaviorální adaptace, jak bylo uvedeno výše, poskytuje okamžitou, ale dočasnou ochranu před

negativními dopady extrémního klimatu. Fyziologická adaptace spočívá v tom, že se jedinec neustále přizpůsobuje změnám klimatických podmínek v průběhu celého svého života (Beall a Steegmann, 2000). Tyto dva druhy adaptací ovšem nelze považovat za adaptaci v evolučním slova smyslu. Adaptací v evolučním slova smyslu je adaptace na úrovni morfologie, kdy se znaky typické pro určité přírodní podmínky přenášejí do dalších generací. Tím se v dlouhodobém evolučním měřítku tyto znaky stávají populačně, geograficky či klimaticky specifické. Ke změnám v lidské morfologii dochází v závislosti na funkční adaptaci jednotlivých morfologických struktur, přičemž by zajištění všech funkcí mělo být efektivní a energeticky nenáročné.

Vnitřní tělesná teplota člověka se pohybuje v rozmezí od 37°C do 37,6°C. Pokud by se teplota o několik málo stupňů zvýšila nebo naopak snížila, došlo by k vychýlení z homeostatického stavu. Postupně by začaly kolabovat jednotlivé tělesné funkce, což by mohlo vést až k úmrtí jedince. Kvůli této velmi malé toleranci ke změnám vnitřní tělesné teploty bylo lidské tělo nuceno bojovat proti ztrátě tepla několika způsoby. Prvním způsobem, kterým se člověk brání ztrátě tepla a přizpůsobuje se nepříznivým vnějším podmínkám, je behaviorální adaptace. Pomocí propracovanějšího stylu oblékání a stavby obydlí člověk eliminuje tento stresor. Pokud tato opatření selžou a jsou již nedostačující, přichází na řadu druhý způsob – fyziologická adaptace. Existují čtyři typy tělesných subsystémů, které všem savcům pomáhají v udržení tělesné teploty. Jedná se o pasivní znaky, receptory, procesory informace a efekторы. Mezi pasivní znaky patří síla podkožního tuku a objem svalové hmoty (pasivní izolátory tepla), tělesné proporce a také počet kapilár v pokožce. Receptory v pokožce při snížení teploty předávají informaci o poklesu teploty dále do procesorů v hypotalamu nebo mozkové kůře. Procesory následně spouštějí a řídí fyziologické i behaviorální procesy za účelem produkce tepla. K základním fyziologickým obranným mechanismům člověka patří zvýšení tělesného metabolismu, chvění ve svalech, zúžení

cév a konzervace tělesného tepla uvnitř těla na úkor jeho okrajových částí (Beall a Steegmann, 2000).

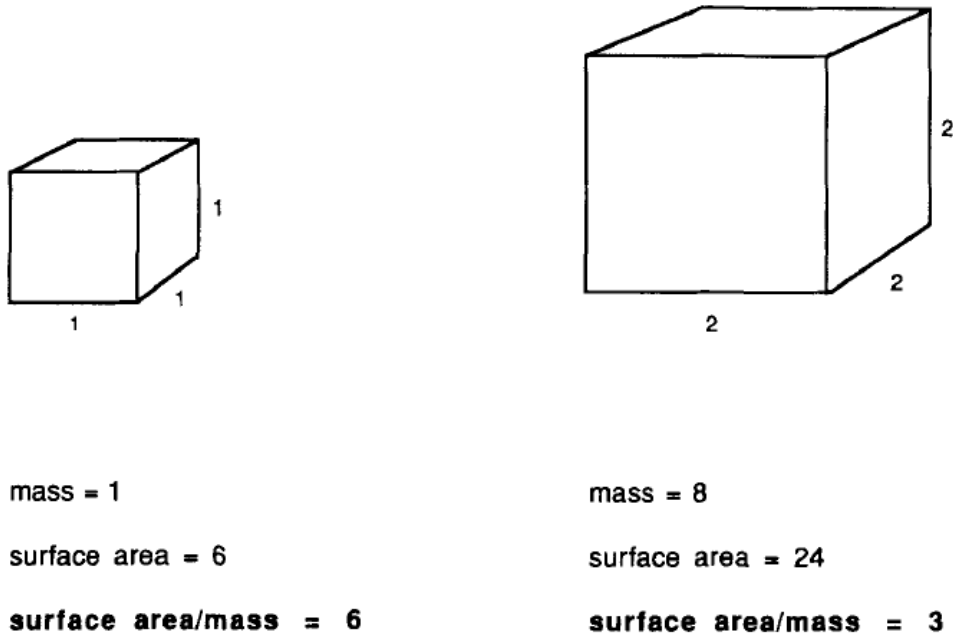
3.1.3 Ekogeografická pravidla

Rozdíly v morfologii těla u jednotlivých geograficky rozšířených populací teplokrevných živočichů v odlišných klimatických podmínkách se v průběhu 19. století zabývali vědci Carl Bergmann (1847) a Joel Asaph Allen (1877), podle nichž jsou ostatně také pravidla pojmenována. Podle těchto pravidel platí, že živočichové v teplých oblastech mají menší a štíhlejší tělo a delší končetiny. Oproti tomu živočichové v chladných oblastech mají větší a zavalitější tělo a kratší končetiny.

3.1.3.1 Bergmannovo pravidlo

Německý biolog Carl Bergmann na základě svého vlastního pozorování endotermních (teplokrevných) obratlovců z různých prostředí formuloval v roce 1847 tezi, dnes známou jako Bergmannovo pravidlo. Ve svém původním znění Bergmannovo pravidlo říká, že teplokrevní obratlovci z chladnějších oblastí bývají větší než teplokrevní obratlovci z teplejších klimatických podmínek (Bergmann, 1847). Později bylo toto pravidlo přeformulováno německým evolučním biologem a ornitologem Bernhardem Renschem (1938). Původní Bergmannovo pravidlo doplnil o to, že se týká všech populací v rámci jednoho druhu (Rensch, 1938). Dnes Bergmannovo pravidlo říká, že populace endotermních živočichů, kteří žijí v chladných oblastech, mají větší velikost těla než populace stejného druhu žijící v teplém prostředí. Při zvětšení velikosti těla dojde zároveň ke změně poměru tělesné hmotnosti a povrchu těla (obr. 1). V chladném prostředí tak je pro jedince výhodné mít větší zásobu podkožního tuku, popřípadě svaloviny, protože tělo pak vyprodukuje více tepla a také energie. Ta ovšem díky menšímu povrchu těla neuniká do vnějšího prostředí. Pro jedince žijící v teplém prostředí je naopak výhodné mít menší tělesnou velikost a větší povrch těla. U lidských populací se pak tyto poměry převádějí do vztahu mezi výškou a šířkou

těla. Z tohoto důvodu je pro populace žijící v horkém klimatu lepší mít delší a užší tělo, čímž dochází k odvodu přebytečného tepla a k eliminaci problémů spojených s přehřátím organismu (Ruff, 1994).



Obrázek 1: Ilustrace Bergmannova pravidla (Ruff, 1994)

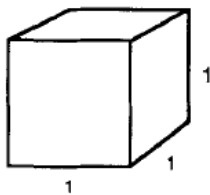
I když bylo Bergmannovo pravidlo formulováno výhradně pro endotermní obratlovce, existuje celá řada studií, které více či méně prokázaly jeho platnost rovněž u exotermních (studenokrevných) obratlovců a u různých druhů bezobratlých živočichů (Ray, 1960; Lindsey, 1966; Cushman et al., 1993; Atkinson, 1994; Partridge a Coyne, 1997; Arnett a Gotelli, 1999; Ashton, 2002; Shelomi, 2012).

Ač je v dnešní době Bergmannovo pravidlo nejpopulárnějším ekogeografickým pravidlem, existují také názory, jež jeho tepelné vysvětlení zpochybňují. Někteří autoři jsou přesvědčeni, že geografické trendy interpretované jako vyhovující Bergmannovu pravidlu lze vysvětlit jinak, než teplotními faktory (Meiri a Dayan, 2003; Meiri et al., 2007). Například Scholander (1955) ve své studii uvádí, že cévní kontrola a srst, která funguje jako tepelný izolátor, jsou mnohem lepší a účinnější

mechanismy pro odvod tepla a ochranu před negativními dopady nepříznivých přírodních podmínek, než jsou změny ve velikosti těla (Scholander, 1955). Rosenzweig (1968) zase naznačuje, že velikost těla spíše odpovídá primární produktivitě nebo dostupnosti či nedostupnosti potravy (Rosenzweig, 1968). Podle Ruffa (2002) má kvalita potravy a výživa obecně vliv na morfologické změny jedince pouze v omezeném měřítku. Potravní strategie ovlivňuje nejvíce vzrůst a tělesnou hmotnost jedince, zatímco na šíři těla nemá vliv prakticky žádný (Ruff, 2002). Také Bealls (1972) ve studii zaměřené na proporcionalitu lidské lebky upozorňuje, že při analýzách je nutné brát v potaz další faktory, které ovlivňují tvar lebky. K těmto faktorům patří například porodní trauma a výživa jedince v jeho útlém věku (Bealls, 1972).

3.1.3.2 Allenovo pravidlo

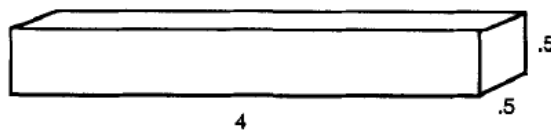
Podobně jako Carl Bergmann také americký zoolog a ornitolog Joel Asaph Allen na základě vlastního pozorování zjistil, že u široce geograficky rozšířených druhů endotermních živočichů existuje variabilita v jejich tělesné proporcionalitě. Všiml si, že populace savců z chladných oblastí mají hustější a delší srst, více porostlá chodidla, kratší končetiny, uši a ocasy než jedinci stejného druhu z teplých oblastí. U ptáků jsou pak proporční rozdíly v rámci jednoho druhu ještě markantnější (Allen, 1877). Výsledky svého pozorování shrnul v roce 1877 do jednoho univerzálního principu, dnes pojmenovanému Allenovo pravidlo. Allenovo pravidlo říká, že populace živočichů žijící v chladném klimatu mají k dané velikosti těla relativně kratší extremity (končetiny, nos, uši, ocas) než jedinci téhož druhu žijící v teplém klimatu. Tento mechanismus zabraňuje ztrátám tělesného tepla, protože krátké extremity zmenšují také relativní povrch těla k jeho celkovému objemu (velikosti) (obr. 2). Pro živočichy žijící v teplém klimatu je pro odvod přebytečného tepla naopak výhodné k poměru těla mít extremity relativně dlouhé. Stejně jako u Bergmannova pravidla i zde platí princip zvětšení povrchu těla k celkovému objemu těla (Ruff, 1994).



$$\text{mass} = 1$$

$$\text{surface area} = 6$$

$$\text{surface area/mass} = 6$$



$$\text{mass} = 1$$

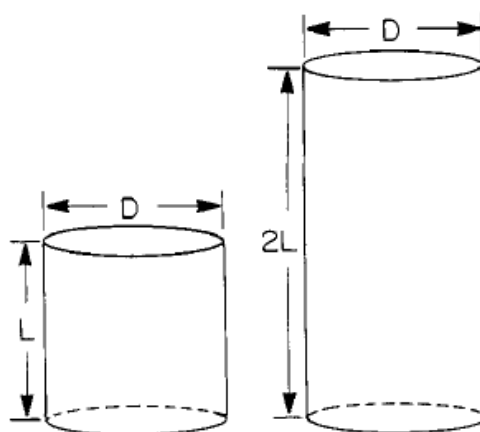
$$\text{surface area} = 8.5$$

$$\text{surface area/mass} = 8.5$$

Obrázek 2: Ilustrace Allenova pravidla (Ruff, 1994)

3.1.3.3 Cylindrický model

Christopher Ruff (1994) Bergmannovo i Allenovo pravidlo shrnuje v jeden univerzální princip, který definuje jako tzv. cylindrický model. Tento model odráží poměr povrchu těla (surface area - SA) a velikosti (váhy) těla (body mass - BM). Poměr SA/BM souhrnně vyjadřuje poměr mezi tělesnou velikostí a proporcionalitou trupu a končetin najednou. Na tomto základu pak Ruff (1994) testoval na minulých a recentních populacích vliv klimatu na tělesnou morfologii člověka. Na základě výsledků došel k závěru, že poměr SA/BM je největší v teplých klimatických oblastech a v chladných klimatických oblastech je naopak poměr SA/BM nejmenší, což je v souladu s principy termoregulace. Vysoké hodnoty poměru SA/BM tak pomáhají odvádět přebytečné teplo z těla a zabraňují přehřátí organismu, zatímco nízké hodnoty poměru SA/BM zabraňují ztrátám tepla. Zároveň také uvádí, že poměr SA/BM se mění pouze v případě, pokud se mění šířka těla (obr. 3). Znamená to tedy, že populace žijící v podobném klimatu mají velmi podobnou šířku těla. Zvětšení poměru SA/BM se podle Ruffa (1994) dá dosáhnout buď zvětšením velikosti těla (rozšířením bikristální šíře), a/nebo relativním zkrácením končetin vzhledem k tělu (Ruff, 1994).



Lateral surface area : πDL

$\pi D2L$

Volume (=mass) : $\frac{\pi}{4} D^2 L$

$\frac{\pi}{4} D^2 2L$

$\frac{\text{Surface area}}{\text{mass}} :$ $\frac{4}{D}$

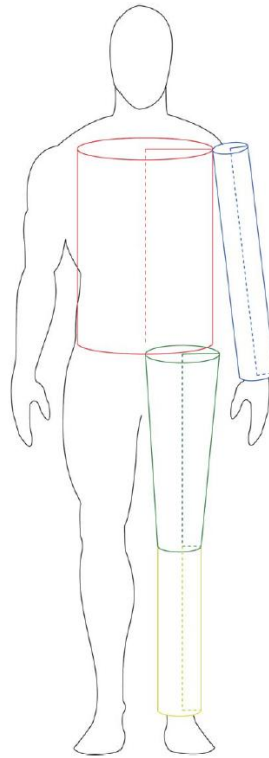
$\frac{4}{D}$

Obrázek 3: Cylindrický model (Ruff, 1994)

3.1.3.4 „Tin Man“ model

Ruffův cylindrický model (1994) je v současné době dobře zavedenou metodologií pro analýzu kosterního materiálu. Tento model představuje lidské tělo jako válec, kdy se jeho výška rovná výšce postavy a jeho šířka představuje bikristální šíři. Ruffův přístup ale neumožňuje zjistit, jakým způsobem proporcionalita trupu a končetin ovlivňuje celkový poměr povrchu těla k hmotnosti. Z tohoto důvodu Kasabova a Holliday (2015) přišli s novou metodou pro výpočet poměru povrchu těla a jeho objemu, který bere v úvahu jak trup, tak končetiny. Tuto metodu nazvali „Tin Man“ model a ve svém výpočtu zahrnuje velikost a tvar trupu a končetin. Lidské tělo je zde modelováno jako série válců a čar měřená v centimetrech (obr. 4). Model pracuje s akromiální výškou, výškou vnitřního kotníku, bikristální šíří a bitrochanterickou šíří. Oproti cylindrickému modelu dokáže „Tin Man“ model předpovědět nezávislé odhady hodnot povrchu těla o objemu s menší standardní chybou, přičemž je tato chyba spojena především s nejistotou kolik objemu těla

nebo kolik tělesné hmotnosti je zahrnuto v těch částech těla, jež byly vyloučeny z modelu. Do vyloučených částí patří hlava, krk, ruce a nohy (Kasabova a Holliday, 2015).



Obrázek 4: "Tin Man" model (Kasabova a Holliday, 2015)

3.2 Adaptace evropských Neandrtálců

Kvůli životu v chladných podmínkách v glaciálním období, je morfologická adaptace evropských Neandrtálců častým tématem bádání mnoha autorů. Například Erik Trinkaus ve své studii (1981) uvádí, že tělesná morfologie Neandrtálců je v souladu s ekogeografickými pravidly. Pro klimatickou adaptaci Neandrtálců je dle autora charakteristický hlavně velmi vysoký poměr délky klíční kosti a pažní kosti, který vysvětluje jako zvětšení hrudního koše, což odpovídá Bergmannově pravidlu, nebo jako zkracující se délku nejen pažní kosti ale také celé horní končetiny, což je zase v souladu s Allenovým pravidlem. Zároveň také poznamenal, že

tento klavikulo-humerální index nekoreluje s klimatickými faktory u recentních populací (Trinkaus, 1981).

Holliday (1997) během své analýzy zjistil, že evropští Neandrtálci mají větší hlavice stehenní kosti a relativně kratší distální segment končetin (kosti předloktí a bérce) jak vzhledem k tělu, tak vzhledem k velikosti proximálního segmentu končetiny. Jejich celkovou tělesnou morfologii charakterizoval jako hyperpolární. Hyperpolární tvar těla Neandrtálců byl pravděpodobně způsoben dvěma faktory. Prvním byly extrémně nízké teploty v glaciální Evropě a druhým pak byla relativně špatná kulturní adaptace na velmi chladné prostředí (Holliday, 1997).

Všechny tyto výsledky naznačují, že kratší končetiny znamenaly pro Neandrtálce vysoký výdej energie, kdy pohyb na delší vzdálenosti a lov byl pro ně velmi energeticky náročný. Naproti tomu byly velmi výhodné pro termoregulaci. Jelikož tělo odvádí teplo přes kůži, velikost povrchu organismu je přímo úměrná množství ztraceného tepla (Tilkens et al., 2007). Výsledky Martina Hory a Vladimíra Sládka (2014) ovšem dokazují, že Neandrtálci sice při chůzi na delší vzdálenosti spotřebovali více energie než anatomicky moderní lidé, ale že tento rozdíl není tak výrazný, jak se původně odhadovalo. U mužů je rozdíl ve výdeji energie menší o více jak polovinu než se dříve myslelo a u žen je dokonce ještě výrazně menší. Ukázalo se, že kdyby měli Neandrtálci stejnou tělesnou hmotnost jako anatomicky moderní lidé, spotřebovali by díky své nízké konfiguraci končetin méně energie na kilogram tělesné hmotnosti. Muži by v tomto případě měli o 1 - 5 % a ženy o 1 - 3 % nižší energetické náklady na překonávání vzdáleností než populace anatomicky moderního člověka stejného pohlaví. Primární příčinou vysokých energetických nároků na chůzi Neandrtálců mužů je jejich tělesná hmotnost, která nebyla dostatečně kompenzována konfigurací končetin (Hora a Sladek, 2014).

Endotermní živočichové jsou při extrémně nízkých teplotách schopni lépe udržet své tělesné teplo, když je relativní plocha těla

snížena (Tilkens et al., 2007). Evropští Neandrtálci měli tedy krátké končetiny a široké a podsadité tělo, aby byl únik tělesného tepla co nejmenší. Tělesná morfologie anatomicky moderního člověka naopak umožňovala nízké energetické nároky, ale zase byla nevýhodná pro termoregulaci. Díky své anatomii tak Neandrtálci denně spotřebovali asi o 100 - 350 kcal více než anatomicky moderní lidé. Tento rozdíl je z velké části dán vyšším podílem svalové hmoty Neandrtalců oproti anatomicky moderním lidem. Větší muskulatura poskytovala Neandrtalcům daleko lepší termoregulační schopnost, protože mohla sloužit jako tepelný izolant. Anatomicky moderní lidé se zase adaptovali na chlad prostřednictvím svého chování. To jim umožnilo menší velikost těla a zároveň nižší spotřebu energie (Froehle a Churchill, 2009).

Průměrná výška Neandrtalců se pohybovala mezi 164 - 168 cm u mužů a mezi 152 - 156 cm u žen (Helmuth, 1998) a průměrná hmotnost činila 77,6 kg u mužů a 66,4 kg u žen (Froehle a Churchill, 2009). Jejich hmotnost byla dokonce až o 30 % vyšší než je hmotnost dnešních populací anatomicky moderního člověka, které žijí v chladném prostředí. Stavbou svého těla se evropští Neandrtálci nejvíce podobají populaci dnešních Eskymáků obývajících Grónsko (Holliday, 1997). Na druhou stranu ale současné populace anatomicky moderního člověka žijící v arktických klimatických podmínkách nemají tak výrazné tělesné proporce (nemají tak výrazně široké a podsadité tělo a také mají méně svalové hmoty) jako měli evropští Neandrtálci (Tilkens et al., 2007).

3.3 Adaptační postkraniálního skeletu

3.3.1 Adaptační postkraniálního skeletu živočichů

Meiri a Dayan (2003) během svého výzkumu, v němž analyzovali několik druhů savců a ptáků, došli k závěru, že Bergmannovo pravidlo lze považovat za platné. Zároveň ale zjistili, že některé druhy pravidlu podléhají více a některé méně. Existují také druhy, které Bergmannovu pravidlu nepodléhají vůbec. V souladu s Bergmannovým pravidlem je

podle výsledků 72 % z 94 druhů ptáků a 65 % ze 149 druhů savců. Největší rozdíl v rámci vnitrodruhové variability je u stěhovavých a nestěhovavých ptáků. Zatímco u stěhovavých ptáků je vnitrodruhová variabilita poměrně nízká, nestěhovaví ptáci vykazují vysokou variabilitu v rámci jednotlivých druhů. Tento trend je možné vysvětlit tím, že stěhovaví ptáci jsou vystaveni vysokým rozdílům teplot pouze ve velmi omezené míře a tudíž jejich morfologie těla není nucena adaptovat se na rozdílné klimatické podmínky, jak tomu je u ptáků nestěhovavých. Ze savců se Bergmannově pravidlu vymykají především některé druhy hmyzožravců a drobných hlodavců. Naproti tomu druhy drobných savců z řádu letounů vykazují téměř stejnou míru variability jako nestěhovaví ptáci (Meiri a Dayan, 2003).

Yom-Tov et al. (2002) poukazují na to, že velikost těla může být ovlivněna také predací, protože těžší jedinci jsou méně hbití než lehčí jedinci a tím se pro predátory stávají relativně snadnou kořistí. Faktorem ovlivňujícím velikost a hmotnost jedince je pak spíše zeměpisná šířka než teplota prostředí (Yom-Tov et al., 2002). Bergmannovo pravidlo by mělo být chápáno a vykládáno jako tendence pro pozitivní asociaci mezi tělesnou hmotností a zeměpisnou šířkou a ne jako velikost těla a teplota (Blackburn et al., 1999).

Pro exotermní živočichy, zvláště pak pro obojživelníky platí Bergmannovo pravidlo pouze v omezené míře, přičemž je velikost jejich těla ovlivňována spíše zeměpisnou šířkou a nadmořskou výškou než teplotou prostředí. Obecně pak platí, že se stoupající zeměpisnou šířkou a nadmořskou výškou se zvětšuje velikost těla (Ashton, 2002). Pro hmyz dokonce nelze Bergmannovo pravidlo jako ekogeografický zákon použít vůbec (Shelomi, 2012).

3.3.2 Adaptace postkraniálního skeletu člověka

Velikost a tvar těla se u recentních lidských populací značně liší. Rozdíly ve výšce postavy jsou nízké a neřídí se žádnými konkrétními

geografickými trendy. Naproti tomu rozdíly v šířce těla jsou větší a ukazují jasný gradient. Je pravděpodobné, že tyto rozdíly jsou u moderních lidí výsledkem interakce mezi dlouhodobými genetickými faktory, včetně klimatické adaptace, a vývojovým prostředím, včetně stravy a nemocí (Ruff, 2002). Byla prokázána konzistentní asociace mezi parametry v oblasti životního prostředí a hlavními trendy v morfologii člověka. Tělesná hmotnost, tvar těla, hlavy a relativní délka končetin korelují s teplotními podmínkami, především s průměrnou roční teplotou. Tyto trendy pak existují v globálním, kontinentálním nebo regionálním měřítku (Gilligan a Bulbeck, 2007).

Obecně platí, že změna lidských tělesných proporcí se shoduje s predikcemi Bergmannova a Allenova pravidla - populace z vysokých zeměpisných šířek jsou často vyobrazovány s poměrně širokým trupem, vysokou tělesnou hmotností, relativně krátkými končetinami vzhledem k trupu a se zkráceným distálním segmentem končetin. U populací z nízkých zeměpisných šířek je tomu přesně naopak: jedinci z těchto oblastí mají relativně úzký trup, nízkou tělesnou hmotnost, relativně dlouhé končetiny vzhledem k trupu a mají prodloužený distální segment končetin (Cowgill et al., 2012).

Studie zaměřené na proporcionalitu člověka prokázaly, že tělesná hmotnost a výška postavy negativně korelují s průměrnou roční teplotou a se zeměpisnou šířkou (Roberts, 1953; Ruff, 1994; Katzmarzyk a Leonard, 1998). Naproti tomu relativní proporce končetin a bikristální šíře pozitivně korelují s průměrnou roční teplotou a se zeměpisnou šířkou (Trinkaus, 1981; Ruff, 1994; Holliday, 1997). Nejvýznamněji se zeměpisnou šířkou koreluje bikristální šíře ($r = 0,866$), přičemž u žen je o něco významnější ($r = 0,919$) než u mužů ($r = 0,884$). Méně významně se zeměpisnou šířkou koreluje tělesná váha ($r = 0,607$) a nejslabší korelace je mezi zeměpisnou šířkou a výškou trupu ($r = 0,230$). Během výzkumu korelace poměru mezi povrchem těla a jeho velikostí těla (SA/BM) a zeměpisnou šířkou ($r = -0,649$) bylo zjištěno, že SA/BM v závislosti na zeměpisné šířce klesá (Ruff, 1994). Na základě těchto Ruffových výsledků lze říci, že

klimatickými podmínkami je ovlivněna šířka těla, tělesná hmotnost a výška postavy se s teplotou nemění.

U nedospělých jedinců je vliv ekogeografických pravidel poněkud odlišný od dospělých, protože jejich tělesné proporce vzhledem k základním parametrům růstu kolísají. Z toho důvodu je vztah mezi tělesnými formami nedospělých a klimatem velmi důležitý, protože termoregulace se u dětí a dospělých liší. Zatímco dospělému organismu výkyvy teplot nezpůsobují žádné závažné potíže, děti jsou na kolísání teplot citlivé. Nicméně byla u nedospělých jedinců prokázána korelace mezi zeměpisnou šířkou, bikristální šíří, brachiálním a krurálním indexem, přičemž je tato korelace stejně silná jako u dospělých jedinců a v některých případech je dokonce silnější (Cowgill et al., 2012).

