

Západočeská univerzita v Plzni

Fakulta filozofická

Diplomová práce

**Diskrétní znaky na lebce: environmentální nebo
fylogenetické podmínění?**

Petra Dočkalová

Plzeň 2016

Západočeská univerzita v Plzni
Fakulta filozofická
Katedra antropologie
Studijní program Antropologie
Studijní obor Antropologie populací minulosti

Diplomová práce

**Diskrétní znaky na lebce: environmentální nebo
fylogenetické podmínění?**

Petra Dočkalová

Vedoucí práce:

Mgr. Lukáš Friedl, Ph.D.

Katedra antropologie

Fakulta filozofická Západočeské univerzity v Plzni

Plzeň 2016

Prohlašuji, že jsem práci zpracovala samostatně a použila jen uvedených pramenů a literatury, které byly řádně ocitovány.

V Plzni, 2016

Poděkování:

Mé poděkování v první řadě patří Mgr. Lukášovi Friedlovi, Ph.D. za vstřícný přístup, cenné rady a trpělivost při vedení mé práce.

Dále bych chtěla poděkovat za cenné rady ohledně statistiky Mgr. Jakubovi Tomkovi.

V neposlední řadě tímto chci poděkovat také Mgr. Kristýně Čupové za psychickou podporu a korektury k mé práci.

Velké díky patří mé mamince za laskavost a trpělivost, kterou se mnou po celou dobu studia měla.

OBSAH

1	ÚVOD	1
2	CÍL PRÁCE	4
3	TEORETICKÁ VÝCHODISKA	5
	3.1 Klimatické adaptace	5
	3.1.1 Adaptace vaskulárního systému na prostředí	7
	3.1.1.1 Adaptace na extrémní teploty	8
	3.1.1.2 Adaptace ve vyšších nadmořských výškách	9
	3.1.2 Adaptace lebky	12
	3.2 Význam diskretních znaků na lebce	15
	3.2.1 Diskretní znaky	15
	3.2.1.1 Faktory ovlivňující výskyt diskretních znaků	17
	3.2.1.2 Dědivost znaků	18
	3.2.1.3 Věk a pohlavní dimorfismus	19
	3.2.1.4 Deformace.....	20
	3.2.2 Studium biodistance mezi populacemi	21
	3.2.2.1 Dentální znaky.....	25
4	MATERIÁL A METODY	26
	4.1 Databáze diskretních znaků na lebce	26
	4.2 Výběr znaků	27
	4.2.1 Znaky spojené s cévním zásobením	28
	4.2.2 Hyperostotické znaky	30
	4.2.3 Znak na kraniovertebrální hranici	31
	4.2.4 Hypostotický znak	31

4.3	Výběr jedinců a členění do jednotlivých kategorií	32
4.3.1	Selekce a úprava dat.....	32
4.3.2	Dělení podle klimatických podmínek.....	33
4.3.3	Dělení podle nadmořské výšky	38
4.4	Statistické metody	39
4.4.1	Fisherův exaktní test	39
4.4.2	MMD.....	39
5	VÝSLEDKY.....	41
5.1	Klima	41
5.1.1	Vzájemný vztah klimat.....	41
5.1.2	Vzájemný vztah klimat na základě rozdělení populací	43
5.1.3	Výběr populací z daných prostředí	45
5.1.4	Výběr znaků spojených s prokrvením pokožky hlavy	47
5.1.5	Porovnání extrémních klimat.....	49
5.1.5.1	Vliv teploty na frekvenci diskrétních znaků.....	49
5.1.5.2	Vliv vlhkosti na frekvenci diskrétních znaků.....	51
5.2	Nadmořská výška.....	53
5.2.1	Vzájemný vztah kategorií nadmořské výšky na základě rozdělení populací.....	53
5.2.2	Vliv nadmořské výšky na frekvenci diskrétních znaků.....	55
6	DISKUZE	57
7	ZÁVĚR	66
8	SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY A PRAMENŮ	68
9	RESUMÉ	78

1 ÚVOD

Výzkum variability člověka se původně omezoval spíše na rasové typologie. Zvláštní pozornost se v posledních dekádách věnuje adaptačním procesům, které působí na morfologii lidského těla. Rozdíly ve velikosti a tvaru lidského těla napříč populacemi z různých prostředí jsou připisovány selekčním tlakům skrze něž se organismus adaptuje (Bergmann, 1847; Allen, 1877; Ruff, 1994). Lebeční morfologie oproti tomu byla využívána pro rekonstrukci fylogenetické historie populací, kdy se předpokládal její neutrální model mikroevoluce. Ovšem schopnost lebeční morfologie reflektovat populační historii je v současnosti diskutována v souvislosti s adaptivními a vývojovými změnami v závislosti na klimatických podmínkách a ovlivnění jednotlivých regionů lebky (Hubbe et al., 2009; Smith, 2009; von Cramon-Taubadel, 2009).

Vliv klimatu byl lépe prozkoumán u kranio-metrických znaků, kde se populace z polárních oblastí výrazně odlišovaly od populací zbytku světa, což je vysvětlováno právě adaptací velikosti a tvaru lebky na extrémně chladné prostředí (Roseman, 2004; Harvati – Weaver, 2006; Hubbe et al. 2009; Nowaczewska et al., 2011). Výzkum vztahu metrických a diskrétních znaků ukázal, že u části znaků jsou signifikantní korelace (Corruccini, 1974). Vystává otázka, zda by diskrétní znaky samotné mohly být ovlivněny vnějším prostředím podobně, jako je tomu u kranio-metrických znaků, a to především v oblastech s extrémními přírodními podmínkami.

V minulosti byla diskrétním znakům věnována pozornost hlavně na poli studia fylogeneze, kde se předpokládalo, že jsou převážně genetického původu (Berry & Berry, 1967). Diskrétní znaky se vyznačují nízkou frekvencí ve výskytu a jsou tedy velmi dobrým nástrojem pro vzájemné porovnávání odlišných populací a k rekonstrukci historie a původu těchto populací (Saunders – Rainey, 2008). Výzkumy, které proběhly v posledních šedesáti

letech, byly zaměřeny především na historické populace a etnogenezi nativních obyvatel Ameriky (Ossenberg, 1969; 1994; 2005). Dále se pozornost upřela na oblast Pacifiku a východní Asii, kde vznikaly studie zabývající se původem Jomonů a Ainů v Japonsku (Dodo, 1992; Ossenberg, 2006; Hanihara, 2008) a vzájemnými vztahy některých dalších skupin obývajících Polynésii a Havaj (Ishida – Dodo, 1993; Ishida – Dodo, 1997).

Tito badatelé ovšem nezohlednili možný vliv prostředí, který by na diskrétní znaky mohl působit. Ve svých studiích se věnovali omezenému počtu populací žijících v určitém prostoru s podobnými přírodními podmínkami.

Pokud by se potvrdil vliv klimatu na frekvenci některých diskrétních znaků, pak by výběr znaků pro biodistanční studie bylo nutné přizpůsobit a dále zúžit, a to zvláště v případě studií zkoumajících fylogenezi populací v globálním měřítku. Případné klimatické ovlivnění znaků na lebce u populací žijících v extrémně chladných podmínkách, jako například u Inuitů v Severní Americe, by totiž mohlo mít dopad na modelování vztahů mezi populacemi. To se již prokázalo u kranio-metrických znaků (Nowaczewska et al., 2011). Již dříve se objevily názory, že vliv prostředí na expresi diskrétních znaků by mohl být větší, než se původně předpokládalo (Trinkaus, 1978). Studium biodistance tak je i nadále nutné obohacovat o hlubší poznání diskrétních znaků samotných. V tomto ohledu přináší další poznatky výzkum zabývající se frekvencí diskrétních znaků v geografickém kontextu. Ukázalo se, že některé znaky mají podobnou frekvenci výskytu u populací v oblastech, které jsou od sebe sice poměrně vzdálené, ale panují zde podobné klimatické podmínky (Hanihara-Ishida, 2001d).

Tato práce je zaměřena právě na výzkum vlivů, jež by mohly působit na distribuci diskrétních znaků na lebce. Hlavní pozornost je věnována studiu klimatického vlivu na znaky v souvislosti s krevním zásobením. Vzhledem

k přizpůsobivosti cévního systému v rámci adaptace populací a ontogenetické akomodace jedinců na prostředí (Beall, 2007a), by právě tyto znaky mohly být klimaticky ovlivněné.

Jedinci a populace budou zkoumány na dvou úrovních. V první části je výzkum zaměřen na vlivy teploty a vlhkosti na distribuci diskrétních znaků napříč populacemi. Ve druhé části je věnována pozornost vlivům nadmořské výšky a s ní spojeným nedostatkem kyslíku vlivem nízkého atmosférického tlaku. V obecné rovině se výzkum hypoxie a jejích následků na organismus studuje od hranice 2500 m.n.m., kde již je její vliv lépe detekovatelný (Beall, 2007a). V této práci se k této hranici blíží pouze minimální počet populací a tudíž je zde zkoumáno, zda je vliv hypoxie a s ní související vaskularizace detekovatelný na diskrétních znacích i pod touto hranicí.

2 CÍL PRÁCE

Cílem této práce je prozkoumat možný vliv klimatických podmínek na frekvenci diskrétních znaků na lebce u světových populací žijících v odlišných přírodních podmínkách, a to v souvislosti s krevním zásobením.

V rámci adaptace lidského organismu na extrémní podmínky dochází i ke změnám ve vaskulárním systému (Beall, 2007; Rintamäki, 2007). Tyto změny by se mohly projevit právě ve výskytu diskrétních znaků na lebce, které jsou spojovány s prokrvením mozku a pokožky hlavy. Takové znaky tvoří žlábků a otvory, jimiž cévy prochází. Vyšší či nižší výskyt nadpočetných otvorů, nebo žlábků u populací žijících v extrémních prostředích by tak mohl značit ovlivnění závislé na klimatu.

V práci jsou zkoumány dvě základní hypotézy:

- 1) Teplota a vlhkost ovlivňují frekvenci výskytu diskrétních znaků na lebce.

Tato hypotéza vychází z výsledků předchozích studií, které potvrdily vliv klimatických podmínek u kranio-metrických znaků lebky. Větší ovlivnění vykazují lebky populací žijících v extrémních podmínkách, a to zvláště v prostředích s velmi nízkou průměrnou teplotou (Harvati – Weaver, 2006; Nowaczewska et al., 2011).

- 2) Extrémní podmínky ve vysokých nadmořských výškách ovlivňují frekvenci výskytu diskrétních znaků na lebce.

Již dřívější studie potvrdily (Monge – Léon-Velarde, 1991; Rhodes, 2005), že v tak extrémních podmínkách, kde hrozí hypoxie a lidský organismus se musí přizpůsobit, dochází ke změnám ve vaskulárním systému. To se mimo jiné projevuje také vyšší vaskularizací. Je tedy otázkou, zda se tyto změny neprojeví také na výskytu diskrétních znaků na lebce.

3 TEORETICKÁ VÝCHODISKA

3.1 Klimatické adaptace

Adaptace je procesem, jenž pomáhá organismům přizpůsobit se podmínkám okolního prostředí. Jedinci uvnitř populace výrazně navyšují schopnost přežít úpravou své fitness. Takto upravená fitness je dále předávána následujícím generacím, a to na genetické úrovni. Adaptace se projevuje jak na úrovni genotypu, tak fenotypu. Fenotyp je přímo vystaven vlivu prostředí, kdežto genetická změna se objevuje v nepřímé návaznosti na prostředí (Hendry et al., 2011). Dalším faktorem ovlivňujícím fenotyp je plasticita organismu. Ta je považována za krátkodobou odpověď na okolní podmínky a není geneticky podmíněná. Působí tedy pouze na fyziologické úrovni organismu (Hansen et al, 2012).

Populace se od sebe navzájem liší ve frekvencích fenotypových znaků a genů. Tyto rozdíly mohou být výsledkem genetického driftu (Hendry et al., 2011). Mohou ale být i adaptivního charakteru, jakými například jsou: barva pokožky (Jablonski, 2004), přizpůsobení vaskulárního systému hypoxii ve vysokých nadmořských výškách (Beall, 2006) nebo tělesný tvar a velikost (Ruff, 1994). Variace ve fenotypu naznačují, jakým způsobem organismus reaguje na vlivy okolního prostředí, kde na něj působí selekční tlak. Proces selekce začne působit ve chvíli, kdy určitý fenotyp či genotyp má vyšší fitness a pro jedince se stane výhodným (Hendry et al., 2011).

Člověk za svou historii dokázal osídlit výrazně různorodá prostředí. Klimatické faktory, jako je teplota, vlhkost a nadmořská výška, hrají hlavní roli při vytváření fenotypové variability populací napříč prostředími. Adaptace skrze přírodní selekci tak hrála jednu z hlavních rolí při formování mechanismů, které člověku pomáhají v tak extrémních podmínkách přežít (Hancock et al., 2011).

Lidskou variabilitou se zabývali již starověcí Řekové. Prvním geografem, jenž propojil klima s člověkem, byl Poseidonius. Ten popsal fenotyp člověka z aridních oblastí ve spojitosti s nedostatkem vláhy a nadměrného horka jakožto člověka rodícího se s kudrnatými vlasy, velkými rty a dlouhými končetinami (Sanderson, 1999). V minulosti se někteří badatelé věnovali studiu variability lidského druhu, ovšem zkoumali variabilitu spíše na základě rasových typologií (Blumenbach, 1876; Wood-Jones, 1930), nikoli však z hlediska funkční adaptace na vnější podmínky.

Ačkoli již v devatenáctém století vznikly dvě základní studie ohledně ekogeografických pravidel (Bergmann, 1847; Allen, 1877), do popředí zájmu badatelů se dostaly až ve druhé polovině dvacátého století (Ruff, 1994). Na základě těchto pravidel lze predikovat variaci v proporcích lidského těla. Bergmannovo pravidlo (1847) vychází z předpokladu, že populace žijící v chladných podmínkách mají relativně širší proporce těla a vyšší index tělesné hmotnosti v poměru k výšce postavy. Podle Allenova pravidla (1877) mají tyto populace kratší končetiny v poměru k délce trupu. Oproti tomu populace žijící v teplých oblastech pak mají podle Bergamanna relativně užší tělesné proporce a nižší index tělesné hmotnosti. Podle Allena pak mají relativně dlouhé končetiny. Tato variabilita je výsledkem selekce tak, aby se minimalizoval povrch těla a tím i ztráta tepla v chladném prostředí a maximalizoval povrch těla v souvislosti s odvodem přebytečného tepla v horkých oblastech (Cowgill et al., 2012). Podle Ruffa (1994) lze tato dvě pravidla vyjádřit jedním indikátorem skrze tzv. „cylindrický model“, kdy se měří poměr povrchu těla („surface area“) a tělesné hmotnosti („body mass“). Poměr SA a BM pak je maximální v horkém prostředí a minimální v chladném prostředí (Ruff, 1994).

Těmto ekogeografickým pravidlům odpovídají tělesné proporce Neandertálců, u nichž se předpokládá adaptace na chladné prostředí v glaciální Evropě. Jsou charakterizováni celkovou postkraniální morfologií,

kteřá odpovídá hyperpolárnímu vzoru – krátké končetiny a robustní tělo, podobně jako je tomu u dnešních Inuitů v polárních oblastech (Holliday, 1997).

Ekogeografická pravidla ale nemusí vždy zcela platit. Ze studií jedinců z Egypta vyplývá, že zde na velikost a tvar lidského těla působí více než jen klimatický faktor (Raxter, 2011; Bleuze et al., 2014). Ukázalo se, že v porovnání indexů poměrů délek horních končetin se Egypťané více podobali Afričanům, kdežto u indexů poměrů délek kostí dolní končetiny zase více lidem ze Středozeří (Bleuze et al., 2014). Oblast Egypta byla velmi socioekonomicky provázána díky obchodním trasám. Jedinci z Dolního Egypta měli větší tělesnou šířku oproti jedincům z Horního Egypta, což reflektuje vliv genetického toku ze Středozeří a Předního východu (Raxter, 2011). Mozaikovitý vzor zde pak může být vysvětlen na základě dvou předpokladů. Prvním je, že vývoj končetin je daleko méně geneticky podmíněný než vývoj tělesného tvaru, a tudíž se končetiny rychleji adaptují okolním podmínkám (Temple – Matsumura, 2011). Druhým předpokladem je, že díky velkým rozdílům denních a nočních teplot v pouštních oblastech se tělo přizpůsobilo vyšším tělesným indexem navíc také na chladné podmínky (Bleuze et al., 2014). Tělesná morfologie může být dále ovlivněna také sekulárními trendy, tedy nutričními a vývojovými efekty, které mohou být závislé také na socioekonomickém statutu (Ruff, 1994).

3.1.1 Adaptace vaskulárního systému na prostředí

Adaptace na extrémní podmínky v sobě zahrnuje mnoho procesů, které ovlivňují jak fenotyp, tak také genotyp populací žijících v extrémních podmínkách (Hendry et al., 2011). U všech endotermních živočichů je velmi důležitým mechanismem přežití termoregulace, která pomáhá odvádět přebytečné teplo a nebo naopak jej udržet v závislosti na vnějších podmínkách (Tilkens et al., 2007). To se také projevuje skrze změny ve

vaskulárním systému, jenž je součástí termoregulačního procesu celého organismu (Beall, 2007).

3.1.1.1 Adaptace na extrémní teploty

Již zmíněná ekogeografická pravidla vychází z morfoloické variability lidského těla, jejíž ovlivnění je závislé na teplotě prostředí (Ruff, 2002). Populace žijící na severu Amerického kontinentu, Asie a Evropy jsou vystaveny extrémně nízkým teplotám na něž si vytvořili řadu adaptačních mechanismů. Tyto mechanismy jsou v první řadě spjaty s energetickým metabolismem tuků a cukrů (Panin, 2007). U populací Sibiře bylo zjištěno, že mají v krvi nízkou hladinu tuků, což se dává do souvislosti s vyšším metabolismem (Cardona et al., 2014).

Vystavení se chladnému prostředí působí na receptory kůže. Ty dále stimulují sympatetický nervový systém, což ústí ve vazokonstrikci (zúžení) cév v pokožce a končetinách (Cardona et al., 2014). Chladem navozená vazokonstrikce zvyšuje také krevní tlak a viskozitu, a snižuje objem plasmy (Rintamäki, 2007). Velmi dobře vyvinutá vazokonstrikce jak u dospělých, tak u novorozenců, omezuje průtok krve do periferií a přesměrovává ji spíše do hrudníku, kde udržuje stálou teplotu (Mance, 2008).

Při velmi nízkých teplotách se teplota kůže střídavě zvyšuje díky nárazovému průtoku krve (vazodilatace), a to především na konečcích prstů (tzv. efekt rybářských rukou) (Rintamäki, 2007).

U adaptovaných populací jsou tyto mechanismy zeslabené. Vykazují menší míru třesu, nižší vazokonstrikci cév periferií a teplota pokožky se tím zvyšuje. U Inuitů byl vysledován vyšší průtok krve předloktím (Young, 1996). Kromě toho mají mnohem nižší krevní tlak, než který byl zaznamenán u populací žijících na centrální a jižní Sibiři, které jsou pravděpodobně méně adaptované na tyto podmínky (Cardona et al., 2014). Produkce

metabolického tepla a průměrná teplota pokožky je vyšší u populací obývajících arktické oblasti a Tierra del Fuego. Naopak pro australské Aborigince je charakteristická nižší průměrná teplota pokožky (Lorenzo et al., 1999). Výsledky studie Gilligana a Dulbecka (2007), kteří sledují vztah ABO systému u australských Aboriginců vzhledem k prostředí ukazují, že jsou zde signifikantní rozdíly ve frekvenci alel výhodných pro přežití v určitém prostředí. Vzor signifikantních korelací u serologických a environmentálních proměnných koresponduje s kontrastem mezi tropickou a pouštní oblastí. Alela A_1 se obecně více vyskytuje u populací žijících v chladnějším klimatu jižní a centrální Austrálie, které se vyznačují extrémními teplotními skoky. Ovšem klinální pokles v distribuci této alely směrem k suché a horké oblasti by stejně mohl být zapříčiněn i vzájemnými vztahy populací a jejich biodistancí (Gilligan – Dulbeck, 2007).

Populace žijící v horkých oblastech se musí naopak vyrovnat s přebytkem tepla (hypertermií). V akutním horkém prostředí je zvýšena nutnost lepší cirkulace krve v pokožce ventilující přebytečné teplo skrze pokožku ven z těla (Nielsen, 1993).

Některé populace žijící v extrémních podmínkách s nízkými teplotami obývají také vysokohorské oblasti, kde kromě nízké teploty musí čelit navíc ještě i účinkům hypobarického tlaku a nedostatku kyslíku.

3.1.1.2 Adaptace ve vyšších nadmořských výškách

V průběhu posledních 100-200 tisíc let (Trinkaus, 2005), kdy člověk postupně začal obývat různé typy prostředí, muselo dojít k mnoha formám behaviorálních a biologických adaptačních procesů, aby byl schopný v tak extrémních podmínkách přežít (Beall, 2007). Zvláštní formu adaptace si musely vytvořit populace žijící ve vysokých nadmořských výškách. Podle Světové zdravotnické organizace žilo v roce 1996 v nadmořských výškách nad 2500 m.n.m. až 140 milionů lidí. Tyto populace žijí ve třech hlavních

regionech světa a zahrnují vysokohorské pásmo And v Jižní Americe, vrchoviny ve východní Africe a pohoří Himálaj v Asii (Hainsworth – Drinkhill, 2007).

Populace žijící v těchto regionech se kromě extrémních teplot musí vyrovnat také s hypoxií. Stavem, kdy se vlivem nízkého atmosférického tlaku do organismu dostává menší než obvyklé množství kyslíku. Obecně se hypoxie sleduje u populací žijících nad 2500 m.n.m., kde je již stresová zátěž na organismus detekovatelná. V nadmořských výškách nad 4000 m.n.m. je hladina kyslíku na 60% oproti hladině v nížinách (Beall, 2007a). Hypoxie tak má výrazný dopad na transport kyslíku, a proto je nutné vytvoření adaptačního mechanismu, který by se s tímto deficitem vyrovnal. Při nedostatku kyslíku se v organismu spouští mechanismy, mezi něž se mimo jiné řadí arteriální hypoxémie, jež může vést k hyperventilaci (Brutsaert et al., 2005), zvýšení arteriálního tlaku, vaskulární remodelace, hypertrofii nebo arteriální vasokonstrikce (Stuber – Sherrer, 2010).

