

Západočeská univerzita v Plzni

Fakulta filozofická

Diplomová práce

**Rekonstrukce míry zátěže mezolitické populace z
lokality Sabaloka v kontextu subsistenční strategie**

Markéta Pešková

Západočeská univerzita v Plzni

Fakulta filozofická

Katedra antropologických a historických věd

Studijní program Antropologie

Studijní obor Antropologie populací minulosti

Diplomová práce

**Rekonstrukce míry zátěže mezolitické populace z
lokality Sabaloka v kontextu subsistenční strategie**

Markéta Pešková

Vedoucí práce:

Mgr. Lukáš Friedl, Ph.D.

Katedra antropologických a historických věd

Fakulta filozofická Západočeské univerzity v Plzni

Plzeň 2020

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

Plzeň, červenec 2020
Markéta Pešková

Poděkování

Především bych ráda poděkovala vedoucímu práce, Mgr. Lukáši Friedlovi, Ph.D, díky jehož ochotné a trpělivé spolupráci tato studie vznikla. Dále děkuji RNDr. Petru Velemínskému, Ph.D. za zpřístupnění použitého materiálu a RNDr. Petře Havelkové, Ph.D. za věcné připomínky ke kontextu použitého materiálu.

Obsah

Úvod.....	1
Biomechanická analýza dlouhých kostí	4
Funkční adaptace kosti.....	4
Charakter biomechanické zátěže	7
Subsistenční strategie a mobilita	9
Cíl práce.....	12
Kontext zkoumané populace	14
Jebel Sabaloka.....	14
Charakter zdejší krajiny	14
Zachovalost nálezů	18
Strava a životní prostředí.....	18
Materiál	24
Výběr vzorků.....	24
Sabaloka - Sphinx	24
Srovnávací soubory.....	24
Biomechanický kontext použitých souborů.....	26
Vysoká mobilita, nízká fyzická zátěž.....	26
Nízká mobilita, vysoká fyzická zátěž.....	27
Nízká mobilita, nízká fyzická zátěž	28
Střední Súdán	29
Metody	31
Výběr vzorku.....	31
Odhad věku.....	31
Identifikace patologií.....	32
Výběr metodologie zpracování dat	32
Průřezová geometrie.....	33
Sběr CT snímků	33
Úprava CT snímků	33

Rekonstrukce 3D modelů	34
Sběr dat	35
Standardizace parametrů.....	36
Biomechanická délka stehenní kosti.....	36
Průměr hlavice stehenní kosti.....	37
Odhad tělesné hmotnosti.....	37
Statistické zpracování	38
Výsledky.....	39
Procentuální CA.....	39
50 % délky kosti	39
80 % délky kosti	40
Sekční modulus	43
50 % délky kosti	43
80 % délky kosti	45
Tvarový index	47
50 % délky kosti	47
80 % délky kosti	48
Diskuze	53
Závěr.....	58
Seznam použité literatury	59

Seznam ilustrací

Obrázek 1. Zobrazení mechanismu funkční adaptace kosti.....	7
Obrázek 2. Zobrazení sil působících na kost.	8
Obrázek 3. Lokalita Sabaloka – Sphinx.	15
Obrázek 4. Oblast lokality Jebel Sabaloka.....	16

Seznam tabulek

Tabulka 1. Složení souboru Sabaloka - Sphinx.	24
Tabulka 2. Složení srovnávacích souborů.	26
Tabulka 3. Proměnné pro výpočet biomechanické délky	37
Tabulka 4. Distribuce hodnot procentuální CA pro 50 % délky stehenní kosti.	39
Tabulka 5. Výsledky Kruskal-Wallisova testu pro hodnoty procentuální CA pro 50 % délky kosti.....	40
Tabulka 6. Distribuce hodnot procentuální CA pro 80 % délky stehenní kosti.	41
Tabulka 7. Výsledky Kruskal-Wallisova testu pro hodnoty procentuální CA pro 80 % délky kosti.....	42
Tabulka 8. . Distribuce standardizovaných hodnot sekčního modulu	44
Tabulka 9. Výsledky Kruskal-Wallisova testu pro standardizovanou hodnotu sekčního modulu ($Z_p(s)$) pro 50 % délky kosti.	44
Tabulka 10. Distribuce standardizovaných hodnot sekčního modulu	46
Tabulka 11. Výsledky Kruskal-Wallisova testu pro standardizovanou hodnotu sekčního modulu ($Z_p(s)$) pro 80 % délky kosti.	46
Tabulka 12. Distribuce hodnot tvarového indexu (I_{ap}/I_{ml}) pro 50 %	48
Tabulka 13. Výsledky Kruskal-Wallisova testu pro hodnoty tvarového indexu (I_{ap}/I_{ml}) pro 50 % délky kosti.	49
Tabulka 14. Distribuce hodnot tvarového indexu (I_{max}/I_{min}) pro 80 %.....	50
Tabulka 15. Výsledky Kruskal-Wallisova testu pro hodnoty tvarového indexu (I_{max}/I_{min}) pro 80 % délky kosti.	51