3.4 Tvarová optimalizace lebky

Platnost obou ekogeografických pravidel byla prokázána mnoha studii postkraniálního skeletu většiny endotermních živočichů, včetně člověka a jeho předků. Můžeme proto předpokládat, že lze tato pravidla, konkrétně Bergmannovo pravidlo, aplikovat také na lebku. Podle něj by měly populace v rámci jednoho určitého druhu žijící v chladném prostředí vykazovat větší velikost a cirkularitu lebky než jedinci téhož druhu žijící v teplém klimatu.

3.4.1 Tvarová optimalizace zvířecích lebek

Baker (1984) se ve své práci zaměřené na jelence běloocasé, kteří žijí v severoamerickém Illinois, zmiňuje o tom, že lebky jedinců z chladnějšího klimatu (vyšší zeměpisné šířky) vykazují adaptaci na chladné prostředí. Vzory morfologických odchylek v proporcionalitě lebky v širokém geografickém měřítku jsou v souladu s Bergmannovým pravidlem (Baker, 1984). Levengood et al. (1994) zaznamenali u všech poddruhů jelence běloocasého změny v délce patra a také na zubech,

přičemž všechny změny podléhají Bergmannovu pravidlu (Levengood et al., 1994).

Podobné rozdíly byly zpozorovány u populací australského klokana dama. Se zvyšující se zeměpisnou šířkou u jedinců dochází vzhledem k nosním kostem k zužování patra. Zároveň tito jedinci vykazují vyšší flexi lebky, větší výšku nosu a jařmové oblouky vystouplé více do stran. Přední nozdry (nosní dírky) se celkově s rostoucí nadmořskou výškou zužují (Hadley et al., 2009). Obdobné morfologické změny byly zjištěny také u populací australských klokanů quokka – u jedinců z chladnějšího klimatu byl zaznamenán vyšší a užší nos (Dawson a Milne, 2012). Změny v délce, výšce a šířce nosu hrají důležitou roli při ohřívání a zvlhčování vdechovaného vzduchu, což může být výhodné pro udržení tepla v chladnějších oblastech. Kromě toho byla u obou zkoumaných druhů žijících ve vyšších zeměpisných šířkách zaznamenána celkově větší velikost lebky, než u jedinců z nižších zeměpisných šířek (Hadley et al., 2009; Dawson a Milne, 2012).

Za účelem studování, k jakým morfologickým změnám na lebce dochází v různých klimatických prostředích, provedli Steegmann a Platner (1968) laboratorní experiment s mladými krysami, kdy dvě skupiny krys po dobu 90 dní vystavili rozdílným teplotám (22°C a 5°C). Skupina z chladného prostředí vykazovala kulatější neurokranium, zúžený nosní otvor a relativně kratší a širší lícní kosti (Steegmann a Platner, 1968). Výsledky všech těchto studií dokazují, že Bergmannovo pravidlo je na lebky endotermních živočichů aplikovatelné.

3.4.2 Tvarová optimalizace lidské lebky

Mezi populacemi anatomicky moderního člověka byla uznána omezená míra variability ve tvaru lebky (např. Howells, 1973, 1989; Richardson, 1980, Keita, 1988; Relethford, 1994, Hanihara, 1996, 2000; Bruner a Manzi, 2004). Toho si ostatně také všiml na počátku 20. století Franz Boas (1912), který měřil lebky potomků přistěhovalců do USA. Na

základě svých výsledků došel k závěru, že potomci přistěhovalců narození v USA mají nejen jinou morfologii lebky, ale také celého postkraniálního skeletu. Na tomto základě Boas usoudil, že genetické vlivy jsou na úkor životního (klíma, nadmořská výška a další geografické rysy) a sociálního prostředí potlačeny (Boas, 1912).

Roseman (2004) ve své studii uvádí, že proporcionalita obličeje a tvar lebeční klenby (brachycefalie vs. dolichocefalie) odráží klimatickou adaptaci, zatímco zbylé části lebky odrážejí genetické vlivy nebo historii populace (Roseman, 2004). K odlišnému závěru při výzkumu lidských lebek z odlišných geografických oblastí dospěli Harvati a Weaver (2006). Podle jejich výsledků je tvar neurokrania a spánkových kostí dán geneticky, zatímco tvar kostí obličejové části závisí na vnějších podmínkách. Celkový tvar a velikost lebky je tedy ovlivněn genetickými i klimatickými faktory, jež se navzájem doplňují (Harvati a Weaver, 2006). Dalším názorem je, že variabilitu v rámci neurokrania lze vysvětlit geografickou nebo genetickou vzdáleností populací, zatímco variabilita v morfologii obličeje je dána rozdílným klimatickým prostředím (Hubbe et al., 2009). Nicméně, teplota, výměna tepla a genetika nejsou jedinými proměnnými udávající konečný tvar hlavy. Je totiž vysoce pravděpodobné, že tvar lebky je ovlivněn také dalšími faktory, jakými jsou porodní trauma, výživa a celková tělesná stavba jedince, protože nelze předpokládat, že by tvar lebky byl nezávislý na selektivních silách působících na tělesnou konstituci (Beals, 1972). Kraniální morfologie se tedy jeví jako komplexní jednotka, která je utvářena velkým množstvím různých procesů. Tyto procesy následně ovlivňují výrazně odlišné anatomické oblasti (Strauss a Hubbe, 2010).

Empirické důkazy naznačují, že obecné rozložení cefalického indexu (poměr největší délky a největší šířky mozkovny vynásobený stem) je vysvětlitelné z hlediska klimatických změn, kdy existuje inverzní vztah mezi průměrným cefalickým indexem a teplotou. Proto se zastává názor, že život v chladném klimatu je jedním z důvodů brachycefalie u populací žijících v chladném prostředí (Beals, 1972).

Předpokládá se, že tvar lebky podléhá stejným biologickým principům jako stavba těla, které jsou základem ekogeografických pravidel. Opět zde hraje významnou roli poměr povrchu vůči objemu v závislosti na klimatu. Pro populace žijící v chladném podnebí je výhodnější mít kulatější tvar lebky, protože geometrickým tvarem s nejnižším možným povrchem je koule (Beals, 1972). Z tohoto důvodu se variabilita ve vnější morfologii lebky (velikost a tvar lebky včetně nosního otvoru a obličeje) považuje za další rys adaptace člověka na klimatické podmínky (Guglielmino-Matessi et al., 1979; Hernandez et al., 1997).

Guglielmino-Matessi et al. (1979) zdůrazňují důležitost vysoké korelace mezi nízkou teplotou a šířkou lebeční klenby, přičemž dospěli k závěru, že lidské lebky v chladnějších klimatických podmínkách mají tendenci být větší a širší (Guglielmino-Matessi et al., 1979). Ze všech rozměrů anatomicky moderní lidské lebky s prostředím nejsilněji koreluje maximální kraniální šířka, následovaná délkou a výškou neurokrania (Beals et al., 1984).

Důležitou roli hraje lebeční baze. Její šíře totiž ovlivňuje celkový tvar lebky – určuje šířku lebeční klenby a šířku obličeje. Bylo prokázáno, že kovariance mezi šířkou všech těchto oblastí je jedním z dominantních faktorů integrace lidské lebky (Martinez-Abadias et al., 2009). Šířka baze u populací anatomicky moderního člověka velmi vysoce koreluje s okolní teplotou, dokonce více než s ostatními neurokraniálními proměnnými. Tato korelace je navíc přítomna, i když rozměry neurokrania zůstávají konstantní. Z toho lze usuzovat, že basikraniální šíře může hrát klíčovou roli v lebeční morfologické adaptaci na klima. Její změna tudíž vyvolává změnu ostatních kostí lebky – zakulacení nebo naopak oploštění lebeční klenby a robusticitu obličejových kostí v závislosti na prostředí (Nowaczewska et al., 2011). Z výsledků Hernandez et al. (1997) je patrné, že populace žijící ve velmi chladném prostředí vykazují ve srovnání s ostatními populacemi velmi vysoké hodnoty v biaurikulární šířce (Hernandez et al., 1997).

4 MATERIÁL A METODY

4.1 Materiál

Jako materiál v této práci posloužila databáze kranio-metrických rozměrů Williama Whita Howellsa. Původně byla databáze dostupná na internetových stránkách Dr. Lyla W. Königsberga. V současné době jsou data na Königsbergových stránkách nedostupná, a proto je databáze volně přístupná na internetových stránkách Dr. Benjamin Millera Auerbacha (<http://web.utk.edu/~auerbach/HOWL.htm>).

Howells data sbíral v letech 1965 - 1980 a publikoval je ve třech samostatných monografiích (Howells, 1973, 1989, 1995). Všechny své výsledky Howells poskytl Katedře antropologie na Univerzitě v Tennessee (Howells, 1996).

Databáze čítá celkem 2524 jedinců z 28 populací a 81 proměnných. Z toho bylo 1368 lebek identifikováno jako mužské a 1156 jako ženské. Některé lebky byly identifikovány na základě pitevních protokolů, u zbylých bylo pohlaví odhadnuto jiným způsobem. Ženské lebky se navíc vyskytovaly pouze u 26 populací. Sám Howells upozorňuje na fakt, že v průběhu času byl datový soubor obměňován a upravován, proto první soubory přesně neodpovídají souborům z posledních let (Howells, 1996). Počet jedinců každé populace je uveden v tabulce 1.

Kromě toho materiál obsahuje 524 testovacích souborů. Ty ovšem nejsou celistvé, navíc obsahují také prehistorické lebky nebo jejich odlitky a jsou výsledkem Howellsova pojednání z roku 1996 (Howells, 1996). Lebky z testovacích souborů nejsou zahrnuty v hlavním souboru dat a v této práci s nimi nebude z výše uvedených důvodů vůbec pracováno.

Tabulka 1: Přehled počtu jedinců v jednotlivých populacích

Populace				Populace			
	n				n		
	M	F	Celkem		M	F	Celkem
Norse	55	55	110	N Japan	55	32	87
Zalavar	53	45	98	S Japan	50	41	91
Berg	56	53	109	Hainan	45	38	83
Teita	33	50	83	Atayal	29	18	47
Dogon	47	52	99	Philippi	50	0	50
Zulu	55	46	101	Guam	30	27	57
Australi	52	49	101	Egypt	58	53	111
Tasmania	45	42	87	Buschman	41	49	90
Tolai	56	54	110	Andaman	35	35	70
Mokapu	51	49	100	Ainu	48	38	86
Easter I	49	37	86	Buriat	55	54	109
Moriori	57	51	108	Eskimo	53	55	108
Arikara	42	27	69	Anyang	42	0	42
Santa Cr	51	51	102	S Maori	10	0	10
Peru	55	55	110	N Maori	10	0	10
Celkem			1473	Celkem			1051

4.2 Metody

4.2.1 Výběr proměnných

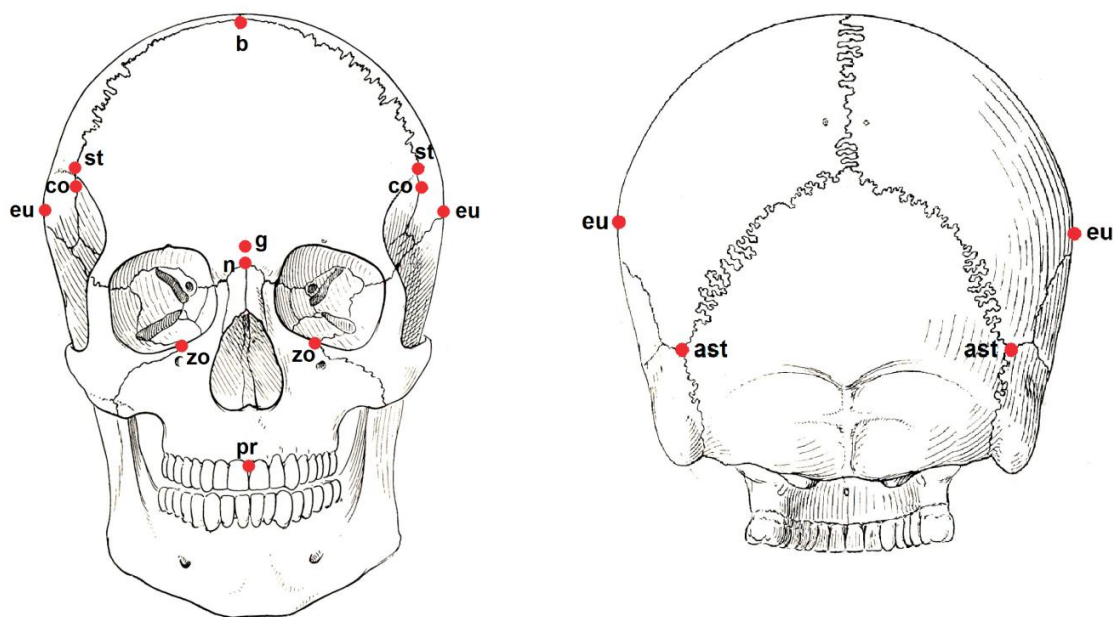
Howells (1973) definuje přesné umístění všech kranio-metrických bodů a rozměrů, které během svého mnohaletého výzkumu naměřil. Sám přitom tvrdí, že tak učinil především pro to, aby zjednodušil práci svým nástupcům, jak v ohledu přístupnosti dat, tak v ohledu možnosti přesného měření ve zhoršených podmínkách (Howells, 1973).

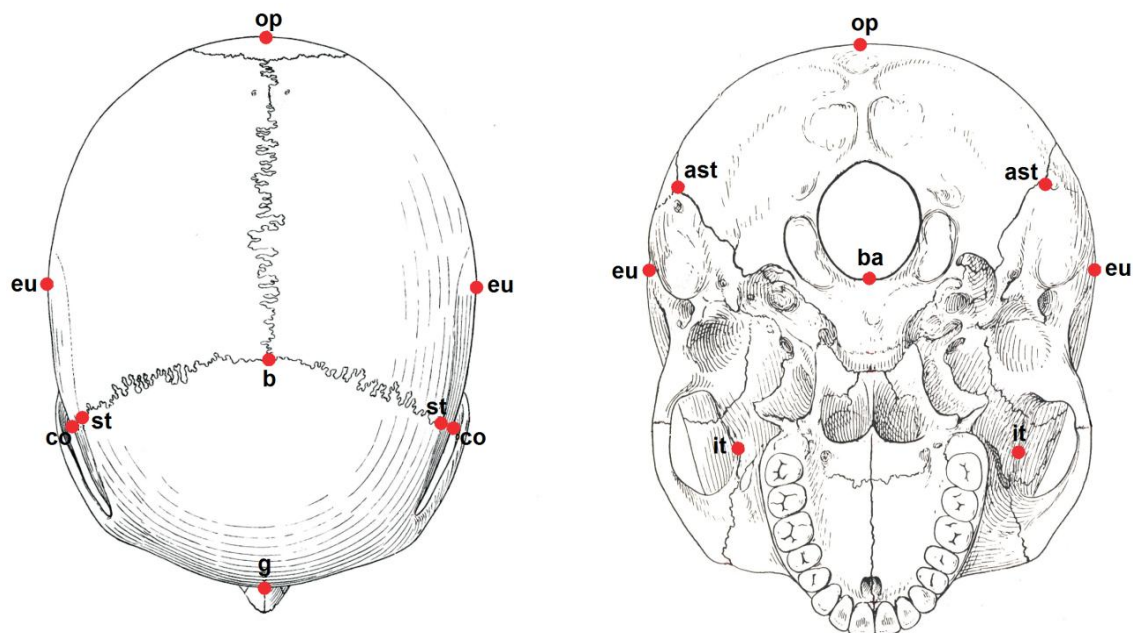
Z původních 78 metrických proměnných bylo pro účel výzkumu vybráno 11 proměnných, které definují velikost a tvar lebky. Definice vybraných proměnných jsou uvedeny v tabulce 2.

Tabulka 2: Definice kranio-metrických proměnných dle Howellse (1973)

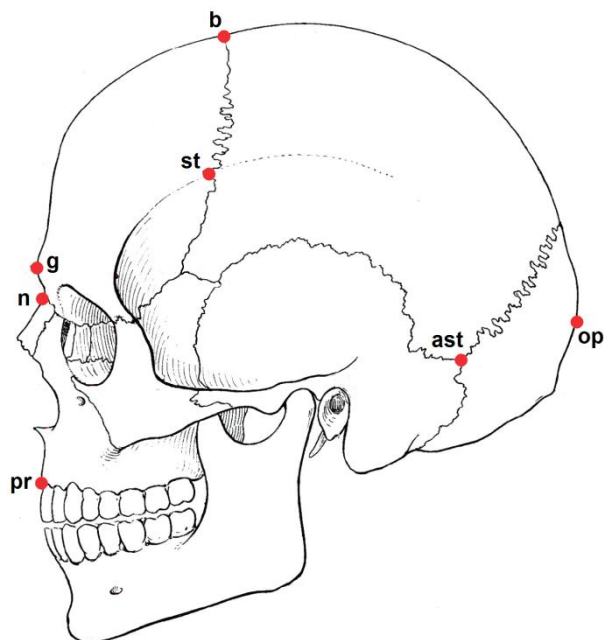
Proměnná	Zkratka	Definice
Maximální kraniální délka	GOL	Vzdálenost bodu <i>glabella</i> od bodu <i>opisthocranion</i>
Délka lebeční baze	BNL	Přímá vzdálenost mezi body <i>nasion</i> a <i>basion</i>
Výška <i>basion-bregma</i>	BBH	Přímá vzdálenost mezi body <i>basion</i> a <i>bregma</i>
Maximální kraniální šířka	XCB	Vzdálenost mezi oběma body <i>euryon</i>
Největší šířka čela	XFB	Vzdálenost mezi oběma body <i>coronale</i>
Biaurikulární šířka	AUB	Nejmenší vnější šířka přes kořeny <i>processus zygomaticus</i>
Minimální kraniální šířka	WCB	Přímá vzdálenost mezi oběma body <i>infratemporale</i>
Největší týlní šířka	ASB	Vzdálenost obou bodů <i>asterion</i>
Délka obličeje	BPL	Přímá vzdálenost mezi body <i>basion</i> a <i>prosthion</i>
Maximální zygomatická délka	XML	Celková přímá délka <i>os zygomaticum</i> v diagonálním směru od dolního konce zygotemporálního švu na boční straně kosti k bodu <i>zygoorbitale</i>
Bistefanická šířka	STB	Vzdálenost mezi oběma body <i>stephanion</i>

Umístění jednotlivých kranio-metrických bodů ilustrují obrázky 5 - 7. Jejich definice jsou uvedeny v příloze 1.

**Obrázek 5:** Kranio-metrické body v *norma frontalis* a *occipitalis* (převzato z Knussmann, 1988)



Obrázek 6: Kraniometrické body v *norma verticalis* a *basilaris* (převzato z Knussmann, 1988)



Obrázek 7: Kraniometrické body v *norma lateralis* (převzato z Knussmann, 1988)

4.2.2 Rozdělení dat

Všechny populace s vybranými daty byly nejdříve rozděleny do tropického, subtropického, mírného a chladného klimatického pásma. Při rozdělování bylo přihlíženo hned k několika kritériím. Nejvíce byla zohledněna zeměpisná šířka, v níž se každá jednotlivá populace nacházela. Dalšími kritérii pak byla průměrná zimní, letní a roční teplota a také nadmořská výška. U většiny populací průměrné teploty a nadmořská výška korelovaly se zeměpisnou šířkou. Výjimku tvořila pouze populace z Peru, která byla i přes to, že se nachází v tropickém podnebném pásu, umístěna do mírného klimatu. Peru je zemí, kde se prolíná hned několik typů podnebí – od suchého tropického v pouštních oblastech, přes o něco chladnější oceánské v pobřežních oblastech, až po studené ve vysokohorských oblastech And. Jelikož zkoumaná populace pocházela z horské oblasti (do 4800 m.n.m.) a průměrná roční teplota zde činila 11,7°C, byla tato populace zařazena do mírného klimatu. U pěti archaických populací (Norse, Arikara, Guam, Egypt, Anyang) nebylo možné zjistit, jaké klimatické poměry panovaly v daných obdobích, proto se rozdělení těchto populací do klimatických pásem řídilo podle jejich umístění v zeměpisné šířce a podle obecných klimatických parametrů, které jsou pro dané oblasti typické. Pro rozdělení populací do čtyř klimatických pásem byl použit atlas světa (Verlag, 2010) a elektronická databáze eHRAF (<http://ehrafworldcultures.yale.edu/ehrafe/>). Pro třídění dat byl použit MS Excel 2007. Rozdělení populací do klimatických zón je uvedeno v tabulce 3.

Tabulka 3: Rozdělení populací do klimatických pásem

Tropické klima		Subtropické klima		Mírné klima		Chladné klima	
Populace	Lokalita	Populace	Lokalita	Populace	Lokalita	Populace	Lokalita
Teita	Keňa, východní Afrika	Zulu	jižní Afrika	Norse	Oslo, Norsko	Buriat	Sibiř, Rusko
Dogon	Mali, západní Afrika	Australi	jez. Alexandrina, Austrálie	Zalavar	Maďarsko	Eskimo	Grónsko
Tolai	Nová Británie, Melanésie	Easter I	Velikonoční ostrovy	Berg	Korutany, Rakousko	Ainu	ostrov Hokkaidó, Japonsko
Mokapu	Oahu, Havaj	S Japan	ostrov Kjúšú, Japonsko	Tasmania	Tasmánie		
Hainan	Haikou, Čína	Atayal	Taiwan	Moriori	Chathamovy ostrovy		
Philippi	Filipínské ostrovy	N Maori	severní ostrov, Nový Zéland	Arikara	Severní Amerika		
Guam	Guam, Oceánie			Santa Cr	o. St. Cruz, Kalifornie, USA		
Egypt	Gíza, Egypt			Peru	Yauyos, Peru		
Bushman	jižní Afrika			N Japan	ostrov Hokkaidó, Japonsko		
Andaman	Andamanské ostrovy			Anyang	Čína		
				S Maori	jižní ostrov, Nový Zéland		

4.2.3 Statistické zpracování

Nejdříve byly pro jednotlivá klimatická pásma v programu MS Excel 2007 vytvořené popisné statistiky souborů se základními numerickými údaji, jakými jsou velikost souboru, průměr a směrodatná odchylka. Dále byla data analyzována pomocí analýzy rozptylu a analýzy hlavních komponent. Pro tyto statistické analýzy byl použit program PAST 2.17.

Analýza rozptylu

Pro zjištění rozdílů mezi populacemi z jednotlivých klimatických pásem byla u každé proměnné provedena analýza rozptylu (analysis of variance – ANOVA). Následně byly pro každou proměnnou vytvořeny krabicové grafy (boxploty), které tyto rozdíly prezentovaly graficky.

V tomto případě byla použita jednofaktorová analýza rozptylu (one-way ANOVA) s metodou párového porovnání Tukeyho *post-hoc* testů. Skrze ni bylo provedeno testování rozdílů v jednotlivých proměnných mezi populacemi odlišných klimatických pásem.

Jednofaktorová ANOVA je soubor statistických modelů, které porovnávají průměry dvou či více úrovní faktoru (sloupců v matici dat) za účelem určit, zda se alespoň jeden průměr liší od ostatních. Pomocí F-testu se testuje nulová hypotéza, která říká, že jsou všechny průměry stejné (Sokal a Rohlf, 1995; Hammer, 2012). Zjednodušeně řečeno, slouží analýza ANOVA k hledání rozdílů v průměrech mezi několika skupinami proměnných – v tomto případě se jedná o klimatická pásma a číselné hodnoty kraniometrických rozměrů.

V případě, že ANOVA vykazuje velmi malou p hodnotu, využívá se Tukeyho *post-hoc* test párového srovnání, založeném na vzájemných významných rozdílech (Hammer, 2012). Tukeyho *post-hoc* test se tedy používá k určení, jaké soubory se vzájemně významně liší. Výsledkem jsou pak p hodnoty, jejichž velikosti určují vzájemnou významnou

shodnost nebo naopak rozdílnost v průměrných hodnotách mezi všemi jednotlivými soubory.

Nejdříve byly analýzy ANOVA provedeny pro mužské a ženské lebky odděleně. Jelikož se ale jejich výsledky lišily pouze minimálně, byla provedena analýza pro obě skupiny dohromady. Výsledky této analýzy jsou v této práci také prezentovány. Výsledky mužských a ženských lebek jsou prezentovány odděleně pouze u baurikulární šířky a minimální kraniální šířky, protože u těchto dvou proměnných se výsledky mezi mužským a ženským souborem rozcházejí.

Analýza hlavních komponent

Hypotézy byly testovány pomocí analýzy hlavních komponent (principal component analysis - PCA). Skrze PCA bylo provedeno hodnocení rozdílů ve velikosti a tvaru lidské lebky mezi populacemi jednotlivých klimatických pásem v mnohorozměrném prostoru.

PCA je mnohorozměrná statistická analýza, jejímž cílem je redukce původního počtu popisovaných proměnných novými umělými veličinami – komponentami. Tyto veličiny shrnují informaci o původních proměnných, aniž by došlo k významným ztrátám původní informace. Komponenty jsou vzájemně nezávislé a poskytují důležité informace z datové tabulky, přičemž jsou tyto informace vyjádřeny jako soubor na sebe kolmých proměnných (Abdi a Williams, 2010). PCA může být chápána jako transformace původních dat do nového souřadnicového systému, jehož osy jsou tvořeny hlavními komponentami.

PCA je možné konstruovat na základě korelační nebo kovarianční matice. Jelikož jsou všechny proměnné, s nimiž je v této práci počítáno, měřeny ve stejných jednotkách (mm), doporučuje se konstruovat PCA podle kovarianční matice (Hammer, 2012).

Před provedením samotné analýzy byla každému klimatickému pásmu pro rozlišení přiřazena vlastní barva s vlastním symbolem.