Studium hypoxie probíhá na dvou úrovních. První zkoumá krátkodobou aklimatizaci na vysokohorské podmínky u lidí z nížin vystavených těmto podmínkám. Zde se objevuje totožný mechanismus odpovědi organismu. Například vyšší hladina hemoglobinu, která ovšem dlouhodobě může způsobit zdravotní potíže a vyšší viskozitu krve (Alkorta-Aranburu et al., 2012). Kardiovaskulární odpovědí na hypoxii je tachykardie (Favret – Richalet, 2007). Dále pak hyperventilace, plicní vasokonstrikce a hypertense (Beall, 2007a), což dále ústí ve vaskulární remodelaci. Ta v sobě zahrnuje hypertrofii hladké svaloviny cév a jejich zhuštění (Rhodes, 2005).

Populace dlouhodobě žijící v nadmořských výškách jsou zkoumány v Etiopii, Tibetu a v Andách. Ačkoli jsou vystaveny stejným podmínkám, jejich adaptační mechanismy na hypoxii jsou odlišné. Populace Etiopie a Tibetu mají delší adaptační historii a jsou geneticky více homogenní (Beall, 2000).

Osídlení Tibetské náhorní roviny se datuje až 25 tisíc let před současností. Oproti tomu populace žijící v Andách, jejichž adaptační historie sahá pouze 11 tisíc let před současností, jsou směsicí populací původních obyvatel Ameriky a příchozích Španělů (Beall, 2007a). S délkou osídlení souvisí i proces evoluce přírodní selekcí, kdy u Etiopanů a Tibeťanů došlo ke zvýšení frekvencí adaptivních alel a nových mutací (Beall, 2007). Populace And jsou vlivem nižší genotypové adaptace vystaveny většímu riziku chronické horské nemoci (Beall, 2007). Byla u nich naměřena vyšší hladina erythropoetinu, který iniciuje vyšší produkci hemoglobinu. Zatímco u populací Tibetu a Etiopie je koncentrace hemoglobinu ve srovnání s populacemi z nížin v normě (Beall, 2000; Stuber – Sherrer, 2010, Tashi et al., 2014). Oproti populacím And, Tibeťané a Etiopané mají nižší arteriální tlak, klidovou frekvenci dýchání a nižší saturaci kyslíku (Beall, 1997). U těchto populací se nevyskytuje ani plicní vasokonstrikce a hypertenze (Hoit et al., 2005). U Tibeťanů se ale objevuje výraznější průtok krve končetinami, což je spojováno s vasodilatací. Tento efekt umožňuje distribuci většího množství kyslíku (Hoit et al., 2005; Erzurum et al., 2007). Proces přírodní selekce se dá vysledovat i při srovnání Amharů a Oromů v Etiopii. Amharové žijící ve vysokých nadmořských výškách déle jsou geneticky adaptovaní podobně jako Tibeťané (Alkorta-Aranburu et al., 2012).

Hypoxie ovlivňuje také vývoj lidského plodu a průběhu těhotenství (Huicho, 2007). Současně dochází k redukci porodní váhy (Julien et al., 2007). Matky pocházející z And se s hypoxií vyrovnávají vyšší frekvencí dechu a vyšší saturací kyslíku (Moore et al., 2004). Tibetské matky se na hypoxii adaptovaly zvýšením toku krve v pánevním dnu a navýšením zásobení placenty kyslíkem, čímž dítě lépe prosperuje a porodní váha roste (Moore et al., 2001). Lidé narození ve vysokých nadmořských výškách v Tibetu, mají vyšší hustotu kapilárních cév ve svalech (Hoppeler et al., 2003). Zhuštění kapilární sítě bylo zaznamenáno také u zvířat trvale obývajících vysoké nadmořské výšky (Monge – Léon-Velarde, 1991).

3.1.2 Adaptace lebky

Lebka hominidů se v minulosti musela adaptovat hned z několika hledisek. V první řadě bylo zásadní přizpůsobit zásobení mozku po přechodu na bipední chůzi. Společně s měnící se stavbou lebky bylo nutné pomocí selekce vytvořit epigenetické adaptace pro alternativní trasy cév do vertebrálního plexu. U australopitéků se ve větší míře vyskytuje vícečetný *canalis hypoglossi* než je tomu u pozdějších moderních lidí. Rod *Homo* se oproti australopitékům vyznačuje vyšší frekvencí výskytu *foramen parietale* a *foramen mastoideum*, které se staly dalšími alternativami pro transport krve do vertebrálního plexu (Falk, 1986).

V další fázi se lidská lebka musela přizpůsobit přírodním prostředím, které člověk postupně osidloval. Zásadní změnou musela projít morfologie nosního otvoru, jenž je spjata s teplotou a vlhkostí vdechovaného vzduchu. U populací žijících v chladných podmínkách je nosní otvor užší a vyšší, kdežto u populací v horkých oblastech se nosní otvor rozšiřuje a je nižší (Noback et al., 2011). Podle Evteeva et al. (2014) se na základě studia populací severní Asie potvrdilo, že morfologie nosního otvoru a dutin je silně asociována spíše s klimatem než s genetickou příbuzností. Zvláštní paradox tvoří morfologie nosního otvoru u *Neandrtálců*. Ačkoli je jejich celková tělesná konstituce podle ekogeografických pravidel chápána jako hyperpolární (Holliday, 1997), jejich nosní index je podobný spíše populacím z tropických oblastí. Jedním z vysvětlení je, že šířku nosního otvoru by mohl ovlivňovat nasální prognatismus (Holton – Franciscus, 2008). Ovšem Rae et al. (2011) tuto myšlenku relativizují a uvádí, že je nutné vytvořit další alternativní vysvětlení. Rozdíly mezi lebkou anatomicky moderního člověka a *Neandrtálce* často bývají vysvětlovány na základě adaptace přírodní selekcí. Weaver et al. (2007) ale přichází s myšlenkou, že tyto rozdíly reprezentují dva různé způsoby vzešlé z náhodných evolučních procesů.

V porovnání s moderními lidmi měli *Neandrtálci* odlišný endokraniální rozvod tepla, a to vzhledem k odlišnému tvaru lebky. Ovšem množství produkovaného tepla bylo obdobné (Bruner, 2014). Termoregulace mozku je založena na průtoku krve skrze cerebrální, meningeální a perikraniální systémy. Distribuce cévního řečiště byla u *Neandrtálců* a moderního člověka odlišná, jak je patrné z fosilních záznamů. U moderního člověka se setkáváme s mnohem komplexnějším vaskulárním systémem ve spojitosti s *arteria meningea media*. Žilní systém by taktéž mohl sehrávat roli v termoregulačním procesu v tom smyslu, že variace žil jsou asociovány s relativními změnami ve velikosti mozku (Bruner, 2014). Wysocki et al. (2006) hledali spojitost mezi velikostí otvorů pro cévní zásobení a kapacitou lebky. Zjistili, že kapacita mozku hraje signifikantní roli u velikosti žil procházejících *foramen jugularis* a *canalis hypoglossi*, které považují za nejdůležitější žilní odvody z lebky (Wysocki et al., 2006). Velikost a tvar lebky tak hraje roli na distribuci otvorů pro cévní zásobení lebky, což by mohlo mít význam pro termoregulaci u jedinců v extrémních prostředích, kde se potvrdil vliv klimatu na velikost a tvar lebky vycházejících z ekogeografických pravidel (Nowaczewska et al., 2011).

Lidská lebka se na základě vývoje dělí na tři funkční celky: obličejová část, lebeční baze a klenba (Martinez-Abadias et al., 2008). Ačkoli je lidská lebka velmi dobrým zdrojem informací pro studium fylogeneze, ukázalo se, že některé funkční části jsou více či méně ovlivněné okolním prostředím a dalšími faktory jako jsou sekulární trendy (Kohn, 1991).

Výsledky ve výzkumu klimatického vlivu na jednotlivé části lebky se ovšem liší. Jedna z hypotéz vychází z předpokladu, že morfologie baze lebky je více ovlivněna geneticky než klimaticky a je tedy vhodná pro fylogenetické studie (Harvati – Weaver, 2006; Smith, 2009). Tuto hypotézu ovšem nepotvrzuje studie von Cramon-Taubadelové (2011), ta za více informativní, tedy méně ovlivněné klimatem, považuje spíše *os temporale*, *sphenoidale* a

parietale. *Os temporale* silně koreluje s neutrální genetickou distancí také v dalších studiích (Harvati – Weaver, 2006; Smith, 2009; von Cramon-Taubadel, 2009). Výsledky Nowaczewské et al. (2011) dále ukazují, že šíře lebeční baze silně koreluje s nízkou teplotou. Lebky jedinců z chladných oblastí tak mají širší bazi, lebeční klenbu a větší neurokranium. To by odpovídalo ekogeografickým pravidlům, kdy se tvar lebky zakulacuje v souladu s optimalizací povrchu pokožky hlavy u populací žijících v chladných podmínkách (Beals, 1984). S podobnými výsledky přišel Roseman (2004). Ty ukazují, že tvar lebeční klenby a obličejová část lebky koreluje s klimatickými podmínkami. Nízkou genetickou dědivost rozměrů lebeční klenby zaznamenali také Martinez-Abadias et al., (2008). Částečně v opozici opět stojí studie od Harvati a Weavera (2006), jejichž výsledky ukazují, že tvar lebeční klenby je ovlivněn geneticky, zatímco morfologie obličejové části je stejně jako u Rosemana (2004) a Hubbeho et al. (2009) ovlivněná klimaticky (v opozici ke Smithové (2009)). Odlišnost výsledků by mohla být dána počty a charakterem jednotlivých souborů jedinců využitých pro tyto studie.

Studium morfologie lebky a případné klimatické ovlivnění jednotlivých částí bylo ovšem doposud zaměřeno pouze na kranio-metrické znaky (Harvati – Weaver, 2006; Smith, 2009; von Cramon – Taubadel, 2009). Jejich význam na poli fylogenetických studií ovšem díky nejednotným výsledkům a různému stupni klimatického ovlivnění poklesl. Paralelně se studiem kranio-metrických znaků v rámci fylogenetických studií roste zájem také o výzkum diskrétních znaků na lebce (Ossenberg, 1969; Dodo, 1992; Ossenberg, 1994; Hanihara, 2008). Ty se zdají být doposud jedním z nejspolehlivějších nástrojů pro sledování biologické distance mezi populacemi, ačkoli také prochází fází kritického pohledu na vlivy působící na jejich výskyt a využití pro fylogenetické studie (Corrucini, 1974; Cheverud et al, 1979; Yawornitzky, 2002; Hefner, 2009; Wilson, 2010).

3.2 Význam diskretních znaků na lebce

3.2.1 Diskretní znaky

Diskretní či nemetrické znaky jsou morfologickými odlišnostmi v anatomii, které vytváří určitý rys. Ze své podstaty se mohou vyskytovat u jakékoli tkáně, ovšem pro biologické antropology mají zvláštní význam právě znaky nacházející se na lidských kostech a dentici (Saunders – Rainey, 2008).

Samotná definice diskretních znaků v rámci kosterní biologie je mnohdy nejednoznačná. V průběhu času se liší i terminologie užívaná v literatuře, která závisí na etiologii zkoumaných znaků. V minulosti byly označovány jako *znaky quasi-kontinuální* (Grüneberg, 1952) nebo jako *malé varianty* (Grüneberg, 1955). Tyto znaky jsou obecně brány jako triviální, u nichž je minimální vliv na funkci měkké tkáně a nejsou tedy chápány jako patologické. Grüneberg tyto znaky považuje také za diskontinuální, ačkoli se u některých znaků jejich abnormalita hodnotí pomocí škálování (Grüneberg, 1955).

Běžně jsou ale diskretní znaky označovány spíše jako *epigenetické* (Berry – Berry, 1967). Ty jsou výsledkem exprese genů ovlivňujících vývoj jedince (Berry – Berry, 1967). Nenásledují mendelovský vzor dědičnosti, jsou polygenního charakteru a během ontogeneze se vlivem různých faktorů mohou vytvářet další modifikace těchto znaků (Hauser – De Stefano, 1989).

Zvláštní skupinu tvoří tzv. *antroposkopické znaky*, u kterých je sledována jejich tvarová exprese. Často jsou popisovány jako diskontinuální. Mohou ale být měřitelné i jako kontinuální proměnná (Saunders – Rainey, 2008). V biologické antropologii jsou především využívány ve spojitosti s odhady věku (Lovejoy et al., 1985) a pohlaví (Ferembach et al., 1980; Buikstra – Ubelaker, 1994; Brůžek, 2002). Současně se lze setkat také

s označením *makromorfoskopických* či *morfoskopických znaků* (Hefner, 2009; Hefner et al., 2012). Tyto znaky jsou rovněž sledovány na základě své exprese, ovšem mají význam spíše pro zkoumání biodistance mezi populacemi.

Nejběžněji užívané termíny *nemetrické* či *diskrétní znaky* jsou si vzájemnými ekvivalenty a vyzdvihují fakt, že nejsou měřitelné jako jiné lineární vzdálenosti dvou bodů na lebce (Saunders – Rainey, 2008). Termín *nemetrické znaky* je užíván v zahraniční literatuře nejvíce. Představuje neutrální pojem, jenž v sobě zahrnuje všechnu doposud zmíněnou terminologii, a to včetně faktu, že znaky jsou skórovány i na základě míry exprese. Zatímco *diskrétní znaky* hodnotíme pouze na základě jejich přítomnosti či absence. Vzhledem k tomu, že v obecné rovině jsou znaky v této práci hodnoceny jako diskrétní. Pro zachování jednotné terminologie je v celé práci užíván pojem *diskrétní znaky*.

Vlastní názvy znaků se v literatuře také liší. Jednotlivými badateli jsou uváděny buď v jejich rodném jazyce, nebo v latině. Ačkoli jednotný úzus terminologie dosud nebyl ustanoven, při studiu znaků na lidské lebce badatelé nejčastěji čerpají z monografie *Epigenetic Variants of The Human Skull* od Hauserové a De Stefana (1989) nebo z prací Ossenbergové (1969 – 2013), z níž vychází i popis znaků v této práci.

V historii byly diskrétní znaky popisovány podle formy exprese. Později začaly vznikat nové klasifikace založené na morfogenezi znaků. Společné pro všechny klasifikace je základní dělení znaků podle Ossenbergové (1969) na hyperstotické a hypostotické znaky. Hyperstotické znaky jsou výsledkem nadměrné osifikace, kdy se vytváří různé formy hrbolků nebo částečná či úplná přemostění vzniklá osifikací vazů a chrupavek. Hypostotické znaky oproti tomu vznikají nekompletní osifikací způsobenou zpomaleným nebo zastaveným vývojem tkáně (Ossenberg, 1969). Alternativně jsou znaky

klasifikovány také na základě jejich lokace či původu. Jedná se o znaky související s absencí, nadpočetností, případně další modifikací kloubních ploch. Dále prominující kostní výběžky a znaky související s krevním zásobením a inervací, které tvoří kanálky, otvory a žlábký. U lebky jsou navíc zahrnuty i znaky týkající se lebečních švů, vmezeřených kůstek, kranio-vertebrální hranice a dentice (Ossenberg, 1969; 2013).

Velkou předností diskretních znaků je jednoduchost a efektivnost, se kterou je lze skórovat. A to zvláště v případě, kdy sledujeme pouze jejich přítomnost a absenci, čímž se podstatně minimalizuje subjektivita skórování (Hefner, 2009). U některých znaků, u nichž je sledován stupeň vývoje znaku, ale velmi záleží na zkušenostech badatele. Hefner (2009) pro eliminaci možného vlivu zkušeností badatelů na skórování znaků vytvořil *The Macromorphoscopics Module*, který je součástí programu na dokumentaci lidského skeletu *Osteoware*. V modulu je k dispozici 16 definovaných znaků, u nichž jsou podrobné popisy jejich variant včetně ilustrací jednotlivých stupňů exprese (Hefner, 2009).

Nespornou výhodou je, že diskretní znaky mohou být, oproti metrickým, skórovány i na materiálu, jež je fragmentární a nekompletní. Musí se ovšem zohlednit intra- a inter-observační chyba (Buikstra – Ubelaker, 1994).

I přes již zmíněné výhody se ale badatelé musí potýkat s několika problémy souvisejícími s jejich vývojem. Nejvíce diskutovanou problematikou je závislost diskretních znaků na pohlaví a věku, dále pak vlivy prostředí a aktivit. V minulosti byl kladen důraz i na studium dědivosti těchto znaků.

3.2.1.1 Faktory ovlivňující výskyt diskretních znaků

Výskyt diskretních znaků je ovlivněn hned několika různými faktory (Grüneberg, 1952; Deol, 1954; Corrucini, 1974, Trinkaus, 1978). Doposud ale

byly zkoumány pouze některé z nich. O klimatickém podmínění diskretních znaků je toho pochopeno zatím velice málo a neexistuje žádná komplexní studie.

3.2.1.2 Dědivost znaků

V první řadě je nutné se zaměřit na výzkum míry dědivosti diskretních znaků, jenž probíhal na dvou úrovních: nejprve u zvířat a poté paralelně u lidí. Podle Grüneberga (1952) a následně i Deola (1954), kteří studovali populace laboratorních myší, jsou diskretní znaky polygenního charakteru. Přičemž jejich fenotypová exprese může být ovlivněna různými faktory, například výživou (Deol, 1954). V osmdesátých letech proběhl další výzkum dědivosti diskretních znaků u primátů. Cheverud a Buikstra (1981 a 1982) studovali populaci makaků (*Macac mullata*) z kolonie na ostrově Cayo Santiago. Z jejich výsledků vyplývá, že geny, jež mají efekt na variaci diskretních znaků, účinkují primárně v lokálních částech lebky (Cheverud – Buikstra, 1981). Různý stupeň dědivosti byl zaznamenán u jednotlivých skupin znaků. Vyšší míru dědivosti vykazují hyperstotické a hypostotické znaky, zatímco znaky související s cévním zásobením nikoli (Cheverud – Buikstra, 1982). S podobnými výsledky přišli i Richtsmeierová a McGrathová (1986), které na základě hypotézy „funkční matrix“ (Richtsmeier et al., 1984) předpokládají, že exprese diskretních znaků může být ovlivněna vývojem měkké tkáně. Čím více je tedy vývoj diskretních znaků ovlivněn okolní tkání, tím nižší je jejich genetické podmínění. U znaků souvisejících s cévním zásobením pak záleží na modu osifikace kosti a na velikosti a kompozici neurovaskulárního svazku (Richtsmeier – McGrath, 1986).

Studium dědivosti znaků u lidí je vzhledem k minimálnímu počtu souborů se známou genealogií a malému počtu jedinců podstatně složitější a těžko sledovatelné (Carson, 2006). Berry a Berryová (1967) na základě svých výsledků tvrdí, že diskretní znaky jsou dobrým diskriminantem pro výzkum

genetických vazeb mezi populacemi. Berryová (1975) navíc vysledovala dědičnost u dentálních znaků v souboru z Anglie. Souhrnnou studii zaměřenou na dědivost diskrétních znaků vypracoval až Sjøvold (1984). Na souboru lebek z kostnice v Hallstattu v Rakousku testoval dědivost metrických a diskrétních znaků. Z jeho výsledků vyplývá, že dědičný je metopismus, znaky související s lebečními švy a cévním systémem (Sjøvold, 1984). Carsonová (2006) vypracovala revizi Sjøvoldova výzkumu pro diskrétní znaky a její výsledky ukazují odlišnou dědivost znaků. Zatímco znaky metopismu, *torus maxillaris* a asterionické kůstky vykazují vyšší dědivost u Sjøvolda (1984), *foramen parietale*, *canalis condylaris*, *foramen supraorbitale* a *infraorbitalis* vykazují naopak daleko vyšší dědivost u Carsonové (2006). Carsonová tento rozdíl vysvětluje odlišnými statistickými metodami a technikou skórování. Znaky skórované jako přítomné/nepřítomné mají v některých případech vyšší dědivost (Carson, 2006).

Výzkum genetického vlivu na vývoj diskrétních znaků by mohl být postižen také faktory majícími vliv na vývoj jednotlivých regionů lebky. Morfologie baze lební, kosti spánkové a kosti čelní demonstruje genetické podmínění, kdežto obě čelisti a kalva jsou naopak více ovlivněné prostředím (Roseman, 2004; Smith, 2009). To by se mohlo promítat i do výskytu některých diskrétních znaků s nižší dědivostí.

3.2.1.3 Věk a pohlavní dimorfismus

Další vlivy, které je nutné zohlednit, jsou věk a pohlaví. Ačkoli Berry a Berryová (1967) uvádí, že diskrétní znaky, na rozdíl od metrických, nejsou ovlivněné věkem, pohlavím ani stranovou expresí. Corrucini (1974) v reakci na jejich studii otestoval 72 diskrétních znaků na lebkách jedinců známého věku a pohlaví z Terryho kolekce a detekoval signifikantní rozdíly jak u věku, tak u pohlaví. Pohlavní dimorfismus se navíc odlišoval mezi populacemi podobně jako u metrických znaků. Mezi znaky s nejvyšší signifikancí rozdílů

patří *foramen infraorbitale*, *sulcus frontalis*, *torus palatina* a mnohočetné *foramen mylohyoideum* (Corrucini, 1974). Berryová (1975) v reakci na Corruciniho (1974) ukázala, že se výskyt některých znaků mezi pohlavími signifikantně liší. Kromě toho *Hushkeho foramen* se ukázal být závislý nejen na pohlaví, ale také na věku. Ovšem dopad vlivu pohlaví a věku na fylogenetické studie považuje stále za minimální (Berry, 1975). *Foramen supraorbitale* a *infraorbitale* se zdají být jako jedny z nejvíce pohlavně dimorfních (Corrucini, 1974; Hanihara – Ishida, 2001d; Carson, 2006). Hyperostotické znaky se podle Ossenbergové (1970) vyskytují ve vyšší míře u mužů než u žen. Rozdíly mezi pohlavími u těchto znaků vysledovali také Kaur et al. (2012), ovšem jejich výsledky nebyly signifikantní.

3.2.1.4 Deformace

Výskyt některých diskrétních znaků může být ovlivněn rovněž lidskými aktivitami (Ossenberg, 1970; Konigsberg et al., 1993; Del Papa – Perez, 2007). Obecně se aktivity výrazněji projevují spíše na postkranialním skeletu jako následky stresu z vysoké zátěže a vlivu prostředí. Záměrné modifikace lebky byly velmi rozšířenou praxí v několika regionech světa, především na území Jižní a Severní Ameriky (Saunders – Rainey, 2008). Ossenbergová (1970) při studiu vztahu deformací a diskrétních znaků poukázala na statisticky signifikantní nárůst vmezeřených kůstek v regionech lebky, které byly záměrně modifikovány. Stres vzniklý při nošení v kolébce se dále projevuje i na celkové cirkulaci, vývoji kosti a redistribuci cév a nervů (Ossenberg, 1970).