Seznam grafů

Graf 1. Srovnání distribuce hodnot procentuální CA pro 50 % délky stehenní kosti mezi skupinami.....	41
Graf 2. Srovnání distribuce hodnot procentuální CA pro 80 % délky stehenní kosti mezi skupinami.....	43
Graf 3. Srovnání distribuce standardizovaných hodnot sekčního modulu ($Z_p(s)$) pro 50 % délky stehenní kosti mezi skupinami.....	45
Graf 4. Srovnání distribuce standardizovaných hodnot sekčního modulu ($Z_p(s)$) pro 80 % délky stehenní kosti mezi skupinami.....	47
Graf 5. Srovnání distribuce hodnot tvarového indexu (I_{ap}/I_{ml}) pro 50 % délky stehenní kosti mezi skupinami.....	50
Graf 6. Srovnání distribuce hodnot tvarového indexu (I_{ap}/I_{ml}) pro 80 % délky stehenní kosti mezi skupinami.....	52

Úvod

Oblast středního Súdánu dnes leží v suchém, polopouštním prostředí, ale od konce pleistocénu a během raného a středního holocénu byla celá oblast severní Afriky charakteristická vlhkými klimatickými podmínkami (Iacumin, Di Matteo, Usai, Salvatori, & Venturelli, 2016). Takové podmínky vedly v této oblasti k tvorbě množství sladkovodních jezer, a to zejména v oblastech, které jsou v dnešní době extrémně suché. Dlouhý proces vysoušení zdejší krajiny započal v období přibližně 8200 tis. let BP a dále prudce eskaloval v rozmezí 5000 – 4000 tis. let BP (Iacumin *et al.*, 2016; Alley, 2007; Weninger *et al.*, 2009).

Narozdíl od Blízkého Východu, Evropy a jihovýchodní Asie má oblast středního Súdánu svoje ekonomické, sociální a kulturní vývojové odlišnosti (Dittrich 2011). V oblasti Bílého Nilu byla chronologická sekvence rozdělena na periodu mezolitickou (11 – 7 tis. let BP), která je prozatímně charakterizována lovecko-sběračsko-rybářským způsobem života a relativní usedlostí obyvatelstva, a na periodu neolitickou (7 – 5 tis. let BP) (Hassan, 1986), která se vyznačuje širokým využitím domestikovaných zvířat a rozvojem pastevectví, které ale nebylo doprovázeno kultivací rostlin. V pozdějších neolitických fázích se u zdejších populací rozvíjí specializovaný pastoralismus a dochází ke zvyšování míry mobility a značné extensifikaci subsistenčních teritorií (Hackner, 2017; Caneva 2005). Ačkoliv problematika procesu neolitizace v oblasti severní Afriky je schematicky popsána (Andah, Okpoko, Shaw & Sinclair, 1993), její hlubší popis a interpretace zatím nejsou založeny na dostatku nesporných důkazů (Edwards 2004). Zároveň je zejména interpretace značného množství klíčových mezolitických nálezů z oblasti středního Súdánu do velké míry problematická nebo přímo ve sporu s novějšími nálezy (Buckley, Usai, Jakob, Radini, & Hardy, 2014; Iacumin *et al.*, 2016).

Kolem západního břehu Bílého Nilu v oblasti dnešního středního Súdánu se nachází velký soubor prehistorických lokalit (Linseele & Zerboni, 2018; Maritan *et al.*, 2018; Zerboni, 2011). Mezi tyto lokality patří i oblast Jebel Sabaloka, menší pahorkatina vulkanického původu, která leží asi 80 km severně od soutoku Modrého a Bílého Nilu (L. Suková, Varadzin, & Pokorný, 2014). Klimatické a geologické podmínky v této oblasti lze rozdělit do dvou kategorií. První z nich je oblast v údolí, která v minulosti zahrnovala sezonní, sladkovodní jezero. Druhou kategorií představují tzv. skalní

města v okolí tohoto údolí (Lisa *et al.*, 2012; Lenka Suková & Cílek, 2012b). Během raného a středního holocénu tyto dva typy krajiny představovaly odlišné ekosystémy s různým potenciálem subsistence a využití zdrojů (Lenka Suková & Cílek, 2012b). Zároveň celá vulkanická pahorkatina představuje oblast jediného zdroje vysoce kvalitních přírodních materiálů nezbytných pro výrobu kamenné industrie, což mělo prokazatelně během prehistorického období význam pro celou přilehlou oblast (Vail 1982). Této strategické významnosti odpovídá i hustota pozůstatků osídlení v této oblasti a v přilehlém okolí a to včetně nálezu mezolitického pohřebiště Sabaloka – Sphinx (Lenka Suková & Cílek, 2012b; Varadzinová *et al.*, 2015).

Jedním z častých cílů archeologických výzkumů zaměřených na minulé lidské populace je rekonstrukce subsistenčních systémů. Tento přístup se vyznačuje vysokou mírou interdisciplinarity, která při interpretaci větších nálezových celků využívá výsledky analýz fauny, flóry a odpadních materiálů v kombinaci s detailním rozbohem dostupného osteologického materiálu a analýzou technologií používaných zkoumanou populací (Weiss 2003; Weiss 2009). Materiální důkazy, které mohou indikovat typ stravy a prostředí jsou ale pro velmi staré populace vzácné. Zároveň zbytky potravy nalezené v archeologických pohřebních kontextech mají často symbolickou hodnotu, ne vždy tyto důkazy poskytují přímé a dostačující informace pro vytvoření rekonstrukce subsistenčních strategií dávných populací (Buckley *et al.*, 2014; Iacumin *et al.*, 2016; Maritan *et al.*, 2018). Proto je k rekonstrukci subsistenčních strategií konkrétní populace potřeba využít další metody.