Konkrétně populacím z tropického klimatického pásma byl přidělen červený křížek, populace ze subtropického klimatu byly označeny růžovou kostičkou, zelený kosočtverec představoval populace z mírné klimatické zóny a modrým čtvercem byly označeny populace z chladného klimatu. Po sloučení populací ze subtropického a mírného klimatického pásma byl této skupině přidělen zelený kosočtverec. Poté byla provedena analýza.

Byly vytvořeny tabulky s procentuelním podílem jednotlivých hlavních komponent na celkové variabilitě souboru, bodové diagramy a sloupcové zátěžové grafy koeficientů. Na základě výsledků první analýzy byly vybrány dvě typické populace z tropického klimatického pásma (Teita a Andaman), dvě typické populace z chladného klimatického pásma (Buriat a Eskimo) a po dvou populacích ze subtropického (Austráli a S Japan) a mírného (Tasmania a Santa Cr) klimatického pásma, které měly nejvíce podobné hodnoty průměrných ročních teplot. Poslední dvě zmíněná klimatická pásma byla sloučena do jednoho souboru. Následně byla analýza provedena znovu. Tyto vybrané populace sloužily k ověření, zda po vyřazení populací, které se nachází na okrajích tropického a chladného klimatického pásma, respektive na hranici tropického a subtropického klimatického pásma a na hranici chladného a mírného pásma, dojde k nárůstu variability ve velikosti a tvaru lebky mezi sousedícími pásmy.

V obou analýzách byly mužské a ženské lebky testovány odděleně. Celkem tak byly provedeny čtyři samostatné analýzy pro čtyři skupiny lidských lebek, jejichž výsledky byly navzájem porovnávány. První skupinu tvoří mužské lebky, druhou ženské lebky a poslední dvě skupiny představují jejich výběry. Ve všech čtyřech skupinách pak byly zastoupeny populace ze všech klimatických zón. U všech čtyř skupin bylo k analýze vybráno prvních sedm hlavních komponent, které společně představují přibližně 95 % z celkové variability souboru.

Výsledky pro jednotlivé skupiny jsou dokumentovány vždy pomocí příslušných sloupcových zátěžových grafů koeficientů a bodových diagramů, které poskytují informace o variabilitě ve velikosti a tvaru lidské lebky a o tom, jaký typ proměnných se na velikosti a tvaru lebky nejvíce podílí. U sloupcových grafů platí, že čím je míra zátěže na danou proměnnou větší, tím je sloupec u této proměnné delší a tím více pak tato proměnná ovlivňuje velikost nebo tvar lebky a obráceně. A to bez ohledu na to, zda se sloupec pohybuje v kladných či záporných hodnotách. Bodové diagramy vyjadřují rozložení populací všech klimatických pásem podle velikosti a tvaru lebky. Tyto diagramy slouží k vizualizaci rozdílů, jež popisují jednotlivé hlavní komponenty. Každý bod v grafu představuje jednoho jedince, který je na základě hodnot vizualizovaných hlavních komponent umístěn do prostoru grafu. Všechny níže uvedené diagramy prezentují rozdělení jedinců podle dvou zvolených hlavních komponent, kdy je jejich průměrná hodnota umístěna v počátku souřadnic – v bodě 0, 0 (Zelditch et al., 2004). Barevné elipsy v diagramech představují oblast, ve které se nalézají 95 % všech jedinců z konkrétního klimatického pásma.

První hlavní komponenta je komponenta velikostní – zobrazuje variabilitu ve velikosti lebky. Zbylé hlavní komponenty jsou komponenty tvarové – zobrazují variabilitu ve tvaru lebky.

5 VÝSLEDKY

Výsledky jsou rozděleny do dvou částí. První část představují výstupy boxplotů a analýzy ANOVA s Tukeyho *post-hoc* srovnáním, které slouží pro zjištění, zda se rozměry jednotlivých proměnných v jednotlivých klimatech vzájemně liší a pokud se liší, zda jsou v souladu s Bergmannovým pravidlem. Nejdříve je ke každé proměnné uveden příslušný boxplot a poté tabulka s výsledky analýzy ANOVA a Tukeyho *post-hoc* srovnáním.

Druhou část výsledků tvoří výstupy jednotlivých PCA analýz, které byly provedeny pro výzkum, zda s klesající teplotou dochází k nárůstu velikosti a cirkularity lidské lebky a to podle Bergmannova pravidla. Nejdříve byla u obou pohlaví provedena analýza zahrnující všechny populace ze všech klimatických pásem. Poté byla u obou pohlaví analýza provedena pouze u populací, které byly z jednotlivých klimatických zón vybrány na základě výše uvedeného klíče.

5.1 Analýza rozptylu

Výsledky jsou prezentovány v podobě boxplotů a analýzy ANOVA s Tukeyho *post-hoc* srovnáním. Jelikož výsledky mužského i ženského souboru vykazují u téměř všech proměnných skoro totožné hodnoty, jsou zde prezentovány výsledky obou souborů dohromady. Výjimku tvoří pouze biaurikulární šířka a minimální lebeční šířka, proto jsou u těchto dvou proměnných výsledky analýzy prezentovány pro mužský a ženský soubor odděleně. Analýza byla provedena na základě průměru, směrodatné odchylky a velikosti souboru u jednotlivých proměnných. Popisná statistika mužského, ženského a společného (mužský + ženský) souboru je uvedena v tabulkách 4, 5 a 6.

Tabulka 4: Popisná statistika mužských lebek

Proměnná	Chladné klima (n=156)		Mírné klima (n=521)		Subtropické klima (n=245)		Tropické klima (n=446)	
	Průměr	SD	Průměr	SD	Průměr	SD	Průměr	SD
GOL	186,47	6,79	183,10	6,66	185,95	7,55	180,59	7,79
BNL	104,89	4,45	100,68	4,81	103,48	5,74	100,33	5,37
BBH	136,61	5,48	133,50	5,97	136,13	7,15	134,26	7,55
XCB	144,14	5,49	141,34	5,49	135,00	5,12	137,05	6,27
XFB	119,53	7,56	116,72	5,81	113,29	4,73	113,52	5,22
AUB	129,70	6,94	125,99	5,12	121,14	4,99	120,31	6,74
WCB	76,69	4,51	73,36	4,02	71,65	4,01	71,01	4,19
ASB	113,11	5,30	110,32	4,68	108,02	4,50	106,18	5,02
BPL	102,04	5,19	98,14	5,66	102,23	6,29	99,48	6,51
XML	57,17	4,36	54,50	54,50	54,55	3,56	53,86	4,14
STB	112,23	7,99	111,90	7,99	108,99	7,19	109,77	7,12

Tabulka 5: Popisná statistika ženských lebek

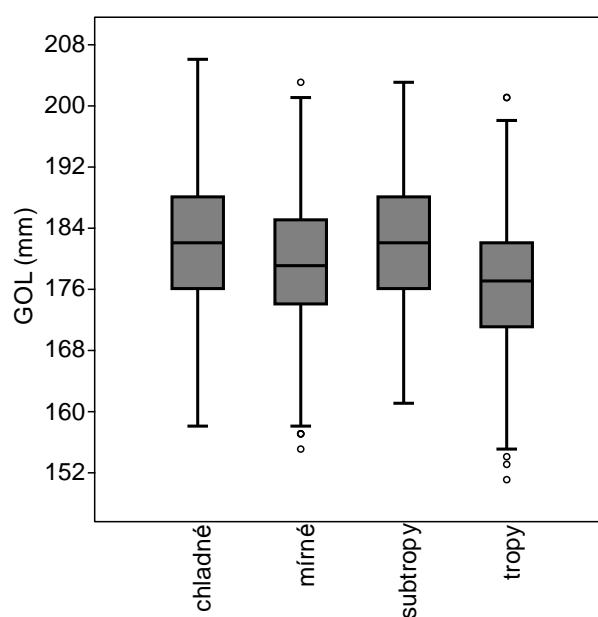
Proměnná	Chladné klima (n=147)		Mírné klima (n=411)		Subtropické klima (n=191)		Tropické klima (n=407)	
	Průměr	SD	Průměr	SD	Průměr	SD	Průměr	SD
GOL	177,03	6,58	174,21	6,81	177,45	7,01	172,31	6,84
BNL	98,86	4,14	95,31	4,78	97,71	5,04	95,56	4,76
BBH	130,67	5,49	126,76	5,13	129,53	6,54	128,08	6,71
XCB	138,95	8,77	136,14	5,07	130,46	5,07	132,14	5,91
XFB	115,15	7,13	112,35	5,57	109,25	5,28	109,20	4,97
AUB	123,15	6,09	119,13	4,77	114,84	4,42	113,42	6,01
WCB	73,20	4,33	69,58	3,77	68,32	3,90	67,22	3,95
ASB	108,26	5,21	106,10	4,54	103,54	4,28	101,88	4,55
BPL	97,15	5,17	93,72	5,54	98,05	5,40	95,36	5,65
XML	52,35	4,24	49,96	3,36	50,62	3,57	50,03	4,00
STB	110,22	9,44	109,15	7,05	105,97	6,91	106,19	6,42

Tabulka 6: Popisná statistika mužských a ženských lebek

Proměnná	Chladné klima (n=303)		Mírné klima (n=932)		Subtropické klima (n=435)		Tropické klima (n=853)	
	Průměr	SD	Průměr	SD	Průměr	SD	Průměr	SD
GOL	181,89	8,18	179,18	8,05	182,22	8,44	176,64	8,43
BNL	101,97	5,25	98,31	5,48	100,95	6,15	98,06	5,62
BBH	133,73	6,23	130,53	6,53	133,24	7,62	131,31	7,80
XCB	141,62	9,89	139,05	5,90	133,01	5,57	134,71	6,58
XFB	117,41	7,66	114,79	6,11	111,52	5,36	111,46	5,54
AUB	123,64	6,70	122,06	6,20	119,68	6,00	117,87	6,64
WCB	72,72	4,48	71,64	4,29	70,58	4,25	69,56	4,40
ASB	110,76	5,78	108,46	5,07	106,06	4,93	104,13	5,26
BPL	99,67	5,73	96,19	6,02	100,40	6,27	97,51	6,45
XML	54,83	4,93	52,50	4,02	52,83	4,06	52,03	4,50
STB	111,25	10,09	110,69	7,71	107,67	7,22	108,06	7,02

Maximální kraniální délka (GOL)

Podle grafu 1 se průměrné hodnoty GOL mezi klimatickými pásmy liší. Směrem od chladného klimatu se průměrná hodnota GOL snižuje. Nejnižší průměrná hodnota je podle očekávání zaznamenána u populací z tropické klimatické zóny, což by naznačovalo platnost Bergmannova pravidla. Pouze subtropické populace se snižujícímu se trendu vymykají – vykazují velmi podobné hodnoty jako populace z chladného klimatu. To ostatně také potvrzují výsledky uvedené v tabulce 7. Z nich je patrné, že se průměrné hodnoty GOL napříč klimaty vzájemně významně liší ($p = 0,000$). Výjimku tvoří průměrné hodnoty subtropických populací a populací chladného klimatického pásma. Ty se od sebe navzájem významně neliší ($p = 0,915$).



Graf 1: Průměrná hodnota GOL v jednotlivých klimatických pásmech

Tabulka 7: Výsledky ANOVA a Tukeyho *post-hoc* srovnání GOL ve všech klimatických pásmech

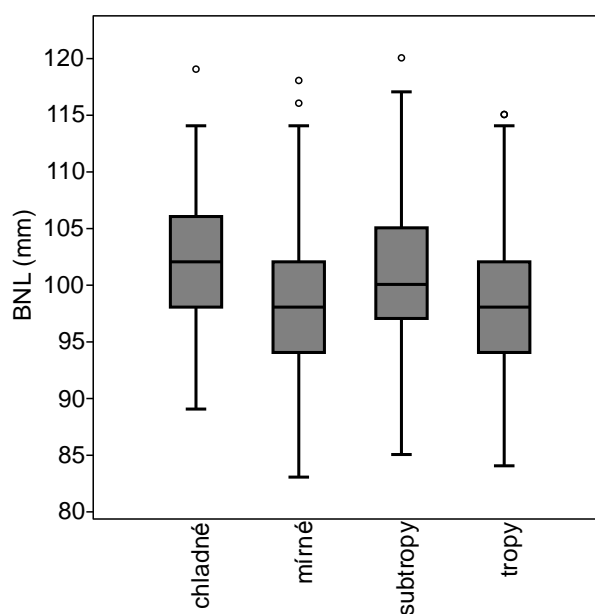
	Stupně volnosti	Součet čtverců	Průměr čtverců	F	<i>p</i>
Mezi skupinami	3	11776,5	3925,5	57,5	0,000
Uvnitř skupin	2520	172058,0	68,3		
Celkem	2523	183834,5			

Tukeyho *post-hoc* srovnání (*p*)

	GOL chladné	GOL mírné	GOL subtropy	GOL tropy
GOL chladné		0,000	0,915	0,000
GOL mírné			0,000	0,000
GOL subtropy				0,000
GOL tropy				

Délka lebeční baze (BNL)

Také průměrná hodnota BNL se směrem od chladného klimatu snižuje. Jako v předchozím výsledku mají populace ze subtropického prostředí vyšší průměrnou hodnotu než populace z mírného klimatu. Nejnižší a velmi podobné průměrné hodnoty vykazují tropické populace a populace z mírné klimatické zóny (graf 2).

**Graf 2:** Průměrná hodnota BNL v jednotlivých klimatických pásmech

Tabulka 8 zobrazuje, že soubory se navzájem významně liší ($p = 0,021$). Pouze u populací z tropického a mírného prostředí se průměrné hodnoty BNL vzájemně významně neliší ($p = 0,886$).

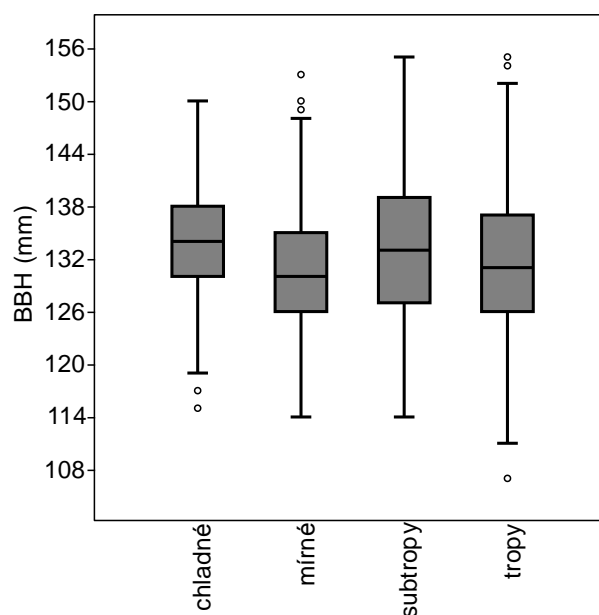
Tabulka 8: Výsledky ANOVA a Tukeyho *post-hoc* srovnání BNL ve všech klimatických pásmech

	Stupně volnosti	Součet čtverců	Průměr čtverců	F	p
Mezi skupinami	3	5499,7	1833,2	58,0	0,000
Uvnitř skupin	2520	79624,9	31,6		
Celkem	2523	85124,6			

Tukeyho <i>post-hoc</i> srovnání (p)				
	BNL chladné	BNL mírné	BNL subtropy	BNL tropy
BNL chladné		0,000	0,021	0,000
BNL mírné			0,000	0,886
BNL subtropy				0,000
BNL tropy				

Výška basion-bregma (BBH)

Oproti všem předchozím výsledkům se podle boxplotů zobrazených v grafu 3 průměrné hodnoty BBH mezi jednotlivými klimaty příliš neliší. Velmi podobné průměry mají populace ze subtropického a z chladného klimatického pásma. Zároveň velmi podobné průměrné hodnoty vykazují tropické populace a populace z mírného pásma. I když podle nich je patrné, že prvně dva zmiňované soubory vykazují vyšší průměrné hodnoty než druhé dva soubory, nikterak významně se od sebe neliší. Na tomto základě nelze říci, že by BBH podléhala Bergmannovu pravidlu.



Graf 3: Průměrná hodnota BBH v jednotlivých klimatických pásmech

Z tabulky 9 je patrné, že průměrné hodnoty BBH se navzájem významně neliší u souborů z chladného a subtropického klimatu ($p = 0,692$) a také u souborů z mírného a tropického prostředí ($p = 0,295$). Tabulka nicméně ukazuje, že se průměry populací napříč všemi klimaty významně liší ($p = 0,000$).

Tabulka 9: Výsledky ANOVA a Tukeyho *post-hoc* srovnání BBH ve všech klimatických pásmech

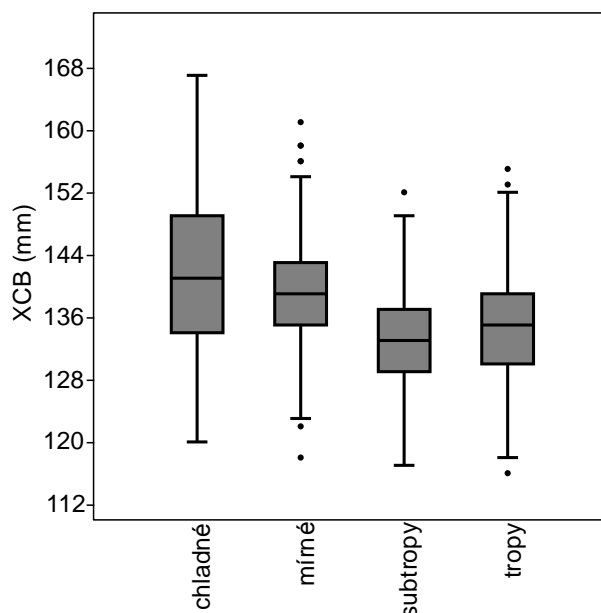
	Stupně volnosti	Součet čtverců	Průměr čtverců	F	p
Mezi skupinami	3	3676,2	1225,4	24,0	0,000
Uvnitř skupin	2520	128546,0	51,0		
Celkem	2523	132222,2			

Tukeyho *post-hoc* srovnání (p)

	BBH chladné	BBH mírné	BBH subtropy	BBH tropy
BBH chladné		0,000	0,692	0,000
BBH mírné			0,000	0,295
BBH subtropy				0,000
BBH tropy				

Maximální kraniální šířka (XCB)

Průměrné hodnoty XCB se mezi klimatickými pásmy liší, přičemž nejvyšší průměr byl zaznamenán u populací z chladné klimatické zóny. Směrem od nich se průměrné hodnoty XCB postupně podle klimat snižují a naznačují, že jsou v souladu s Bergmannovým pravidlem. U populací z tropického klimatu je průměrná hodnota XCB nepatrně vyšší než u populací subtropického pásma (graf 4). Také výsledky analýzy uvedené v tabulce 10 jasně ukazují, že se všechny soubory bez jakékoliv výjimky vzájemně významně liší ($p = 0,000$).



Graf 4: Průměrná hodnota XCB v jednotlivých klimatických pásmech

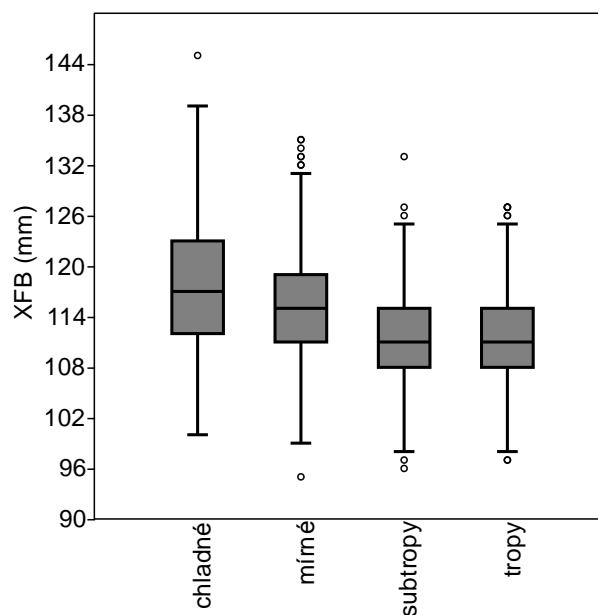
Tabulka 10: Výsledky ANOVA a Tukeyho *post-hoc* srovnání XCB ve všech klimatických pásmech

	Stupně volnosti	Součet čtverců	Průměr čtverců	F	<i>p</i>
Mezi skupinami	3	21753,3	7251,1	162,8	0,000
Uvnitř skupin	2520	112264,0	44,5		
Celkem	2523	134017,3			

Tukeyho <i>post-hoc</i> srovnání (<i>p</i>)				
	XCB chladné	XCB mírné	XCB subtropy	XCB tropy
XCB chladné		0,000	0,000	0,000
XCB mírné			0,000	0,000
XCB subtropy				0,000
XCB tropy				

Největší šířka čela (XFB)

Podobně jako u posledního předchozího výsledku se průměry XFB od populací chladného klimatického pásma, přes mírné, subtropické až k tropickému prostředí snižují a naznačují korelaci s Bergmannovým pravidlem. Velmi podobné průměrné hodnoty ovšem vykazují tropické a subtropické populace (graf 5). Což dokládají také výsledky z analýzy, které jsou uvedeny v tabulce 11. Ty ukazují, že se průměrné hodnoty XFB mezi jednotlivými klimatickými pásmy významně liší ($p = 0,000$). Jediné soubory, jež se vzájemně významně neliší, jsou tropické a subtropické, jejichž p hodnota činí 0,998.



Graf 5: Průměrná hodnota XFB v jednotlivých klimatických pásmech

Tabulka 11: Výsledky ANOVA a Tukeyho *post-hoc* srovnání XFB ve všech klimatických pásmech

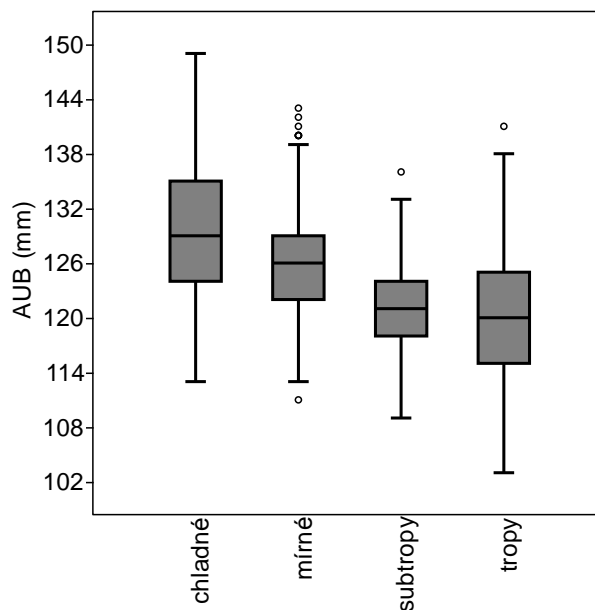
	Stupně volnosti	Součet čtverců	Průměr čtverců	F	p
Mezi skupinami	3	11414,8	3804,9	105,3	0,000
Uvnitř skupin	2520	91035	36,1		
Celkem	2523	102449,8			

Tukeyho <i>post-hoc</i> srovnání (p)				
	XFB chladné	XFB mírné	XFB subtropy	XFB tropy
XFB chladné		0,000	0,000	0,000
XFB mírné			0,000	0,000
XFB subtropy				0,998
XFB tropy				

Biaurikulární šířka (AUB)

Jak bylo uvedeno výše, AUB je první ze dvou proměnných, u které se výsledky průměrných hodnot mezi mužskými a ženskými lebkami liší. Nejdříve jsou uvedeny výsledky mužů a poté výsledky žen.

Průměrné hodnoty AUB u mužských lebek vykazují soulad s Bergmannovým pravidlem. Největší průměr mají populace z chladného prostředí. Od nich pak průměry přes mírné až k tropickému klimatu klesají. Stejně jako u XFB vysokou podobnost v průměrných hodnotách AUB vykazují populace z tropického a subtropického prostředí (graf 6).



Graf 6: Průměrná hodnota AUB v jednotlivých klimatických pásmech (mužské lebky)

Tabulka 12 zobrazuje významnou vzájemnou odlišnost průměrných hodnot AUB napříč všemi klimatickými zónami ($p = 0,000$). Jen soubory z tropického a subtropického prostředí se od sebe vzájemně významně neodlišují ($p = 0,350$).

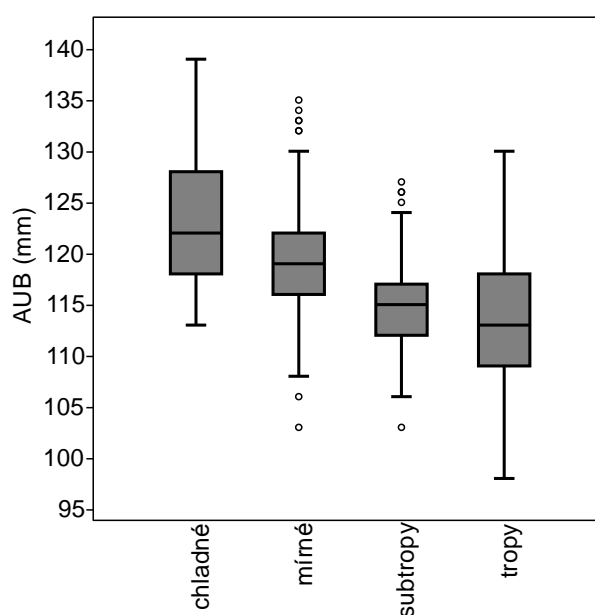
Tabulka 12: Výsledky ANOVA a Tukeyho *post-hoc* srovnání AUB ve všech klimatických pásmech (mužské lebky)

	Stupně volnosti	Součet čtverců	Průměr čtverců	F	<i>p</i>
Mezi skupinami	3	15066,8	5022,3	144,5	0,000
Uvnitř skupin	1364	47399,0	34,8		
Celkem	1367	62465,8			

Tukeyho *post-hoc* srovnání (*p*)

	AUB chladné	AUB mírné	AUB subtropy	AUB tropy
AUB chladné		0,000	0,000	0,000
AUB mírné			0,000	0,000
AUB subtropy				0,350
AUB tropy				

Stejně jako u mužských lebek vykazují také ženské lebky soulad s Bergmannovým pravidlem. Největší průměr mají populace z chladného prostředí. Od nich pak průměry podle jednotlivých klimát klesají. Rovněž určitou podobnost v průměrech vykazují tropické a subtropické populace (graf 7). Podle tabulky 13 se ale všechny průměrné hodnoty ve všech klimatech vzájemně významně liší ($p = 0,000$). *P* hodnota mezi těmito zmíněnými populacemi je pouze 0,021. Proto není možné říci, že se jejich průměry vzájemně významně liší.