Cheverud a Midkiff (1992) se zaměřili na to, jakým způsobem může deformace jednoho lebečního regionu ovlivnit vývoj jiného. Zkoumali vliv fronto-occipitální deformace na morfologický vývoj dolní čelisti. Výsledky ukázaly, že vnější faktory (například záměrné ovázání) přímo způsobující rozšíření lebeční klenby mají efekt na vývoj dolní čelisti, jejíž interkondylární rozměr se tímto také zvětší. Mimo jiné ovlivnění růstu lebeční klenby dále

přesměruje růst mozku, což vede k rozšíření i samotné lebeční baze (Cheverud a Midkiff, 1992).

Výsledky Konigsberg et al. (1993) ukazují, že u některých diskrétních znaků se frekvence relativně zvyšuje nebo snižuje v závislosti na typu deformace. Podobně jako u Ossenbergové (1970) se také zde objevuje nárůst výskytu vmezeřených kůstek. U znaků, které vznikají prenatálně (např. dvojitý *canalis hypoglossi*, mnohočetné *foramen infraorbitalis* a *canalis condylaris posterior*), se vliv deformace logicky neobjevuje (Konigsberg et al., 1993). Del Papa – Perez (2007) podporují tvrzení, že nejvíce ovlivněnými znaky jsou právě ty, jež se vyvíjí v postnatálním období a jsou v bezprostřední blízkosti deformované oblasti lebky. Vmezeřené kůstky považují za nejvíce ovlivněné, a tudíž nepoužitelné pro biodistanční studie. V obecné rovině ovšem obě tyto studie naznačují, že ačkoli deformace lebeční klenby může ovlivnit relativní frekvenci diskrétních znaků, je tento efekt minimální (Konigsberg et al., 1993; Del Papa – Perez, 2007). Z výzkumu ale také vyplývá, že spíše záleží na stupni deformace, která následně ovlivňuje frekvenci. Což znamená, že čím výraznější deformace, tím vyšší vliv (Del Papa – Perez, 2007).

3.2.2 Studium biodistance mezi populacemi

Předmětem zájmu badatelů jsou diskrétní znaky již od 18. století, kdy J. F. Blumenbach publikoval svou práci *De generis humani varietate nativa liber* (1776) věnující se variabilitě lidského rodu. Od té doby se jejich počet postupně rozrostl až na několik stovek klasifikovaných znaků jak na lebce, kde Ossenbergová (1969) uvádí až 200 znaků, tak i na postkraniálním skeletu (Saunders – Rainey, 2008).

Mezi prvními, kdo rozeznal potenciál diskrétních znaků pro rozlišení biologické afinity mezi jedinci, byl ve třicátých letech dvacátého století Wood-Jones (1930), v jehož práci se ale zdůrazňuje využití diskrétních znaků spíše pro identifikaci rasových rozdílů. Oproti tomu Hooton v roce 1930 ve

své práci zkoumal frekvence znaků uvnitř populace Indiánů z Pecos Pueblo. Vytvořil soupis antroposkopických diskrétních znaků, tzv. Harvardský seznam, který se stal standardem pro hodnocení těchto znaků (DiGangi – Moore, 2013).

Do padesátých let se biologičtí antropologové zaměřovali hlavně na kolekci, kategorizaci a srovnávání dat podle daných typologických klasifikací. Velmi malý důraz byl kladen na studium evolučních mechanismů a adaptace z hlediska genetiky (Saunders – Rainey, 2008). Změna nastala v průběhu padesátých let, kdy začaly vycházet studie zaměřené na genetickou dědivost nemetrických znaků u inbredních populací myší (Grüneberg, 1952 a 1955; Deol, 1954).

Přelom ve výzkumu využití diskrétních znaků pro biodistanční studie u lidských populací nastal v šedesátých letech. Tehdy díky vlivu předchozích studií na myších vznikla jedna ze stěžejních prací zabývající se biodistancí lidských populací. Berry a Berryová (1967) sledovali výskyt třiceti diskrétních znaků na lebce. Ve své práci rozvedli myšlenku, že odlišnosti v jejich výskytu reflektují genetické vazby (Berry – Berry, 1967). Tento článek ale stimuloval debatu o využitelnosti diskrétních znaků pro studium biodistance mezi lidskými populacemi a možnými vlivy, jež by mohly výsledky zkreslit (Corrucini, 1974; Trinkaus, 1978; Carson, 2006; Hefner, 2009; Kaur et al., 2012).

Ačkoli se později prokázal vliv věku a pohlaví na některé znaky (Corrucini, 1974; Berry, 1975; Perizonius, 1979), určití badatelé i nadále sledovali spíše předpoklad, že populace žijící v geografické blízkosti mají díky sociálním a genetickým vazbám podobnou frekvenci výskytu diskrétních znaků (Ossenber, 1969; Dodo, 1992; Ossenber, 1994; Hanihara et al., 2003; Ossenber, 2005; Hanihara et al., 2008). Vznikaly tak studie mapující afinitu blízkých populací a jejich migrační historii.

Nejlépe prozkoumanou oblastí je východní Asie a Severní Amerika. Profesorka Ossenbergová vytvořila velmi propracované studie o vzájemných vztazích populací původních obyvatel Severní Ameriky (Ossenberg, 1969; 1994). Při hledání společného původu těchto populací porovnávala nejen biologické poznatky, ale i vzájemné geografické a lingvistické podobnosti (Ossenberg, 1986). Zvláštní zájem věnovala původu a příbuznosti populací žijících v polárních oblastech. Předpoklad, že oblasti severní Kanady a Grónska byly osídleny populacemi ze stejné genetické linie, se zde potvrdil (Ossenberg, 2005). Ve východní Asii vznikaly studie zaměřující se hlavně na původ a vzájemnou afinitu Jomonů a Ainů v Japonsku (Dodo, 1992) a dále pak morfologické podobnosti mezi populacemi Pacifiku (Ishida – Dodo, 1993; 1997).

Hanihara a Ishida (2001a, b, c, d) se ve své komplexní studii zaměřili na výzkum výskytu diskrétních znaků v geografických regionech světa s cílem osvětlit evoluční procesy v morfologické diverzifikaci lidských populací. Obecně totiž interpretace morfologické variability populací vychází z předpokladu vlivu efektu zakladatele, genetického driftu nebo lokální adaptace. Autoři tak chtějí na základě odlišností frekvencí v prostoru a čase poskytnout náhled na evoluci lidské variability. Při výzkumu 81 světových populací rozdělených do skupin podle světových geografických celků se ukazuje trend v klinálním vývoji v západových směrech u hypostotických znaků (Hanihara – Ishida, 2001c). U vymezených kústek tento trend směřuje jiho-severním směrem (Hanihara – Ishida, 2001a). Distribuce znaků spojených s krevním zásobením ukazuje podobnosti frekvence diskrétních znaků napříč některými navzájem vzdálenými regiony. Výsledky těchto studií naznačují, že diverzita moderních populací je zapříčiněna jak genetickými a ekologickými (Hanihara – Ishida, 2001d).

V současnosti se využití diskrétních znaků pro účely rozlišení vzájemných biologických vztahů populací dále rozvíjí také v ostatních

regionech světa. Zájem je věnován oblasti Severní Afriky (Nikita et al., 2012). Zvláštní pozornost je stále věnována populační historii starověkého Egypta (Schillaci et al., 2009) a zkoumání genového toku mezi populacemi Egypta a Núbie (Godde, 2009). Podobné studie začaly nově vznikat také na území Anatolie, kde jsou porovnávány především starověké populace, ovšem pozornost je zde věnována také současným populacím (Eroğlu, 2008; Eroğlu – Erdal, 2009; Çirak et al., 2014), a na území Arménie (Khudaverdyan, 2012). V oblasti Asie jsou stále předmětem studií Jomoni (Nakashima, 2010), a dále pak prehistorické populace Sibiře (Movsesian et al., 2014).

Kromě zkoumání mezi-populační variability a evoluce populací se diskrétních znaků využívá také k prozkoumání sociálních struktur a residenčních praktik populačních celků. Spence (1974) při výzkumu společnosti v Teotihuakánu na základě frekvencí diskrétních znaků zjistil vyšší homogenitu u mužů reflektující virilokální vzor rezidence (Spence, 1974). Na základě studia frekvencí diskrétních znaků byla zkoumána i míra endogamie na egyptských pohřebištích v Naqadě. Zde se ukázalo, že vyšší elita byla mnohem více endogamní a více spřízněná s populací ze severní Núbie než zbytek populace (Prowse – Lovell, 1996). Sociokulturní a ekonomické vazby u populací v Chile, které se vlivem genového toku promítly rovněž do biologické sféry, vysledovali i Torres-Rouffová et al. (2013).

Zároveň se stále větší pozornost zaměřuje také na výzkum příbuznosti mezi anonymními jedinci. Vzájemné příbuzenské vazby se prokázaly u vícečetných hrobů v Dolních Věstonicích (Alt et al., 1996; 1997). Velemínský a Dobisíková (2005) vysledovali vzájemné podobnosti ve frekvenci některých vzácných variant u osmi jedinců se známou genealogií. Ricaut et al. (2010) vytvořili unikátní studii nekropole v Egyin Gol v Mongolsku, kde se snažili vysledovat příbuzné skupiny na základě dentálních znaků v kombinaci s analýzami DNA. Výsledky potvrdily spolehlivost diskrétních znaků pro

rozlišení nejen biodistance mezi populacemi, ale i mezi anonymními jedinci (Ricaud et al., 2010).

3.2.2.1 Dentální znaky

Spolehlivost dentálních znaků, jakožto nejvíce geneticky podmíněných znaků, je na poli biodistančních studií v současnosti považována za jednu z nejspolehlivějších metod (Coppa et al., 1998, Smith, 2009). Při srovnání dentálních (Johnson – Lovell, 1994) a lebečních znaků (Prowse – Lovell, 1996) na stejném souboru jedinců z egyptské Naqady se ukázalo, že oba typy znaků reflektují biologickou afinitu v podobné míře. Jediným komplikujícím faktorem by mohl být počet dostatečně dochovaných zubů pro analýzu, jelikož využitelnost u některých souborů může být značně ovlivněna následkem přílišného obrusu zubů nebo vysoké prevalence ztráty zubů, jak antemortem, tak také postmortem (Torres-Rouff et al. 2013). I přes to ale dentální znaky posloužily k analýzám populací Předního východu (Prowse – Lovell, 1996; Ullinger et al., 2005; Schillaci et al., 2009) nebo k výzkumu afinity populací na území Arménie (Khudaverdyan, 2014). Taktéž byly využity při zkoumání původu rituálních obětí z Huaca de la Luna v Peru (Sutter – Verano, 2007). Studie zaměřená na porovnání dentálních znaků mezi populacemi Slovanů ve východní Evropě podpořily obecnou hypotézu o společné pravlasti východních Slovanů (Movsesian, 2013). Ačkoli jsou právě diskrétní dentální znaky chápány jako nejspolehlivější (Coppa et al., 1998), metrické dentální znaky reflektují biologickou afinitu s podobnými výsledky (Pillaud et al., 2014). Při studiu metrických i diskrétních dentálních znaků lze navíc pro porovnání využít i žijící populace, což je nesporná výhoda oproti ostatním lebečním znakům (Ossenbergh, 1994).

4 MATERIÁL A METODY

4.1 Databáze diskretních znaků na lebce

Jako materiál pro práci posloužila databáze diskretních znaků na lebce vytvořená mezi lety 1963 až 2003 emeritní profesorkou Nancy Ossenbergovou z Queen's University v Kingstonu. Data jsou volně přístupná na webových stránkách univerzity, a to včetně podrobného popisu databáze, tabulek, jednotlivých znaků a vlastních autorčiných publikací (<http://library.queensu.ca/data/cntd>).

Během čtyřiceti let autorka dokázala pro své studie sesbírat z depozitářů různých univerzit a muzeí, především v USA a Japonsku, data z lebek od 8016 jedinců z populací z celého světa. Z toho 3875 (48,3%) čítají mužské lebky a 3348 (41,8%) lebky ženské. Zbývající jedinci byli indiferentní. Dospělí tvoří 85% celkového počtu. U části jedinců byl z pitevních protokolů znám jak věk, tak pohlaví, u většiny ale byly oba tyto parametry antropologicky odhadnuty (Ossenberg, 2013).

Nejpočetnější skupinu reprezentují jedinci z řad nativních Američanů (5121 jedinců) z arktických a severozápadních oblastí Severní Ameriky. Dále pak kolekce z japonských univerzit (1460 jedinců). K rozdělení do jednotlivých populací jsou v databázi použity dva klíče. Jedinci jsou nejprve rozlišeni podle geografického původu, ten je sledován na několika rovinách od širších světových celků až po menší specifické regiony. Pokud byly známy, jsou zde uvedeny přímo i lokality, odkud materiál pochází. Dalším parametrem, k němuž bylo přihlíženo, je také příslušnost k dané populaci z lingvistického hlediska. U některých populací je uvedena rovněž datace kulturního rámce, do kterého spadají. Kromě toho autorka zaznamenala i stopy záměrných deformací lebek, kdy vytvořila poměrně širokou škálu hodnocení. Databáze tak zprostředkovává velmi komplexní informaci o každém jedinci zahrnující geografický, kulturní a etnický původ. Velmi cenným zdrojem informací je

tato databáze také proto, že vzhledem k repatriačním zákonům NAGPRA z roku 1991, bylo mnoho jedinců z řad nativních obyvatel Ameriky navraceno zpět a pro budoucí výzkumy již nejsou použitelní (Ossenberg, 2013).

V databázi je autorkou skórováno celkem 38 znaků, které profesorka Ossenbergová využívá ve většině svých studií zaměřených na původ populací a s tím související migrace nativních obyvatel Ameriky. Právě u těchto znaků předpokládá menší ovlivnění behaviorálními či environmentálními faktory. Na rozdíl od znaků vyskytujících se na splanchnokraniu, které byly vyloučeny z důvodu prokázaného klimatického ovlivnění. Stejně tak byly vyloučeny i znaky, které sama autorka považuje za nejednoznačné, těžko skórovatelné nebo příliš běžné na to, aby byly použity pro biodistanční studie (Ossenberg, 2013a).

Profesorka Ossenbergová si vytvořila vlastní systém klasifikace diskrétních znaků, založený na vývoji tkáně a formě exprese znaku (Ossenberg, 1969). Tento systém se vyvíjel až do podoby, která je prezentována v současné databázi diskrétních znaků, kde je uvedeno šest základních kategorií: variace švů, znaky spojené s inervací a cévním zásobením, variace kraniovertebrální hranice, hypostotické znaky, hyperostotické znaky a dentální varianty. Diskrétní znaky jsou zde v obecné rovině skórovány jako přítomné (1) a nepřítomné (0). V případě chybějící části lebky, kdy znak nemohl být skórován, je označen jako neurčený (9). U některých znaků jsou navíc sledovány i vzácné variace, které indikují buď stupeň exprese, nebo samotnou podskupinu znaku. Tyto jsou značeny čísly 2 nebo 3. Společně se vzácnými variacemi a bilaterálními znaky databáze čítá celkem na 84 proměnných (Ossenberg, 2013).

4.2 Výběr znaků

Výběr znaků pro účely mé práce závisel hlavně na jednom základním parametru, a tím byla souvislost s cévním zásobením tkání hlavy. Celkem se

do výběru zařadilo 13 základních znaků nacházejících se na bazi lební, dolní čelisti a kosti čelní. Všechny tyto znaky se vyskytují bilaterálně, a tudíž byla hodnocena jak levá, tak i pravá strana. Jedná se o výskyt nadpočetných či propojených otvorů, kanálků a žlábků, kterými cévy prochází. Jsou zde zahrnuta i hyperostotická přemostění obklopující cévy. U 2 vybraných znaků byly původně sledovány také vzácné variace, coby podskupiny daného znaku, označené čísly 2 a 3. Tyto variace jsou v práci taktéž zahrnuty. Celkem je v práci zkoumáno 15 znaků a variací (celkem 30 proměnných). Názvy a popis znaků vychází z textu manuálu k databázi (Ossenber, 2013).

4.2.1 Znaky spojené s cévním zásobením

Absence *Canalis condylaris posterior* (POS)

Canalis condylaris posterior se běžně nachází bilaterálně v postranních částech kosti týlní. Tímto kanálem prochází žíly spojující intrakraniální žíly se žíly extrakraniálními, konkrétně *vena emissaria condylaris*, která spojuje *sinus sigmoideus* a *plexus suboccipitalis* (Petrovický et al., 2001). Při nutnosti vyššího průtoku krve nebo vaskulární malformaci se mohou na tomto kanálu projevit změny, např. jeho zvětšení (Ginsberg, 1994).

***Processus parietalis squamae temporalis* (SQS)**

Parietální výběžek na *squama temporalis* je kostní manifestací otisku *arteria temporalis media*, která dále prochází přes *fascia temporalis* do *musculus temporalis* (Petrovický et al., 2001) ven kanálkem vytvořeným na hranici squamoparietálního švu. Tento kanálek vytváří krátký otisk superiorním směrem na *squama temporalis* (Ossenber, 2013; Petrovický et al., 2001).

Otvor na *pars tympanica* (MAR)

Tento otvor obklopuje tepnu *rr. auriculares anteriores*, která zásobuje pokožku v okolí zevního zvukovodu (Petrovický et al., 2001). Vyskytuje se na laterální hraně zvukovodu a vytváří jasně vyhraněný žlábek, jehož okraje se mohou spojit a vytvořit otvor (Ossenberg, 2013).

Otvor na *lamina lateralis processus pterygoidei* (LPF)

Tento oválný otvor je utvářen poblíž hrany *fossa infratemporalis* na *lamina lateralis processus pterygoidei*. Za života tímto otvorem mohou procházet kromě nervů také cévní struktury vyživující *musculus pterygoideus medialis* (Ossenberg, 2013).

Foramen supraorbitale (SOF)

Skrze hluboký žlábek či přímo již zformovaný otvor nacházející se na horním okraji orbity na kosti čelní prochází *arteria supraorbitalis* se stejnojmenným nervem a zásobuje svaly a pokožku čela (Petrovický et al., 2001). Dva a více otvorů na této hraně je hodnoceno jako vzácná varianta **mnohočetné *foramen supraorbitale*** (Ossenberg, 2013).

Sulcus frontalis (FRG)

Sulcus frontalis se vyskytuje jako jednoduchý či vícečetný otisk *arteria supraorbitalis* a stejnojmenného nervu v laterální části kosti čelní, kde zásobuje pokožku hlavy. Tento znak se může, ale také nemusí, objevovat v závislosti na *foramen supraorbitale* (Ossenberg, 2013, Petrovický et al., 2001).

Zářez v *canalis opticus* (OPT)

Skórován je zde zářez, jenž se utváří při dolním okraji *canalis opticus* na *os sphenoidale*. V případě vytvoření druhého kanálu hovoříme o vzácné

variantě tzv. **dvojitým canalis opticus**. Do tohoto kanálku vstupují *arteria ophthalmica*, která je nejprve uložena pod *nervi opticus*, během postupu kanálkem se posouvá více laterálně (Petrovický et al., 2001).

Zdvojené foramen mentale (MEN)

Zdvojené *foramen mentale* je vzácnější variantou *foramen mentale* na anteriorní straně dolní čelisti, kde jím vystupují *nervus mentalis* společně s *arteria mentalis*, aby zásobovala oblast rtů a brady (Ossenber, 2013; Petrovický et al., 2001).

Foramen retromolare (BUC)

Foramen retromolare se nachází na *fossa retromolaris* za třetím molárem na dolní čelisti. Prochází jím *nervus buccalis* společně s *arteria buccalis*, která zásobuje *musculus buccinator* a přilehlé mimické svaly (Ossenber, 2013; Petrovický et al., 2001).

4.2.2 Hyperstotické znaky

Canalis condylaris lateralis (ICC)

Tento kanál poskytuje průchod pro malou žílu spojující *vena jugularis interna* a suboccipitální plexus. Tato žíla se táhne posteriorním směrem ve žlábkou laterálně od základny kondylu (Ossenber, 2013; Petrovický et al., 2001).

Propojení processus clinoidei anterior a posterior (CLN)

Propojení *processus clinoideus anterior a posterior* osifikovanými vazy v *sella turcica* na *os sphenoidale* obklopuje tepnu *arteria carotis interna*, která zde zanechává otisk (Ossenber, 2013; Petrovický et al., 2001).

Přemostění přes *sulcus mylohyoideus* (MHB)

Tento znak se nachází na vnitřní straně dolní čelisti. Osifikace sphenomandibulárního vazy zde může vytvořit přemostění na *sulcus mylohyoideus*, kde se vytvoří kanál obklopující *nervus alveolaris inferior* společně s *arteria alveolaris inferior* (Ossenberg, 2013; Petrovický et al., 2001).

4.2.3 Znak na kraniovertebrální hranici

Zdvojený nebo přemostěný *canalis hypoglossi* (HYP)

Canalis hypoglossi nacházející se na *partes laterales* na *os occipitalis* je průchodem napříč kondyly pro *nervus hypoglossus* a příležitostně cévní struktury. Obvykle je jednoduché a nerozdělené. V této variantě může být buď přímo zdvojený, nebo pouze přemostěný (Ossenberg, 2013).

4.2.4 Hypostotický znak

Propojené *foramen spinosum* a *foramen ovale* (FSP)

Během ranného vývoje fetu nejsou *foramen spinosum* ani *foramen ovale* diferenciované a neurovaskulární struktury prochází skrze *foramen lacerum*. Během vývoje kost zasahuje a obklopuje tyto neurovaskulární struktury a vytváří oba otvory. Tato variace je hodnocena v případě, že je zde vzájemné propojení mezi těmito otvory nebo propojení těchto otvorů s *fissura sphenopetrosus* (Ossenberg, 2013).