Předpoklad mnoha bioarcheologických studií je takový, že kostní tkáň živočichů reaguje svojí plasticitou na mechanickou zátěž a odráží tak historii zátěže každého jedince. Zatímco archeologický kontext pokrývá velkou část možností obecné interpretace života minulých populací, analýza osteologického materiálu poskytuje množství přímých důkazů o aktivitě jedince na individuální úrovni a umožňuje tak pozorovat nejen detaily z životní historie jedinců, ale i intra a inter populační rozdíly v chování (Larsen, 1995; Larsen & Ruff; Larsen, Ruff & Kelly, 1995). V těchto souvislostech se hovoří o funkční adaptabilitě kostní tkáně (Ruff & Hayes, 1983; Wolff, 1986; Ruff, Holt & Trinkaus, 2006).

Novější studie některé aspekty tohoto široce uznávaného konceptu zpochybňují a poukazují na oblasti, kam je potřeba směřovat další a detailnější studie vztahu mezi

biomechanickou zátěží a morfologií kosti. Mezi důležité argumenty kritiky patří zejména otázka validity klinických studií podporujících tezi funkční adaptability kostní tkáně, otázka rozporu mezi genetickými a environmentálními determinanty morfologie kosti, otázka vztahu mezi in vivo měřením zátěže a faktickou strukturou kosti, otázka vlivu věku na funkční adaptabilitu kostní tkáně a dlouho přetrvávající otázka platnosti předpokladu o mechanicky ideální morfologii kosti (Bertram & Swartz, 1991; Lovejoy, McCollum, Reno & Rosenman, 2003; Lieberman, Polk & Demes, 2004). Ačkoliv byla většina těchto otázek do velké míry zodpovězena, zůstávají mezi nimi i nadále některé body, které je třeba při interpretaci výsledků zohlednit (Ruff, Holt & Trinkaus, 2006).

Přesto je biomechanická analýza jednou z nejčastěji využívaných metod pro rekonstrukci života minulých populací. Zpravidla v kombinaci se studiem osteoartritidy, traumat, dalších patologických nálezů a ostatních kosterních markerů pomáhá vytvořit detailní a často velmi přesnou představu o zdravotním stavu a způsobu života jedinců, jejichž ostatky byly pro takovou analýzu dostatečně zachovalé (Ruff & Hayes, 1983; Trinkaus & Ruff, 2012; Larsen, 1995, Bridges, Blitz & Solano 1992).

V bioarcheologii se běžně využívá vztahu mezi mechanickým působením a funkční adaptací kosti k rekonstrukci vzorců sídelní a subsistenční strategie. Pro tento účel byla vyvinuta metoda průřezové analýzy, s jejíž pomocí je možno vypočítat odolnost těla dlouhé kosti vůči kompresní, torzní nebo ohybové zátěži vztažené k různým osám (Nagurka & Hayes 1980). Pomocí interpretace takto vypočítaných parametrů lze zpětně rekonstruovat historii mechanické zátěže, která na konkrétní kost působila, popřípadě vytvořit interpretaci fyzické aktivity konkrétního jedince z kombinace parametrů více kostí (Bridges, Blitz & Solano 1992). Použití této metody se soustředilo na rekonstrukci fyzické aktivity a změn v subsistenční strategii minulých populací (Ruff & Hayes, 1983) a na srovnání mechanických parametrů dlouhých kostí anatomicky moderního člověka se staršími druhy homininů (Trinkaus & Ruff, 2012). V současné době se použití této metody koncentruje zejména na srovnání vlivu různých typů fyzické aktivity uvnitř i mezi různými osteologickými soubory (Cameron & Pfeiffer, 2014; Maggiano *et al.*, 2008; Sládek, Berner, & Sailer, 2006).

Biomechanická analýza dlouhých kostí

Tato práce je založena na biomechanickém přístupu, který aplikuje mechanické principy a dává je do kontextu principů biologických (Frankel & Burstein 1970, Pauwels, 1965). Analýza průřezové geometrie je metoda, která aplikuje teorii nosníků pro kvantifikaci mechanických vlastností dlouhých kostí, ze kterých lze předpovídat odolnost kosti v horizontálním průřezu a tím i směr a typ síly, která na kost primárně působí (Cameron & Pfeiffer, 2014; Macintosh, Pinhasi, & Stock, 2014). Informace o těchto vlastnostech se typicky získávají z jednotlivých snímků CT snímků, které zobrazují periosteální a endosteální kontury kosti. Jedním z nezbytných předpokladů, se kterým tato metoda pracuje, je princip funkční adaptace kosti (Ruff & Hayes, 1983; Wolff, 1986; Ruff, Holt & Trinkaus, 2006).