Graf 7: Průměrná hodnota AUB v jednotlivých klimatických pásmech (ženské lebky)

Tabulka 13: Výsledky ANOVA a Tukeyho *post-hoc* srovnání AUB ve všech klimatických pásmech (ženské lebky)

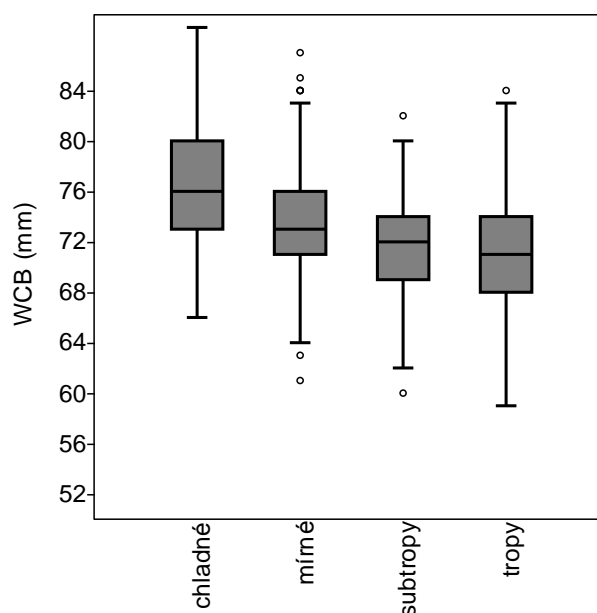
	Stupně volnosti	Součet čtverců	Průměr čtverců	F	<i>p</i>
Mezi skupinami	3	13508,3	4502,8	156,7	0,000
Uvnitř skupin	1152	33110,7	28,7		
Celkem	1155	46619,0			

Tukeyho <i>post-hoc</i> srovnání (<i>p</i>)				
	AUB chladné	AUB mírné	AUB subtropy	AUB tropy
AUB chladné		0,000	0,000	0,000
AUB mírné			0,000	0,000
AUB subtropy				0,021
AUB tropy				

Minimální lebeční šířka (WCB)

WCB je druhou proměnnou, u níž se výsledky průměrných hodnot mezi mužskými a ženskými lebkami liší. Opět jsou nejdříve uvedeny výsledky mužů a poté výsledky žen.

Z grafu 8 je od populací z chladného, přes mírné a subtropické až k tropickému klimatu patrný pokles průměrů WCB. Vysokou podobnost v průměrných hodnotách WCB opět vykazují populace z tropického a subtropického prostředí. Ty se jako jediné dva soubory od sebe vzájemně významně neliší ($p = 0,269$). Ostatní klimatická pásma se pak podle tabulky 14 mezi sebou vzájemně významně liší ($p = 0,000$).



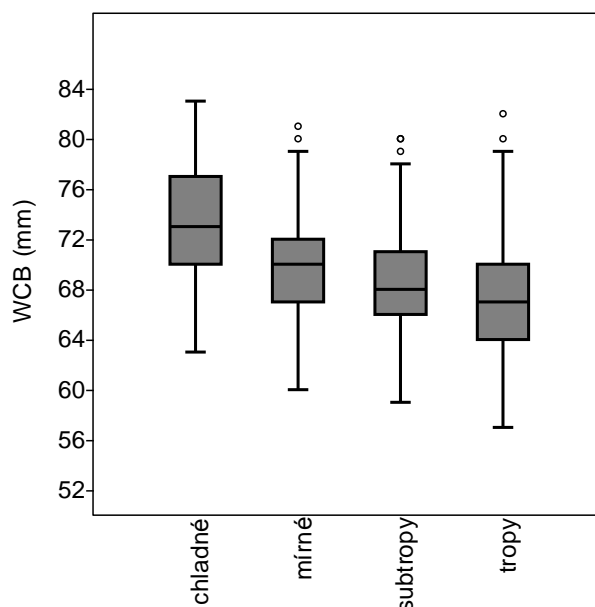
Graf 8: Průměrná hodnota WCB v jednotlivých klimatických pásmech (mužské lebky)

Tabulka 14: Výsledky ANOVA a Tukeyho *post-hoc* srovnání WCB ve všech klimatických pásmech (mužské lebky)

	Stupně volnosti	Součet čtverců	Průměr čtverců	F	<i>p</i>
Mezi skupinami	3	4249,1	1416,4	82,9	0,000
Uvnitř skupin	1364	23311,3	17,1		
Celkem	1367	27560,4			

Tukeyho <i>post-hoc</i> srovnání (<i>p</i>)				
	WCB chladné	WCB mírné	WCB subtropy	WCB tropy
WCB chladné		0,000	0,000	0,000
WCB mírné			0,000	0,000
WCB subtropy				0,269
WCB tropy				

U ženských lebek je pokles průměrných hodnot WCB ještě patrnější než u mužského souboru. Od chladného prostředí, přes mírné, subtropické a tropické prostředí se průměry WCB zmenšují (graf 9). To naznačuje, že se rozměry WCB řídí Bergmannovým pravidlem. Také výsledky analýzy, jež jsou uvedeny v tabulce 15, ukazují, že se průměrné hodnoty vzájemně významně liší ($p = 0,012$).



Graf 9: Průměrná hodnota WCB v jednotlivých klimatických pásmech (ženské lebky)

Tabulka 15: Výsledky ANOVA a Tukeyho *post-hoc* srovnání WCB ve všech klimatických pásmech (ženské lebky)

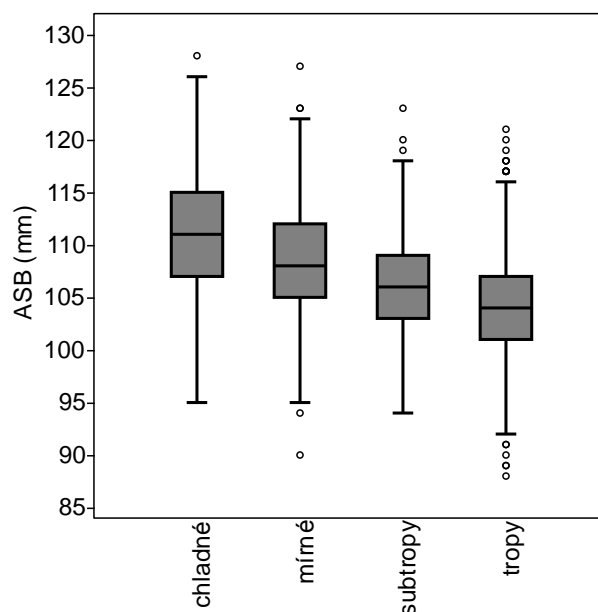
	Stupně volnosti	Součet čtverců	Průměr čtverců	F	<i>p</i>
Mezi skupinami	3	4101,4	1367,1	88,7	0,000
Uvnitř skupin	1152	17763,6	15,4		
Celkem	1155	21865,0			

Tukeyho <i>post-hoc</i> srovnání (<i>p</i>)				
	WCB chladné	WCB mírné	WCB subtropy	WCB tropy
WCB chladné		0,000	0,000	0,000
WCB mírné			0,003	0,000
WCB subtropy				0,012
WCB tropy				

Největší týlní šířka (ASB)

Boxploty v grafu 10 zobrazují, že průměry ASB se v závislosti na klimatických pásmech mění. Od chladného prostředí, přes mírnou, subtropickou a tropickou klimatickou zónu se průměrné hodnoty ASB viditelně zmenšují. Platnost Bergmannova pravidla je u této proměnné

velmi pravděpodobná. Výsledky ANOVY (tabulka 16) dokazují, že se průměrné hodnoty ASB v jednotlivých klimatech vzájemně významně liší ($p = 0,000$).



Graf 10: Průměrná hodnota ASB v jednotlivých klimatických pásmech

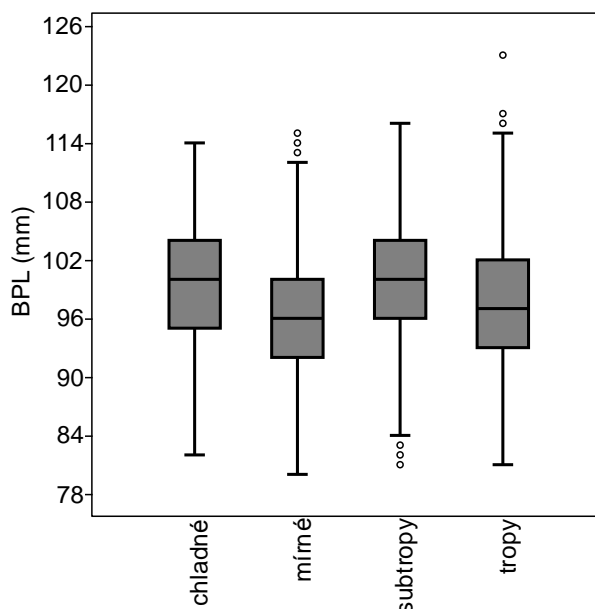
Tabulka 16: Výsledky ANOVA a Tukeyho *post-hoc* srovnání ASB ve všech klimatických pásmech

	Stupně volnosti	Součet čtverců	Průměr čtverců	F	p
Mezi skupinami	3	13629,2	4543,1	167,9	0,000
Uvnitř skupin	2520	68172,9	27,1		
Celkem	2523	81802,1			

Tukeyho <i>post-hoc</i> srovnání (p)					
	ASB chladné	ASB mírné	ASB subtropy	ASB tropy	
ASB chladné		0,000	0,000	0,000	
ASB mírné			0,000	0,000	
ASB subtropy				0,000	
ASB tropy					

Délka obličej (BPL)

Podobně jako u BBH se průměrné hodnoty BPL mezi jednotlivými klimaty příliš neliší. Velmi podobné průměrné hodnoty vykazují populace ze subtropického a z chladného klimatického prostředí. Podobné průměry jsou pozorovatelné také u tropických populací a u populací z mírného pásma, i když ne v takové míře jako u předchozích dvou skupin. Nejvyšší průměrné hodnoty BPL vykazují chladné a subtropické soubory. Naproti tomu nejnižší průměry jsou vidět u populací z mírného klimatu (graf 11). Z těchto důvodů není možné říci, že BPL podléhá Bergmannovu pravidlu.



Graf 11: Průměrná hodnota BPL v jednotlivých klimatických pásmech

Z výsledků analýzy ANOVA uvedených v tabulce 17 vyplývá, že se průměrné hodnoty BPL mezi jednotlivými klimaty vzájemně významně liší ($p = 0,003$). Průměrné hodnoty BPL se vzájemně významně neliší pouze u populací z chladného a subtropického prostředí ($p = 0,234$).

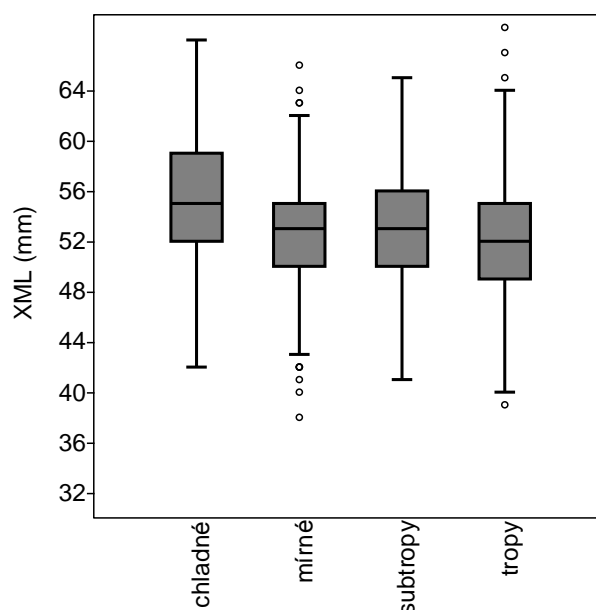
Tabulka 17: Výsledky ANOVA a Tukeyho *post-hoc* srovnání BPL ve všech klimatických pásmech

	Stupně volnosti	Součet čtverců	Průměr čtverců	F	<i>p</i>
Mezi skupinami	3	6489,6	2163,2	56,7	0,000
Uvnitř skupin	2520	96156,0	38,2		
Celkem	2523	102645,6			

Tukeyho <i>post-hoc</i> srovnání (<i>p</i>)				
	BPL chladné	BPL mírné	BPL subtropy	BPL tropy
BPL chladné		0,000	0,234	0,000
BPL mírné			0,000	0,003
BPL subtropy				0,000
BPL tropy				

Maximální zygomatická délka (XML)

Z boxplotů v grafu 12 je patrné, že nejvyšší průměr XML vykazuje soubor z chladné klimatické zóny. Populace z mírného, subtropického a tropického prostředí vykazují velmi podobné průměrné hodnoty XML. To také potvrzují výsledky ANOVY. Podle tabulky 18 se soubory z mírného a subtropického klimatu vzájemně významně neliší ($p = 0,617$). Taktéž se vzájemně významně neliší populace z mírného a tropického klimatického pásma ($p = 0,309$). U tropických a subtropických populací dosahuje p hodnota 0,017 – vzájemně se tedy významně liší. U ostatních souborů se průměrné hodnoty XML mezi klimatickými pásmy vzájemně významně liší ($p = 0,000$). Platnost Bergmannova pravidla se v tomto případě potvrdit nedá.



Graf 12: Průměrná hodnota XML v jednotlivých klimatických pásmech

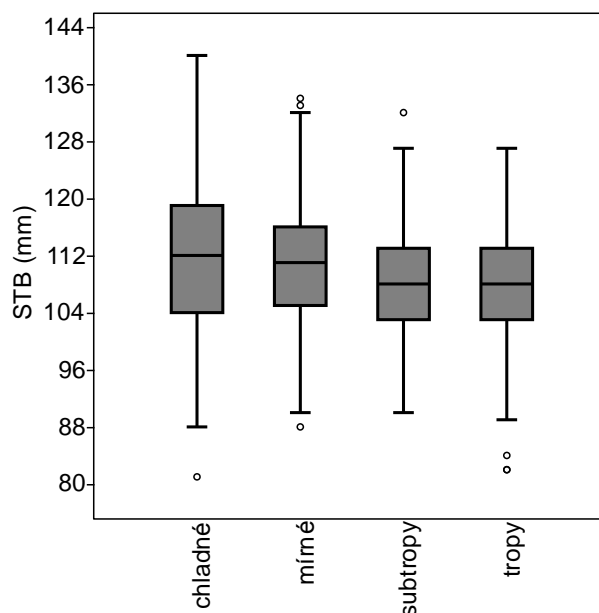
Tabulka 18: Výsledky ANOVA a Tukeyho *post-hoc* srovnání XML ve všech klimatických pásmech

	Stupně volnosti	Součet čtverců	Průměr čtverců	F	<i>p</i>
Mezi skupinami	3	1797,2	599,1	32,3	0,000
Uvnitř skupin	2520	46749,0	18,6		
Celkem	2523	48546,2			

Tukeyho <i>post-hoc</i> srovnání (<i>p</i>)				
	XML chladné	XML mírné	XML subtropy	XML tropy
XML chladné		0,000	0,000	0,000
XML mírné			0,617	0,309
XML subtropy				0,017
XML tropy				

Bistefanická šířka (STB)

Graf 13 zobrazuje, že průměrné hodnoty STB se příliš neliší. Vyšší průměry jsou viditelné u populací z chladné a mírné klimatické zóny. Nižší průměry vykazují subtropické a tropické populace. To by naznačovalo soulad s Bergmannovým pravidlem. Nicméně, první dva soubory a druhé dva soubory vykazují velkou podobnost v průměrných hodnotách STB.



Graf 13: Průměrná hodnota STB v jednotlivých klimatických pásmech

Z tabulky 19 je patrné, že se průměry STB u populací z chladného a mírného klimatického prostředí vzájemně významně neliší ($p = 0,648$). Stejně tak je tomu také u populací ze subtropického a tropického klimatu ($p = 0,851$). Jinak se ale průměrné hodnoty STB mezi klimatickými zónami vzájemně významně liší ($p = 0,000$).

Tabulka 19: Výsledky ANOVA a Tukeyho *post-hoc* srovnání STB ve všech klimatických pásmech

	Stupně volnosti	Součet čtverců	Průměr čtverců	F	p
Mezi skupinami	3	5417,5	1805,8	30,2	0,000
Uvnitř skupin	2520	150742,0	59,8		
Celkem	2523	156159,5			

Tukeyho <i>post-hoc</i> srovnání (p)				
	STB chladné	STB mírné	STB subtropy	STB tropy
STB chladné		0,648	0,000	0,000
STB mírné			0,000	0,000
STB subtropy				0,851
STB tropy				

Výsledky boxplotů a ANOVY naznačují dva vzory. Prvním a častějším je kolísavý pokles průměrných hodnot od chladného k mírnému klimatickému pásmu a také od subtropického k tropickému. Kolísavý pokles od chladného k mírnému vykazují proměnné GOL, BBH a BPL. U proměnných BNL, BBH a XML je zase patrný kolísavý pokles od subtropického klimatu k tropickému. Kolísavý pokles znamená, že podobné průměrné hodnoty vykazují proměnné v nesousedících klimatických pásmech (v chladném a subtropickém a také v mírném a tropickém).

Druhým a méně častým vzorem pak je kontinuální pokles průměrných hodnot od chladného, přes mírné a subtropické k tropickému klimatickému pásmu. Tento trend se vyskytuje pouze u proměnných ASB a XCB a u proměnných AUB a WCB u ženského souboru.

U proměnné XML průměry v mírném pásmu vykazují téměř stejné hodnoty jako průměry v subtropickém pásmu. U proměnných XFB a STB a také u proměnných AUB a WCB u mužského souboru se průměrné hodnoty navzájem neliší u subtropických a tropických populací. V chladném klimatu obecně dosahují průměry proměnných nejvyšších hodnot a v tropickém klimatu pak nejnižších hodnot.

5.2 Analýza hlavních komponent

5.2.1 Mužské lebky

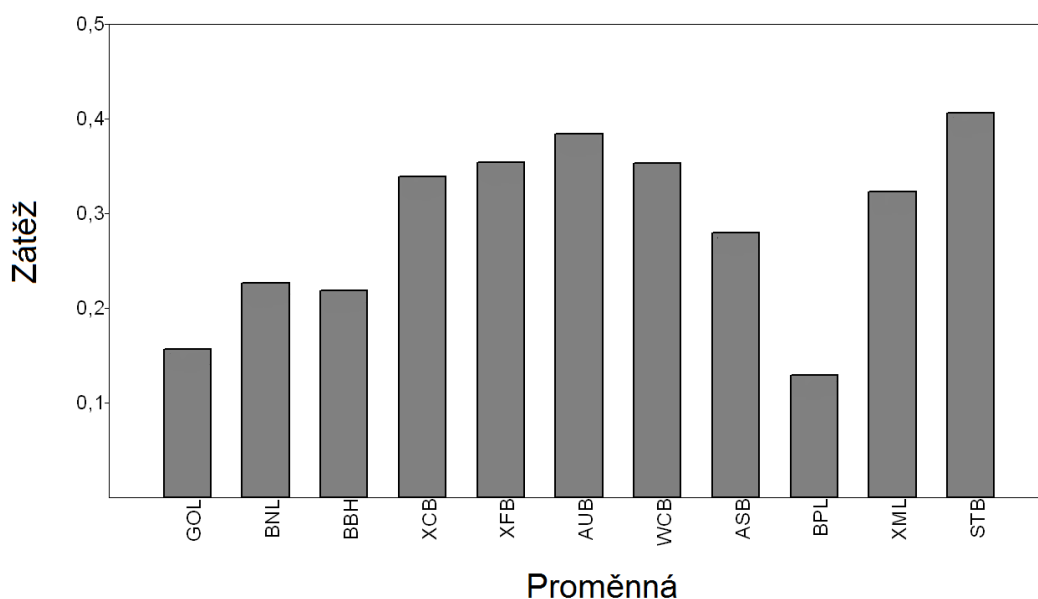
Jak je patrné z tabulky 20, bylo pro analýzu mužských lebek vybráno prvních sedm komponent, což činí 94% z celkové variability souboru. Největší podíl z celkové variability představují první čtyři komponenty (80 %), přičemž první komponenta tvoří bezmála 36,5 %, druhá komponenta 26 %, třetí komponenta představuje téměř 10,3 % a čtvrtá komponenta činí skoro 7,4 % z celkové variability souboru. Graficky referováno bude k prvním třem komponentám, protože nejlépe vystihují velikost a tvar lebky. Zbylé tři komponenty společně tvoří 14 % z celkové

variability souboru, tudíž nebudou tvar lebky ovlivňovat v tak velké míře jako již zmíněné první tři komponenty.

Tabulka 20: Podíl jednotlivých hlavních komponent na celkové variabilitě souboru (mužské lebky)

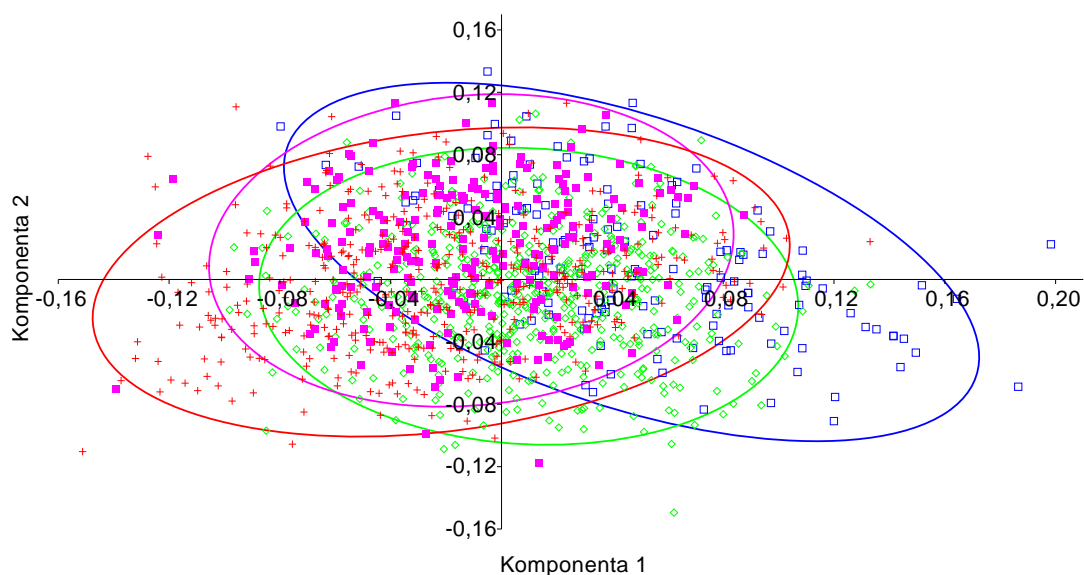
Hlavní komponenta	Eigen hodnota	Variabilita (%)	Kumulativní variabilita (%)
1	0,0025	36,42	36,4
2	0,0018	26,00	62,4
3	0,0007	10,23	72,6
4	0,0005	7,36	80,0
5	0,0004	5,65	85,7
6	0,0004	5,34	91,0
7	0,0002	2,97	94,0
8	0,0001	2,14	96,1
9	0,0001	1,57	97,7
10	0,0000	1,24	98,9
11	0,0000	1,09	100,0

První hlavní komponenta představuje 36,42 % z celkové variability souboru. Ze zátěžového grafu vyplývá, že velikost lebky nejvíce ovlivňují šířkové proměnné, méně pak délkové proměnné – mimo maximální zygomatické délky, ta se nachází na podobné úrovni jako šířkové proměnné, a výška *basion-bregma* (graf 14).



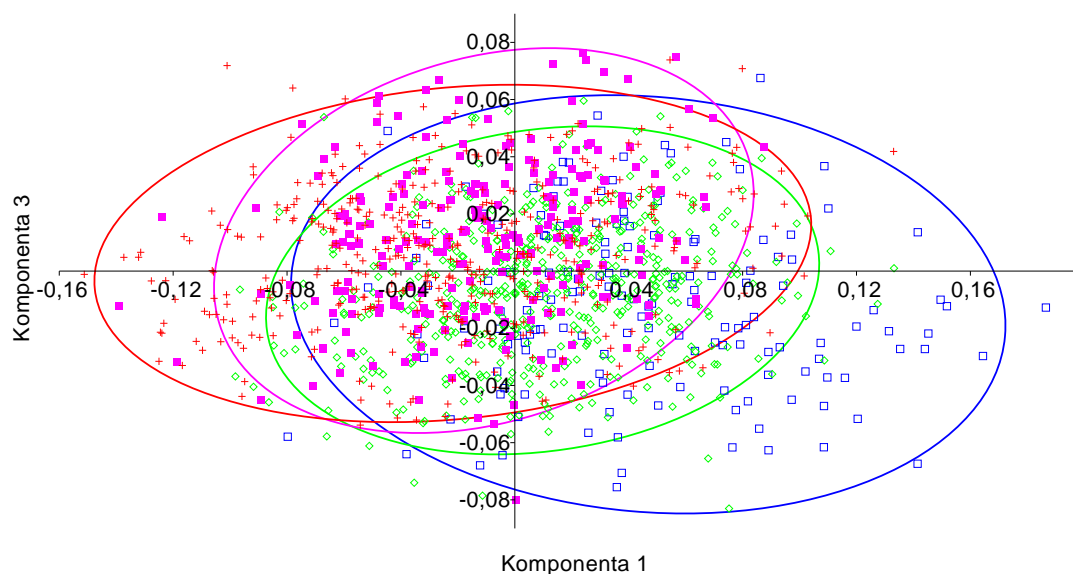
Graf 14: Zátěžový graf koeficientů PC1 (mužské lebky)

I přes značný překryv jednotlivých klimatických zón lze v bodových diagramech na komponentě 1 pozorovat vzestupnou tendenci velikosti lebky v závislosti na klimatu (grafy 15 a 16).