4.3 Výběr jedinců a členění do jednotlivých kategorií

4.3.1 Selektce a úprava dat

Z celkové databáze, čítající na 8016 jedinců, bylo nutné selekcí vyloučit jedince, kteří nesplňovali kritéria pro tuto práci. Jedním z prvních kritérií, jež bylo sledováno, byly záměrné deformace lebek. Vzhledem k extrémním formám deformací uvedených v databázi byla vyloučena celá populace Činuků. U dalších populací byli vyloučeni jedinci, kteří měli míru deformace střední až extrémní. Jedinci s nižší mírou deformace byli ponecháni, vzhledem k výsledkům studie Papa – Perez (2007), kde se vliv potvrdil až u vyšších forem deformace.

V minulosti byl potvrzen vliv věku na míru exprese některých hyperstotických a hypostotických znaků (Ossenberg, 1969; Corrucini, 1974). Výběr tak byl omezen pouze na dospělé jedince, u nichž se předpokládá již dokončený vývoj znaku.

Podobně musely být zohledněny i rozdíly ve výskytu některých diskrétních znaků mezi muži a ženami, které byly potvrzeny v předchozích výzkumech (Corrucini, 1974; Berry, 1975; Perizonius, 1979). Pro zjištění rozdílů mezi pohlavími u jedinců z databáze byl použit Fisherův exaktní test, kdy byl potvrzen signifikantní rozdíl mezi muži a ženami u 7 znaků. Významně signifikantními (po Bonnferroniho korekci) byly znaky *foramen supraorbitale*, mnohočetné *foramen mentale*, *sulcus frontalis*, *processus parietalis squamae temporalis*, a propojené *foramen spinosum* a *ovale*. Muži a ženy byli proto testováni zvlášť.

Dále pro analýzy vzájemných vzdáleností populací byly sledovány i počty jedinců v populacích. Pokud počet jedinců v populaci klesl pod deset, byla vyloučena jako nedostatečně reprezentativní a pro statistické zpracování nespolehlivá. V případě populací severoamerických nativních obyvatel bylo

možné jednotlivé populace slučovat ve větší celek. Tyto populace ale musely splňovat dvě podmínky. Především musely být příbuzné. Zde bylo vycházeno z pravidel slučování podle výzkumu Ossenbergové (1994). Zároveň ale musely žít ve stejných klimatických podmínkách nebo ve stejné nadmořské výšce. Pokud populace žila na větším území spadajícím pod různé klimatické kategorie, bylo nutné ji naopak rozdělit do dvou skupin podle umístění lokalit.

Pro třídění a úpravu dat byl použit program Microsoft Excel 2007. Data byla upravena a rozdělena vždy pro jednotlivé části výzkumu, tedy pro klimatické kategorie a pro kategorie s nadmořskou výškou zvlášť, stejně tak pro jednotlivá pohlaví.

4.3.2 Dělení podle klimatických podmínek

Pro účel rozdělení jedinců do jednotlivých kategorií podle klimatu jsem zvolila Köppen-Geigerovu klimatickou mapu, jejíž původní verze byla vytvořena již před více než sto lety německým botanikem Wladimírem Köppenem. Köppen, inspirovaný francouzským botanikem De Gandollem a starověkými řeckými geografy (Sanderson, 1999), vytvořil klasifikaci vegetačních pásů, které rozlišil podle průměrných teplot a délky trvání jednotlivých chladných a teplých period (Köppen, 1884). Současně vytvořil mapu podnebí (Köppen, 1900). V závislosti na teplotě, vlhkosti a celoročního cyklu pak vytvořil propracovanou klasifikaci (Köppen, 1918), jež se i po aktualizaci Rudolfem Geigerem roku 1961 užívá dodnes. Díky moderním technologiím a rozšířením sítě měřících stanic bylo možné vytvořit nové aktualizované mapy pro současný svět, a to s vysokým rozlišením. Kottek et al. (2006) tuto mapu vytvořili pro druhou polovinu dvacátého století. Ačkoli je jednou z nejobsáhlejších, pro svou práci jsem zvolila aktualizaci od Peel et al. (2007). Tato mapa v sobě zahrnuje celkovou dobu měření již od roku 1900 a je vytvořena pro jednotlivé kontinenty zvlášť.

Peel et al. (2007) dělí klimata do pěti základních kategorií, u nichž dále definují 30 klimatických typů. Hlavní klimatické kategorie jsou značeny prvními písmeny abecedy podle Köppenovy klasifikace - písmenem A pro tropické klima, B pro suché klima, C pro mírné klima, D pro chladné klima a E pro polární klima. Druhá a třetí písmena potom označují kalkulaci vlhkosti a teplot pro daný typ prostředí (Tabulka 2) (Peel et al., 2007).

V práci byli jedinci rozděleni do pěti hlavních kategorií. K tomu byla využita aktualizovaná klimatická mapa (Obrázek 1). V publikaci jsou vytvořeny mapy s vyšším rozlišením pro jednotlivé kontinenty (Peel et al., 2007). V případech, kdy nebylo možné danou lokalitu přesně vyhledat na klimatické mapě nebo se nacházela na rozhraní dvou kategorií, byly vyhledány informace o průměrných teplotách a srážkách na internetových stránkách Světové meteorologické organizace (WMO) a stránkách Weatherbase.com. Po dosazení do tabulky pro výpočet jednotlivých typů podle Peel et al., (2007) (Tabulka 2) byl jedinec zařazen do příslušné kategorie. Některé lokality byly na stránkách do Köppenovy klasifikace již zařazeny. Jedinci, u nichž nebyla specifikována lokalita nebo region, a popis byl příliš generalizován (omezen pouze na stát), byly zařazeny pouze v případě, kdy většina území daného státu spadala pod jednu klimatickou kategorii. Jedinci, které takto nebylo možné zařadit, byli vyloučeni. Jedinci z anatomických sbírek byli zařazeni na základě popisu původu sbírek.

U historických populací (Kerma, Urartu, Akunk, Maďarsko ve středověku, nativní obyvatelé Ameriky před rokem 1874, Ainu a Jomoni), u nichž nebylo možné určit přesné klimatické podmínky v minulosti, byla klimatická kategorie určena na základě současných podmínek v dané lokalitě. Vzhledem k umístění lokalit je nepříliš pravděpodobné, že by se klima změnilo natolik, aby se změnila celá kategorie. Změnu klimatického typu nelze vyloučit, ovšem pro tuto práci jsou stěžejní právě základní klimatické kategorie.

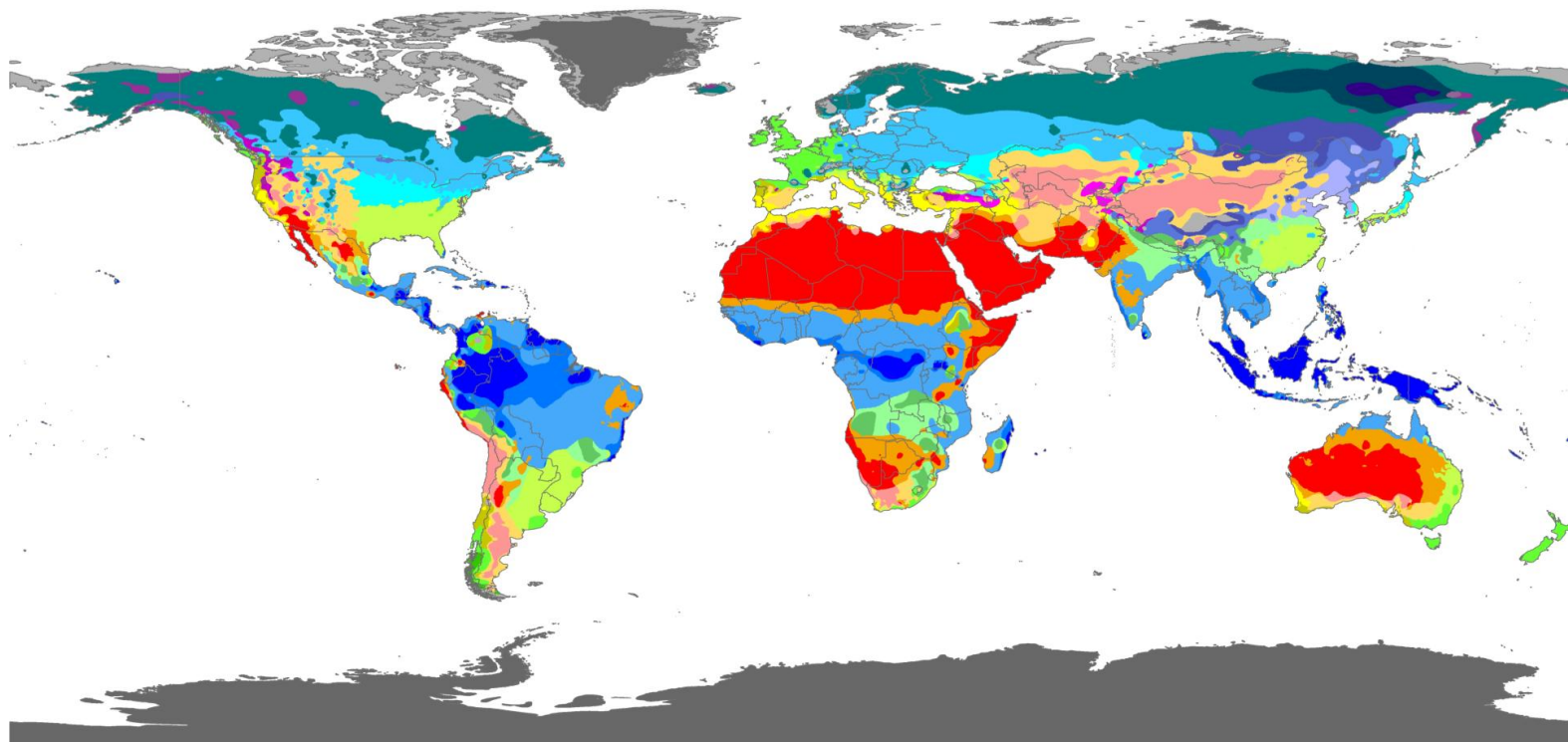
Tabulka 1: Počty jedinců v jednotlivých klimatech

	Klima	Ženy	Muži	Populace
Tropické	255	104	151	5
Suché	569	252	317	14
Mírné	1294	535	759	15
Chladné	3341	1533	1808	54
Polární	1101	550	551	17
Celkem	6560	2974	3586	105

Tabulka 2: Upravené popisy klimat Köppen-Geigerovy mapy podle Peel et al. (2007)

Klima	Označení	Typ prostředí	Kritéria prostředí
Tropické	Af, Am, Aw	Prales, monzuny, savana	Minimální průměrná teplota se pohybuje nad 18 °C
Suché	BWh, BWk	Poušť – horká, chladná	Průměrné roční srážky jsou nižší než 10*Pth (70% srážek v zimě – 2*průměrná teplota + 28; 70% srážek v zimě – 2*průměrná teplota +14)
	BSh, BSk	Step – horká, chladná	
Mírné	Csa, Csb	suché - horké léto, teplé léto	Minimální průměrná teplota se pohybuje v rozmezí mezi -3 °C – 18°C
	Cwa, Cwb, Cwc	suchá zima - horké léto, teplé léto, chladné léto	
	Cfa, Cfb, Cfc	horké léto, teplé léto, chladné léto	
Chladné	Dsa, Dsb, Dsc, Dsd	suché - horké léto, teplé léto, chladné léto, velmi chladná zima	Minimální průměrná teplota je nižší než -3°C
	Dwa, Dwb, Dwc, Dwb	suchá zima - horké léto, teplé léto, chladné léto, velmi chladná zima	
	Dfa, Dfb, Dfc, Dfd	horké léto, teplé léto, chladné léto, velmi chladná zima	
Polární	ET	tundra	Maximální teplota se pohybuje do 10°C
	EF	zmrzlá zem	

Obrázek 1: Aktualizovaná Köppen-Geigerova klimatická mapa podle Peel et al. (2007)



Af	BWh	Csa	Cwa	Cfa	Dsa	Dwa	Dfa	ET
Am	BWk	Csb	Cwb	Cfb	Dsb	Dwb	Dfb	EF
Aw	BSh	Cwc	Cfc	Dsc	Dwc	Dfc		
BSk		Dsd	Dwd	Dfd				

DATA SOURCE : GHCN v2.0 station data
Temperature (N = 4,844) and
Precipitation (N = 12,396)

PERIOD OF RECORD : All available

MIN LENGTH : ≥30 for each month.

RESOLUTION : 0.1 degree lat/long

Contact : Murray C. Peel (mpeel@unimelb.edu.au) for further information

4.3.3 Dělení podle nadmořské výšky

Dělení jedinců do kategorií podle nadmořské výšky se řídilo základní typologií georeliéfu, jenž se morfometricky člení do několika výškových stupňů. První kategorii tvoří jedinci žijící v nadmořských výškách do 900 m.n.m., což je horní hranice pro vrchovinu a přírodní podmínky jsou zde ještě mírné a pro člověka nestresové. V nížinách a vrchovinách žije také největší podíl populace světa. Nad touto hranicí začíná druhá kategorie, hornatina, jejíž horní hranici tvoří nadmořská výška 1600 m.n.m.. V poslední kategorii jsou zahrnuti jedinci, kteří žijí v nadmořských výškách nad 1600 m.n.m. což je dolní hranice pro velehornatiny. Horní hranice byla stanovena podle populace z databáze, jenž osidluje nejvyšší nadmořskou výšku okolo 2400 m.n.m..

Pro rozdělení jedinců do jednotlivých kategorií byl využit nástroj Elevation Finder od Free Maps Tools, jenž je běžně přístupný online (<https://www.freemaptools.com/elevation-finder.htm>). Tento nástroj byl vyvinut pod záštitou Google Maps API, PHP a Ajax. Nástroj je navržen tak, aby poskytl přesné geografické znázornění, nejen geopolitické, ale také přírodní. Pro určení kategorie byla stěžejní lokalita, ze které jedinci pochází. Bylo zde ovšem zkoumáno také okolní prostředí a nadmořská výška tak, aby jedinci spadali do kategorie, ve které se nacházela většina jejich populace a ve které se pohybovali za života samotní jedinci. Jedinci u nichž byl popis příliš generalizován a nebylo možné určit nadmořskou výšku, byli vyloučeni z výběru.

Tabulka 3: Počty jedinců v kategoriích nadmořské výšky

	Počet v kategorii	Ženy	Muži	Populace
do 900 m.n.m.	5859	2671	3188	77
do 1600 m.n.m.	156	76	80	5
do 2400 m.n.m.	386	168	218	6
Celkem	6401	2915	3486	88

4.4 Statistické metody

Nejprve byla data pro analýzy upravena v programu Microsoft Excel 2007. Pro veškeré výpočty Fisherova exaktního testu a vytvoření MDS grafů pro MMD matrix byl použit volně stažitelný statistický software **R** verze 3.2.2.

4.4.1 Fisherův exaktní test

Fisherův exaktní test byl využit při porovnávání rozdílů frekvencí výskytu v extrémních klimatech a rozdílů ve frekvencích mezi muži a ženami. Signifikantní hodnoty při hladině významnosti $p=0,05$ jsou označeny v tabulkách hvězdičkou. Vzhledem k počtu zkoumaných znaků byla navíc použita korekce pro mnohočetná porovnávání. V tomto případě byla použita Bonnferroniho korekce, která snižuje hladinu významnosti pro přesnější prahování podílem počtu testovaných znaků. Výsledná korekce určuje, jaký ze znaků je významně signifikantní.

4.4.2 MMD

Při výzkumu diskretních znaků v rámci fylogenetických studií je nejdéle využívanou metodou pro statistický výpočet rozdílů mezi populacemi na základě frekvencí znaků *Mean Measure of Divergence* (MMD), která byla použita i v této práci. Tato metoda byla zvolena k porovnání původních výsledků profesorky Ossenbergové. Ta ji využívá pro všechny své studie se stejnými daty. V práci je ale zkoumáno, zda frekvence výskytu znaků nemohou vykazovat určitý klimatický vzorec.

MMD je statistická metoda, která se využívá k výpočtu odlišnosti populací na základě porovnávání frekvencí znaků. Tyto znaky musí splňovat předpoklad nezávislosti na jiném znaku (Hallgrimson, 2004, Nikita, 2015). Znaky, které spolu navzájem korelují nejsou do analýzy zahrnuty.

Formula MMD je v podstatě průměr součtu čtverců všech znaků. Výstupní hodnoty analýzy ovšem nejsou čistými hodnotami frekvencí, ale spíše hodnoty funkce arcsin v intervalu od -1 do 1. Tato transformace pomáhá ustálit odchylku frekvencí (Ossenberget al., 2006).

Výsledná MMD matrix těchto hodnot je vyjádřením vzájemných vzdáleností mezi jednotlivými populacemi. Obecně platí, že čím více se číslo blíží jedné, tím méně si jsou blízké. Nižší hodnoty tedy znamenají vzájemnou podobnost dvou populací (Irish, 2010). Signifikance vzdáleností mezi populacemi je hodnocena na hladině významnosti $p = 0,05$. Běžně se pro vizualizaci MMD matrix využívá metody *Multidimensional Scaling* (MDS).

Pro výpočet MMD matrixu a vytvoření MDS grafu byl použit skript z databáze softwaru R AnthroMMD, do nějž se vkládají binární data ve formátu .CSV. Pro korekci dat u menších populací byla použita Freeman - Tukeyho korekce, která je součástí skriptu. Výsledné černobílé MDS grafy bylo nutné upravit v grafickém editoru GIMP 2.8.16.

Jedním z důvodů proč je tato metoda nejvyžívanější je fakt, že ji lze aplikovat na nekompletní data. Vzhledem k zachovalosti kosterního materiálu se badatelé často musí potýkat při analýzách s chybějícími daty. V případě MMD metody by přítomnost chybějících hodnot neměla mít na signifikanci výsledků vliv (Nikita, 2015).

5 VÝSLEDKY

5.1 Klima

5.1.1 Vzájemný vztah klimat

V této části výsledků jsou zahrnuti všichni jedinci po základní selekci dat bez ohledu na populační příslušnost. V MDS grafech jsou vyobrazené vzájemné vztahy mezi jednotlivými klimatickými kategoriemi na základě frekvencí všech znaků (Graf 1 a 2). Výsledky mužů a žen se liší převážně v levých částech grafu, kde jsou patrné rozdíly ve frekvencích u tropického a suchého klimatu. V porovnání mezi muži a ženami je menší rozdíl pozorovatelný také u jedinců z chladného prostředí. Jedinci z polárního klimatu se oproti ostatním mírně vzdalují a inklinují spíše k pravé straně grafu, což je patrné u obou pohlaví. Frekvence výskytu znaků u polárního klimatu jsou si mezi muži a ženami mnohem více podobné než je tomu u ostatních klimat. Tento trend by mohl indikovat, že frekvence výskytu znaků by mohla být u jedinců z polárních oblastí více ovlivněná extrémním prostředím a že potřeba stabilního výskytu některých znaků je žádoucí pro přežití.

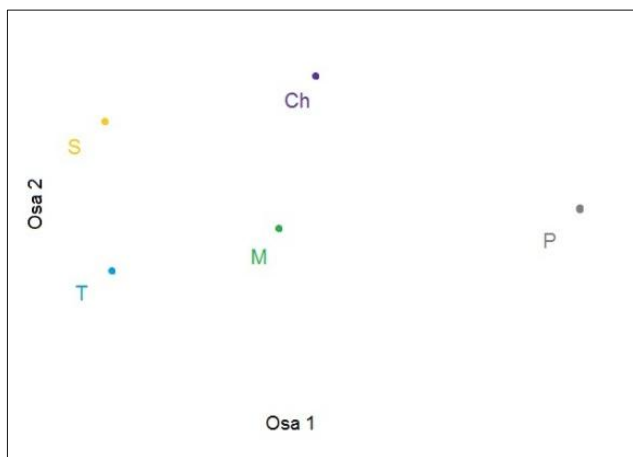
Při porovnání vzdáleností MMD matrix (Tabulka 4 a 5) mezi jednotlivými klimaty vyšly u mužů signifikantní rozdíly u všech kategorií. U žen vyšly signifikantní rozdíly u většiny kategorií kromě dvou výjimek, a to nesignifikantní hodnoty mezi tropickým a mírným klimatem a mezi suchým a mírným klimatem.