Funkční adaptace kosti

Základní anatomický tvar každé kosti se v případě absence mechanických vlivů tvoří na principu genetických faktorů a to včetně všech příslušných anatomických celků jako jsou kloubní spojení a dalších vazivových spojů potřebných k plnění opěrné funkce pohybové soustavy (Lanyon, 1982). Ve svém základním stavu ale kost samotná nemá mechanickou odolnost dostatečnou ke splnění těchto funkcí. Již během primárního vývoje kosti na celou pohybovou soustavu působí epigenetické faktory, které zajišťují optimální přizpůsobení každého jejího celku na vnější i vnitřní podmínky specifické pro každého jedince (Rubin, McLeod & Bain, 1990). Další ne-mechanické faktory působící na odolnost kosterní soustavy jedince jsou endokrinní vlivy, nebo složení stravy, a to jak ze strany matky během nitroděložního vývoje plodu, tak samotného jedince během další ontogeneze. Zvláště významnou roli v rámci složení stravy hraje například obsah dostupného vápníku ve stravě (Lanyon, Rubin & Baust, 1986).

Regulace tvaru kostní tkáně funguje v závislosti na relevantních stimulech (Lanyon, 1984). U dlouhých kostí je primárním stimulem zajištění odolnosti kosti vůči vlastní hmotnosti a vůči hmotnosti všech tkání, pro které tato kost tvoří oporu. Dalším stimulem je zajištění odolnosti kosti vůči mechanickým vlivům způsobeným svalovou činností, včetně tzv. safety faktoru, který zajišťuje odolnost kosti nad rámec běžné svalové činnosti v případě působení náhlé nárazové síly (Christen *et al.*, 2014;

Sample *et al.*, 2008). Tyto faktory se společně projevují jako mechanický stres působící na kostní tkáň ve formě deformace tkáně na buněčné úrovni (Currey, 1984). Tato forma stresu vyvolá v buňkách odezvu, která předá informaci osteoblastům a osteoklastům na povrchu kosti, které jsou pomocí zapojení dalších tělních systémů schopny dosáhnout morfologických změn kosti, které zmírní vliv mechanické zátěže a tedy i deformace tkáně na buněčné úrovni (Rubin & Lanyon, 1984).

Přímé měření obvyklé zátěže prováděné u řady různých kostí u několika živočišných druhů ukazují, že u kostí končetin většiny zkoumaných druhů se hodnoty pohybují v rozmezí 2000 – 4000 mc (microstrain) (Rubin & Lanyon, 1984). Toto mimo jiné ukazuje, že cílem morfologické konfigurace kosterní soustavy není pouze maximální redukce vlivu mechanického stresu na tkáň. Důvodem zde může být vysoká energetická náročnost procesu tvorby nové kostní tkáně, která není z dlouhodobého hlediska optimální ani potřebná (Mosley, 2000; Pearson & Lieberman, 2004; Ruff & Hayes, 1983). Většina kostí, jejichž hlavní funkcí je odolnost vůči kompresní zátěži tvořené vahou vlastního těla, je od své středové osy vychýlena zakřivením. Toto zakřivení zvyšuje vliv celkové mechanické zátěže na kost tím, že kromě kompresní zátěže přidává ještě zátěž v ohybu. Výsledné mechanické působení na kost v klidovém stavu je tahové v jedné rovině kosti a kompresní v opačné rovině kosti (Rubin & Clinton, 1990; Bertram & Biewener, 1988).