Graf 15: Bodový diagram PC1-PC2 (mužské lebky)

Legenda: červená – tropické klima; růžová – subtropické klima; zelená – mírné klima; modrá – chladné klima

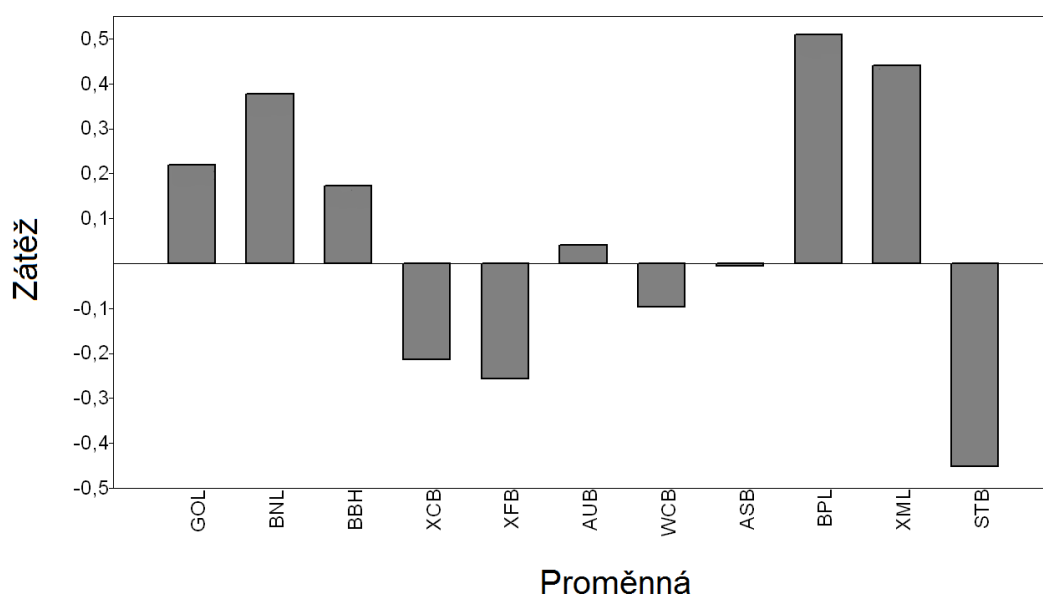


Graf 16: Bodový diagram PC1-PC3 (mužské lebky)

Legenda: červená – tropické klima; růžová – subtropické klima; zelená – mírné klima; modrá – chladné klima

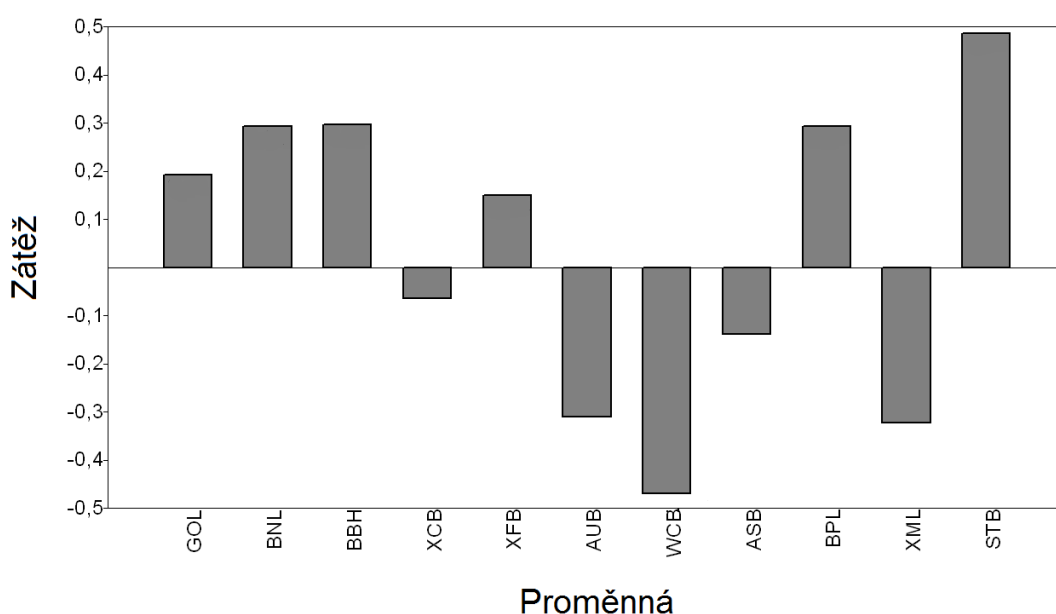
V obou diagramech se populace z tropického klimatu soustřeďují spíše na levou stranu, subtropické populace a populace z mírného klimatu leží nejbližší středu a populace z chladného klimatu inklinují nejvíce doprava. To znamená, že populace z tropického klimatického prostředí mají lebky menší než populace z chladného prostředí. Populace ze subtropického a mírného klimatu vykazují větší lebky než tropické populace, ale zároveň menší než populace z chladného klimatu. Tento velikostní gradient je možné sledovat také v dalších bodových diagramech, ve kterých je na ose x zanesena komponenta 1 (PC1-PC4, PC1-PC5, PC1-PC6 a PC1-PC7).

Druhá hlavní komponenta tvoří 26 % z celkové variability souboru. Graf 17 zobrazuje, jaké proměnné na komponentě 2 nejvíce ovlivňují tvar lebky. Jedinci, kteří se v bodových diagramech nacházejí v záporných hodnotách, mají tvar lebky nejvíce ovlivněný bistefanická šířkou (STB). Naopak tvar lebky jedinců ležících v bodových diagramech v kladných hodnotách je ovlivněn délkovými proměnnými – především délkou obličeje (BPL), maximální zygomatickou délkou (XML) a délkou lebeční baze (BNL).



Graf 17: Zátěžový graf koeficientů pro PC2 (mužské lebky)

Třetí hlavní komponenta představuje 10,23 % z celkové variability souboru. Podle grafu 18 jsou jedinci ležící v bodových diagramech na komponentě 3 v záporných hodnotách nejvíce ovlivněni šířkovými i délkovými proměnnými - minimální kraniální šířkou (WCB), maximální zygomatickou délkou (XML) a biaurikulární šířkou (AUB). Jedinci, kteří se nacházejí v bodovém diagramu na komponentě 3 v kladných hodnotách, naopak mají tvar lebky ovlivněný především bitemporální šířkou (STB), méně délkovými proměnnými a výškou *basion-bregma* (BBH).

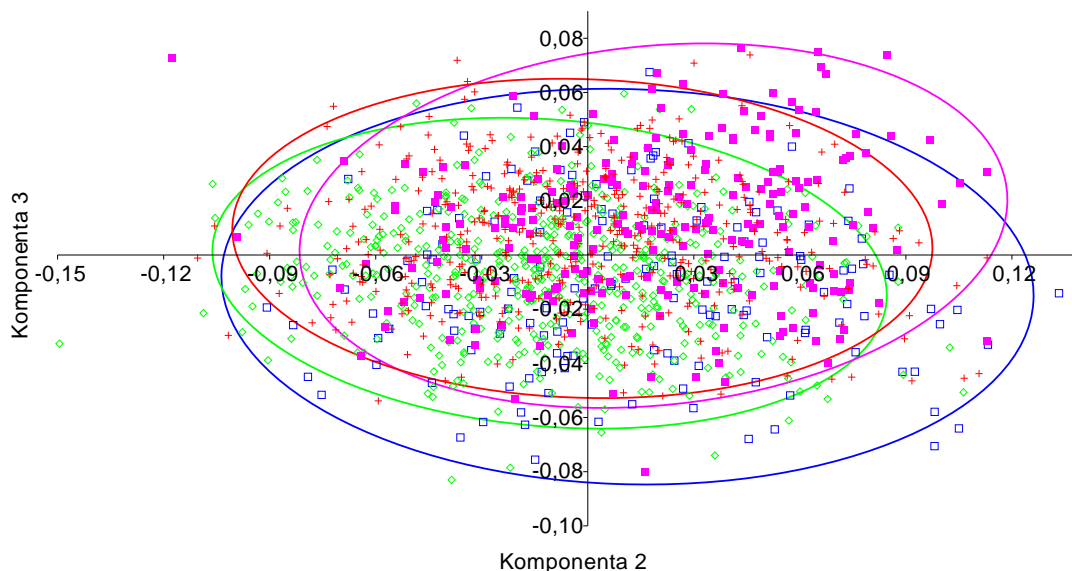


Graf 18: Zátěžový graf koeficientů PC3 (mužské lebky)

Výška *basion-bregma* sice zčásti ovlivňuje tvar lebky již na třetí hlavní komponentě, větší význam však má na páté hlavní komponentě a nejvíce tvar lebky ovlivňuje až na šesté hlavní komponentě. Vzhledem k tomu, že šestá komponenta představuje pouze 5,34 % z celkové variability souboru, lze říci, že výška *basion-bregma* ovlivňuje tvar lebky minimálně.

Nejlépe variabilitu ve tvaru lebky zachycuje graf 19, protože představuje první dvě komponenty s nejvyšším rozptylem vyjadřující pouze tvar. Tím je možné sledovat rozdíly ve tvaru lebky po odstranění velikosti lebky. Z důvodu výrazného překryvu všech klimatických pásem

v bodovém diagramu PC2-PC3 (graf 19) nelze říci, že populace z chladných oblastí vykazují větší cirkularitu lebky než populace z teplejších oblastí. Je patrné, že subtropické populace mají tendenci směřovat se do horní poloviny diagramu, populace z mírného pásma se směřují do dolní a levé části diagramu, populace z chladného klimatu obývají nejvíce spodní část diagramu a tropické populace se nejvíce vyskytují v levé horní části diagramu. Kvůli velmi výraznému překryvu se ale velké množství jedinců centruje ke středu obou os. Podobný trend vykazují také ostatní bodové diagramy představující variabilitu ve tvaru lebky (PC3-PC4, PC4-PC5, PC5-PC6 a PC6-PC7).



Graf 19: Bodový diagram PC2-PC3 (mužské lebky)

Legenda: červená – tropické klima; růžová – subtropické klima; zelená – mírné klima; modrá – chladné klima

Čtvrtá hlavní komponenta tvoří 7,36 % z celkové variability souboru. Největší hodnoty nabývá maximální zygomatická délka. Rovněž dochází k mírnému nárůstu hodnoty největší týlní šířky. Hodnota bistefanická šířky naopak v porovnání s předchozími hlavními komponentami klesá téměř o polovinu.

Zbývající hlavní komponenty (5-7) dohromady činí 14 % z celkové variability souboru. Nejvyšších hodnot na nich nabývají minimální lebeční šířka a výška *basion-bregma*. Procentuelní zastoupení jednotlivých hlavních komponent je ovšem relativně nízké, proto budou tvar lebky ovlivňovat daleko méně, než předešlé hlavní komponenty.

5.2.2 Ženské lebky

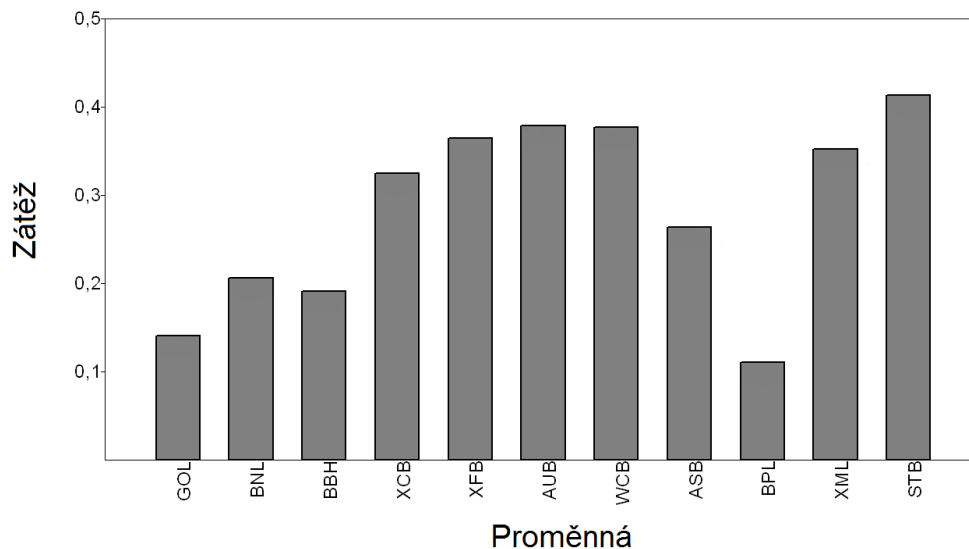
Stejně jako u mužských lebek bylo také pro analýzu ženských lebek vybráno prvních sedm komponent, které tvoří 92,4 % z celkové variability souboru (tabulka 21). Největší podíl z celkové variability představují první čtyři komponenty (80,8 %), kdy první komponenta představuje téměř 38,3 %, druhá komponenta tvoří něco málo přes 25 %, třetí komponenta činí bezmála 9,5 % a čtvrtá komponenta představuje skoro 7,8 %. Graficky referováno bude k prvním třem komponentám, protože nejlépe vystihují velikost a tvar lebky. Zbylé tři komponenty tvoří dohromady 13,4 % z celkové variability souboru.

Tabulka 21: Podíl jednotlivých hlavních komponent na celkové variabilitě souboru (ženské lebky)

Hlavní komponenta	Eigen hodnota	Variabilita (%)	Kumulativní variabilita (%)
1	0,0025	38,25	38,3
2	0,0017	25,21	63,5
3	0,0006	9,47	72,9
4	0,0005	7,89	80,8
5	0,0004	5,43	86,2
6	0,0003	4,66	90,9
7	0,0002	3,32	94,2
8	0,0001	2,05	96,3
9	0,0001	1,57	97,8
10	0,0000	1,34	99,2
11	0,0000	0,82	100,0

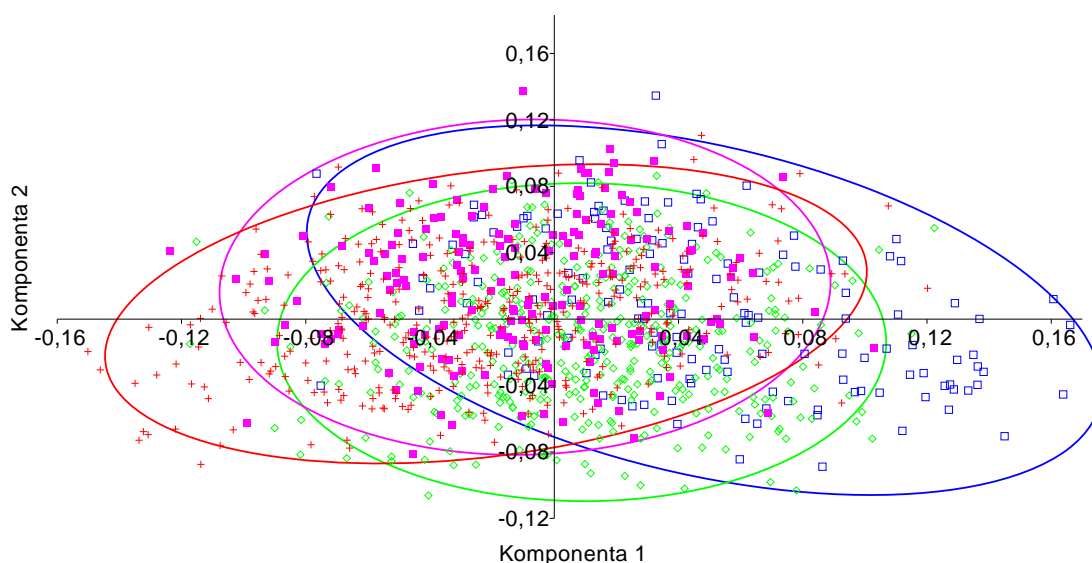
První hlavní komponenta představuje 38,25 % z celkové variability souboru. Stejně jako u předchozího výsledku velikost lebky nejvíce ovlivňují šířkové proměnné, v menší míře délkové proměnné – výjimku

tvorí maximální zygomatická délka (XML), která je na srovnatelné úrovni se šířkou, a výška *basion-bregma* (BBH) (graf 20).



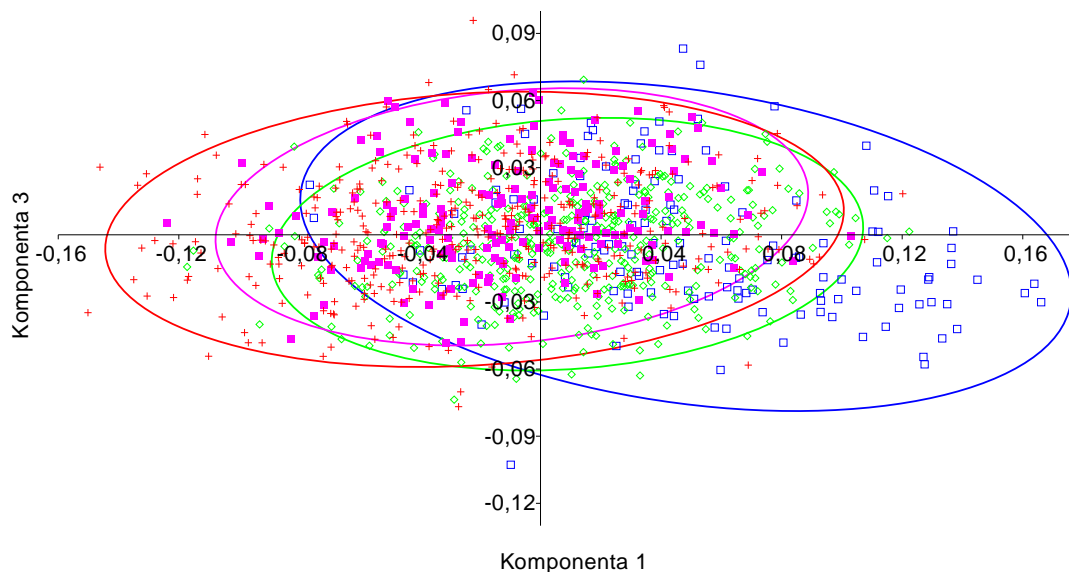
Graf 20: Zátěžový graf koeficientů PC1 (ženské lebky)

I přes značný překryv jednotlivých klimatických zón je možné v bodových diagramech na komponentě 1 pozorovat vzestupnou tendenci velikosti lebky v závislosti na klimatu (grafy 21 a 22).



Graf 21: Bodový diagram PC1-PC2 (ženské lebky)

Legenda: červená – tropické klima; růžová – subtropické klima; zelená – mírné klima; modrá – chladné klima

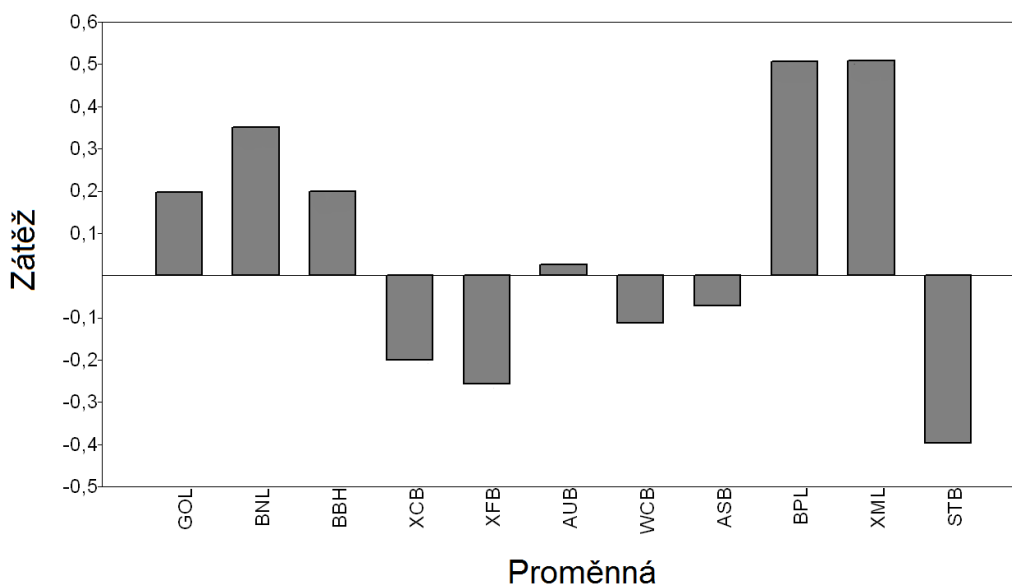


Graf 22: Bodový diagram PC1-PC3 (ženské lebky)

Legenda: červená – tropické klima; růžová – subtropické klima; zelená – mírné klima; modrá – chladné klima

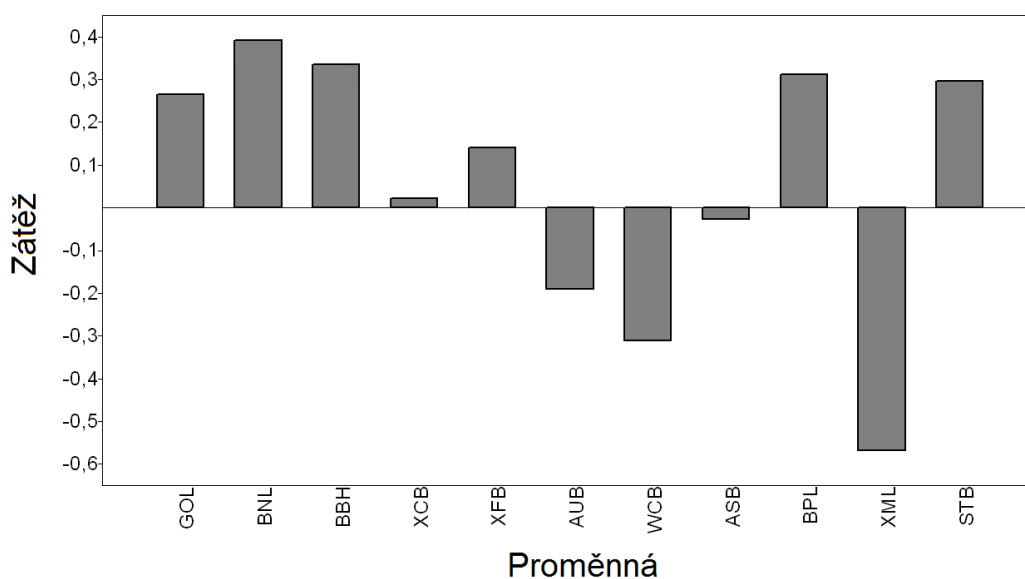
V obou diagramech se populace z tropického klimatu soustřeďují spíše na levou stranu, subtropické populace a populace z mírného klimatu leží nejbližší středu a populace z chladného klimatu inklinují nejvíce doprava. Populace umístěné nejvíce vlevo mají lebky nejmenší a populace nejvíce vpravo je mají největší. Tento velikostní gradient je možné sledovat také v dalších bodových diagramech, ve kterých je na ose x zanesena komponenta 1 (PC1-PC4, PC1-PC5, PC1-PC6 a PC1-PC7).

Druhá hlavní komponenta představuje 25,21 % z celkové variability souboru. Graf 23 zobrazuje, jaké proměnné nejvíce ovlivňují tvar lebky na komponentě 2. Jedinci, kteří se leží v bodových diagramech v záporných hodnotách, mají tvar lebky ovlivněný především bistefanická šířkou (STB). Tvar lebky jedinců ležících v bodových diagramech v kladných hodnotách je ovlivněn převážně délkovými proměnnými – především délkou obličeje (BPL) a maximální zygomatickou délkou (XML). Výsledky tak odpovídají výsledkům předchozí analýzy.



Graf 23: Zátěžový graf koeficientů PC2 (ženské lebky)

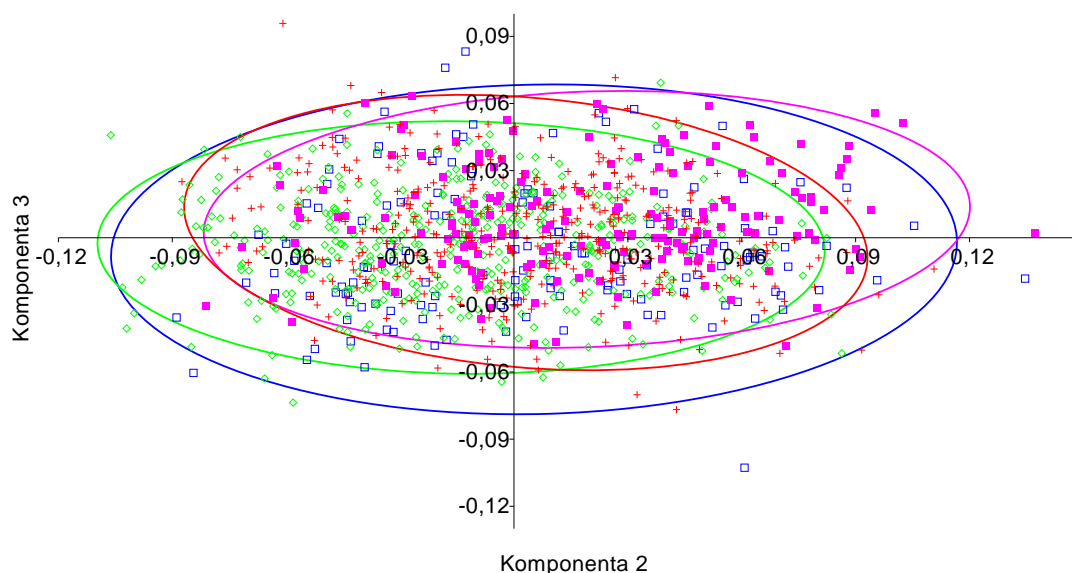
Třetí hlavní komponenta tvoří 9,47 % z celkové variability souboru. Graf 24 ukazuje, že jedinci nacházející se v bodových diagramech na komponentě 3 v záporných hodnotách jsou nejvíce ovlivněni maximální zygomatickou délkou (XML). Jedinci, kteří se nacházejí v bodovém diagramu na komponentě 3 v kladných hodnotách, mají tvar lebky ovlivněný především délkou lebeční baze (BNL), výškou *basion-bregma* (BBH) délkou obličeje (BPL), bistefanická šířkou (STB) a maximální kraniální délkou (GOL).