Tabulka 4: MMD matrix pro vzdálenosti mezi klimaty u mužů

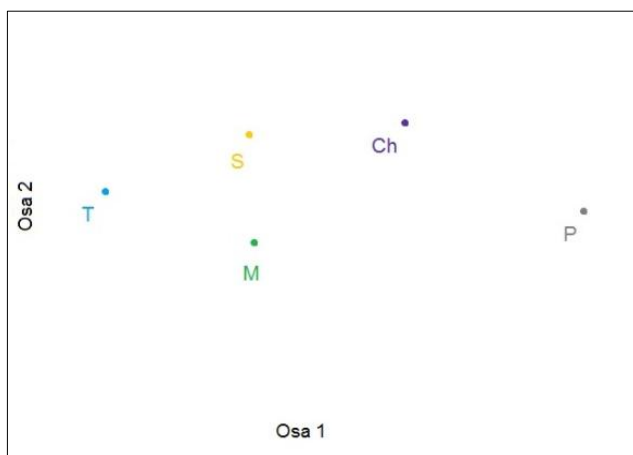
	Tropické	Suché	Mírné	Chladné	Polární
Tropické		0,008*	0,010*	0,021*	0,036*
Suché			0,011*	0,012*	0,037*
Mírné				0,010*	0,021*
Chladné					0,021*
Polární					

Tabulka 5: MMD matrix pro vzdálenosti mezi klimaty u žen

	Tropické	Suché	Mírné	Chladné	Polární
Tropické		0,222*	0,352*	0,255*	0,144*
Suché			0,214*	0,221*	0,369
Mírné				0,258*	0,478
Chladné					0,258*
Polární					

**Legenda:**

modrá – tropické klima
 oranžová – suché klima
 zelená – mírné klima
 fialová – chladné klima
 šedá – polární klima

Graf 1: MDS graf vztahu klimat u mužů**Legenda:**

modrá – tropické klima
 oranžová – suché klima
 zelená – mírné klima
 fialová – chladné klima
 šedá – polární klima

Graf 2: MDS graf vztahu klimat u žen

5.1.2 Vzájemný vztah klimat na základě rozdělení populací

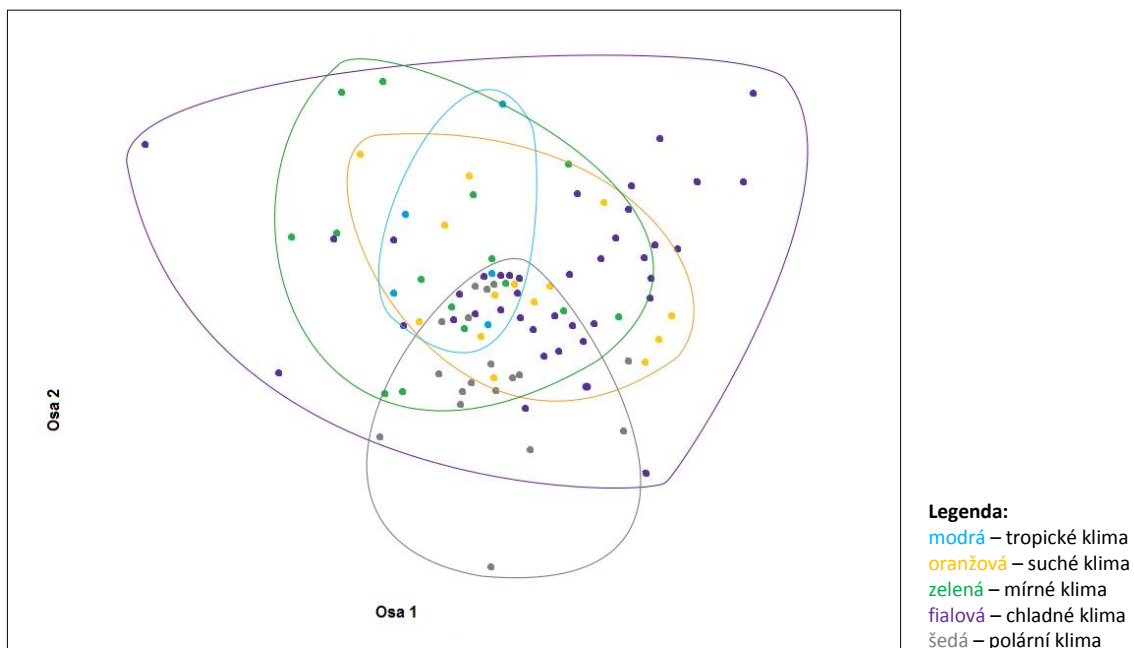
V této části byly vytvořeny MDS grafy pro porovnání hodnot MMD vzdáleností mezi jednotlivými populacemi (Graf 3 a 4). Po ohraničení populací v bodovém grafu lze vysledovat velký překryv všech kategorií jak u mužů, tak u žen. Nelze tak určit jednotný vzorec pro rozvržení jednotlivých klimat v prostoru. Populace uvnitř klimatických kategorií se od sebe na základě frekvence výskytu znaků spíše odlišují. V případě klimatického ovlivnění by se vzdálenosti naopak zmenšovaly a populace by tvořily skupiny, jelikož frekvence výskytu by byly podobné. Výsledky vzájemného vztahu klimat na základě rozdělení populací mužů a žen se od sebe příliš neliší. V grafech mužů a žen lze vysledovat pouze odlišné rozložení populací uvnitř kategorií.

U obou pohlaví je největší diverzita frekvencí znaků u populací z chladného klimatu, které jsou rozloženy po celé ploše grafu. Mají tendence se od sebe navzájem vzdalovat spíše na základě vzájemné biodistance. Nejbližší jsou si populace nativních obyvatel Ameriky, jež tvoří menší skupinu v pravé části grafu u mužů a v centrální části u žen.

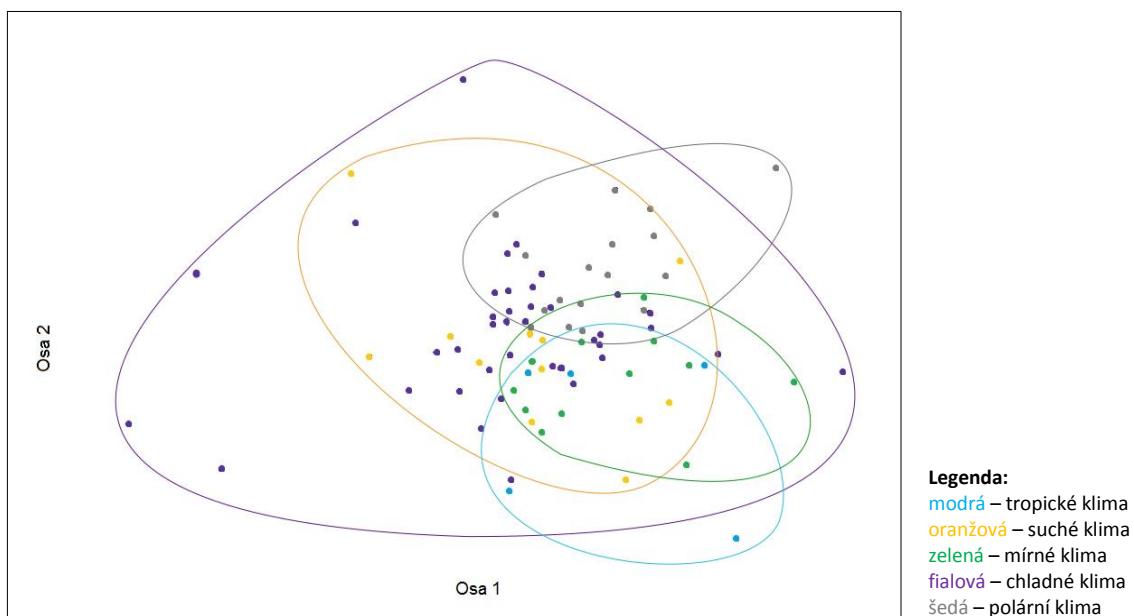
Poměrně velký rozsah vzdáleností mezi populacemi lze kromě chladného klimatu vysledovat také u populací ze suchého prostředí u žen a mírného prostředí u mužů.

Nejmenší vzájemný překryv je u obou pohlaví naopak výrazný u populací z polárního a tropického klimatu, které zde stojí ve vzájemné opozici.

Na základě těchto bodových grafů ale nelze potvrdit vliv klimatu na frekvence výskytu znaků mezi populacemi.



Graf 3: MDS graf pro vzájemný vztah klimat na základě rozdělení populací mužů



Graf 4: MDS graf pro vzájemný vztah klimat na základě rozdělení populací žen

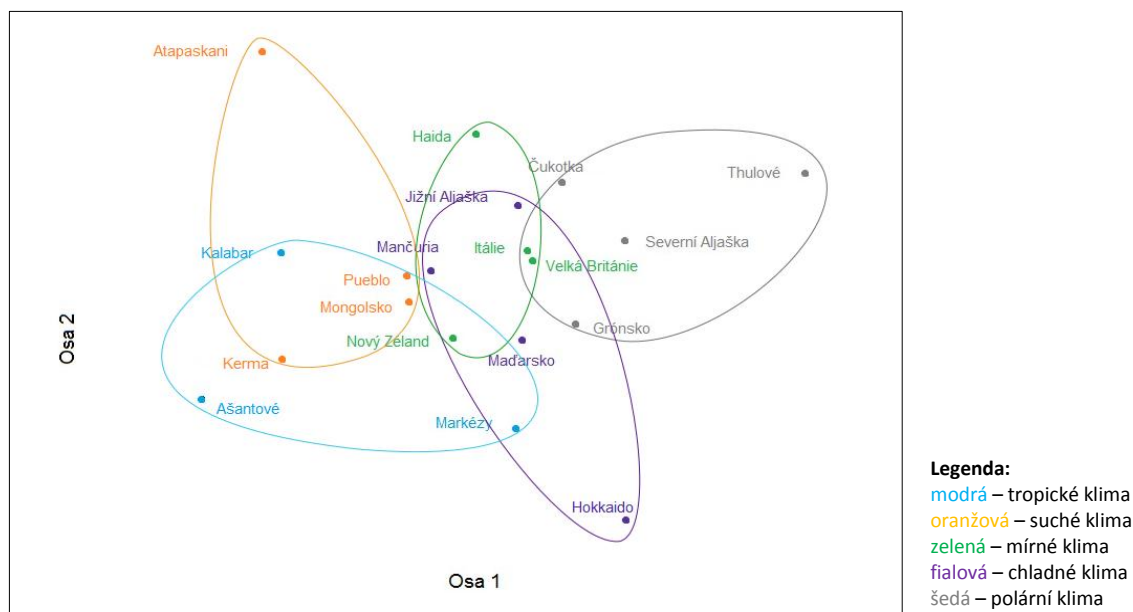
5.1.3 Výběr populací z daných prostředí

V této analýze byly vytvořeny MDS grafy pro výběr typických populací žijících v daných klimatických kategoriích (Graf 5 a 6). Výběr těchto populací se řídil třemi hlavními kritérii. Většina území, z něž populace pochází, se musela nacházet v daném klimatu. Zároveň, pokud to bylo možné, byly vybrány populace z různých částí světa, aby byla dodržena vzájemná biologická distance v rámci klimatu. Jediné omezení v tomto bodě vyšlo u tropických populací, jejichž zastoupení v databázi je minimální a do výběru se dostaly pouze tři populace, z toho dvě z Afriky. Jako více reprezentativní byly vybírány především populace s vyšším počtem jedinců. Předpokladem pro tuto analýzu bylo, aby jednotlivé populace nebyly příbuzné a geograficky příliš blízké. Výsledky mužů a žen jsou v grafech podstatně odlišné.

Výběr typických populací u mužů

Při porovnání klimat v grafu výběru populací mužů je znatelný podstatně menší překryv než tomu bylo doposud u předchozích výsledků. Jednotlivá klimata navíc sledují při svém rozložení určitý vzorec podobný u všech jedinců v grafu 1, kde jsou klimata postupně rozložena od tropického až po polární (zleva směrem doprava). Tyto výsledky naznačují postupnou změnu ve frekvencích znaků u populací napříč kategoriemi.

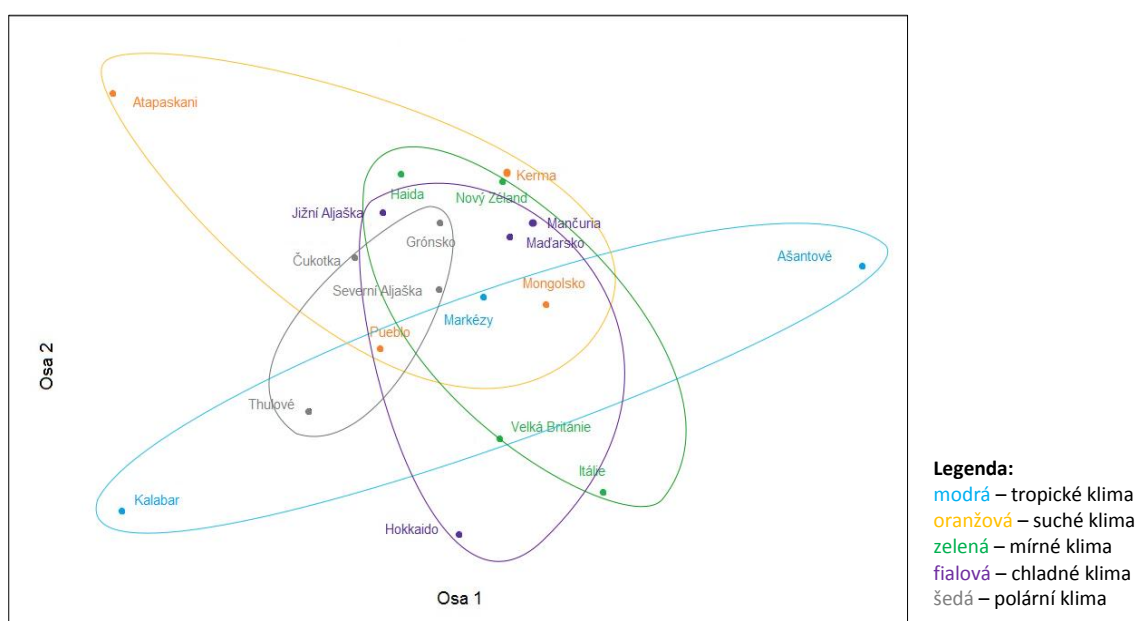
Populace tropického a polárního klimatu jsou zde opět v opozici a jsou od sebe vzdáleny nejvíce. Rovněž je možné sledovat také značný vzájemný překryv populací chladného a mírného klimatu a suchého s tropickým. Klimatické ovlivnění zde ale není jednoznačné vzhledem k rozložení populací, které se nápadně přibližují více k biodistančně a geograficky blízkým populacím. Příkladem jsou populace z Afriky, které se seskupily v levé části grafu (Ašantové, Kalabar a Kerma). Nebo Haida a Jižní Aljaška. Stejně tak populace Evropy (Velká Británie, Itálie a Maďarsko).



Graf 5: MDS graf pro vzájemný vztah klimat u výběru populací mužů

Výběr typických populací u žen

Překryv kategorií u výběru populací žen je podstatně výraznější než u populací mužů. Není zde sledován ani podobný vzorec rozložení klimat. Část populací se seskupila v centru bez ohledu na klimatické zařazení. Geografický a biodistanční vzorec rozložení populací zde také není tak patrný jako u mužů.



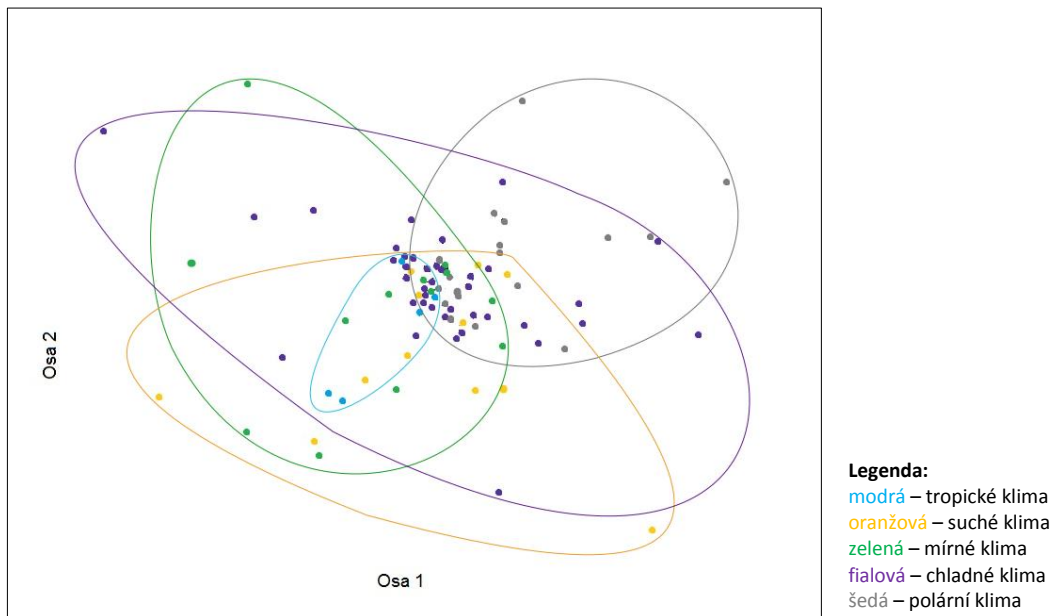
Graf 6: MDS graf pro vzájemný vztah klimat u výběru populací žen

5.1.4 Výběr znaků spojených s prokrvením pokožky hlavy

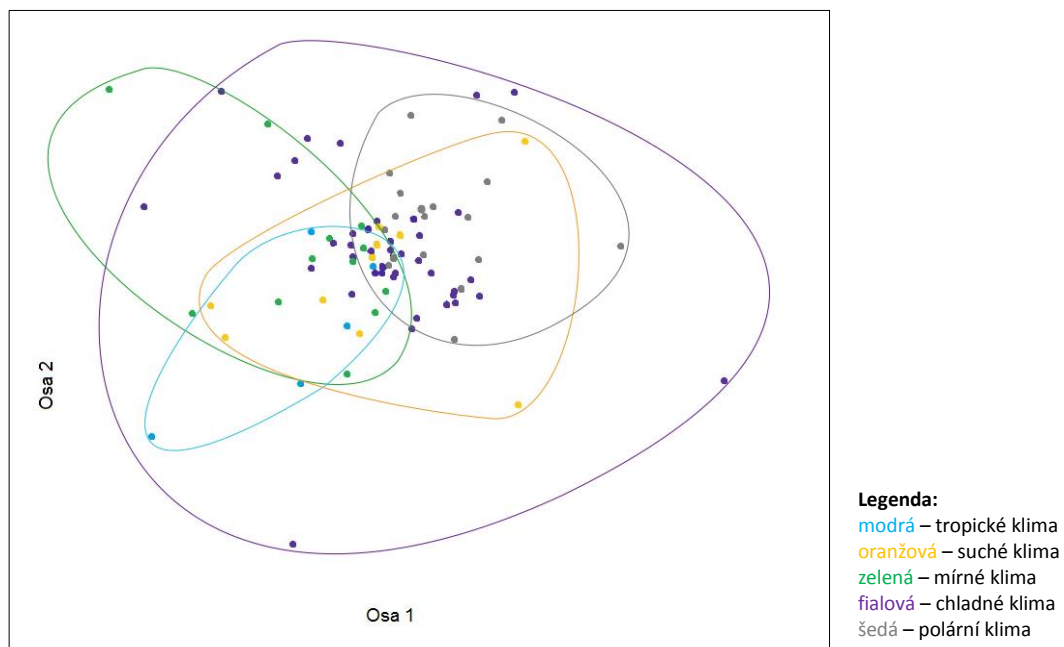
Pro tuto analýzu byly z databáze vybrány pouze znaky, které souvisí s prokrvením pokožky hlavy (*foramen supraorbitale*, *sulcus frontalis* a mnohočetné *foramen mentale*). Tyto znaky jsou více exponované vnějšímu prostředí a mají mimo jiné význam pro termoregulaci v souvislosti s cirkulací krve pokožky hlavy.

Výsledky u obou pohlaví (Graf 7 a 8) ukazují velkou variabilitu frekvence výskytu znaků u populací uvnitř jednotlivých kategorií, což má za následek jejich velký překryv. Není zde patrný ani žádný vzorec rozložení klimat v rámci grafu. Zatímco u populací suchého, mírného a chladného klimatu je patrná vysoká variabilita ve výskytu znaků, populace z tropického a polárního klimatu následují vzorec podobný tomu, jaký lze sledovat také v předchozích grafech 3 a 4. Populace polárního klimatu inklinují více na pravou stranu, oproti tomu populace z tropického k levé straně, a to s minimálním vzájemným překryvem. V porovnání s ostatními navíc populace v obou těchto klimatech vykazují relativně nižší variabilitu.

Ačkoli je zde patrný rozdíl v distribuci znaků u populací polárního a tropického klimatu, předpoklad, že znaky související s prokrvením pokožky hlavy by mohly být v populaci distribuovány na základě klimatického podmínění, se zde nepotvrdil přímo u všech kategorií, ale nýbrž pouze u tropického a polárního klimatu. Zde by mohly hrát roli extrémní teploty v obou prostředích.



Graf 7: MDS graf pro výběr znaků spojených s prokrvením pokožky hlavy pro muže



Graf 8: MDS graf pro výběr znaků spojených s prokrvením pokožky hlavy pro ženy

5.1.5 Porovnání extrémních klimát

5.1.5.1 Vliv teploty na frekvenci diskretních znaků

Vliv teploty na frekvenci diskretních znaků byl porovnáván na jedincích z extrémních prostředí tropického a polárního klimatu. Rozdíly v distribuci znaků v těchto kategoriích se ukázaly být u obou pohlaví podobné. Významně signifikantními znaky jsou *foramen supraorbitale*, mnohočetné *foramen supraorbitale* a *sulcus frontalis* pro obě pohlaví. *Foramen retromolare* je významně signifikantní pouze u mužů.

Frekvence výskytu znaků následuje určitý vzorec. U obou pohlaví se *foramen supraorbitale*, mnohočetné *foramen supraorbitale* a *foramen retromolare* vyskytuje více u jedinců z polárních oblastí. Zatímco *sulcus frontalis* má vyšší frekvenci výskytu u jedinců z tropických oblastí.