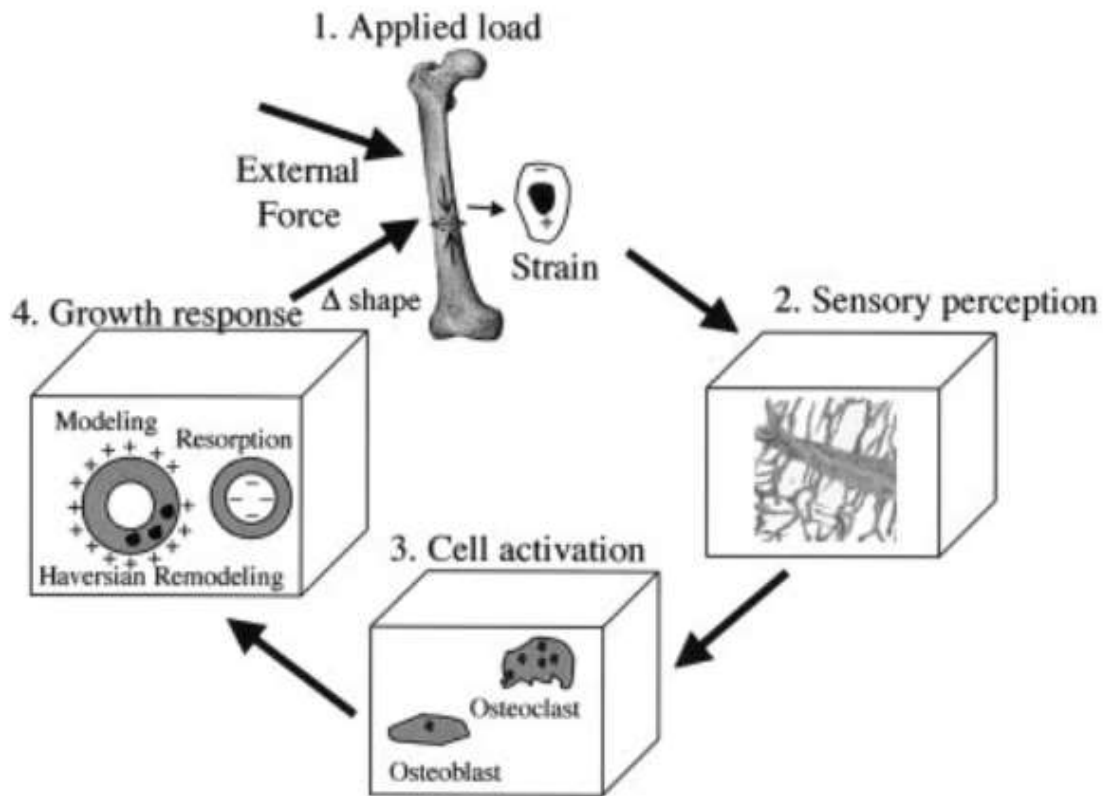
Zakřivení dlouhých kostí je pravděpodobně mechanismus, který zajišťuje předvídatelnost směru a rozložení mechanické zátěže kosti při co nejširším spektru činností (Rubin & Clinton, 1990; Bertram & Biewener, 1988). Ačkoliv je při zakřivení kosti celková míra působení mechanického stresu na kostní tkáň vyšší, při působení vnější síly z různých směrů se díky takovému tvaru konečná síla rozloží do předem stanovených úhlů, a to nezávisle na míře celkového zatížení, což umožní funkčně adaptivním mechanismům provést efektivní změnu morfologie kosti (Bertram & Biewener, 1988). Dlouhá kost bez zakřivení by sice byla schopna odolávat celkově vyšší míře kompresního zatížení, ale při náhlé změně úhlu působení síly by díky nepředvídatelnosti jejího rozložení velice snadno docházelo ke zlomeninám (Currey, 1984; Bertram & Biewener, 1988).

Na základě výsledků klinických studií (Mosley, 2000) lze potvrdit, že funkční adaptace kosti neprobíhá na základě dominantní aktivity, ale na základě

dominantního stimulu. Adaptivní odpověď proto neodráží celou historii fyzické aktivity jedince, ale pouze její malou i když důležitou složku. Tato složka velmi často zahrnuje kratší periody vysoké mechanické zátěže s neobvyklým prostorovým rozložením. Klinické studie navíc potvrzují, že počet takovýchto period může být relativně malý k tomu, aby vyvolal adaptivní reakci v kostní tkáni. Zároveň to ale znamená, že při kontrolovaných experimentech distribuce osteogenní reakce neodpovídá prostorové distribuci tkáně, která je absolutně nejvíce zatěžovaná, ale k nejrozsáhlejší adaptivní reakci naopak dochází v místech, kde dochází ke krátkodobému nejextrémnějšímu stresu (Mosley, 2000; Sample et al., 2008; Taaffe, Robinson, Snow, & Marcus, 1997). Tento proces do velké míry vysvětluje nepříznivé výsledky klinických studií, které pracují s mapováním redistribuce kostní tkáně při různých změnách fyzické zátěže. Takové experimenty pracují s opakujícími se cykly relativně vysoké zátěže, které ale v rámci mechanického stresu nevybočují z očekávaných mezí (Judex & Zernicke, 2000; Smith & Gilligan, 1989; Biewener & Bertram 1993). Naopak experimenty, během kterých dochází k výchytkám v míře fyzické aktivity, včetně nárazového zatížení lokálních oblastí kostry s vysokou mírou mechanického stresu, vykazují i odpovídající vysokou míru remodelace kostní tkáně (Taaffe, Robinson, Snow, & Marcus, 1997; Basse & Ramsdale, 1994; Kannus *et al.*, 1995; Fehling, Alekel, Clasey, Rector & Stillman, 1995).

Řada studií potvrzuje hypotézu, že prostorová matice složená z osteocytů a osteoblastů tvoří systém, který je výrazně citlivý na změny v mechanickém prostředí (Mosley, 2000). Zároveň z mnohých výzkumů vyplývá, že osteocyty na povrchu různých součástí kosterní soustavy mají odlišnou míru citlivosti vůči mechanickému stresu. U plochých kostí kalvy je například pozorována minimální míra remodelace v porovnání s kostmi volných končetin, a to i při změnách mechanické zátěže v průběhu experimentu (Sample et al., 2008). Tento rozdíl v citlivosti osteocytů na mechanickou zátěž pravděpodobně reflektuje různé typy funkcí u různých částí kostry v rámci celého podpůrného systému pohybové soustavy (Currey, 1984; Carter, 1984).

Dále teorie funkční adaptace kosti pracuje s předpokladem schopnosti kostní tkáně detekovat mechanickou zátěž a dále poslat podnět relevantním buňkám na povrchu kosti tak, aby tělo bylo schopno reagovat na rozložení této zátěže napříč strukturou kosti (Doty, 1981; Mosley, 2000).