Graf 24: Zátěžový graf koeficientů PC3 (ženské lebky)

Na třetí komponentě jsou již patrné rozdíly mezi mužskými a ženskými lebkami. U ženských lebek vystupují do popředí proměnné výška *basion-bregma*, maximální kraniální délka a maximální zygomatická délka, zatímco proměnné bitemporální šířka a minimální lebeční šířka ustupují do pozadí. U mužských lebek je tomu obráceně. Výška *basion-bregma* a maximální kraniální délka jsou potlačeny na úkor bitemporální šířky a maximální zygomatická délka je z části potlačena na úkor minimální lebeční šířky.

Ani u ženských lebek nelze z bodového diagramu PC2-PC3 (graf 25) vyčíst, zda populace z chladných oblastí vykazují větší cirkularitu lebky než populace z teplejších oblastí. Rozložení populací z jednotlivých klimatických zón je téměř totožné jako u souboru mužských lebek. Kvůli velmi výraznému překryvu se opět velké množství jedinců centruje ke středu os. Podobný trend je možné vidět také v ostatních bodových diagramech, které zobrazují variabilitu ve tvaru lebky (PC3-PC4, PC4-PC5, PC5-PC6 a PC6-PC7).



Graf 25: Bodový diagram PC2-PC3 (ženské lebky)

Legenda: červená – tropické klima; růžová – subtropické klima; zelená – mírné klima; modrá – chladné klima

Čtvrtá hlavní komponenta představuje 7,89 % z celkové variability souboru. Největší hodnotu má minimální lebeční šířka, která oproti předchozím hlavním komponentám zaznamenala mírný nárůst. Na rozdíl od mužských lebek došlo k nepatrnému nárůstu u bitemporální šířky. Naopak jako u mužských lebek došlo k velmi výraznému poklesu výšky *basion-bregma*.

Zbývající hlavní komponenty (5-7) společně tvoří 13,4 % z celkové variability souboru. Nejvyšších hodnot na nich nabývají největší týlní šířka, minimální lebeční šířka, výška *basion-bregma* a délka obličeje. Procentuální zastoupení jednotlivých hlavních komponent je ovšem relativně nízké, proto budou tvar lebky ovlivňovat daleko méně, než předešlé hlavní komponenty.

Od třetí hlavní komponenty jsou mezi mužskými a ženskými lebkami patrné rozdíly v proměnných, ovlivňujících tvar lebky. Nicméně, ani u jednoho pohlaví nelze s jistotou tvrdit, že se s klesající teplotou zvyšuje cirkularitu lebky a obráceně – že s narůstající teplotou dochází k oplošťování lebky. Naopak lze s jistotou říci, že u obou pohlaví dochází s klesající teplotou k nárůstu velikosti lebky.

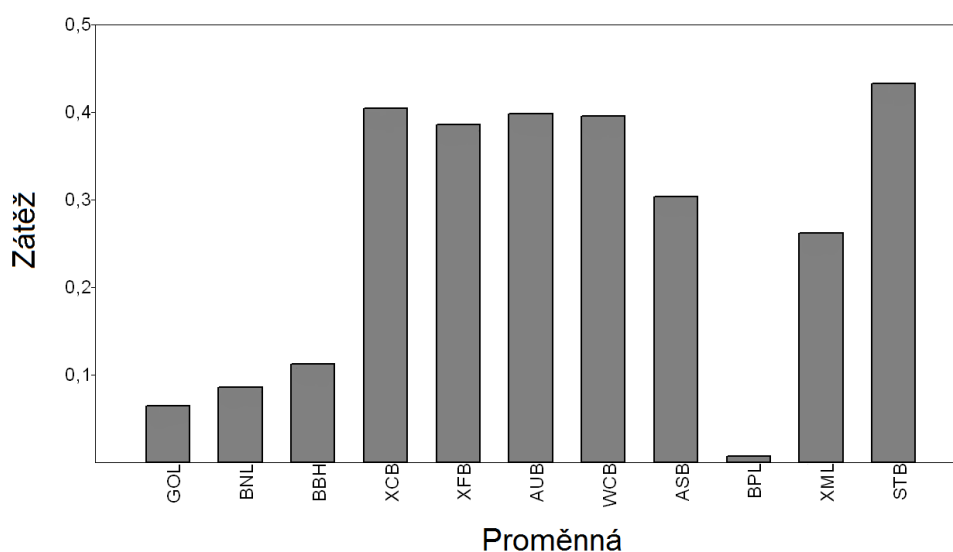
5.2.3 Výběr mužských lebek

Jako u předchozích dvou analýz bylo také pro tuto analýzu vybráno prvních sedm komponent, které tvoří 94,8 % z celkové variability souboru (tabulka 22). Největší podíl z celkové variability představují první čtyři komponenty, jež společně tvoří 83,6 % z celkové variability. První komponenta činí něco málo přes 46 %, druhá komponenta představuje přibližně 23 %, třetí komponenta činí téměř 7,4 % a čtvrtá komponenta představuje skoro 6,8 %. Graficky referováno bude opět k prvním třem komponentám, protože nejlépe vystihují velikost a tvar lebky. Zbylé tři komponenty pak společně tvoří 11,2 % z celkové variability souboru.

Tabulka 22: Podíl jednotlivých hlavních komponent na celkové variabilitě souboru (výběr mužských lebek)

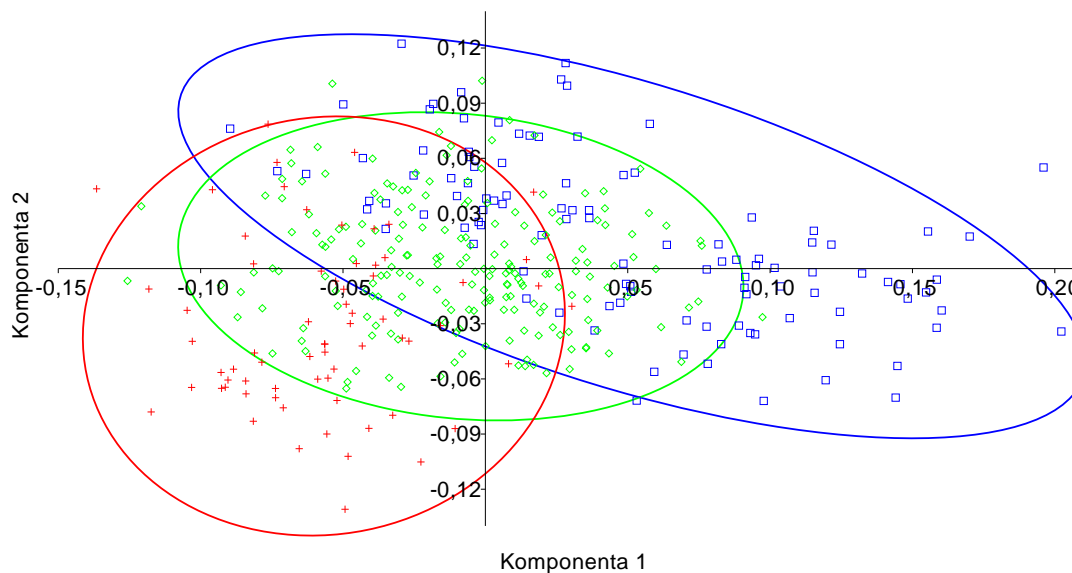
Hlavní komponenta	Eigen hodnota	Variabilita (%)	Kumulativní variabilita (%)
1	0,0036	46,33	46,3
2	0,0018	23,07	69,4
3	0,0006	7,40	76,8
4	0,0005	6,77	83,6
5	0,0004	5,34	88,9
6	0,0003	3,86	92,8
7	0,0002	2,04	94,8
8	0,0001	1,71	96,5
9	0,0001	1,46	98,0
10	0,0000	1,10	99,1
11	0,0000	0,92	100,0

První hlavní komponenta činí 46,33 % z celkové variability souboru. Podle grafu 26 velikost lebky nejvíce ovlivňují šířkové proměnné. Délkové proměnné a výška *basion-bregma* (BBH) v porovnání s předchozími výsledky ovlivňují velikost lebky podstatně méně než šířkové proměnné. Výjimku opět tvoří maximální zygomatická délka (XML), která nad ostatní délkové proměnné vyčnívá o více než polovinu.



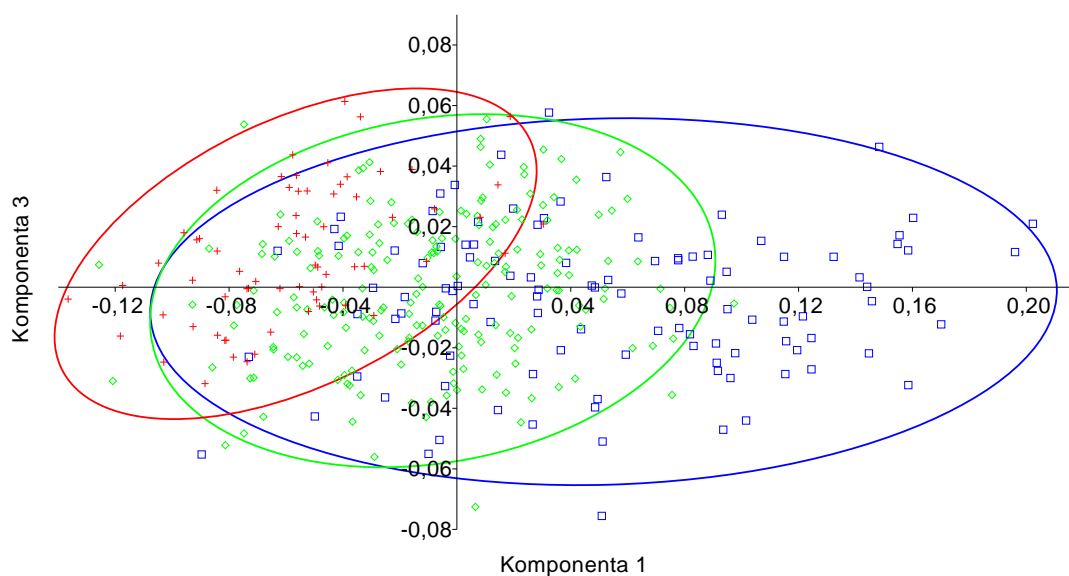
Graf 26: Zátěžový graf koeficientů PC1 (výběr mužských lebek)

Po odstranění okrajových populací již překryv klimatických pásem není tak výrazný jako u předchozích analýz. Vzestupná tendence velikosti lebky v závislosti na klimatu je lépe pozorovatelná (grafy 27 a 28).



Graf 27: Bodový diagram PC1-PC2 (výběr mužských lebek)

Legenda: červená – tropické klima; zelená – subtropické a mírné klima; modrá – chladné klima

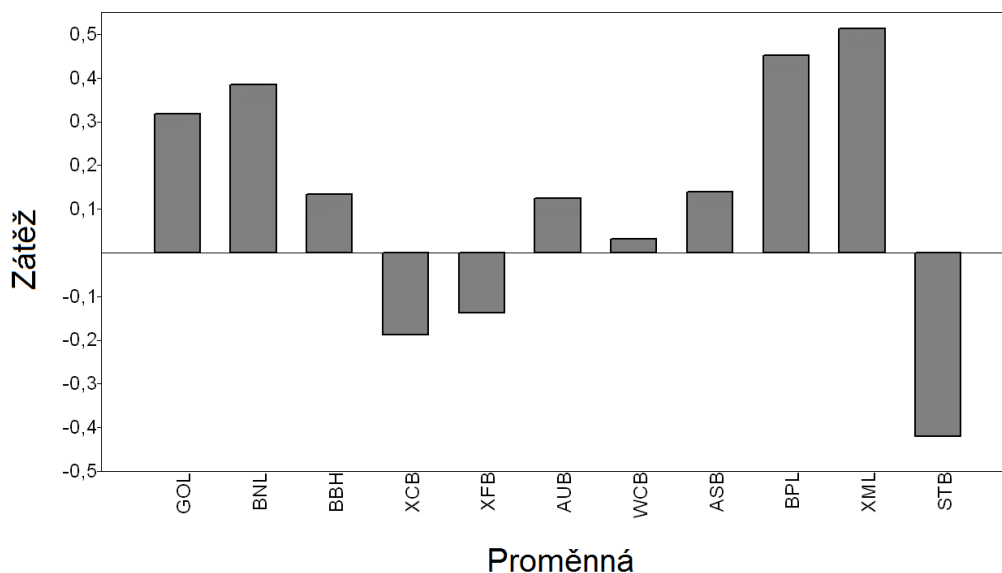


Graf 28: Bodový diagram PC1-PC3 (výběr mužských lebek)

Legenda: červená – tropické klima; zelená – subtropické a mírné klima; modrá – chladné klima

V obou diagramech se populace z tropického klimatu soustřeďují více nalevo, subtropické populace a populace z mírného klimatu leží nejbliže středu. Především u jedinců z chladné klimatické zóny je po odstranění okrajových populací patrnější výraznější posun doprava. Tento trend je možné sledovat také v dalších bodových diagramech, ve kterých je na ose x zanesena komponenta 1 (PC1-PC4, PC1-PC5, PC1-PC6 a PC1-PC7).

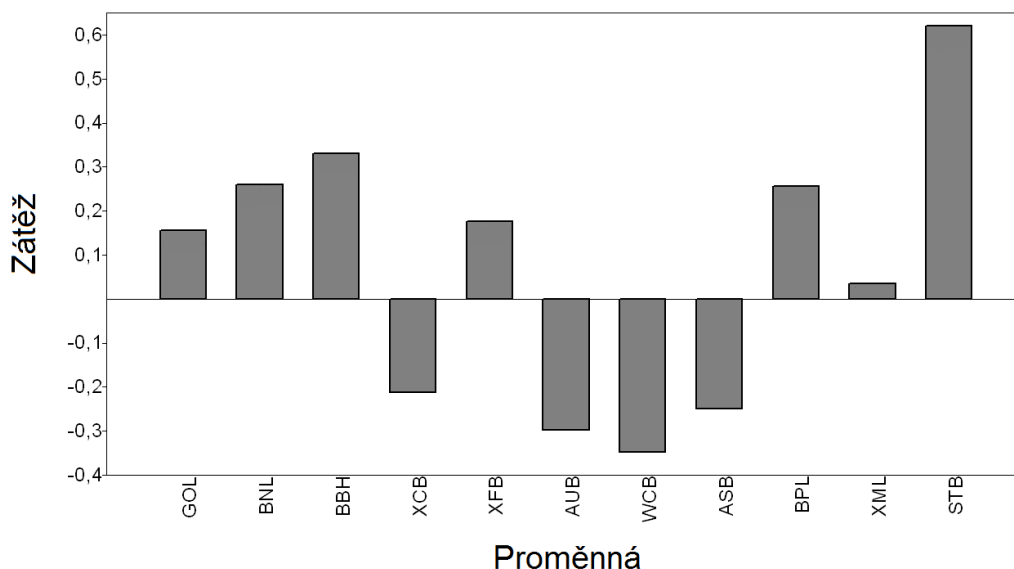
Druhá hlavní komponenta představuje 23,07 % z celkové variability souboru. Z grafu 29 je patrné, že jedinci, kteří se nacházejí v bodových diagramech na komponentě 2 v záporných hodnotách, mají tvar lebky ovlivněný převážně šířkou (STB). Tvar lebky jedinců ležících v bodových diagramech na komponentě 2 v kladných hodnotách je ovlivněn délkovými proměnnými. Tyto výsledky převážně odpovídají také oběma předešlým výsledkům.



Graf 29: Zátěžový diagram koeficientů PC2 (výběr mužských lebek)

Třetí hlavní komponenta představuje 7,4 % z celkové variability souboru. Podle grafu 30 jsou jedinci ležící v bodových diagramech na komponentě 3 v záporných hodnotách ovlivněni pouze šířkovými

proměnnými. Jedinci, kteří se nacházejí v bodovém diagramu na komponentě 3 v kladných hodnotách, naopak mají tvar lebky ovlivněný především bistefanická šířkou (STB) a malé míře také výškou *basion-bregma* (BBH).

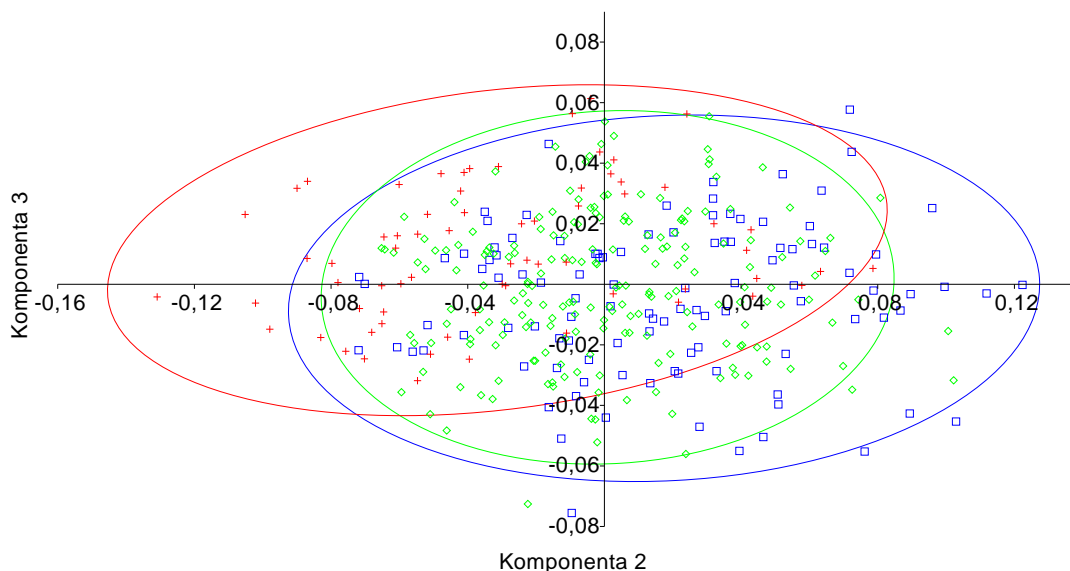


Graf 30: Zátěžový graf koeficientů PC3 (výběr mužských lebek)

Na třetí komponentě jsou patrné rozdíly mezi těmito výsledky a předchozími výsledky. Jak již bylo zmíněno, u ženských lebek vystupují do popředí výška *basion-bregma*, maximální kraniální délka a maximální zygomatická délka, zatímco bistefanická šířka a minimální lebeční šířka jsou upozaděny. U mužských lebek jsou na úkor bistefanická šířky potlačeny výška *basion-bregma* a maximální kraniální délka a maximální zygomatická délka je z části potlačena na úkor minimální kraniální šířky. Zde vystupuje do výrazného popředí pouze bistefanická šířka na jejíž úkor jsou potlačeny prakticky všechny ostatní proměnné. Určitý nárůst významnosti byl zaznamenán také u výšky *basion-bregma*.

Bodový diagram PC2-PC3 (graf 31) už na druhé komponentě naznačuje jistý rozdíl mezi tropickými populacemi a populacemi z chladného klimatu – tropické populace se soustřeďují spíše nalevo, zatímco polární populace se soustřeďují většinou vpravo. Skupina ze

subtropického a mírného pásma se soustřeďují kolem středu druhé komponenty. Na třetí komponentě bohužel žádné výrazné rozdíly mezi klimaty patrné nejsou.



Graf 31: Bodový diagram PC2-PC3 (výběr mužských lebek)

Legenda: červená – tropické klima; zelená – subtropické a mírné klima; modrá – chladné klima

Čtvrtá hlavní komponenta představuje 6,77 % z celkové variability souboru. Největší hodnotu vykazuje maximální zygomatická délka, která oproti předešlým hlavním komponentám zaznamenala významný nárůst. Naopak výrazný pokles byl zaznamenán u výšky *basion-bregma*. Podle očekávání se výsledky čtvrté hlavní komponenty podobají více výsledkům mužských lebek. U ženských lebek vykazuje vysokou hodnotu minimální lebeční šířka, kdežto zde má hodnotu naprosto zanedbatelnou.

Zbývající hlavní komponenty (5-7) společně tvoří 11,2 % z celkové variability souboru. Nejvyšších hodnot na nich nabývají výška *basion-bregma*, minimální kraniální šířka a největší týlní šířka. Tyto výsledky se opět od obou předešlých výsledků příliš neliší.

Zdá se, že první dva výsledky nezobrazují výrazné odlišnosti ve tvaru lebky napříč klimatickými pásmy. Poslední dosavadní výsledek již

jisté odlišnosti ve tvaru lebky mezi tropickou a polární oblastí naznačuje. Na druhou stranu všechny dosavadní výsledky prokázaly závislost velikosti lebky na klimatu.

5.2.4 Výběr ženských lebek

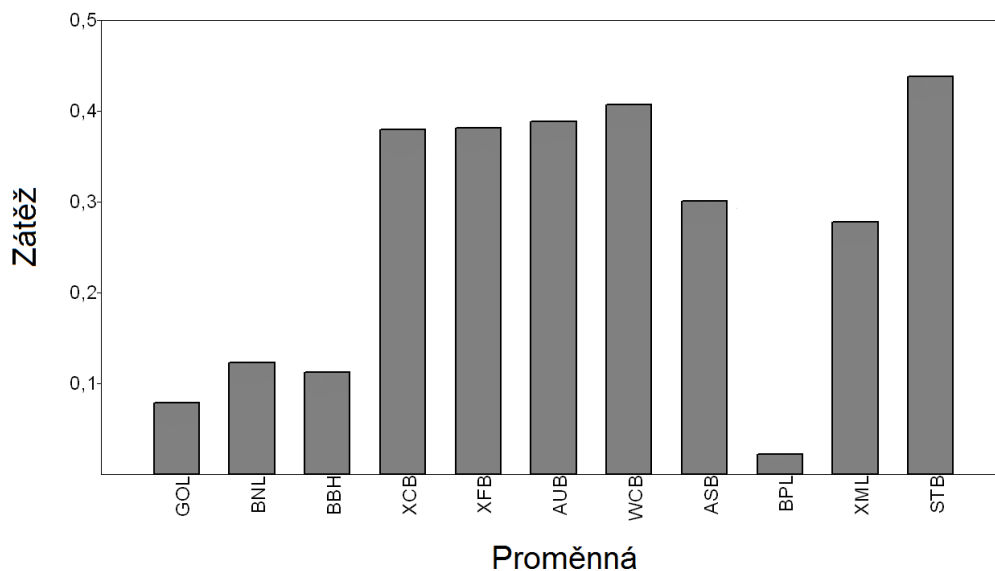
K analýze bylo vybráno prvních sedm komponent, které tvoří 95 % z celkové variability souboru (tabulka 23). Největší podíl z celkové variability představují první čtyři komponenty, které společně tvoří 84,1 % z celkové variability. První komponenta představuje téměř 49 %, druhá komponenta tvoří něco málo přes 20 %, třetí komponenta činí téměř 8,1 % a čtvrtá komponenta představuje skoro 7,1 %. Graficky referováno bude opět k prvním třem komponentám, protože nejlépe vystihují velikost a tvar lebky. Zbylé tři komponenty pak společně tvoří 10,9 % z celkové variability souboru.

Tabulka 23: Podíl jednotlivých hlavních komponent na celkové variabilitě souboru (výběr ženských lebek)

Hlavní komponenta	Eigen hodnota	Variabilita (%)	Kumulativní variabilita (%)
1	0,0035	48,85	48,9
2	0,0015	20,11	69,0
3	0,0006	8,09	77,1
4	0,0005	7,08	84,1
5	0,0003	4,59	88,7
6	0,0003	3,84	92,6
7	0,0002	2,44	95,0
8	0,0001	1,67	96,7
9	0,0001	1,43	98,1
10	0,0000	1,02	99,1
11	0,0000	0,86	100,0

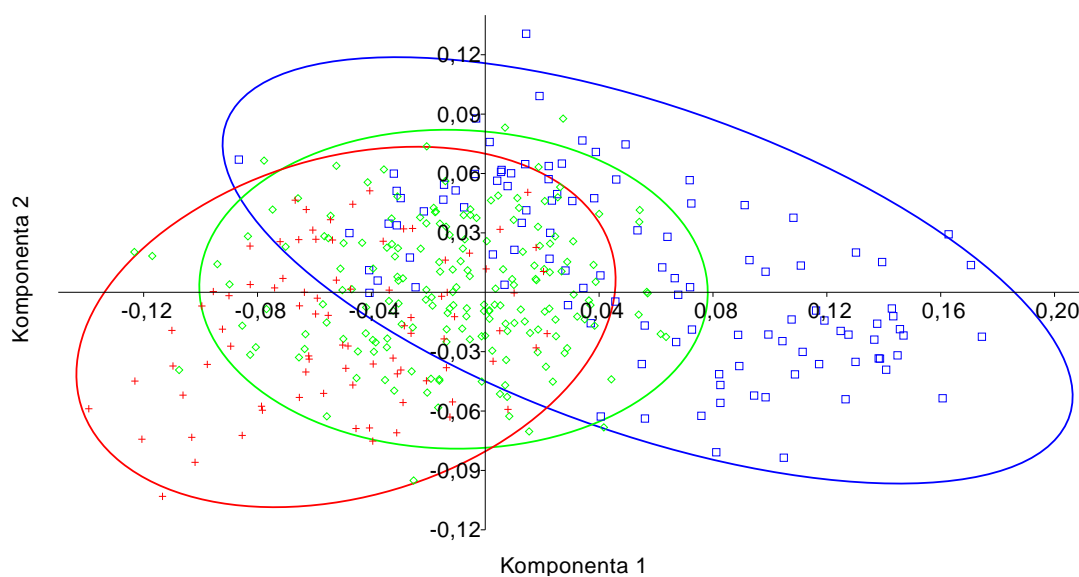
První hlavní komponenta představuje 48,85 % z celkové variability souboru. Z grafu 32 vyplývá, že velikost lebky ovlivňují převážně šířkové proměnné. V porovnání s prvními dvěma výsledky ovlivňují délkové proměnné, kromě maximální zygomatické délky (XML), a výška *basion-*

bregma (BBH) velikost lebky výrazně méně než šířkové proměnné. Naproti tomu se tyto výsledky od těch z předešlé analýzy prakticky neliší.