Tabulka 6: Porovnání frekvencí výskytu znaků mezi polárním a tropickým klimatem

	Muži		Ženy	
	Sin	Dx	Sin	Dx
<i>Foramen supraorbitale</i>	0.0014	0.0052	0.0001	0.0001
Mnohočetné <i>foramen mentale</i>	0.5634	0.7023	0.7849	0.8220
<i>Sulcus frontalis</i>	0.0001	0.0116	0.0001	0.0007
Zářez v <i>canalis opticus</i>	0.0259*	0.4158	0.5957	1
<i>Processus parietalis squamae temporalis</i>	1	0.0137*	0.3852	0.0246*
Otvor na <i>lamina lat. proc. pterygoidei</i>	0.0728	0.7093	0.0735	0.4263
<i>Foramen retromolare</i>	0.0041	0.0034	0.2792	0.3955
Otvor na <i>pars tympanica</i>	0.7711	0.2113	0.0518	0.1845
Zdv. nebo přemostěný <i>canalis hypoglossi</i>	0.0091	0.6880	0.2173	0.1482
Propojené <i>for. spinosum a for. ovale</i>	0.0369*	0.2070	0.7236	0.7003
<i>Canalis condylaris lateralis</i>	0.2399	0.0558	0.3651	0.5196
Propojení <i>processus clinoidei ant. a post.</i>	0.0369*	0.2070	0.7236	0.7003
Mnohočetné <i>foramen supraorbitale</i>	0.0003	0.0590	0.0076	0.0012
Zdvojené <i>canalis opticus</i>	0.6672	0.0559	0.6745	1
Přemostění přes <i>sulcus mylohyoideus</i>	0.0080*	0.0080*	0.2240	0.2470
Absence <i>canalis condylaris posterior</i>	0.2379	0.0039	0.7728	0.0001

* - signifikantní hodnota (p=0,05)

tučně - významně signifikantní hodnoty po Bonnferroniho korekci

Tabulka 7 a 8: Frekvence výskytu znaků pro jednotlivá klimata u mužů a žen

Muži	Tropické			Polární	
	Sin	Dx	%	Sin	Dx
<i>Foramen supraorbitale</i>	25.7	27.9		39.9	40.8
Mnohočetné <i>foramen mentale</i>	9.8	9.7		8.2	8.5
<i>Sulcus frontalis</i>	35.6	28.3		17	17.7
Zářez v <i>canalis opticus</i>	2.9	0.7		0.4	0.2
<i>Processus parietalis squamae temporalis</i>	2	4.8		1.9	1.2
Otvor na <i>lamina lat. proc. pterygoidei</i>	5.4	9.5		11.2	8.3
<i>Foramen retromolare</i>	1.8	0.9		9.8	8.5
Otvor na <i>pars tympanica</i>	12.5	13.4		11.5	9.3
Zdv. nebo přemostěný <i>canalis hypoglossi</i>	10.3	13.2		19.3	14.8
Propojené <i>for. spinosum a for. ovale</i>	31	25.5		22.4	20.6
<i>Canalis condylaris lateralis</i>	33.6	31.9		27.8	23
Propojení <i>processus clinoidei ant. a post.</i>	5.7	6.9		8.6	9.6
Mnohočetné <i>foramen supraorbitale</i>	2.7	6.8		13.7	14.4
Zdvojené <i>canalis opticus</i>	1.5	2.8		1.1	0.6
Přemostění přes <i>sulcus mylohyoideus</i>	5.4	5.5		14.8	14.8
Absence <i>canalis condylaris posterior</i>	23.5	23.9		18.9	13.5

Ženy	Tropické			Polární	
	Sin	Dx	%	Sin	Dx
<i>Foramen supraorbitale</i>	27.8	28		53	52.8
Mnohočetné <i>foramen mentale</i>	6.4	8.9		5.4	8.2
<i>Sulcus frontalis</i>	50	43		24.5	24.8
Zářez v <i>canalis opticus</i>	0	0		1.1	0,6
<i>Processus parietalis squamae temporalis</i>	2.9	4.9		1.4	1.2
Otvor na <i>lamina lat. proc. pterygoidei</i>	3.2	3.3		8.9	6
<i>Foramen retromolare</i>	2.5	2.6		6.5	5.9
Otvor na <i>pars tympanica</i>	17.4	13.4		9.9	8.8
Zdv. nebo přemostěný <i>canalis hypoglossi</i>	15.6	12.4		17.7	13.4
Propojené <i>for. spinosum a for. ovale</i>	30.6	27.4		32.8	25.3
<i>Canalis condylaris lateralis</i>	30.4	23.9		25.8	27.6
Propojení <i>processus clinoidei ant. a post.</i>	1.1	3.3		6.4	5.6
Mnohočetné <i>foramen supraorbitale</i>	6.2	3		18.6	15.8
Zdvojené <i>canalis opticus</i>	2.3	2.3		1.8	2.9
Přemostění přes <i>sulcus mylohyoideus</i>	6.4	7.7		11.8	12.9
Absence <i>canalis condylaris posterior</i>	18.8	33.7		17.7	13.4

5.1.5.2 Vliv vlhkosti na frekvenci diskrétních znaků

Pro zjištění vlivu vlhkosti na frekvenci diskrétních znaků bylo vybráno suché a tropické klima, které mají výrazné rozdíly v ročních průměrných srážkách. V Tabulce 9 jsou vyznačeny signifikantní hodnoty v rozdílech při jejich porovnání. Znaky, u nichž je rozdíl ve frekvenci výskytu signifikantní jsou propojené *foramen spinosum* a *foramen ovale* u mužů, u žen ale pouze levá strana. Významně signifikantní rozdíl je ve frekvenci znaku u mnohočetného *foramen supraorbitale*, jenž vyšel u mužů na levé straně. Kromě stranových signifikancí ovšem nejsou v četnosti výskytu znaků patrné žádné významné rozdíly a vliv klimatu se zde nepotvrdil.

Tabulka 9: Porovnání frekvencí výskytu znaků mezi suchým a tropickým klimatem

	Muži		Ženy	
	Sin	Dx	Sin	Dx
<i>Foramen supraorbitale</i>	0.5077	0.3867	0.0819	0.1070
Mnohočetné <i>foramen mentale</i>	1	0.3815	1	1
<i>Sulcus frontalis</i>	0.4620	0.0424*	0.1840	0.4626
Zářez v <i>canalis opticus</i>	0.2421	1	1	1
<i>Processus parietalis squamae temporalis</i>	0.0612	0.1743	0.1367	0.8026
Otvor na <i>lamina lat. proc. pterygoidei</i>	0.1151	0.8540	0.1240	0.0540
<i>Foramen retromolare</i>	0.1519	0.1070	1	1
Otvor na <i>pars tympanica</i>	0.0446*	0.3965	0.8756	1
Zdv. nebo přemostěný <i>canalis hypoglossi</i>	0.5266	0.8782	0.7457	0.6023
Propojené <i>for. spinosum</i> a <i>for. ovale</i>	0.0072*	0.0279*	0.0207*	0.1855
<i>Canalis condylaris lateralis</i>	1	0.9096	0.8937	0.2716
Propojení <i>processus clinoidei ant. a post.</i>	0.5390	0.6991	0.0425*	0.4025
Mnohočetné <i>foramen supraorbitale</i>	0.0012	0.1012	0.2979	0.1424
Zdvojené <i>canalis opticus</i>	0.7184	1	1	0.7296
Přemostění přes <i>sulcus mylohyoideus</i>	0.1572	0.1139	0.3545	0.2080
Absence <i>canalis condylaris posterior</i>	1	0.3867	0.1576	0.0096*

* - signifikantní hodnota ($p=0,05$)

tučně - významně signifikantní hodnoty po Bonnferroniho korekci

Tabulka 10 a 11: Frekvence výskytu znaků pro jednotlivá klimata pro muže a ženy

Muži	Tropické			Suché	
	Sin	Dx	%	Sin	Dx
<i>Foramen supraorbitale</i>	25.7	27.9		29.7	32.2
Mnohočetné <i>foramen mentale</i>	9.8	9.7		10.3	12.6
<i>Sulcus frontalis</i>	35.6	28.3		39.7	38
Zářez v <i>canalis opticus</i>	2.9	0.7		1.2	1.2
<i>Processus parietalis squamae temporalis</i>	2	4.8		6	8
Otvor na <i>lamina lat. proc. pterygoidei</i>	5.4	9.5		10.5	11.3
<i>Foramen retromolare</i>	1.8	0.9		5.2	4.4
Otvor na <i>pars tympanica</i>	12.5	13.4		20.3	16.7
Zdv. nebo přemostěný <i>canalis hypoglossi</i>	10.3	13.2		13.2	12.4
Propojené <i>for. spinosum a for. ovale</i>	31	25.5		18	15.5
<i>Canalis condylaris lateralis</i>	33.6	31.9		33.4	31.7
Propojení <i>processus clinoidei ant. a post.</i>	5.7	6.9		7.3	8
Mnohočetné <i>foramen supraorbitale</i>	2.7	6.8		11.6	11.9
Zdvojené <i>canalis opticus</i>	1.5	2.8		2.3	2.8
Přemostění přes <i>sulcus mylohyoideus</i>	5.4	5.5		10.4	10.9
Absence <i>canalis condylaris posterior</i>	23.5	23.9		23.8	20.3

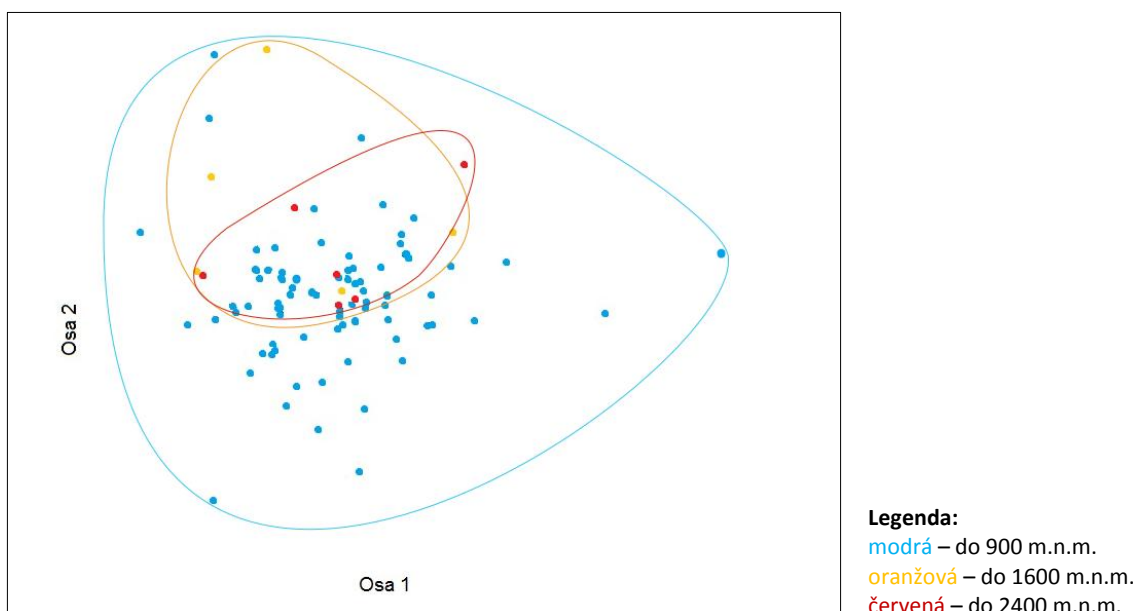
Ženy	Tropické			Suché	
	Sin	Dx	%	Sin	Dx
<i>Foramen supraorbitale</i>	27.8	28		40	39
Mnohočetné <i>foramen mentale</i>	6.4	8.9		6.8	9
<i>Sulcus frontalis</i>	50	43		41	37.8
Zářez v <i>canalis opticus</i>	0	0		0.5	0.5
<i>Processus parietalis squamae temporalis</i>	2.9	4.9		7	6
Otvor na <i>lamina lat. proc. pterygoidei</i>	3.2	3.3		9.5	10
<i>Foramen retromolare</i>	2.5	2.6		3.4	2.3
Otvor na <i>pars tympanica</i>	17.4	13.4		18	14.6
Zdv. nebo přemostěný <i>canalis hypoglossi</i>	15.6	12.4		17	15.6
Propojené <i>for. spinosum a for. ovale</i>	30.6	27.4		17.6	19.5
<i>Canalis condylaris lateralis</i>	30.4	23.9		32.2	30
Propojení <i>processus clinoidei ant. a post.</i>	1.1	3.3		6.8	7.3
Mnohočetné <i>foramen supraorbitale</i>	6.2	3		10.7	7.8
Zdvojené <i>canalis opticus</i>	2.3	2.3		2.5	4
Přemostění přes <i>sulcus mylohyoideus</i>	6.4	7.7		10.9	13.9
Absence <i>canalis condylaris posterior</i>	18.8	33.7		26.6	19.6

5.2 Nadmořská výška

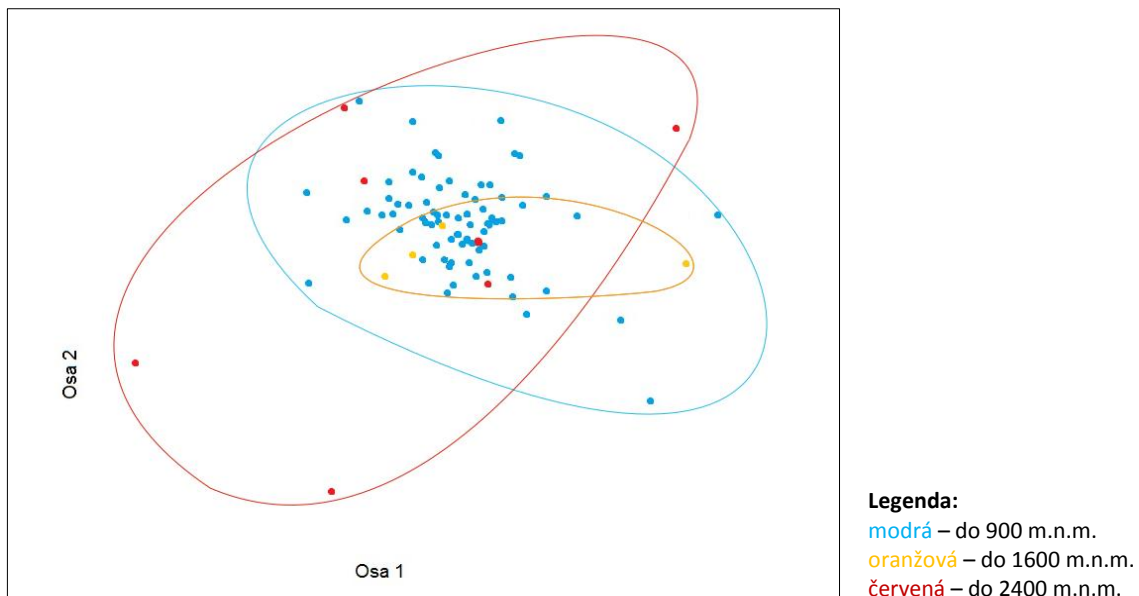
5.2.1 Vzájemný vztah kategorií nadmořské výšky na základě rozdělení populací

U obou pohlaví je v grafech 9 a 10 patrná velká variabilita ve frekvencích výskytu znaků u populací z nižších nadmořských výšek. Podobně se jeví i populace ze středních nadmořských výšek do 1600 m.n.m. u mužů, u žen jsou rozdíly v distribuci znaků méně variabilní.

Výrazný rozdíl je u mužů a žen v rozložení populací z vyšších nadmořských výšek do 2400 m.n.m.. Zatímco u mužů je mezi těmito populacemi nižší variabilita ve frekvencích znaků, u žen je mezi populacemi této kategorie mnohem větší přesah a je patrné, že frekvence jsou značně variabilní. Dokonce více než u populací z nižších nadmořských výšek.



Graf 9: Vzájemný vztah kategorií nadmořské výšky pro data mužů



Graf 10: Vzájemný vztah kategorií nadmořské výšky pro data žen

5.2.2 Vliv nadmořské výšky na frekvenci diskrétních znaků

To, jakým způsobem je ovlivněna frekvence výskytu diskrétních znaků v závislosti na nadmořské výšce, bylo zkoumáno na základě porovnání populací žijících v nadmořské výšce do 900 m.n.m. a populací z nadmořské výšky do 2400 m.n.m. (Tabulka 12). Významně signifikantní rozdíly vyšly především u mužů, a to u znaků *foramen supraorbitale*, mnohočetného *foramen mentale*, *foramen retromolare* a zářezu v *canalis opticus*. Jedinným významně signifikantním znakem pro obě pohlaví je zdvojený *canalis opticus*, jehož frekvence v obou kategoriích je ale podstatně vzácná, což by mohlo ovlivnit výslednou signifikanci tohoto znaku ve spojení s nadmořskou výškou. Ovšem distribuce znaků je v odlišných podmínkách jiná. *Foramen supraorbitale*, mnohočetné *foramen mentale* a zdvojený *canalis opticus* (u obou pohlaví) mají vyšší frekvenci výskytu u populací z vyšších nadmořských výšek. Zatímco zářez v *canalis opticus* a *foramen retromolare* se vyskytují více u populací z nižších nadmořských výšek.

Tabulka 12: Porovnání frekvencí výskytu znaků mezi jedinci z kategorie do 900 m.n.m. a kategorie do 2400 m.n.m.

	Muži		Ženy	
	Sin	Dx	Sin	Dx
<i>Foramen supraorbitale</i>	0.0001	0.0001	0.4599	0.4063
Mnohočetné <i>foramen mentale</i>	0.0001	0.0001	0.1580	0.8696
<i>Sulcus frontalis</i>	0.7682	0.1245	0.3542	0.7964
Zářez v <i>canalis opticus</i>	0.0001	0.0001	1	0.7178
<i>Processus parietalis squamae temporalis</i>	0.8743	0.0107*	0.3945	1
Otvor na <i>lamina lat. proc. pterygoidei</i>	0.0965	0.1349	0.0579	0.4707
<i>Foramen retromolare</i>	0.0001	0.0001	0.8319	0.3654
Otvor na <i>pars tympanica</i>	0.8455	0.3159	0.9121	0.7444
Zdv. nebo přemostěný <i>canalis hypoglossi</i>	0.1472	0.0160*	0.2600	0.7402
Propojené <i>for. spinosum</i> a <i>for. ovale</i>	0.5106	0.7715	0.5116	0.7675
<i>Canalis condylaris lateralis</i>	0.1902	0.2408	0.2012	0.7839
Propojení <i>processus clinoidei ant. a post.</i>	0.6780	0.6042	0.6121	0.8594
Mnohočetné <i>foramen supraorbitale</i>	0.7523	0.2022	0.0683	0.2779
Zdvojený <i>canalis opticus</i>	0.0002	0.0001	0.0001	0.0001
Přemostění přes <i>sulcus mylohyoideus</i>	0.3057	0.5275	0.5641	0.8869
Absence <i>canalis condylaris posterior</i>	0.6059	0.9265	0.0208*	0.5286

* - signifikantní hodnota (p=0,05)

tučně - významně signifikantní hodnoty po Bonferroniho korekci

Tabulka 13 a 14: Frekvence výskytu znaků pro jednotlivé kategorie nadmořské výšky pro muže a ženy

Muži	do 900 m.n.m.			do 2400 m.n.m.	
	Sin	Dx	%	Sin	Dx
<i>Foramen supraorbitale</i>	6.7	6.6		30	34
Mnohočetné <i>foramen mentale</i>	1.5	1.6		12.6	15.2
<i>Sulcus frontalis</i>	38.3	39.4		36.9	33.8
Zářez v <i>canalis opticus</i>	25	22.5		25.4	22.5
<i>Processus parietalis squamae temporalis</i>	5.5	4.4		5.7	8.6
Otvor na <i>lamina lat. proc. pterygoidei</i>	14.9	13.2		10.8	9.5
<i>Foramen retromolare</i>	14.9	14		3.5	2.7
Otvor na <i>pars tympanica</i>	16.7	15.7		17.3	12.7
Zdv. nebo přemostěný <i>canalis hypoglossi</i>	18	16.8		13.8	10
Propojené <i>for. spinosum a for. ovale</i>	17.7	16.6		12.8	15.7
<i>Canalis condylaris lateralis</i>	30	27		34.9	31.7
Propojení <i>processus clinoidei ant. a post.</i>	7.9	9		6.7	7.7
Mnohočetné <i>foramen supraorbitale</i>	12.9	12.8		12	9.7
Zdvojené <i>canalis opticus</i>	0.08	0.16		2.1	3.6
Přemostění přes <i>sulcus mylohyoideus</i>	11.9	12.3		8.9	10.3
Absence <i>canalis condylaris posterior</i>	23.7	19.8		21.8	20

Ženy	do 900 m.n.m.			do 2400 m.n.m.	
	Sin	Dx	%	Sin	Dx
<i>Foramen supraorbitale</i>	40.6	40		39.8	38
Mnohočetné <i>foramen mentale</i>	8	9		4.3	9.3
<i>Sulcus frontalis</i>	35.7	31.7		39	32
Zářez v <i>canalis opticus</i>	1.2	1.5		0.7	0.7
<i>Processus parietalis squamae temporalis</i>	3.6	3.2		4.8	2.9
Otvor na <i>lamina lat. proc. pterygoidei</i>	8.5	7.7		14	9.6
<i>Foramen retromolare</i>	5.7	5		4.4	2.7
Otvor na <i>pars tympanica</i>	15.9	16.5		15.2	15.2
Zdv. nebo přemostěný <i>canalis hypoglossi</i>	20.3	16.3		16.4	14.8
Propojené <i>for. spinosum a for. ovale</i>	23.9	21.4		21.3	20
<i>Canalis condylaris lateralis</i>	28.9	28.9		33.9	30.1
Propojení <i>processus clinoidei ant. a post.</i>	6.6	5.8		5.2	5.2
Mnohočetné <i>foramen supraorbitale</i>	12.3	12.4		7.5	9.3
Zdvojené <i>canalis opticus</i>	0.1	0.2		3.5	4
Přemostění přes <i>sulcus mylohyoideus</i>	12.7	13.4		10.3	12.3
Absence <i>canalis condylaris posterior</i>	20.5	18.1		28.6	20.25

6 DISKUZE

Výsledky v první části práce týkající se klimatického ovlivnění částečně následují již dříve zmíněnou skutečnost, kdy se klimatický vliv na kraniometrické znaky prokázal u populací žijících v extrémně chladných podmínkách (Beals, 1984; Relethford, 2010; Nowaczewska, 2011; Evteev et al., 2014). Z MMD analýz porovnávajících frekvenci výskytu diskrétních znaků v této práci vyplývá, že právě populace z polárních oblastí se od ostatních mírně odlišují. Navíc při porovnání frekvencí výskytu znaků mezi muži a ženami z polárního klimatu jsou zde mnohem menší rozdíly než u ostatních klimát, kde jsou rozdíly mezi muži a ženami více patrné. To by mohlo být zapříčiněno nutnou potřebou daného vzoru výskytu určitých znaků tak, aby lidský organismus mohl v tak extrémních podmínkách přežít, čímž se zároveň snižuje míra variability uvnitř populací v tomto prostředí (Betti et al., 2009).

Při porovnání populací z ostatních prostředí je patrné, že frekvence výskytu znaků u populací uvnitř klimát jsou variabilní a navzájem se značně překrývají. Vzájemné vztahy populací jsou dané spíše podle geografického a fylogenetického klíče, než podle klimatu. Jedinou výjimku tvoří výběr populací z daných prostředí pouze pro mužské jedince. Zde výsledky naznačují postupnou změnu ve frekvencích znaků napříč kategoriemi od tropické po polární. Tato dvě klimata se navíc ve všech grafech vyznačují minimálním překryvem. Signifikantní výsledky vyšly právě při porovnání těchto dvou kategorií u závislosti na teplotě. U obou pohlaví se zde ukázaly významné rozdíly v distribuci znaků *foramen supraorbitale*, mnohočetné *foramen supraorbitale* a *foramen retromolare*, které se vyskytují více u polárních populací. Zatímco *sulcus frontalis* u tropických populací. Vzhledem k tomu, že všechny tyto znaky jsou oproti znakům na bazi lební (u nichž nebyly zaznamenány signifikantní rozdíly) exponované vnějšímu prostředí, může být jedním z důvodů, proč by se tyto znaky mohly více objevovat u populací z extrémně chladných prostředí je nutnost termoregulace. Další

parametr, jenž znaky spojuje, je fakt, že všemi znaky prochází pouze tepny, žilní systém nevykazuje žádné změny. Výskyt znaku *foramen retromolare* u mužů by mohl být navíc ovlivněn interkondylární šířkou dolní čelisti, která se u populací z polárních oblastí rozšiřuje v závislosti na rozšíření baze lebni, jejíž šířka koreluje s teplotou (Nowaczewska, 2011). Celá dolní čelist je tak širší a mohutnější (Cheverud – Midkiff, 1992).