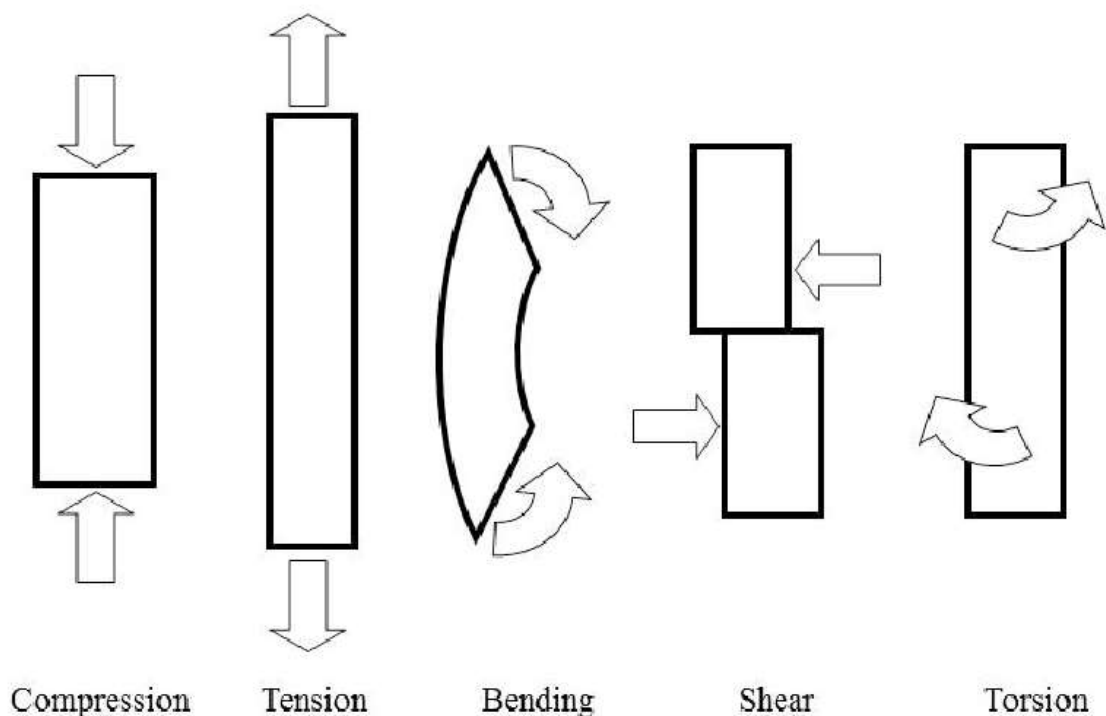


Obrázek 1. Zobrazení mechanismu funkční adaptace kosti. 1 – Působení mechanické zátěže na kost, 2 – Detekce mechanické zátěže na buněčné úrovni, 3 – Odeslání podnětu na povrchové buňky kosti, 4. Fyziologická reakce těla na působení mechanické zátěže. Převzato z Pearson & Lieberman (2004).

Charakter biomechanické zátěže

Analýza geometrických vlastností dlouhých kostí je založena na popisu distribuce kostní tkáně v různých bodech relevantních pro určitý typ pohybu. Při aplikaci této metody na osteologický materiál minulých populací lze zpětně rekonstruovat míru a typ zátěže, jíž byla tato populace běžně vystavována (Trinkaus & Ruff, 2012; Ruff, Holt & Trinkaus, 2006; Pauwels, 1965).

Za běžných podmínek existuje pět typů zátěže působících na kost jedince: kompresní zátěž, zátěž v tahu, zátěž v ohybu, zátěž ve smyku a zátěž ve zkrutu (obrázek 2).



Obrázek 2. Zobrazení sil působících na kost. Zleva: komprese, tah, ohyb, smyk, zkrutu. Převzato z Hentschel (2014).

Dlouhé kosti jsou nejodolnější vůči kompresní zátěži, která je z velké části určena hmotností vlastního těla (Yamada, 1970; Reilly & Burstein, 1975). Jelikož principy funkční adaptace kostní tkáně říkají, že kost má tendenci se remodelovat v reakci na působení síly, která zvyšuje riziko porušení integrity kostní tkáně, je to právě kompresní zátěž, která má na remodelaci kosti v reakci na stres nejmenší podíl. Naopak zátěž v ohybu a zátěž ve zkrutu do tohoto typu remodelace vstupují výrazněji (Yamada, 1970; Reilly & Burstein, 1975). Zároveň lze říci, že zátěž působící na kost smykem nebo tahem má větší šanci způsobit zlomeninu živé kosti (Ruff & Hayes, 1983). Z tohoto důvodu je při analýzách zátěže stehenních kostí kladen důraz na parametry odpovídající distribuci kostní tkáně kolem centroidu průřezu kosti.