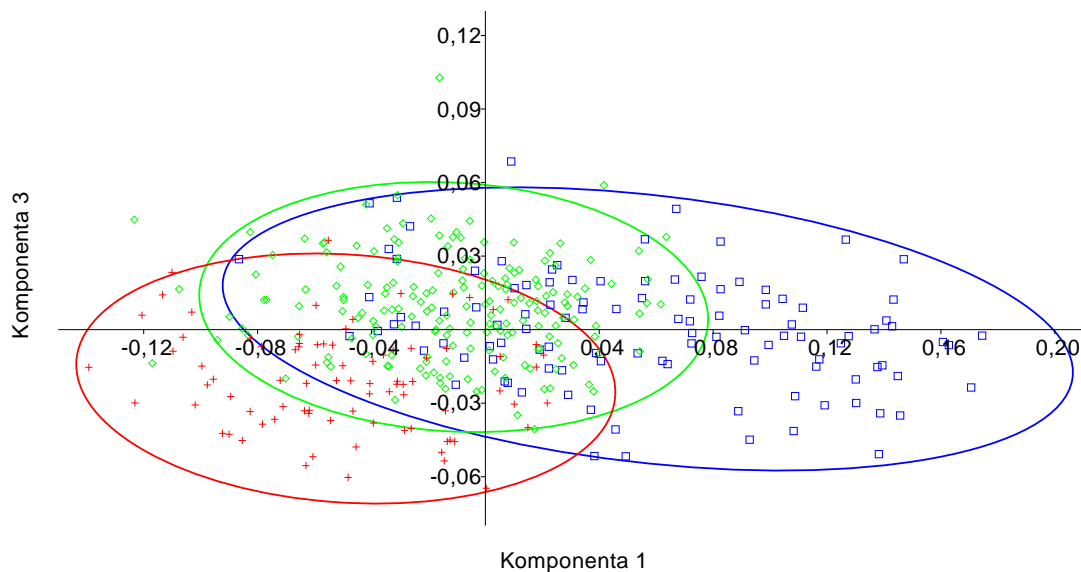
Graf 32: Zátěžový graf koeficientů PC1 (výběr ženských lebek)

Z grafů 33 a 34 je patrné, že po odstranění okrajových populací již překryv klimatických pásem není tak výrazný jako u prvních dvou analýz. Stejně jako u předchozí analýzy je vzestupná tendence velikosti lebky v závislosti na klimatu více viditelná.



Graf 33: Bodový diagram PC1-PC2 (výběr ženských lebek)

Legenda: červená – tropické klima; zelená – subtropické a mírné klima; modrá – chladné klima

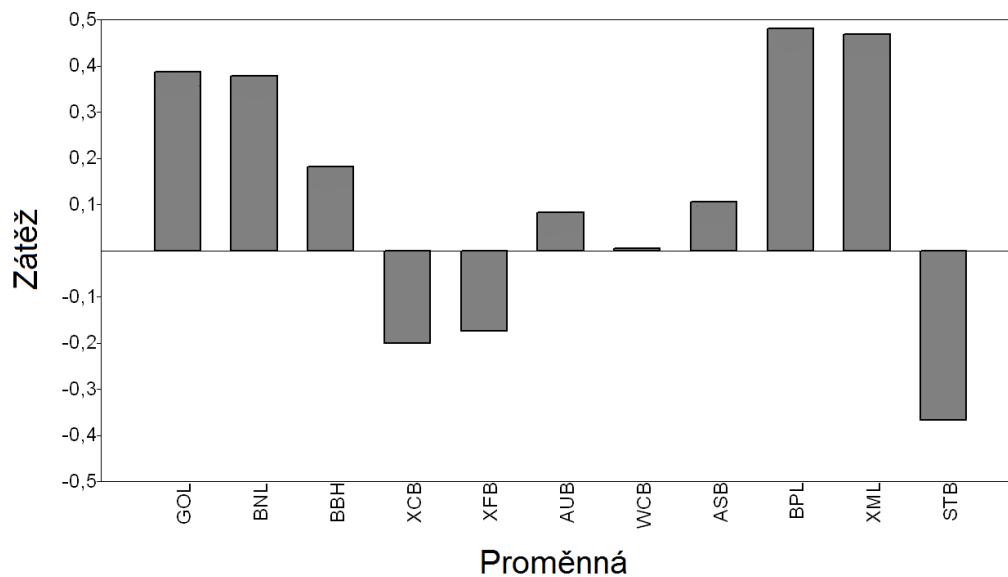


Graf 34: Bodový diagram PC1-PC3 (výběr ženských lebek)

Legenda: červená – tropické klima; zelená – subtropické a mírné klima; modrá – chladné klima

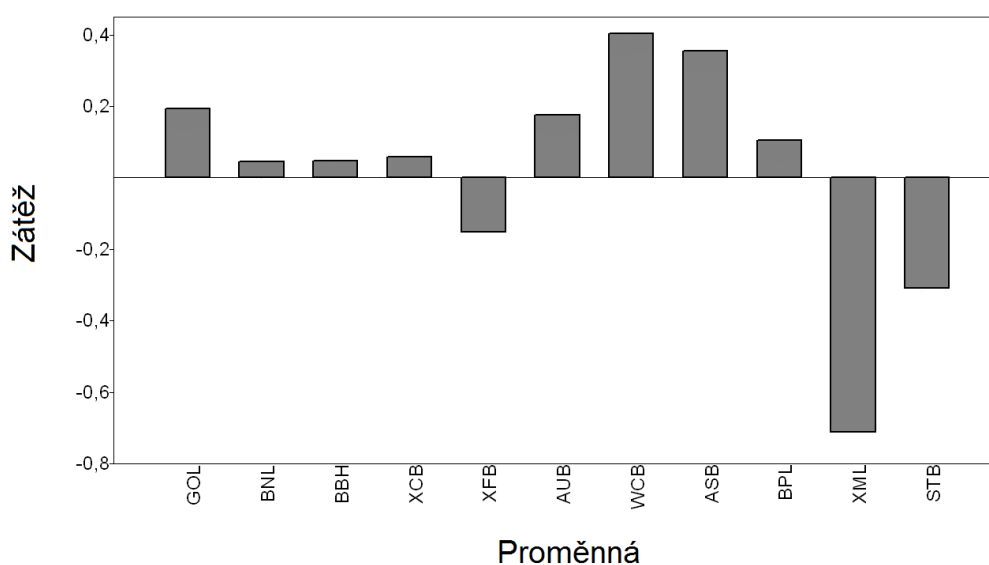
Především v bodovém diagramu PC1-PC3 (graf 34) je po odstranění okrajových populací je na první komponentě dobře viditelný výraznější posun jedinců z chladného klimatu na pravou stranu. Posun jedinců z tropického klimatu na levou stranu již tak výrazný není a je vidět poměrně velký překryv s ostatními klimatickými pásmy. Podobný trend je možné sledovat také v dalších bodových diagramech, ve kterých je na ose x zanesena komponenta 1 (PC1-PC4, PC1-PC5, PC1-PC6 a PC1-PC7). Rovněž na třetí komponentě je patrný určitý rozdíl ve tvaru lebky. Tropické populace se většinou nacházejí v záporných hodnotách, zatímco skupina ze subtropického a mírného pásma inklinuje spíše do kladných hodnot. Polární populace se vyskytují v kladných i záporných hodnotách téměř stejnou měrou.

Druhá hlavní komponenta představuje 20,11 % z celkové variability souboru. Jedinci, kteří leží v bodových diagramech na komponentě 2 v záporných hodnotách, mají tvar lebky ovlivněný hlavně bistefanická šířkou (STB). Tvar lebky jedinců ležících v bodových diagramech na komponentě 2 v kladných hodnotách je ovlivněn především délkovými proměnnými (graf 35). To je v souladu se všemi předešlými výsledky.



Graf 35: Zátěžový graf koeficientů PC2 (výběr ženských lebek)

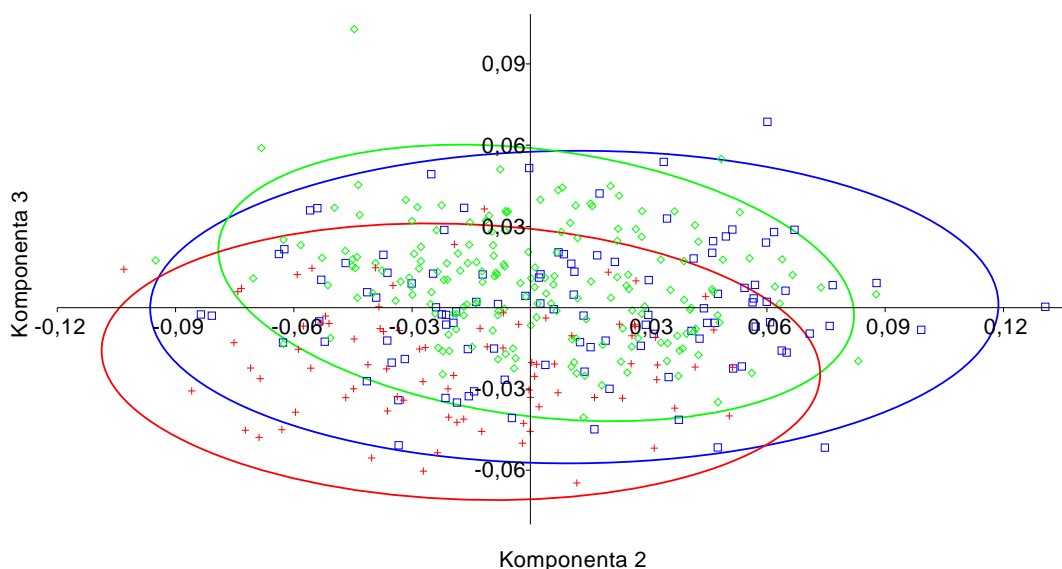
Třetí hlavní komponenta činí 8,09 % z celkové variability souboru. Jedinci ležící v bodových diagramech na komponentě 3 v záporných hodnotách mají tvar lebky výrazně ovlivněný maximální zygomatickou délkou (XML). Jedinci, kteří se nacházejí v bodovém diagramu na komponentě 3 v kladných hodnotách, naopak mají tvar lebky ovlivněný především šířkovými proměnnými (graf 36).



Graf 36: Zátěžový diagram koeficientů PC3 (výběr ženských lebek)

Na třetí komponentě jsou viditelné rozdíly mezi těmito a předchozími výsledky. Zde a u souboru ženských lebek dosahuje nejvyšší hodnoty maximální zygomatická délka. U souboru mužských lebek a u jejich výběru dosahuje nejvyšší hodnoty bistefanická šířka. Oproti všem ostatním výsledkům dosahuje výrazně nižší hodnoty výška *basion-bregma*, délka lebeční baze a délka obličeje.

Graf 37 zobrazuje na druhé komponentě ještě výraznější překryv všech klimatických zón než všechny předchozí výsledky. Na třetí komponentě lze už pozorovat určitý posun. Populace z tropického klimatického pásma se soustřeďují spíše v záporných hodnotách, zatímco skupina ze subtropického a mírného klimatu v kladných hodnotách. Populace z chladného prostředí se stejně jako u předchozího výsledku nachází jak kladných, tak v záporných hodnotách.



Graf 37: Bodový diagram PC2-PC3 (výběr ženských lebek)

Legenda: červená – tropické klima; zelená – subtropické a mírné klima; modrá – chladné klima

Čtvrtá hlavní komponenta představuje 7,08 % z celkové variability souboru. Nejnižší hodnotu vykazuje maximální kraniální šířka a největší týlní šířka. Hodny ostatních proměnných se příliš neliší. Oproti všem

předchozím výsledkům je zaznamenána vyšší hodnota výšky *basion-bregma*.

Zbývající hlavní komponenty (5-7) společně tvoří 10,9 % z celkové variability souboru. Nejvyšších hodnot na nich nabývají výška *basion-bregma*, délka obličeje, největší týlní šířka a minimální kraniální šířka. Tyto výsledky se od všech předešlých výsledků nijak zásadně neliší.

Souhrnně lze říci, že výsledky všech čtyř provedených analýz prokázaly, že s klesající teplotou dochází k nárůstu velikosti lidské lebky. Po odstranění okrajových populací byl tento velikostní gradient ještě o něco výraznější. U tvaru lebky už tak patrné změny na většině komponent pozorovatelné nejsou. Výraznější rozdíly mezi chladným a tropickým klimatickým pásmem jsou naznačené pouze na třech komponentách ve třech bodových diagramech (grafy 31, 34 a 37) z celkových dvanácti diagramů. Zátěžové diagramy ovšem ukazují, že ke změnám ve tvaru lebky mezi populacemi dochází. Všechny výsledky naznačují, že velikost a tvar lebky ovlivňují především šířkové a délkové rozměry, výškové rozměry tvar lebky nijak zásadně neovlivňují. A právě tyto dva parametry (délka a šířka) určují míru cirkularity lebky.

6 DISKUZE

Z výsledků PCA analýzy je patrné, že v souladu s ekogeografickými pravidly, respektive s Bergmannovým pravidlem, je velikost lebky. Ta i přes značný překryv všech klimatických pásem vykazuje směrem od tropického k chladnému klimatickému pásmu narůstající trend (grafy 15, 16, 21 a 22). Tato vzrůstající tendence je pozorovatelná jak u mužského, tak u ženského souboru a ještě patrnější je po odstranění populací, které se nacházejí na pomezí tropického a subtropického klimatického pásma a na pomezí chladného a mírného klimatického pásma (grafy 27, 28, 33 a 34). To samé nelze jednoznačně tvrdit o tvaru lebky. Z výsledků mužského a ženského souboru provedené PCA analýzy není patrné, že by se tvar lebky v závislosti na klimatu nějak výrazně měnil (grafy 19 a 25). Po odstranění populací z okrajů tropického a chladného klimatického pásma se na některých bodových diagramech určité rozdíly mezi klimatickými zónami projeví. Tyto rozdíly lze pozorovat u výběru mužského souboru na druhé komponentě v grafu 31 a také u výběru ženského souboru na třetích komponentách v grafech 34 a 37. U výběru mužských lebek (graf 31) je patrný mírný posun u tropických a polárních populací. Ty se na komponentě mají tendenci soustřeďovat spíše k levému a pravému okraji, zatímco skupina ze subtropického a mírného klimatu se nejvíce vyskytují kolem středu komponenty. Takové rozložení naznačuje, že by se lebky v tropických oblastech daly modelovat jako ze stran oploštěné a lebky z chladných oblastí jako zakulacenější – tedy podle Bergmannova pravidla. Tvary lebek ze subtropických a mírných oblastí by pak bylo možné definovat jako jakési „přechodné“ typy mezi tropickým a chladným klimatickým pásmem. Výběr ženských lebek na obou třetích komponentách v obou grafech (34 a 37) zase naznačuje mírný posun mezi tropy a skupinou ze subtropické a mírné zóny. V obou případech se populace z tropického prostředí mají tendenci soustřeďovat v dolní části třetí komponenty a skupina ze subtropického a mírného prostředí se naopak soustřeďují více v její horní části. Polární populace se v obou případech vyskytují v horní i dolní části třetí komponenty téměř

rovnoměrně. To by mohlo zobrazovat variabilitu ve tvaru u populací ze stejného klimatického pásma. Na základě těchto výsledků je možné se domnívat, že tvar lebky je ovlivňován také jinými faktory, než jsou klimatické podmínky. Ze všech 12 zátěžových grafů je zřejmé, že velikost a tvar lebky nejvíce ovlivňují šířkové a délkové rozměry, nejméně pak velikost a tvar lebky ovlivňují výškové rozměry, respektive výška *basion-bregma*, která byla jako jediná z výškových rozměrů zavzata do analýzy.

Celková proporcionalita lidské lebky není pravděpodobně závislá pouze na klimatických podmínkách, ale také na mnoha dalších morfologických či genetických faktorech. To ostatně potvrzuje celá řada studií (např. Beals, 1972; Roseman, 2004; Harvati a Weaver, 2006; Hube et al., 2009; Nowaczewska et al., 2011). Morfologie lebky je komplexní, je ovlivňována celou řadou diferenciačních procesů, které ovlivňují určité anatomické oblasti (Strauss a Hubbe, 2010). Je ale obtížné určit, jaké části lebky podléhají klimatickým změnám a jaké ostatním faktorům. Podle předchozích studií je tvar neurokrania určován buď geneticky (Harvati a Weaver, 2006), nebo klimatickými podmínkami (Roseman, 2004). Z výsledků PCA analýzy není jednoznačně patrné a prokazatelné, že by byl tvar lebky jako celku ovlivňován pouze klimatem. Proto je vysoce pravděpodobné, že se na něm bude podílet několik faktorů společně. Z tohoto důvodu by se Bealsovo tvrzení (1972) mělo brát s rezervou. Podle něj je pro populace, které trvale žijí v chladném klimatickém prostředí, výhodné mít zakulacenější tvar lebky (ideálně úplně kulatý) - nejlépe tak dochází k optimalizaci lebečního objemu vůči jeho povrchu (Beals, 1972). Ze všech geometrických útvarů si právě koule při stejném objemu zachová nejmenší povrch (plochu). Na základě těchto výsledků je možné variabilitu ve vnější morfologii lebky (velikost a tvar) považovat za rys adaptace člověka na chladné klimatické podmínky pouze z části a ne komplexně, jak uvádějí ve svých studiích Guglielmino-Matessi et al. (1979) a Hernandez et al. (1997). Podle výsledků PCA analýzy je na chlad adaptovaná velikost lebky. U tvaru se to na základě

těchto dostupných výsledků s jistotou říci nedá – aby to bylo možné potvrdit či vyvrátit, musely by se provést další analýzy.

Ze všech proměnných nejvíce tvar lebky ovlivňují bitemporální šířka, délka obličeje, maximální zygomatická délka a minimální kranialní šířka. To je v rozporu s výsledky z předchozích studií. Martinez-Abadias et al. (2009) provedli pomocí 3D geometrických morfometrických metod výzkum 355 nepoškozených dospělých lidských lebek z rakouského Halštatu. Lebky pochází z hlášených familiárních vztahů a jsou datovány do 19. století. Porovnávali 65 landmarků a zjistili, že se tvar lebky odvíjí od toho, jak je široká lebeční baze (Martinez-Abadias et al., 2009). Ke stejnému závěru dospěli také Nowaczewska et al. (2011). Ti pracovali s Howellsovými daty, ale vyloučili z analýzy populace ze Severní i Jižní Ameriky (nejisté období migrace) včetně Peru (nejistá identifikace místa nálezů), Egypta (možnost migrace z Blízkého východu) a všechny populace ze středních a malých ostrovů (cestování v otevřených lodích a s tím spojená teplota vody mohly vést ke změně klimatických podmínek, v nichž žili). Testovali tak pouze populace z Evropy, Asie, Austrálie, Afriky a Grónska. Z celkového počtu 78 proměnných si pro analýzu vybrali pět proměnných – GOL, BNL, BBH, XCB a AUB. Kromě toho, že tvar lebky se odvíjí od šířky lebeční baze, došli také k závěru, že tvar lebky nejvíce ovlivňuje biaurikulární šířka (Nowaczewska et al., 2011). Podle výsledků PCA analýzy uvedených v této práci ovšem biaurikulární šířka tvar lebky příliš neovlivňuje. Vyšší hodnoty vykazuje pouze u souboru mužských lebek a jejich výběru na třetí hlavní komponentě, jinak jsou ve všech souborech její hodnoty velmi nízké. Naproti tomu velmi výrazně ovlivňuje velikost lebky. Pokud by se však populace lišily v ostatních rozměrech, je pravděpodobné, že by biaurikulární šířka ovlivňovala také tvar lebky. Tím by se pak prokázalo provázání velikosti a tvaru lebky. Je možné, že jsou rozdíly ve výsledcích způsobené tím, že Nowaczewska et al. (2011) pracovali pouze s 5 proměnnými a s vybranými populacemi, zatímco v této práci bylo použito všech 28 populací z Howellsovy databáze a

analýza byla provedena s 11 vybranými proměnnými. Podle všeho tak rozdíl ve výsledcích spočívají ve výběru populací a proměnných.

Hernandez et al. (1997) provedli analýzu 180 lidských lebek populací z lokality Tierra del Fuego. Pro stanovení morfologických zvláštností u tří skupin z Fuega byla k souboru přidána Howellsova databáze. Testovali 24 proměnných, v nichž bylo zahrnuto také osm z jedenácti proměnných, které byly vybrány pro tuto práci (proměnné XML, STB a WCB autoři do své analýzy nezahrnuli). Stejně jako předchozí autoři i Hernandez et al. (1997) došli k závěru, že tvar lebky je nejvíce ovlivněn baurikulární šířkou (Hernandez et al., 1997). V tomto případě autoři použili více proměnných, než použili Nowaczewska et al. (2011), přesto se jejich výsledky shodují. Je možné, že kdyby autoři obou studií do svých analýz zanesli proměnné STB, XML a WCB, došlo by ke změně výsledků.

Hubbe et al. (2009) ve své práci zkoumali vzorek 7422 mužských lebek ze 135 geografických populací. Analyzovali 33 proměnných, v nichž bylo zahrnuto také osm z jedenácti proměnných, které byly vybrány pro tuto práci (proměnné XML, STB a WCB autoři do své analýzy nezahrnuli). Došli k závěru, že pro tvar lebky jsou určující maximální kraniální šířka, bizygomatická šířka a maximální šířka čela (Hubbe et al., 2009). Výsledky PCA analýzy v této práci ovšem ukazují, že maximální kraniální šířka s maximální šířkou čela ani v jednom souboru nedosahují takových hodnot, aby se na tvaru lebky podílely vyšší měrou, na druhou stranu se poměrně výrazně podílí na velikosti lebky. Stejně jako u předchozích dvou studií lze i v tomto případě předpokládat, že určitou roli může hrát výběr proměnných. Bizygomatická šířka není v této práci do analýzy zahrnuta, proto ji nelze s výsledky studie Hubbe et al. (2009) porovnat.

Rozdíly ve výsledcích mezi těmito samotnými studiemi mohou spočívat v tom, že první dvě (Nowaczewska et al., 2011; Hernandez et al., 1997) jsou zaměřeny na neurokranium, naproti tomu třetí studie (Hubbe et al., 2009) analyzují lebku jako celek, tedy neurokranium i splanchnokranium.

Dalším faktorem ovlivňujícím výsledky pak může být materiál, který si autoři k analýze zvolili.

Rozložení jedinců v bodových diagramech naznačuje variabilitu ve tvaru lebky mezi populacemi v rámci jednoho klimatu – i přes výrazný překryv jednotlivých klimatických pásem jsou v diagramech relativně dobře viditelné určité skupiny jedinců, kteří jsou oproti ostatním jedincům ze stejného klimatu umístěni v jiném segmentu diagramu. To by podporovalo teorii, že je možné jednotlivé populace uvnitř větších geografických celků odlišit od sebe (Howells, 1989, Franklin et al., 2007), přičemž s klesající vzdáleností mezi jednotlivými populacemi narůstá jejich vzájemná podobnost v morfologii lebky (Franklin et al., 2007). Howells (1989) rozděluje Zemi na 6 hlavních geografických oblastí – subsaharskou Afriku, Evropu, Dálný východ, Ameriku, Austrálii a Polynésii. U každé z nich lze nalézt charakteristické znaky, které danou oblast odlišují od ostatních oblastí a také znaky, jež jsou specifické pro danou populaci v rámci jedné geografické oblasti (Howells, 1989). Pro všechny evropské populace jsou charakteristické tyto znaky: malá obličejová část, orthognacie, prominentní nos a lehce širší biaurikulární šířka. Tvar lebeční klenby je naopak značně variabilní – rakouské populace vykazují brachycefalické lebky, zatímco lebky norské populace jsou více dolichocefalické (Howells, 1989). Tím by se dala vysvětlit variabilita ve tvaru lebky mezi populacemi v rámci jednoho klimatu. I když se rakouská i norská populace nachází v mírném klimatickém pásmu, tvar jejich lebky je odlišný. S vysokou pravděpodobností je to způsobeno skutečností, že zatímco rakouská populace se nachází přibližně uprostřed mírného klimatu, norská populace má blíže k chladnému klimatu, proto je tvar její lebky jiný. Není důvod nepředpokládat, že se tento trend nevyskytuje v ostatních klimatických pásmech.

Určitou roli ve variabilitě uvnitř klimatu tak jistě hraje také populační afinita. Howellsův příklad (1989) popisuje rozdíly mezi evropskými populacemi, ale nepopisuje rozdíly mezi jednotlivými hlavními skupinami lidské populace. Tyto skupiny jsou tři a jejich rozdílnost vychází z různých

genetických podkladů (např. frekvence alel, dlouhodobá adaptace). První skupinu tvoří populace evropského původu, druhou populace afrického původu a třetí populace asijského původu (Bass, 2005; Klepinger, 2006). Největší koncentrace populačně specifických znaků se nachází především na kostech obličeje – na nose a lícních kostech, a také na patře (Pickering a Bachman 2009). Některé znaky vyskytující se u populací evropského původu již popsal Howells (1989), k dalším typickým znakům pak patří výrazná glabelární a supraorbitální oblast (White a Folkens, 2005), ustupující profil čela a výraznější rysy na *protuberentia occipitalis externa* (Klepinger, 2006). Pro populace afrického původu je typický dlouhý, nízký a úzký tvar neurokrania se středně širokým, nízkým obličejem. Dalšími znaky jsou kulaté a dopředu vyklenuté čelo, široký nosní otvor, konkávní profil nosních kostí a obličejový prognatismus (Bass, 2005; Klepinger, 2006). Lebky populací asijského původu jsou kulaté, krátké a široké, často s přítomností valu kolem *sutura sagittalis*. Obličej je široký, z laterálního pohledu plochý, sklon čela svislý a nasofrontální přechod plytký. Tvar nosu je „stanovitý“ s nízkými a přímými stěnami, profil nosních kostí bývá konkávní. Lícní kosti vyčnívají dopředu a zčásti způsobují plochý profil obličeje – alveolární prognatismus je velmi malý nebo není vůbec žádný (Bass, 2005; Klepinger, 2006). Na základě těchto populačně specifických znaků jednotlivých skupin lze usuzovat, že jsou jedinci ze stejného klimatu v bodových diagramech rozloženi právě podle tohoto klíče. Bylo by to jedním z možných vysvětlení, proč populace z jednotlivých klimatických zón v diagramech vykazují relativně vysokou míru rozptylu. Je možné očekávat, že se populace z europoidní skupiny budou soustřeďovat do určitého místa v diagramu, populace z negroidní skupiny do jiného místa a populace z mongoloidní skupiny také do jiného místa.