Vliv vlhkosti na frekvence diskrétních znaků se při porovnání suchého a tropického klimatu nepotvrdil. U těchto výsledků se spíše ukazuje vliv geografické distance, která je mezi některými z těchto populací menší, čímž by mohly být ovlivněny také frekvence znaků a tak by se mohly vyskytovat v podobné míře (například Kerma (S), Kalabar (T), Ašanti(T)).

Výsledky v druhé části pro nadmořskou výšku ukazují velké překryvy všech kategorií a rozložení samotných populací uvnitř kategorií je zde značně variabilní. Velký rozdíl vychází u rozložení populací z vysokých nadmořských výšek žen a mužů, kde populace žen vykazují podstatně vyšší variabilitu ve frekvenci znaků, kdežto u mužů je tento efekt opačný. Signifikantní rozdíly vyšly při porovnání jedinců z vysokých nadmořských výšek oproti jedincům z nízkých nadmořských výšek, a to právě u mužů. Znaky *foramen supraorbitale*, mnohočetné *foramen mentale* a zdvojený *canalis opticus* (u obou pohlaví) mají vyšší frekvenci výskytu ve vysokých nadmořských výškách. Populace žijící ve vysokých nadmořských výškách se musí vyrovnávat kromě hypoxie rovněž s velmi nízkými teplotami. Podobně jako u výsledků polárních populací, je zde také vyšší výskyt *foramen supraorbitale*. Ovšem je zde značný rozdíl v distribuci znaků mezi pohlavími. Do jaké míry je tedy výskyt *foramen supraorbitale* ovlivněn teplotou není jasné.

Absence signifikancí rozdílů u znaků na bazi lebni potvrzuje výsledky ostatních studií, kde se předpokládá, že morfologie baze lebni je více ovlivněna geneticky než klimaticky, a je více vhodná pro fylogenetické studie

(Harvati – Weaver, 2006; Smith, 2009). Vzhledem ke znakům, které v této práci byly zkoumány na kosti klínové, lze také potvrdit tezi von Cramon-Taubadelové (2011), že kost klínová má informativní charakter pro fylogenetické studie, jelikož je geneticky podmíněná. Srovnání znaků v této práci nevyšly signifikantní ani pro jednu z analýz, a tudíž je u nich klimatické ovlivnění minimální nebo spíše žádné.

Pralely lze vysledovat u dalších studií, kde se potvrdil klimatický vliv na některé regiony lebky. Tvar a velikost lebky u některých populací, zvláště u těch žijících v chladných podmínkách, jsou klimaticky ovlivněny (Beals, 1984; Roseman, 2004; Nowaczewska, 2011). Podle Nowaczewska et al. (2011) šíře baze lební koreluje s nízkou teplotou, což má za následek její rozšiřování a následné zvětšení neurokrania. Z tohoto důvodu by také výskyt některých diskretních znaků na kalvě mohl být ovlivněn. Znak *sulcus frontalis*, který se nachází na kosti čelní se ovšem více vyskytuje u jedinců v tropickém klimatu. Jeho exprese by tedy mohla být závislá spíše na vyšších teplotách než na nižších a odlišném tvaru lebky.

Tvar a velikost lebky se potvrdili být jedním z možných vlivů, který působí na expresi diskretních znaků. Cheverud et al. (1979) zkoumali hypotézu, kdy předpokládali, že metrické a diskretní znaky by mohly sdílet společné vývojové ovlivnění. Naznačili, že jedním ze základních měřítek pro diskretní znaky je jejich korelace s metrickými znaky. Jejich výsledky tuto hypotézu potvrdily. Diskretní a metrické znaky podle nich sdílí střední až vysoký stupeň vývojové determinace, která závisí na vývoji měkké tkáně a funkčních celků lebky. V praxi to znamená, že obecné i lokální tvary a velikosti korelují s výskytem nebo absencí daného znaku. Jako příklad lze uvést formování znaku *incissura supraorbitalis*, jenž koreluje s lokálními rozměry orbitálních regionů a anteriorní části kosti čelní (Cheverud et al., 1979). Vliv velikosti lebky na velikost některých otvorů souvisejících s cévním zásobením se potvrdil ve výzkumu Wysocki et al. (2006), kde *canalis*

hypoglossi se jeví jako druhý nejdůležitější kanál pro odvod krve z lebky a je velikostí ovlivněn. Z výsledků této práce vychází signifikantní výsledek ve spojitosti s ovlivněním teplotou v extrémních prostředích pouze u mužů na levé straně. Při porovnání se znak vyskytuje více v polárních oblastech, což by mohlo korelovat s velikostí lebky mužů v této oblasti podle Nowaczewska et al. (2011). U Wysocki et al. (2006) se navíc ukázal tento znak značně levostraně dominující.

S velikostí a tvarem lebky a jejích regionů souvisí také robusticita. Gonzalez et al. (2010) studovali ontogenezi robusticity u populací obývajících Jižní Ameriku. Výsledky ukazují odlišnosti v robusticitě u dvou populací Patagonie. Původní teorie, že by se mohlo jednat o odlišný fylogenetický původ těchto populací či odlišnosti vlivem genetického driftu, se nepotvrdily. Naopak se zde ukazuje, že by to mohlo být způsobeno vlivem biomechanických, nutričních a klimatických faktorů, jelikož tyto populace obývají převážně velmi chladné prostředí (Gonzales et al., 2010). Také robusticita by tak mohla u populací z chladných klimát ve spojitosti s velikostí a tvarem lebky působit na expresi diskrétních znaků. Ve výsledných analýzách se jedinci z Patagonie přibližovali jedincům z Mongolska, kde je stejné suché chladné prostředí. Hlubší poznání podobnosti ze vzájemného porovnání více jedinců z těchto populací a možných vlivů, které by mohly působit na expresi znaků v tomto prostředí, může být dále přínosné pro studium významu vlivu klimatu na expresi diskrétních znaků.

Zvláštní ovlivnění lze vysledovat u znaku *foramen supraorbitale*, jenž je signifikantní ve více analýzách. Tento znak se ukázal být již dříve pohlavně dimorfní s vyšším výskytem u žen (Hanihara – Ishida, 2001d). Při porovnání frekvencí výskytu všech jedinců mezi pohlavími v této práci je frekvence výskytu tohoto znaku vyšší u mužů. Vyznačuje se ale také vyšší frekvencí v polárních oblastech, ovšem zde je naopak frekvence výskytu tohoto znaku

vyšší u žen. Mechanismus, který ovlivňuje samotný znak, tak nelze vysledovat a je nutné další a bližší prozkoumání, například i na poli fylogeneze.

Výsledky, které jsou zde prezentovány, mají ale některá omezení. Materiál použitý v této práci může být jedním z nich. Ačkoli je v databázi přes 8000 jedinců, což je z hlediska počtu velmi vysoké číslo, vzhledem k zaměření profesorky Ossenbergové (1969;1994), která se zabývala především výzkumem nativních obyvatel Ameriky, je v databázi nepoměr jedinců z celého světa vůči jedincům z Ameriky, kteří navíc reprezentují podstatnou část jedinců z chladného klimatu. Počty jedinců v tropickém klimatu jsou velmi malé a často se pohybují pouze v jednotkách, což nebylo pro tuto práci z hlediska porovnávání frekvencí pro MMD analýzy populací využitelné a byli vyloučeni. Počet využitelných populací se tak snížil a byl omezen hlavně na populace z Afrického kontinentu. V tomto případě by větší diverzita v této kategorii byla přínosem pro lepší pochopení rozdílů mezi tropickým a polárním klimatem. Podobně tomu je také u polárních populací, kde je sice počet populací a jedinců poměrně vysoký, ovšem u těchto populací žijících v oblasti Hudsonova zálivu a Grónska se prokázal původ ze stejné linie a jsou si navzájem ve frekvencích výskytu znaků poměrně blízcí také na genetické úrovni (Ossenberg, 1994). Jsou tedy ve výsledcích poměrně homogenní.

Další omezení jsou u populací z vyšších nadmořských výšek, které zde jsou prezentovány pouze šesti populacemi. Chybí zde například jedinci z Tibetu a Nepálu, Peru či Etiopie. Větší zastoupení odlišných populací také v této kategorii by bylo přínosem pro výzkum adaptace na vysoké nadmořské výšky. Navíc většina výzkumů věnujících se adaptacím na hypoxii ve vysokých nadmořských výškách zkoumá populace žijící nad hranicí 2500 m.n.m., kde je vliv hypoxie lépe detekovatelný (Beall, 2007a). V této práci jsou zastoupení jedinci pouze do 2400 m.n.m.. I přes to, ale lze vysledovat jisté ovlivnění a to zvláště u mužů z této kategorie.

Pohlavní dimorfismus byl jedním z prvních diskutovaných témat při výzkumu exprese a distribuce diskrétních znaků (Corrucini, 1974; Perizonius, 1979). Pohlavní rozdíly v obecné rovině nejsou stejně konzistentní u všech znaků (Hanihara – Ishida, 2001d). Z výzkumu vyplývá, že převážně hypostotické a hyperstotické znaky jsou více pohlavně dimorfní než jiné (Ossenberg, 1970). Při porovnání frekvencí výskytu znaků mezi muži a ženami v této práci byly signifikantní rozdíly ve frekvencích u 7 znaků. Významně signifikantními (po Bonnferroniho korekci) byly znaky *foramen supraorbitale*, mnohočetné *foramen mentale*, *sulcus frontalis*, *processus parietalis squamae temporalis* a propojené *foramen spinosum* a *ovale*. Zatímco mnohočetné *foramen mentale* má vyšší frekvenci výskytu u žen, ostatní znaky se vyskytují více u mužů. Právě výskyt *foramen supraorbitale* a *sulcus frontalis* by mohl být ovlivněn tvarem a velikostí lebky (Cheverud et al., 1979).

Rozdíly jsou patrné také v MMD analýzách pro porovnání jednotlivých klimát. Populace uvnitř kategorií jsou u obou pohlaví rozloženy odlišně. Nejvíce patrné je to u výběru daných populací z klimát, kde muži následují určitý vzor rozložení populací. U žen je podstatně větší vnitřní variabilita populací v jednotlivých kategoriích a nedrží se ani geografické příbuznosti. Velký rozdíl lze vysledovat i u porovnání nadmořských výšek, kde frekvence výskytu u žen jsou více variabilní než u mužů. Ačkoli podle Nikity (2015) by chybějící data na výzkum biodistance populací na základě metody MMD neměla mít dopad, je otázkou, zda nelze vysvětlit možné rozdíly ve výsledcích možností ovlivnění mírou chybějících dat u žen, které mohou být způsobeny celkově horší zachovalostí a menší početností souborů žen (Ossenberg et al., 2006).

Profesorka Ossenbergová uvádí, že do své databáze zahrнула především znaky, které nejsou nijak behaviorálně či klimaticky ovlivněné (Ossenberg, 2013). Z výsledků této práce ale vyplývá, že tento předpoklad je zvláště u některých znaků, jako je *foramen supraorbitalis*, mylný.

Ossenbergová (2005) předpokládá minimální vliv klimatu na základě blízkosti afroamerické populace a populací Afriky. Stejně tak argumentuje, že lze vysledovat historii populací na základě sledování podobností mezi populací Islandu a britských kolonistů v Kanadě (Ossenbergová, 2005). Otázkou je jak dlouho trvá adaptační proces lebky, aby se dalo najisto mluvit o klimatickém ovlivnění. U populací žijících ve vysokých nadmořských výškách o takto adaptovaných jedincích můžeme mluvit až v případě Etiopské vrchoviny a Tibetu, ale i zde jsou odlišné vzory adaptace na tyto podmínky (Beall, 2000).

Z výsledků práce a z dalších studií, které zkoumají ovlivnění morfologie lebky klimatem (Roseman, 2004; Harvati – Weaver, 2006; Smith, 2009) vyplývá, že nelze generalizovat vlivy, které na lebku působí. Jednotlivé regiony jsou ovlivněné odlišně a stejně tak může být ovlivněna i exprese diskrétních znaků na lebce.

Určité aspekty morfologie lebky korelují s klimatickou variabilitou, ale tento efekt je nejsilnější právě jen u populací z extrémně chladného klimatu (von Cramon-Taubadel – Lycett, 2008). Podobně se potvrdila odlišnost těchto populací od ostatních světových populací také v této práci. Předmětem současné diskuze je, nakolik mohou právě jedinci z polárních oblastí ovlivnit výsledky fylogenetických studií. Zatímco po odstranění jedinců z polárních oblastí z kraniometrické analýzy se to na jedné straně na výsledcích projevilo (von Cramon-Taubadel – Lycett, 2008), na druhé straně se v podobném případě neprojevila žádná změna (Betti et al., 2009). Jedním z důvodů může být také soubor vybraných zkoumaných znaků, které nemusí být ovlivněné stejným způsobem.

U studií zkoumajících fenotypovou variabilitu člověka napříč světovými populacemi podle diskrétních znaků lze vysledovat částečná omezení. Některé výzkumy mají tendenci předpokládat, že klimatické ovlivnění prakticky nemůže fylogenetické studie ovlivnit a tudíž jej ignorují a

předpokládají převážně genetické ovlivnění diskretních znaků (Ossenberg, 2005; Hanihara, 2008), podobně nerozlišují mezi muži a ženami (Ossenberg, 2006). Další poukazují na distribuci diskretních znaků podle klinálního modelu na základě studia geografických celků (Hanihara – Ishida, 2001d).

Roseman (2016) uvádí několik modelů, které převládají mezi badateli při výzkumu evoluce fenotypové variability. Tyto modely buď upřednostňují vlivy přírodní selekce (Ruff, 1994), nebo regionálního vývoje (Roseman – Weaver, 2004). Dalšími vstupujícími vlivy pak jsou v jiných modelech i genový tok a vliv admixu (Torres-Rouff et al., 2013). Velmi diskutovaným je také model vycházející z předpokladu, že fenotypová variabilita se liší v závislosti na vzdálenosti od Afrického kontinentu (Betti et al., 2009; von Cramon-Taubadel – Lycett, 2008). Polární populace by tak byly vůči tropickým populacím poměrně vzdáleny, což se potvrzuje i na výsledcích analýz v této práci u výběru typických populací u mužů, kde se ukazuje určitý geografický vzorec vzdáleností mezi populacemi těchto klimát. Současně ovšem na základě výsledků analýzy při porovnání frekvencí všech klimát navzájem vychází právě populace polární oblasti jako odlišné od všech ostatních. Nelze tedy vyloučit tezi, že frekvence diskretních znaků je ovlivněna jak distancí populací od Afriky, ale také přírodní selekcí v závislosti na extrémně chladných podmínkách. Toto potvrzuje tezi Rosemana (2016), který uvádí, že kromě neutrálních genetických sil jako je genetický drift a neutrální mutace, zde hrají roli také tok genů a přírodní selekce a na distribuci znaků u populací působí několik faktorů. Ty je nutné vždy zohlednit při výběru metrických a diskretních znaků pro fylogenetické analýzy.

Ačkoli výsledky týkající se klimatického ovlivnění na skupinu znaků souvisejících s cévním zásobením nejsou jednoznačné v porovnání všech klimát, ukazuje se, že populace z polárního prostředí mají oproti ostatním odlišné frekvence výskytu znaků. Výzkum diskretních znaků by tak bylo vhodné doplnit o studium významu a funkcí jednotlivých znaků a jejich váhy

pro fylogenetické studie, jelikož jejich ovlivnění je odlišné v závislosti na regionech lebky kde se nachází. Proto je nutné při výběru diskrétních znaků pro fylogenetické studie zohlednit všechny faktory, které by na tyto znaky mohly působit a vybrat pouze ty, které mají největší genetický základ.

7 ZÁVĚR

Obecně jsou diskrétní znaky badateli považovány za velmi dobrý nástroj pro rozlišení vzájemných vztahů a historie populací. Vychází z předpokladu, že diskrétní znaky jsou převážně genetického původu. Současně se ale objevovaly studie zaměřené na vlivy, které by na výskyt těchto znaků mohly působit. Zájem se soustředil především na dědivost znaků. Velmi diskutovanými tématy jsou také vliv pohlavního dimorfismu, věku nebo deformací, které působí na expresi některých znaků. Velmi málo diskutovaným tématem jsou ale možné klimatické vlivy, které by na expresi znaků mohly působit.

Cílem této práce bylo prozkoumat možné klimatické vlivy, které by mohly působit na expresi diskrétních znaků. Hlavní pozornost byla věnována diskrétním znakům v souvislosti s krevním zásobením, kdy bylo zkoumáno, zda na diskrétní znaky působí prostředí skrze extrémní teploty a vlhkost. V druhé části byl sledován vliv nadmořské výšky. Jako materiál byla použita databáze diskrétních znaků na lebce od profesorky Nancy Ossenbergové, která čítá na 8016 jedinců z populací celého světa.

Z analýz výzkumu vztahu jednotlivých klimát vycházejících z analýzy MMD matrix je patrné, že frekvence znaků je u populací z daných klimatických kategorií variabilní. Přičemž jednotný vzorec pro sledování klimatického vlivu zde není patrný. Jedinou výjimku tvoří výběr typických populací z daných klimát, kde je patrné, že frekvence výskytu znaků jsou odlišné napříč klimaty od tropického po polární. Zda je to způsobenou pouze biologickou distancí či klimatickým ovlivněním nelze specifikovat. Signifikantní výsledky vyšly právě při porovnání těchto dvou klimát při výzkumu závislosti na teplotě. U obou pohlaví se zde ukázaly významné rozdíly v distribuci znaků *foramen supraorbitale*, mnohočetné *foramen supraorbitale* a *foramen retromolare*, které se vyskytují více v polárních

oblastech. Vliv vlhkosti na frekvence diskrétních znaků se při porovnání suchého a tropického klimatu nepotvrdil.

Výsledky pro nadmořskou výšku neukazují významné rozdíly ve frekvencích u žen, navíc jedinci z vysokých nadmořských výšek u žen vykazují vysokou variabilitu ve frekvencích znaků. Významné rozdíly vyšly pouze u porovnání vyšších a nižších nadmořských výšek u mužů, a to u znaků *foramen supraorbitale*, mnohočetné *foramen mentale* a zdvojený *canalis opticus*.

Klimatické ovlivnění diskrétních znaků souvisejících s cévním zásobením vyšlo v obecné rovině nejednoznačné. Významné vlivy byly prokázány u konkrétních znaků. Pravděpodobné klimatické ovlivnění lze vysledovat u populací z polárního prostředí na které působí selekční tlak vzhledem k extrémnímu prostředí. Výzkum diskrétních znaků je ale nutné doplnit o hlubší poznání jednotlivých diskrétních znaků a mechanismy působící na jejich expresi tak, aby jejich využití ve fylogenetických studiích bylo nejefektivnější a omezil se možný vliv pohlaví, věku, deformací a prostředí.

8 SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY A PRAMENŮ

Alkorta-Aranburu, G.; Beall, CM.; Witonsky, DB.; Gebremedhin, A.; Pritchard, JK.; Di Rienzo, A. 2012. *The Genetic Architecture of Adaptations to High Altitude*. PLoS Genet

Allen SL. 1877. *The Influence of Physical Conditions in the Genesis of Species*. Radical Review 1:108–140.

Alt, KW., Pichler, S., Vach, W., Huckenbeck, W., Stloukal, M. 1996. *Early Bronze Age family burial from Velké Pavlovice. Verification of Kinship Hypothesis by Odontologic and other Nonmetric Traits*. Journal of Comparative Human Biology 46: 256–266.

Alt, K.W. 1997. *Odontologische Verwandtschaftsanalyse*. G. Fischer, Stuttgart.

Beall, CM., 2000. *Tibetan and Andean Patterns of Adaptation to High-altitude hypoxia*. Human Biology. 72, 201–228.

Beall, CM. 2006. *Andean, Tibetan and Ethiopian Patterns of Adaptation to High-Altitude Hypoxia*. Integrative and Comparative Biology 46:18-24.

Beall, CM. 2007. *Detecting Natural Selection in High-altitude Human Populations*. Respiratory Physiology and Neurology 158: 161-171.

Beall, CM. 2007a. *Two Routes to Functional Adaptation: Tibetan and Andean High-altitude Natives*. Proceedings of the National Academy of Sciences 104:8655-8660.

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

Bergmann C. 1847. *Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse*. Göttinger Stud 1:595–708.

Berry, AC.; Berry, RJ. 1967. *Epigenetic Variation in the Human Cranium*. Journal of Anatomy 101: 361-379.

Berry, AC. 1975. *Factors Affecting the Incidence of Non-metrical Skeletal Variants*. Journal of Anatomy 120: 519-535.

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.

Bleuze, MM.; Wheeler, SM; Dupras, TL.; Williams, LJ.; Moito, JE. 2014. *An Exploration of Adult Body Shape and Limb Proportions at Kellis 2, Dakhleh Oasis, Egypt*. American Journal of Physical Anthropology 153:496-505.

- Bruner E. 2014. *Functional Craniology, Human Evolution, and Anatomical Constraints in the Neanderthal Braincase*. In: Akazawa et al. (eds.). *Dynamics of Learning in Neanderthals and Modern Humans Volume 2: Cognitive and Physical Perspectives, Replacement of Neanderthals by Modern Human Series*. Springer Japan.
- Brůžek, J. 2002. *A Method for Visual Determination of Sex, Using the Human Hip Bone*. *American Journal of Physical Anthropology* 117:157-168.
- Brutsaert, T.D., Parra, E.B., Shriver, M.D., Gamboa, A., Rivera-Chira, M., Leon-Velarde, F., 2005. *Ancestry Explains the Blunted Ventilatory Response to Sustained Hypoxia and Lower Exercise Ventilation of Quechua Altitude Natives*. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 289, R225–R234.
- Buikstra, JE.; Ubelaker, DH. 1994. *Standarts for Data Collection from Human Skeletal remains*. Proceedings of a Seminar at The Field Museum of Natural History, Arkansas Archeological Survey Research Series No. 44:85-93.
- Cardona, A.; Pagani, L.; Antao, T.; Lawson, D.; Eichstaedt, Ch.; Yngvadotir, B.; Than Shwe, MT.; Wee, J.; Romero, IG.; Raj, S.; Metspalu, M.; Villems, R.; Willerslev, E.; Tyler-Smith, Ch.; Malyarchuk, BA.; Derenko, MV.; Kivisild, T. 2014. *Genome-Wide Analysis of Cold Adaptation in Indigenous Siberian Populations*. *PLoS ONE* 9(5): e98076.
- Carson, EA. 2006. *Maximum-Likelihood Variance Components Analysis of Heritabilities of Cranial Nonmetric Traits*. *Human Biology* 78: 383-402.
- Çirak,A.; Arihan, SK.; Erkman, AC; Çirak, MT. 2014. *Epigenetic Feature sof Human Skulls from Datça-Burgaz Excavations*. *Mediterranean Archaeology and Archaeometry* 14 (1): 13-24.
- Coppa, A., Cucina, A., Mancinelli, D., Vargiu, R., Calcagno, JM. 1998. *Dental anthropology of Central-Southern, Iron Age Italy: the evidence of metric versus nonmetric traits*. *American Journal of Physical Anthropology*107: 371–386.
- Corrucini, RS. 1974. *An Examination of the Meaning of Cranial Discrete Traits for Human Skeletal Biological Studies*. *American Journal of Physical Anthropology* 40: 425-446.
- 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.
- Del Papa, MC.; Perez, SI. 2007. *The Influence of Artificial Cranial Vault Deformation on the Expression of Cranial Nonmetric Traits: Its Importance in the Study of Evolutionary Relationships*. *American Journal of Physical Anthropology* 134:251-262.