Jedna z nejpoužívanějších metod srovnání relativní distribuce kostní tkáně jednotlivých řezů je vytvoření tvarového indexu. Tvarový index je tvořen poměrem dvou plošných momentů setrvačnosti vztažených na vzájemně kolmé osy (I_{max}/I_{min} nebo I_{ap}/I_{ml}). Obecně platí, že pro dosažení největší odolnosti kosti v ohybu pouze v jednom směru je potřeba distribuovat kostní tkáň v rovině osy ohybu. Tato

jednosměrná tvarová distribuce se projeví jako zvýšený tvarový index, a zároveň tedy snížená kruhovost průřezu kosti (Ruff & Hayes, 1983). Naproti tomu odolnost kosti ve zkrutu je závislá na kruhové distribuci kostní tkáně kolem centroidu. Optimální tvar kosti pro odolnost vůči zkrutu je tedy na průřezu kruhový. Kromě zátěže ve zkrutu lze kruhové distribuce kostní tkáně kolem centroidu dosáhnout i vzájemným působením zátěže v ohybu ve dvou na sebe kolmých rovinách, tedy např. ohybovou zátěží působící zároveň mediolaterálně a anteroposteriorně stejnou silou (Ruff & Hayes, 1983). Z těchto poznatků vyplývá, že pro interpretaci zátěže na základě průřezových parametrů konkrétního snímku je třeba znát celou zátěžovou konfiguraci dané kosti (Ruff & Hayes, 1983).

Při působení kompresní zátěže na hlavici stehenní kosti se tato kompresní síla přenáší na celou mediální část kosti, zatímco na část laterální působí odpovídající tahová zátěž. Studie působení zátěže in-vivo ukazují, že během lidské chůze je stehenní kost výrazně zatěžována anteroposteriorně a zároveň mediolaterálně. Teoretické modely navíc naznačují, že anteroposteriorní zátěž působící na kost se zvyšuje od proximální k distální části. Ohybová zátěž působící na stehenní kost během chůze potom dosahuje maxima v distální polovině kosti v blízkosti kolenního kloubu (Ruff & Hayes, 1983; Pauwels, 1965).

Subsistenční strategie a mobilita

Termín fyzická aktivita v sobě skrývá několik podkategorií, které odráží důležité body zaměření výzkumu. V případě této práce je důležité fyzickou aktivitu rozdělit na kategorie nejméně dvě, a to na mobilitu obecně, podmíněnou pravidelným pohybem v krajině na různé vzdálenosti, a ostatní fyzickou aktivitu, která zahrnuje všechny ostatní činnosti spojené se získáváním zdrojů a jejich zpracováním, případně výrobou nástrojů k jejich zpracování (Hard & Merrill, 1992).

Pro prehistorické populace je charakteristické velké zastoupení činností, které zahrnují značnou míru kompresní zátěže. Do této kategorie spadají téměř všechny činnosti prováděné vestoje a jízda na koni, velbloudu, oslu nebo jiných transportních zvířatech. Zároveň do stejné kategorie spadá většina zemědělských činností, zpracování a mletí obilovin (Gillette *et al.*, 2009, McMillan, 2014), ale i většina činností charakteristických spíše pro lovce-sběrače, jako je chůze, běh, kopání nebo

rytí v zemi, které mohou být svým projevem i efektem na kostní tkáň člověka velice podobné jako u zemědělců. U prehistorických populací tedy lze předpokládat, že velká část činností prováděných během každodenního života těchto lidí měly na morfologii kostní tkáně znatelný vliv (Ryan & Shaw, 2015).

Termín subsistenční strategie obecně označuje souhrn všech přístupů a metod využívaných skupinou lidí k získávání veškerých zdrojů potřebných k přežití (Cribb, 1991). Nejběžnější kategorizace subsistenčních strategií používaná napříč západními vědními obory je založena na principu využití různých způsobů získávání a využití živočišných a rostlinných zdrojů. Tato kategorizace rozděluje společnosti na lovecko-sběračské, pastevecké a zemědělské (Chang & Koster, 1986). Při používání těchto kategoriálních termínů je ale důležité si uvědomit, že se jedná o termíny obecné a generalizující, které nereflektují skutečnou podobu konkrétních, reálných společností, a to ani společností minulých. Také je zde důležité zmínit, že tyto různé subsistenční strategie nejsou vzájemně výlučné ani nemusí sami o sobě vypovídat o celkové míře fyzické zátěže konkrétní populace (Chang & Koster, 1986). Nicméně takovéto základní kategorie nabízí vodítko k pochopení základních principů fungujících napříč mnoha společnostmi a lze je využít při srovnávání a tvorbě analogií i v případech, kde etnografické pozorování zkoumané společnosti není možné.

V průběhu období holocénu došlo ve všech obyvatelných oblastech s výjimkou Austrálie k různé míře domestikace rostlin (Harris, 1989). Tato zvyšující se míra domestikace rostlin koreluje s redukcí mobility a výrazným nárůstem velikosti populací, a to zejména těch populací, u kterých se rozvinuly zemědělské techniky subsistence (Armelagos, Goodman, & Jacobs, 1991). Ze srovnání osteologického materiálu lovecko-sběračských populací a zemědělských populací jsou patrné vzorce zmenšující se míry diafyzární robusitivity a zvyšování míry diafyzární cirkularity dlouhých kostí dolních končetin (Ruff & Hayes, 1983; Temple, Auerbach, Nakatsukasa, Sciulli, & Larsen, 2008; Trinkaus & Ruff, 2012; Ruff, Holt & Trinkaus, 2006), což je spojováno se snižující se mírou mobility a fyzické aktivity těchto populací (Larsen, 1995; Ruff, Holt & Trinkaus, 2006).