Podle Relethforda (2002) lze rozdíly ve tvaru lebky vysvětlit pomocí genetické a kranio-metrické diverzity. Celkovou genetickou diverzitu tvoří z 10 % diverzita mezi hlavními geografickými regiony, z 5 % mezi lokálními populacemi uvnitř regionu a z 85 % uvnitř lokální populace.

Podobně je to s celkovou kranio-metrickou diverzitou. Ta je tvořena ze 13 % diverzitou mezi regiony, z 6 % diverzitou mezi lokálními populacemi uvnitř regionu a z 81 % uvnitř lokální populace (Relethford, 2002). Morfologie lebky jako celku tak vykazuje velkou míru korelace s geografickou vzdáleností jednotlivých populací. V případě, že se lebka rozdělí na neurokranium a splachnokranium, dojde ke změně výsledků. Korelace mezi morfologií neurokrania a geografickou vzdáleností je vyšší, než je tomu u lebky jako celku. U splachnokrania to funguje obráceně: korelace mezi splachnokranium a geografickou vzdáleností je nižší, než když se vezme v potaz lebka jako celek. Tím se potvrzuje teorie, že jednotlivé části lebky jsou různě ovlivněny populační historií (Hubbe et al., 2009). Nabízí se tedy otázka, do jaké míry výsledky odrážejí variabilitu ve tvaru lebky uvnitř jedné populace.

Vnitropopulační variabilita morfologických znaků lebky není způsobena klimatickým prostředím, nýbrž je dána vzdáleností od subsaharské Afriky. Ta je považována za místo počátku expanze anatomicky moderního člověka (Betti et al., 2009). Se vzrůstající vzdáleností od Afriky klesá také genetická vnitropopulační variabilita (Handley et al., 2007). Spolu s jejím poklesem dochází zároveň k poklesu morfologické variability (Manica et al., 2007). Všechny morfologické znaky, jejichž variabilita je nejvíce ovlivněna vzdáleností od Afriky, se nacházejí v přední části lebky (Betti et al., 2009). Podle těchto tvrzení tak největší vnitropopulační variabilitu budou vykazovat africké populace Zulu, Teita, Buschman, Dogon a Egypt, které se nacházejí v nejmenší vzdálenosti od subsaharské Afriky. A naopak populace nacházející se nejdále od subsaharské Afriky budou vykazovat nejmenší vnitropopulační variabilitu.

K variabilitě tvaru lidské lebky přispívá určitou měrou také strava (Beals, 1972). Ta nezpůsobuje změnu ve velikosti a tvaru celé lebky, ale pouze změny v tvaru určitých částí (Paschetta et al., 2010). Síly působící při žvýkání, jejich velikost a směr působení jsou důležité pro vývoj lebky, především její obličejové části (Lieberman et al., 2004). Lebky lovců-sběračů a zemědělců se liší ve tvaru neurokrania jako celku – lebka

lovců-sběračů je delší – vzdálenost mezi jařmovým obloukem a body *euryon* a *opisthocranion* je u nich o 13 až 16 % vyšší než u zemědělců. Při bočním pohledu je bod *stephanion* u lovců-sběračů umístěn níže a více vpředu než u zemědělců. Při čelním pohledu mají lovci-sběrači lícní kosti orientované více vertikálně (Paschetta et al., 2010). V těchto výsledcích není známo, v jaké míře se v celém souboru vyskytují lovci-sběrači a v jaké míře populace zemědělců, proto není možné říci, jak moc potravní strategie ovlivňuje u jednotlivých populací tvar lebky.

Výsledky boxplotů a analýzy ANOVA ukazují, že naprostá většina kraniometrických rozměrů vykazuje velmi podobné průměrné hodnoty ve dvou klimatických pásmech – nejvíce rozměry vykazují podobné hodnoty v chladném a subtropickém prostředí a pak také v mírném a tropickém klimatu. Z celkového počtu 11 kraniometrických rozměrů vykazovaly u mužského a ženského souboru pouze 2 rozměry (ASB a XCB) hodnoty, které prokazovaly závislost na klimatu. Mimo to vykazovaly další dva rozměry (AUB a WCB) závislost na klimatu pouze u souboru ženských lebek. Zajímavé také je, že podobné průměrné hodnoty nejčastěji vykazovala nesusousedící klimatická pásma, tedy chladné se subtropickým a mírné s tropickým, a ne v sousedních klimatických zónách, jak by se dalo očekávat. Proto se nabízí otázka, proč tomu tak je. Kdyby podobné průměrné hodnoty vykazovala sousední klimatická pásma, bylo by možné usuzovat, že určitou roli v rozměrech jednotlivých kraniometrických proměnných hraje migrace - chladné oblasti lidé začali osidlovat později, pomaleji a v menší míře. K pozvolnému osidlování chladných oblastí došlo pravděpodobně na přelomu pleistocénu a holocénu - cca 10 000 BP (Levy, 2006). Otázkou je, zda je takováto doba dostatečně dlouhým obdobím, aby se klimatické změny stačily vepsat do složité morfologie kostry lebky. Je ovšem vysoce nepravděpodobné, že by subtropické populace osidlovaly extrémně chladné oblasti, jako jsou Grónsko a Sibiř, proto asi migrace populací nebude vhodným vysvětlením tohoto trendu. I když kolísavý pokles průměrných hodnot od chladného k mírnému klimatu a od subtropického k tropickému klimatu naznačují pravý opak.

7 ZÁVĚR

Cílem této práce bylo zjistit, zda u populací z odlišných klimatických pásem dochází ke změně ve velikosti a tvaru lidské lebky. Konkrétně, zda k těmto změnám dochází podle Bergmannova pravidla. To v přeneseném významu předpokládá, že lebky z chladných oblastí jsou modelované jako větší a kulatější a naopak lebky populací z teplých oblastí jako menší a oploštěnější. Tato práce vycházela z hlavního předpokladu, že pokud jsou ekogeografická pravidla aplikovatelná na postkraniální skelet většiny endotermních živočichů včetně člověka, měla by být aplikovatelná také na jejich lebky.

V tomto kontextu byly pomocí statistických analýz prozkoumávány dvě hypotézy. Na základě jejich výsledků je možné vyvodit následující závěry:

Velikost lebky se v závislosti na klimatu mění. U obou pohlaví byl u populací směrem od tropického klimatického prostředí, přes subtropické a mírné až po chladné zaznamenán nárůst velikosti lebky. To potvrzuje platnost Bergmannova pravidla.

Tvar lebky se v závislosti na klimatických podmínkách ani u jednoho pohlaví výrazně nemění. I když výsledky na některých komponentách naznačují změny ve tvaru lebky mezi některými klimatickými pásmy (mezi tropickou a polární oblastí a mezi tropickým klimatem a skupinou ze subtropického a mírného klimatu), naprostá většina z nich naznačuje, že k výrazným změnám ve tvaru lebky mezi klimatickými pásmy nedochází. Platnost Bergmannova pravidla nelze v tomto případě jednoznačně přijmout. Tvar lidské lebky je pravděpodobně spíše ovlivněn více faktory najednou (např. klima, genetika, strava). Za zmínku také stojí, že rozložení jedinců v jednotlivých klimatických pásmech ukazuje variabilitu mezi populacemi v rámci jednoho klimatického prostředí.

Průměrné hodnoty jednotlivých kranio-metrických rozměrů v jednotlivých klimatických zónách naznačují dva vzory. Tím prvním a častějším je

kolísavý pokles průměrných hodnot od chladného k mírnému prostředí (GOL, BBH a BPL) a také od subtropického k tropickému (BNL, BBH a XML). Druhým a ne tak častým vzorem je kontinuální pokles průměrných hodnot od chladného, přes mírné a subtropické k tropickému prostředí. Tento trend se vyskytuje pouze u proměnných ASB a XCB a u proměnných AUB a WCB u ženského souboru. V chladné klimatické zóně obecně dosahují průměrné hodnoty proměnných nejvyšších hodnot a v tropické klimatické zóně pak nejnižších hodnot.

Podle těchto závěrů s Bergmanovým pravidlem koreluje velikost lebky. Tvar lebky je pravděpodobně určován více faktory, ať už genetické nebo negenetické povahy.

8 SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

Abdi, H; Williams, LJ. 2010. *Principal component analysis*. Willey Interdisciplinary Reviews: Computational Statistics 2: 433-459.

Allen, JA. 1877. *The Influence of Physical Conditions in the Genesis of Species*. Radical Review 1: 108-140.

Arnett, AE; Gotelli, NJ. 1999. *Geographic variation in lifehistory traits of the ant lion, Myrmeleon immaculatus: evolutionary implications of Bergmann's rule*. Evolution 53: 1180-1188.

Ashton, KG. 2002. *Do amphibians follow Bergmann's rule?* Canadian Journal of Zoology 80: 708-716.

Atkinson, D. 1994. *Temperature and organism size - a biological law for ectotherms?* Advances in Ecological Research 25: 1-58.

Baker, RH. 1984. *Origin, classification, and distribution*. Pp. 1-18 in White-tailed deer: ecology and management. (L. K. Halls, ed.). Stackpole Books, Harrisburg, Pennsylvania, 870 pp.

Bass. WM. *Human osteology: A Laboratory Field Manual*. 5th ed. Columbia: Missouri Archeological Society.

Beall, CM; Steegmann, T. 2000. *Human Adaptation to Climate: Temperature, Ultraviolet Radiation, and Altitude*. In: Stinson, S.; Bogin, B.; Huss-Ashmore, R.; O'Rourke, D. (Eds.). *Human Biology: An Evolutionary and Biocultural Perspective*. Wiley – Liss. 163-224.

Beals, KL. 1972. *Head Form and Climatic Stress*. American Journal of Physical Anthropology 37: 85-92.

Beals, KL; Smith, CL; Dodd, SM. 1984. *Brain Size, Cranial Morphology, Climate, and Time Machines*. Current Anthropology 25: 301-330.

Bergmann, C. 1847. *Ueber die Verhältnisse der Wärmeökonomie der thiere zu ihrer grosse*. Gottinger Studien 3: 595-708.

Betti, L; Balloux, F; Amos, W; Hanihara, T; Manica, A. 2009. *Distance from Africa, not climate, explains within-population phenotypic diversity in humans*. Proceedings of the Royal Society B 276: 809-814.

Blackburn, TM; Gaston, KJ; Loder, N. 1999. *Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule*. Diversity and Distributions 5: 165-174.

Boas, F. 1912. *Changes in the bodily form of descendants of immigrants*. American Anthropologist 14: 530-562.

Bruner, E.; Manzi, G. 2004. *Variability in facial size and shape among North and East African human populations*. Italian Journal of Zoology 71: 51-56.

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.

Cushman, JH; Lawton, JH; Manly, BFJ. 1993. *Latitudinal patterns in European ant assemblages: variation in species richness and body size*. Oecologia 95: 30-37.

Dawson, R; Milne, N. 2012. *Cranial size and shape variation in mainland and island populations of the quokka*. Journal of Zoology 288: 267-274.

Franklin, D; Freedman, L; Milne, N; Oxnard, CE. 2007. *Geometric Morphometric Study of Population Variation in Indigenous Southern African Crania*. American Journal of Human Biology: 19: 20-33.

Froehle, AW; Churchill, SE. 2009. *Energetic Competition Between Neandertals and Anatomically Modern Humans*. PaleoAnthropology: 96-116.

Gilligan, I; Bulbeck, D. 2007. *Environment and Morphology in Australian Aborigines: A Re-analysis of the Birdsell Database*. American Journal of Physical Anthropology 134: 75-91.

Gonzales-Jose, R; Van der Molen, S; Gonzalez-Perez, E; Hernandez, M. 2004. *Patterns of Phenotypic Covariation and Correlation in Modern Humans as Viewed From Morphological Integration*. American Journal of Physical Anthropology 123: 69-77.

Guglielmino-Matessi, CR; Gluckman, P; Cavalli-Sforza, 1979. *Limate and the Evolution of Skull Metrics in Man*. American Journal of Physical Anthropology 50: 549-564.

Hadley, C; Milne, N; Schmitt, LH. 2009. *A threedimensional geometric morphometric analysis of variation in cranial size and shape in tammar wallaby (Macropus eugenii) populations*. Australian Journal of Zoology 57: 1-9.

Hammer, Ø. 2012. *PAST – Paleontological STatistics, reference manual*. Natural History Museum University of Oslo.

Handely, JLJ; Manica, A; Goudet, J; Balloux, F. 2007. *Going the distance: human population genetics in a clinal world*. Trends in Genetics 23: 432-439.

Hanihara, T. 1996. *Comparison of Craniofacial Features of Major Human Groups*. American Journal of Physical Anthropology 99: 389-412.

Hanihara, T. 2000. *Frontal and Facial Flatness of Major Human Populations*. American Journal of Physical Anthropology 111: 105-134.

Hansen, MM; Olivieri, I, Waller DM; Nielsen, EE. 2012. *Monitoring Adaptive Genetic Responses To Environmental Change*. Molecular Ecology 21: 1311-1329.

Harvati, K; Weaver, TD. 2006. *Human Cranial Anatomy and the Differential Preservation of Population History and Climate Signatures*. The Anatomical Record Part A 288: 1225-1233.

Helmuth, H. 1998. *Body height, body mass and surface area of the Neanderthals*. Zeitschrift Für Morphologie Und Anthropologie 82: 1-12.

Hendry, AP; Kinnison, MT; Heino, M; Day, T; Smith, TB; Fitt, G; Bergstrom, CT; Oakeshott, J; Jørgensen, PS; Zalucki, MP; Gilchrist, G; Southerton, S; Sih, A; Strauss, S; Denison, RF; Carroll SP. 2011.

Evolutionary principles and their practical application. Blackwell Publishing Ltd 4: 159-183.

Hernandez, M; Fox, CL, Garcia-Moro, C. 1997. *Fuegian Cranial Morphology: The Adaptation to a Cold, Harsh Environment.* American Journal of Physical Anthropology 103: 103-117.

Hogervorst, T; Bouma, HW; de Vos, J. 2009. *Evolution of the Hip and Pelvis.* Acta Orthopaedica 80: 1-39.

Holliday, TW. 1997. *Postcranial Evidence of Cold Adaptation in European Neandertals.* American Journal of Physical Anthropology 104: 245-258.

Hora, M; Sladek, V. 2014. *Influence of lower limb configuration on walking cost in Late Pleistocene humans.* Journal of Human Evolution 67: 19-32.

Howells, WW. 1973. *Cranial Variation in Man. A Study by Multivariate Analysis of Patterns of Differences Among Recent Human Populations.* Papers of the Peabody Museum of Archeology and Ethnology, vol. 67, pp. 259. Cambridge, Mass.: Peabody Museum.

Howells, WW. 1989. *Skull Shapes and the Map. Craniometric Analyses in the Dispersion of Modern Homo.* Papers of the Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, vol. 79, pp. 189. Cambridge, Mass.: Peabody Museum.

Howells, WW. 1995. *Who's Who in Skulls. Ethnic Identification of Crania from Measurements.* Papers of the Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, vol. 82, pp. 108. Cambridge, Mass.: Peabody Museum.

Howells, WW. 1996. *Notes and Comments. Howells' Craniometric Data on the Internet.* American Journal of Physical Anthropology 101:441-442.

Hubbe, M; Hanihara, T; Harvati, K. 2009. *Climate Signatures in the Morphological Differentiation of Worldwide Modern Human Populations*. *The Anatomical Record* 292: 1720-1733.

Kasabova, BE; Holliday, TW. 2015. *New Model for Estimating the Relationship Between Surface Area and Volume in the Human Body Using Skeletal Remains*. *American Journal of Physical Anthropology* 156: 614-624.

Katzmarzyk, PT; Leonard, WR. 1998. *Climatic influences on human body size and proportions: ecological adaptations and secular trends*. *American Journal of Physical Anthropology* 106: 483-503.

Keita, SOY. 1988. *An Analysis of Crania From Tell-Duweir Using Multiple Discriminant Functions*. *American Journal of Physical Anthropology* 75: 375-390.

Klepinger, LL. 2006. *Fundamentals of forensic anthropology*. New Jersey: Willey-Liss.

Knussmann, R. 1988. *Anthropologie, Handbuch der vergleichenden Biologie des Menschen (4. Auflage des Lehrbuchs der Anthropologie begründet von Rudolf Martin) Band I und II*. Jena, New York, Stuttgart: Gustav Fischer.

Levengood, JM; Wolf, A; Roseberry, JL. 1994. *Morphological Variation in White-Tailed Deer From Illinois*. *Transactions of the Illinois State Academy of Science* 87: 175-185.

Levy, EJ. 2006. *Prehistory, Identity, and Archaeological Representation in Nordic Museums*. *American Anthropologist* 108: 135-147.

Lieberman, DE. 2008. *Speculations About the Selective Basis for Modern Human Craniofacial Form*. *Evolutionary Anthropology* 17: 55-68.

Lieberman, DE; Krovitz, GE; Yates, FW; Devlin, M; St Claire, M. 2004. *Effects of food processing on masticatory strain and craniofacial growth in retrognathic face*. Journal of Human Evolution 46: 655-677.

Lindsey, CC. 1966. *Body sizes of Poikilotherm vertebrates at different latitudes*. Evolution 20: 456-465.

Manica, A; Amos, W; Balloux, F; Hanihara, T. 2007. *The effect of ancient population bottlenecks on human phenotypic variation*. Nature 448: 346-348.

Martinez-Abadias, N; Esparza, M; Sjøvold, T; Gonzales-Jose, R; Santos, M; Hernandez, N. 2009. *Heritability of human cranial dimensions: comparing the evolvability of different cranial regions*. Journal of Anatomy 214: 19-35.

Meiri, S; Dayan, T. 2003. *On the validity of Bergmann's rule*. Journal of Biogeography 30: 331-351.

Meiri, S; Yom-Tov, Y; Geffen, E. 2007. *What determines conformity to Bergmann's rule?* Global Ecology and Biogeography 16: 788-794.

Noback, ML; Harvati, K; Spoor, F. 2011. *Climate-Related Variation of the Human Nasal Cavity*. American Journal of Physical Anthropology 145: 599-614.

Nowaczewska, W; Dabrowski, P; Kuzminski, L. 2011. *Morphological Adaptation to Climate in Modern Homo sapiens Crania: The Importance of Basicranial Breadth*. Collegium Antropologicum 35: 625-636.

Partridge, L; Coyne, JA. 1997. *Bergmann's Rule in Ectotherms: Is It Adaptive?* Evolution 51: 632-635.

Paschetta, C; de Azevedo, S; Castillo, L; Martinez-Abadias, N; Hernandez, M; Lieberman, DE; Gonzales-Jose, R. 2010. *The influence of masticatory loading on craniofacial morphology: A test case across*

technological transitions in the Ohio valley. American Journal of Physical Anthropology 141: 297-314.

Pickering, R; Bachman, D. 2009. *The use of forensic anthropology*. 2nd ed. Boca Raton: CRC Press.

Ray, C. 1960. *The application of Bergmann's and Allen's rule to the poikilotherms*. Journal of Morphology 106: 85-109.

Relethford, JH. 1994. *Craniometric Variation Among Modern Human Populations*. American Journal of Physical Anthropology 95: 53-62.

Rensch, B. 1938. *Some Problems of Geographical Variation and Species Formation*. Proceedings of the Linnean Society of London 150: 275-285.

Richardson, ER. 1980. *Racial Differences in Dimensional Traits of the Human Face*. The Angle Orthodontist 50: 301-311.

Roberts, DF. 1953. *Body weight, race and climate*. American Journal of Physical Anthropology 11: 533-558.

Roseman, CC. 2004. *Detecting interregionally diversifying natural selection on modern human cranial form by using matched molecular and morphometric data*. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 101: 12824-12829.

Rosenzweig, ML. 1968. *The strategy of body size in mammalian carnivores*. American Midland Naturalist 80: 299-315.

Ruff, CB. 1994. *Morphological Adaptation to Climate in Modern and Fossils Hominids*. Yearbook of Physical Anthropology 37: 65-107

Ruff, CB. 2002. *Variation in Human Body Size and Shape*. Annual Review of Anthropology 31: 211-232.

Shelomi, M. 2012. *Where Are We Now? Bergmann's Rule Sensu Lato in Insects*. The American Naturalists 180: 511-519.

Scholander, PF. 1955. *Evolution of climatic adaptation in homeotherms*. *Evolution* 9: 15-26.

Sokal, RF; Rohlf, JF. 1995. *Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. New York: W. H. Freeman and Company.

Steggmann, AT; Platner, WS. 1968. *Experimental Cold Modification of Cranio-facial Morphology*. *American Journal of Physical Anthropology* 28: 17-30.

Strauss, A; Hubbe, M. 2010. *Craniometric Similarities Within and Between Human Populations in Comparison with Neutral Genetic Data*. *Human Biology* 82: 315-330.

Tilkens, MJ; Wall-Scheffler, C; Weaver, TD; Steudel-Numbers, K. 2007. *The effects of body proportions on thermoregulation: an experimental assessment of Allen's rule*. *Journal of Human Evolution* 53: 286-291.

Trinkaus, E. 1981. *Neanderthal limb proportions and cold adaptation*. In: Stringer, CB (ed.): *Aspects of Human Evolution*. London. 187-224.

Verlag, W. 2010. *Nový velký atlas světa*. Praha: Euromedia Group. 320 s.

White, TD; Folkens, PA. 2005. *The Human Bone Manual*. Burlington - San Diego - London: Elsevier Academic Press.

Yokley, TR. 2009. *Ecogeographic Variation in Human Nasal Passages*. *American Journal of Physical Anthropology* 138: 11-22.

Yom-Tov, Y; Benjamini, Y; Kark, S. 2002. *Global warming, Bergmann's rule and body mass – are They related? The chuckar partridge (Alectoris chuckar) case*. *Journal of Zoology* 257: 449-455.

Zelditch, ML; Swiderski, DL; Sheets, HD; Fink, WL. 2004. *A Geometric Morphometrics for Biologist: A Primer*. Elsevier Academic Press, New York and London. 437 pp.

9 RESUMÉ

The skull of the anatomically modern human and its variability has long been a much-discussed subject of a whole series of studies. Climatic conditions are probably one of the important factors influencing the size and shape of the human skull. This raises at question of the extent to which the proportionality of the skull is influenced by Bergmann's Rule, according to which individuals from cold environments should have larger and rounder skulls than individuals living in warm environments. The aim of this thesis is to verify whether populations from different climatic zones show a change in cranial size and shape according to Bergmann's Rule.

The material used involves Howells' database of craniometric measurements, containing 2524 individuals from 28 different populations. These populations are divided into four environmental zones – cold, mild, subtropical and tropical. In addition, they are divided according to sex. The hypotheses were explored using analysis of variance (one-way ANOVA) with Tukey's post-hoc comparisons, box plots and principal component analysis (PCA). Box plots and ANOVA results suggest two patterns. The first and more common pattern is variable decline in average values from cold to mild climatic zone and from subtropical to tropical. The second and less frequent pattern is continuous decline in average values from cold, through mild and subtropical to tropical climatic zone. On the basis of PCA results, the dependence of cranial size on climate has not been falsified and shall follow the Bergmann's Rule – individuals from cold environments have larger skulls than individuals from warm environments. On the other hand, dependence of the cranial shape on climate was not clearly proved in any of the two sexes – although some indications of changing cranial shape between climatic zones are visible on some components.

10. PŘÍLOHY

10.1 Příloha 1

Tabulka 24: Definice kraniometrických bodů (Howells, 1973)

Kraniometrický bod	Zkratka	Definice
<i>Glabella</i>	g	Bod nad <i>sutura frontonasalis</i> mezi <i>arcus superciliares</i>
<i>Opisthocranium</i>	op	Nejvystouplejší bod týlu na horní části šupiny <i>os occipitale</i> , případně na <i>protuberantia occipitalis externa</i>
<i>Basion</i>	ba	Bod na předním okraji <i>foramen magnum</i>
<i>Nasion</i>	n	Bod ležící na průsečíku sagitální roviny lebky se <i>sutura nasofrontalis</i> (odpovídá kořeni nosu)
<i>Bregma</i>	b	Bod, ve kterém se stýkají <i>sutura sagittalis</i> a <i>sutura coronalis</i>
<i>Euryon</i>	eu	Nejlaterálněji položený bod na temeni lebky. Nachází se buď na <i>os parietale</i> , nebo na horním úseku <i>squama ossis temporalis</i> (párový)
<i>Coronale</i>	co	Nejlaterálněji položený bod na <i>sutura coronalis</i> (párový)
<i>Infratemporale</i>	it	Nejmediálněji položený bod na <i>crista infratemporalis ala major ossis sphenoidalis</i> (párový)
<i>Asterion</i>	ast	Bod, kde se stýkají <i>sutura lambdoidea</i> , s. <i>occipitomastoidea</i> a s. <i>parietomastoidea</i> (párový)
<i>Prosthion</i>	pr	Bod na alveolárním výběžku maxilly, v místě, kde kostěný výběžek mezi středními řezáky vyčnívá nejvíce anteriorně
<i>Zygoorbitale</i>	zo	Průsečík dolního okraje očníce se <i>sutura zygoticomaxillaris</i> (párový)
<i>Stephanion</i>	st	Bod, v němž se kříží <i>sutura coronalis</i> a <i>linea temporalis</i> (párový)