- Deol, MS. 1954. *Genetical Studies on the Skeleton of the Mouse XIV. Minor Variants of the Skull*. Journal of Genetics 53:498.
- DiGangi EA., Moore MK. 2013. *Research Methods in Human Skeletal Biology*, Academic Press, Oxford.
- Eroğlu, S. 2008. *The Frequency of Metopism in Anatolian Populations Dated From the Neolithic to the First Quarter of the 20th Century*. Clinical Anatomy 21:471-478.
- Evtsev, A.; Cardini, Al.; Morozova, I.; O'Higgins, P. 2014. *Extreme Climate, Rather than Population History, Explains Mid-facial Morphology of Northern Asians*. American Journal of Physical Anthropology 153:449-462.
- Falk, D. 1986. *Evolution of Cranial Blood Drainage in Hominids: Enlarged Occipital/ Marginal Sinuses and Emissary Foramina*. American Journal of Physical Anthropology 70:311-324.
- Favret, F.; Richalet, JP. 2007. *Exercise and Hypoxia: The Role of the autonomic Nervous System*. Respiratory Physiology & Neurobiology 158: 280-286.
- Ferembach, D.; Schwindevski, I.; Stloukal M. 1980. *Recommendations for Age and Sex Diagnose of Skeleton*. Journal of Human Evolution 9:517-549.
- 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, PN.; Perez, I.; Bernal, V. 2010. *Ontogeny of Robusticity of Craniofacial Traits in Modern Humans: A Study of South American Populations*. American Journal of Physical Anthropology 142:367-379.
- Grüneberg, H. 1952. *Genetical Studies on the Skeleton of the Mouse IV. Quasi-continuous Variations*. Journal of Genetics 51: 95.
- Grüneberg, H. 1955. *Genetical Studies on the Skeleton of the Mouse XV. Relations between Major and Minor Variants*. Journal of Genetics 53:515.
- Hainsworth, R.; Drinkhill, MJ. 2007. *Cardiovascular Adjustments for Life at High Altitude*. Respiratory Physiology & Neurobiology 158:204-211.
- Hancock, AM.; Witowsky, DB.; Alkorta-Aranburu, G.; Beall, CM.; Gebremedhin, A.; Sukernik, R.; Utermann, G.; Pritchard, JK.; Coop, G.; Di Rienzo, A. 2011. *Adaptations to Climate-Mediated Selective Pressures in Humans*. PLoS Genet 7 (4): e100137.
- Hanihara, T.; Ishida, AH. 2001b. *Frequency variations of discrete cranial traits in major human populations. I. Supernumerary ossicle variations*. Journal of Anatomy 198: 689-706.

- Hanihara, T.; Ishida, AH. 2001b. *Frequency variations of discrete cranial traits in major human populations. II. Hypostotic variations*. Journal of Anatomy 198: 707-725.
- Hanihara, T.; Ishida, AH. 2001c. *Frequency variations of discrete cranial traits in major human populations. III. Hyperostotic variations*. Journal of Anatomy 199: 251-272.
- Hanihara, T.; Ishida, AH. 2001d. *Frequency variations of discrete cranial traits in major human populations. IV. Vessel and nerve related variations*. Journal of Anatomy 199: 273-287.
- Hanihara, T. 2008. *Morphological Variation of Major Human Populations Based on Nonmetric Dental Traits*. American Journal of Physical Anthropology 136: 169-182.
- Hauser, G.; De Stefano GF. 1989. *Epigenetic Variants of the Human Skull*. Stuttgart: Schweizerbart.
- 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 288A:1225-1233.
- Hefner, JT. 2009 *Cranial Nonmetric Variation and Estimating Ancestry*. J. Forensic Sci. 54(5):985-995.
- 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.
- Holliday, TW. 1997. *Postcranial Evidence of Cold Adaptation in European Neandertals*. American Journal of Physical Anthropology 104: 245-258.
- Hubbe,M.; Hanihara T.; Harvati, K. 2009. *Climate Signatures in the Morphological Differentiation of Worldwide Modern Human Populations*. The Anatomical Record 292: 1720-1733.
- Huicho, L. 2007. *Postnatal Cardiopulmonary Adaptations to High-altitude*. Respiratory Physiology & Neurobiology 158:190-203.
- Cheverud, J.; Buikstra, J.;Twitchell, E. 1979. *Relationship between Non-metric Skeletal Traits and Cranial Size and Shape*. American Journal of Physical Anthropology 50, 191-198.

Cheverud, JM.; Buikstra, JE. 1981. *Quantitative Genetics of Skeletal nonmetric traits in the Rhesus macaques on Cayo Santiago. II. Phenotypic, genetic and environmental correlations between traits*. American Journal of Physical Anthropology 54, 51-58.

Cheverud, JM.; Buikstra, JE. 1982. *Quantitative Genetics of Skeletal Nonmetric Traits in the Rhesus Macaques on Cayo Santiago. III. Relative heritability of skeletal nonmetric and metric traits*. American Journal of Physical Anthropology 59: 151-155.

Irish, JD. 2010. *The Mean Measure of Divergence: Its Utility in Model-Free and Model-Bound Analyses Relative to the Mahalanobis D² Distance for Nonmetric Traits*. American Journal of Human Biology 22:378-392.

Ishida, H.; Dodo, Y. 1993. *Nonmetric Cranial Variation and the Populational Affinities of the Pacific Peoples*. American Journal of Physical Anthropology 90:49-57.

Ishida, H.; Dodo, Y. 1997. *Cranial Variation in Prehistoric Human Skeletal Remains From the Marianas*. American Journal of Physical Anthropology 104:399-410.

Kaur, J.; Srivastava, D.; Singh, D; Raheja, S. 2012. *The Study of Hyperostotic Variants: Significance of Hyperostotic Variants of Human skulls in Anthropology*. Anatomy & Cell Biology 45:268-273.

Khudaverdyan, AY. 2012. *Nonmetric Variation in Human Skeletal Remains from the Armenian Highland: Microevolutionary Relations and an intergroup analysis*. European Journal of Anatomy 16 (2): 134-149.

Kohn, LAP. 1991. *The Role of Genetics in Craniofacial Morphology and Growth*. Annual Review of Anthropology 20:261-278.

Konnigsberg, LW.; Kohn, LAP.; Cheverud JM. 1993. *Cranial Deformation and Nonmetric Trait Variation*. American Journal of Physical Anthropology 90: 35-48.

Köppen, W., 1884: *Die Wärmezonen der Erde, nach der Dauer der heissen, gemässigten und kalten Zeit und nach der Wirkung der Wärme auf die organische Welt betrachtet* (The thermal zones of the earth according to the duration of hot, moderate and cold periods and to the impact of heat on the organic world). – Meteorol. Z. 1 : 215–226. (translated and edited by Volken E. and S. Brönnimann. – Meteorol. Z. 20 (2011), 351–360).

Kottek, M.; Grieser, J.; Beck, Ch.; Rudolf, B.; Rubel, F. 2006. *World Map of the Köppen-Geiger Climate Classification Updated*. Meteorologische Zeitschrift 15 (3): 259-263.

- Lovejoy, CO. 1985. *Dental Wear in the Libben Population: Its Functional Pattern and Role in the Determination of Adult Skeletal Age at Death*. American Journal of Physical Anthropology 68:47-56.
- 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. *Heriability of Human Cranial Dimensions: Comparing the Evolvability of Different Cranial Regions*. Journal of Anatomy 214: 19-35.
- Moore, L.G., 2001. *Human Genetic Adaptation to High Altitude*. High Altitude Medical Biology 2, 257–279.
- Moore, L.G., Shriver, M., Bemis, L., Hickler, B., Wilson, M., Brutsaert, T.D., Parra, E., Vargas, E., 2004. *Maternal Adaptation to High-altitude Pregnancy: an Experiment of Nature*. Placenta 25, S60–S71.
- Movsesian, AA. 2013. *Nonmetric Cranial Trait Variation and Population History of Medieval East Slavic Tribes*. American Journal of Physical Anthropology 152:495-505.
- Movsesian, AA.; Bakholdina, VY.; Pezhemsky, DV. 2014. *Biological Diversity and Population History of Middle Holocene Hunter-Gatherers from the Cis-Baikal Region of Siberia*. American Journal of Physical Anthropology 155:559-570.
- Nielsen, B.; Hales, JRS.; Strange, S., Christensen, NJ., Warberg, J.; Saltin, B. 1993. *Human Circulatory and Thermoregulatory Adaptations with Heat Acclimation and Exercise in a Hot, Dry Environment*. Journal of Physiology 460: 467-485.
- Nikita, E. 2012. *Sahara: Barrier or Corridor? Nonmetric Cranial Traits and Biological Affinities of North African Late Holocene Populations*. Journal of Physical Anthropology 147: 280-292.
- Nikita, E. 2015. *A Critical Review of the Mean Measure of Divergence and Mahalanobis Distances Using Artificial Data and New Approaches to the Estimation of Biodistances Employing Nonmetric Traits*. American Journal of Physical Anthropology 00:00-00.
- 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.
- Ossenberg, NS. 1970. *The Influence of Artificial Cranial Deformation on Discontinuous Morphological Traits*. American Journal of Physical Anthropology 33, 357-372.
- Ossenberg, NS. 1986. *Isolate Conservatism and Hybridization in the Population History of Japan: The Evidence of Nonmetric Cranial Traits*. In: Akazawa, T. - Aikens, C.M. (Eds.): Prehistoric Hunter-gatherers in Japan: New Research Method. University of Tokyo Press, Bulletin No. 27. pp. 199-215.
- Ossenberg, NS. 1992. *Native People of the American Northwest: Population History from the Perspective of Skull Morphology*. In: Akazawa, T.; Aoki, K.; Kimura, T. The Evolution and Dispersal of Modern Humans. Hokusen-sha Publishing Co., 493-530
- Ossenberg, NS. 1994. *Origins and Affinities of the Native Peoples of Northwestern North America: The Evidence of Cranial Nonmetric Traits*. In: Bonnicksen, R. - Steele, D.G. (Eds): Method and Theory for Investigating the Peopling of the Americas. Center for the Study of the First Americas, Oregon State University, Oregon. pp. 79-116.
- Ossenberg, NS. 2005. *Ethnogenesis in the Central and Eastern Arctic: A Reconstruction Based on Cranial Nonmetric Traits*. In: Stutherland, P.D. (Eds): Contributions to the Study of the Dorset Palaeo-Eskimos. Mercury Series, Archaeology Paper 167, Canadian Museum of Civilization. pp. 34-56.
- Ossenberg, NS. 2013. *Cranial Nonmetric Trait Database*. Kingston, Ontario, Canada: Nancy S. Ossenberg (producer). Queen's University Library, Data and Government Information Centre (distributor).
- Peel, MC.; Finlayson, BL.; McMahon, TA. 2007. *Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification*. Hydrology and Earth System Sciences Discussions. 4 (2):439-473.
- Perizonius, WRK. 1979. *Non-metric cranial traits: Sex Difference and Age Dependence*. Journal of Human Evolution 8, 679-684.
- Pilloud, MA.; Hefner, JT.; Hanihara, T.; Hayashi, A. 2014. *The Use of Tooth Crown Measurements in the Assessment of Ancestry*. Journal of Forensic Science 59 (6): 1493-1501.
- Prowse, TL.; Lovell, NC. 1996. *Concordance of Cranial and Dental Morphological Traits and Evidence for Endogamy in Ancient Egypt*. American Journal of Physical Anthropology 101, 237-246.

- Rae, TC.; Koppe, T.; Stringer, ChB. 2011. *The Neanderthal face is not Adapted*. Journal of Human Evolution 60:234-239.
- Raxter, MH. 2011. *Egyptian Body Size: a Regional and Worldwide Comparison*. Disertační práce: University of South Florida.
- Relethford, JH. 1994. *Craniometric Variation Among Modern Human Populations*. American Journal of Physical Anthropology 95: 53-62.
- Relethford, JH. 2010. *Population-Specific Deviations of Global Human Craniometric Variation from a Neutral Model*. American Journal of Physical Anthropology 142:105-111.
- Rhodes, J., 2005. *Comparative Physiology of Hypoxic Pulmonary Hypertension: Historical Clues from Brisket Disease*. Journal of Applicative Physiology 98, 1092–1100.
- Ricaut, FX.; Auriol, F.; von Cramon-Taubadel, N.; Keyser, Ch.; Murail, P.; Ludes, B.; Crubésy, E. 2010. *Comparison Between Morphological and Genetic Data to Estimate Biological Relationship: The Case of the Egyin Gol Necropolis (Mongolia)*. American Journal of Physical Anthropology 143:355-354.
- Richtsmeier, JT.; McGrath, JW. 1986. *Quantitative Genetics of Cranial Nonmetric Traits in Randombred Mice: Heritability And Etiology*. American Journal of Physical Anthropology 69:51-58.
- Richstmeier, JT. ; Cheverud, JM., Buikstra, JE. 1984. *The Relationship Between Cranial Metric and Nonmetric Traits in the Rhesus Macaques From Cayo Santiago*. American Journal of Physical Anthropology: 213-222.
- Roseman, ChC.; Weaver, TD. 2004. *Multivariate Apportionment of Global Human Craniometric Diversity*. American Journal of Physical Anthropology 125:257-263.
- Roseman, ChC. 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.
- Roseman, ChC. 2016. *Random Genetic Drift, Natural Selection, and Noise in Human Cranial Evolution*. American Journal of Physical Anthropology 00:00-00.
- 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.

- Sanderson, M. 1999. *The Classification of Climates from Pythagoras to Koeppen*. Bulletin of American Meteorological Society 80: 669-673.
- Saunders, SR. 1989. *Nonmetric Skeletal Variation*. In: Isçan, Y. M. - Kennedy, K. A. R. (Eds.): *Reconstruction of life from the skeleton*, 95-108. Alan R. Liss, New York.
- Saunders, SR.; Rainey, DL. 2008. *Nonmetric trait variation in the skeleton: abnormalities, anomalies, and atavisms*. In: Katzenberg, MA; Saunders, SR. 2008. *Biological Anthropology of the Human Skeleton*. Second Edition. John Wiley&Sons, Inc., 533-558.
- Schillaci, MA.; Irish, JD.; Wood, CCE. 2009. *Further Analysis of the Population History of Ancient Egyptians*. American Journal of Physical Anthropology 139:235-243.
- Sjövold, T. 1984. *A Report on the Heritability of Some Cranial Measurements and Non-metric traits*. In: van Vark, GN. ;Howells, WW. (eds.): *Multivariate Statistical Methods in Physical Anthropology*, 223-246. Reidel, Dordrecht (The Netherlands).
- Smith, H. 2009. *Which Cranial Regions Reflect Molecular Distances Reliably in Humans? Evidence from Three- Dimensional Morphology*. American Journal of Human Biology 21:36-47.
- Spence, MW. 1974. *Residential practises and the Distribution of Skeletal trans in Teotihuacán, Mexico*. Man (New Series) 9:262-273.
- Stuber,T.; Scherrer, U. 2010. *Circulatory Adaptation to Long-term High-altitude Exposure in Aymaras and Caucasians*. Progress in Cardiovascular Diseases 52:534-539.
- Sutter, RC.; Verano, JW. 2007. *Biodistance Analysis of the Moche Sacrificial Victims from Huaca de la Luna Plaza 3C: MatrixMethod Test of Their Origins*. American Journal of Physical Anthropology 132:193-206.
- Temple, DH.; Matsumura H. 2011. *Do Body Proportions among Jomon Foragers from Hokkaido Conform to Ecogeographic Expectations? Evolutionary Implications of Body Size and Shape among Northerly Hunter Gatherers*. International Journal of Osteoarchaeology 21:268-282.
- 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. 1978. *Bilateral Asymmetry of Human Skeletal Non-metric Traits*. American Journal of Physical Anthropology 49, 315-318.(abstrakt).
- Trinkaus, E. 2005. *Early Modern Humans*. Annual Review of Anthropology 34, 207–240.

- Torres-Rouff, Ch.; Knudson, KJ.; Hubbe, M. 2013. *Issues of Affinity: Exploring Population Structure in the Middle and Regional Developments Period of San Pedro de Atacama, Chile*. American Journal of Physical Anthropology 152:370-382.
- Ullinger, JM.; Sheridan SG.; Hawkey, DE.; Turner GCh II.; Cooley, R. 2005. *Bioarchaeological Analysis of Cultural Transition in the Southern Levant Using Dental Nonmetric Traits*. Journal of American Anthropology 128:466-476.
- Velemínský, P.; Dobisíková, M. 2005. *Morphological Likeness of the Skeletal Remains in the Central European Family from 17th to 19th Century*. Journal of Comparative Human Biology, vol. 56, no. 2: 173-196.
- Von Cramon-Taubadel, N.; Lycett, SJ. 2008. *Brief Communication: Human Cranial Variation Fits Iterative Founder Effect Model with African Origin*. American Journal of Physical Anthropology 136:108-113.
- Von Cramon-Taubadel, N. 2009. *Congruence of Individual Cranial Bone Morphology and Neutral Molecular Affinity Patterns in Modern Humans*. American Journal of Physical Anthropology 140:205-215.
- Von Cramon-Taubadel, N. 2011. *The Relative Efficacy of Functional and Developmental Cranial Modules for Reconstructing Global Human Population History*. American Journal of Physical Anthropology 146:83-96.
- Weaver, TD.; Roseman, ChC., Stringer, ChB. 2007. *Were Neanderthal and Modern Human Cranial Differences Produced by Natural Selection or Genetic Drift?*. Journal of Human Evolution 53:135-145.
- Wilson, Ch. 2010. *The Relationship between Size and Expression of Nonmetric Traits on the Human Skull*. The Arbutus Review No. 1: 81-97.
- Wood-Jones F. 1930. *The Non-metrical Morphological Characters of the Skull as Criteria for Racial Diagnosis*. Journal of Anatomy 65, 179.
- Wysocki, J.; Reymond, J.; Skarzynski, H.; Wróbel, B. 2010. *The size of selected human skull foramina in relation to skull capacity*. Folia Morphologica 65 (4): 301 – 308.
- Yavornitzky, VN. 2002. *A Test of Nonmetric Ancestry Determination in Forensic Anthropology: Should the Current Categorisations of Individuals of European Descent Be Reconsidered?*. Magisterská práce: Michigan State University.
- Young, AJ. 1996. *Human Adaptations to Cold Stress*. In: Shiraki, K.; Sagawa, S.; Yousef, MK. (eds). *Physiological Basis of Occupational Health: Stressful Environments*.: 53-67.

9 RESUMÉ

In the past, the attention had been paid to the non-metric traits mainly on the field of study of phylogeny of populations. Researchers considered the non-metric traits as a very good tool for the resolution of close relations and history of populations based on the assumption that non-metric traits are predominantly genetic in origin. At the same time, however, there had been studies focused on effects which might affect occurrence of these traits. Interest had focused mainly on heritability of non-metric traits. Greatly discussed topics had been also the influence of sexual dimorphism, age or artificial cranial vault deformations that act on the expression of some traits.

Very little discussed topic is the possible effect of the climate that could act on the expression of non-metric traits. The study of cranial morphology is far more focused on research into climate impact on the size and shape of the human skull using craniometric traits, where the impact of climate has been confirmed especially for populations living in extreme conditions.

The aim of this thesis is to explore the possible climatic influences that might affect the expression of non-metric traits. The main attention is paid to the study of non-metric traits related to a vascularisation of the human skull. The thesis examined two hypotheses. First, it examined the influence of a temperature and a humidity on the non-metric traits. The second part follows the effects of conditions at high altitudes.

Cranial non-metric trait database created by Professor Nancy Ossenbreg of Queen's University has been used as a research material. The database contains data collected from 8016 individuals from populations across the world. Only adults individuals have been chosen for the purpose of this thesis. Males and females have been examined separately, because

there had been identified significant differences in a frequency of non-metric traits.

Statistical method Mean Measure of Divergence (MMD) has been used for a research of relations between climates and populations and to identify the differences in frequency of non-metric traits the Fisher exact test has been used.

The results in the first part relating to the climate impact are in general ambiguous. While comparing the climates based on MMD matrix, it is evident that the frequency of the occurrence of the non-metric traits in populations is variable. It is not possible to identify a single formula for the distribution of individual climates in environments. The only exception is the selection of populations from individual environments for males. Here, the results suggest a gradual change in the frequency of non-metric traits across the climates, from a tropical to an arctic. Moreover, these two climates, tropical and arctic, are characterized by minimal overlap in all graphs. The question remains, whether it is caused only due to climatic conditions or due to the biodistance. Greatly significant results came comparing the two climates during the research of the temperature dependence. Both sexes have shown notable differences in the distribution of traits of *foramen supraorbitale*, *multiple supraorbitale foramen* and *foramen retromolare* which occur more in the polar regions. While *sulcus frontalis* occur in tropical areas. The impact of humidity on the frequency of non-metric traits have not been confirmed during comparison of the arid and tropical climate.

Results in the second part related to the effects of conditions at high altitudes have shown great overlaps of all categories and distribution of populations within the categories was very variable. However, greatly significant differences appear when comparing individuals from high

altitudes to individuals from low altitudes, mostly in male population. Traits *foramen supraorbitale*, *multiple foramen mentale* and doubled *canalis opticus* (for both sexes) have a higher frequency at high altitudes.

Climate impact on group of non-metric traits associated with vascular system of the cranium have been in general ambiguous. Notable effects have been proven for specific traits. It is questionable to what extent this may be due to the climatic influences and to what extent to mutual biodistance of compared individuals. The research on the climate impact must be necessarily supplemented by a deeper understanding of individual traits and mechanisms that act on their expression.