Základní definice kategorie lovecko-sběračských populací předpokládá sběr divoce žijících druhů rostlin a lov divoké zvěře, s žádným nebo naprosto minimálním

záměrným zásahem do okolní krajiny. U takovýchto lovecko-sběračských populací se předpokládá různá míra sezónní mobility v krajině v závislosti na dostupnosti zdrojů potravy a vody v průběhu roku (Armelagos *et al.*, 1991; DINCAUZE, 1987; Tschauner, 1996).

Kategorie pasteveckých společností předpokládá jako primární zdroj obživy stáda domestikovaných zvířat. Mobilita v tomto případě souvisí především s potřebou obměny pastev a vodních zdrojů pro stáda. Míra takové mobility závisí na druhu domestikovaných zvířat a jejich specifických potřeb, velice často se ale jedná převážně o druhy vázané na travní porosty. Potřeba mobility v krajině potom závisí na rychlosti spásání a rychlosti obnovy porostu (Adriansen, 2005; Niamir-Fuller 1999; Turner 1999).

Kategorie zemědělství předpokládá kultivaci rostlin a záměrné zásahy do krajiny pro účely extenzivního či intenzivního pěstování těchto druhů. U zemědělských společností velmi často dochází k drastické redukci mobility v rámci krajiny. Zároveň je ale potřeba zmínit, že malá míra mobility nepodmiňuje zároveň i malou míru fyzické zátěže. Naopak je zde možné argumentovat, že míra celkové fyzické zátěže v minulých zemědělských společnostech se může vyrovnat, nebo dokonce přesahovat míru fyzické zátěže u pastevců či lovců-sběračů. Fyzická zátěž v rámci zemědělských společností nejčastěji souvisí s přípravou a obděláním orné půdy, péčí o plodiny, sklizní, uskladněním a následném zpravování primárních i vedlejších zemědělských produktů (Buckley *et al.*, 2014; Hard & Merrill, 1992).

Jak již bylo zmíněno výše, tyto tři základní kategorie subsistenčních strategií se vzájemně nevylučují. Naopak se u mnoha reálných populací objevují jednotlivé prvky z různých strategií a to více či méně nezávisle na sobě. Proto je možné vytvořit například kategorii usedlých lovců-sběračů (Murray, Schoeninger, Bunn, Pickering & Marlett, 2001), zemědělců zároveň využívajících lov divoké zvěře (Ingold, 1996), polousedlých lovců-sběračů (Jones, 2015) nebo lovců-sběračů-pastevců, kteří mění svoji strategii v závislosti na ročních obdobích a podmínkách (Richter & Noe-Nygaard, 2003). Zejména pastoralismus sám o sobě je velmi často sporná kategorie, protože reálné populace lovců-sběračů i zemědělců často využívají určitou měrou domestikovaných zvířat (Adriansen, 2005). Zároveň je obtížné odhadnout rozdíl v míře mobility u pastevců a lovců-sběračů, protože je z velké části závislá na

klimatických podmínkách, změn počasí a dostupnosti specifických zdrojů v průběhu roku nebo typu domestikovaných zvířat. Některé skupiny pastevců například běžně putují asi 4 km od svého sídliště pro napojení dobytka, v určitých obdobích ale tato vzdálenost může být až 9 km (Coppolillo, 2000). Zároveň lze i u lovecko-sběračských společností rozlišit dva typy mobility, a to vysokou sídlištní mobilitu, kde se celá skupina pravidelně přesouvá na větší vzdálenosti, nebo nízkou sídlištní mobilitu, kde se přesouvá pouze část skupiny a zbytek členů získává zdroje v okolí sídliště (Habu & Fitzhugh, 2000). Stejně sporné pravidlo může platit i u zemědělských společností, kde je zemědělská půda rozprostřená v krajině a zemědělec je tak nucen k vyšší míře mobility mezi jednotlivými poli (Hard & Merrill, 1992).

Některé studie prováděné mezi populacemi lovců-sběračů žijících v různých klimatických podmínkách ukazují, že distální segment dolní končetiny má oproti proximálnímu segmentu silnější korelaci s relativní odolností těla kosti vůči mechanické zátěži a mírou mobility, zatímco proximální segment silněji koreluje s typem klimatu (Stock 2006). Pokud ale bereme v potaz průřezové parametry, tvar průřezu těla v polovině délky stehenní kosti naopak oproti holenní kosti silněji koreluje s mírou mobility v krajině (Macintosh *et al.*, 2014; Marchi, 2008; Ruff & Hayes, 1983; Trinkaus & Ruff, 2012).

Různé strategie mobility představují řešení problému shromažďování členů populace a zdrojů do jednoho místa ve stejném čase, což vlivem obrovského množství kombinací různých podmínek a dalších vlivů, na které musí tato populace reagovat snižuje validitu jednoduchých a přímočarých modelů predikujících typ subsistenční strategie na základě míry mobility nebo naopak predikujících míru mobility na základě typu subsistenční strategie.

Cíl práce

Tato práce je založena na předpokladu, že mobilita a usedlost vytváří dva výrazně odlišné vzorce a to jak v parametrech průřezové geometrie dlouhých kostí dolních končetin, tak v archeologickém záznamu. Stejný argument platí i pro fyzickou zátěž spojenou s vertikálním pohybem typickým pro zemědělskou práci, nošení těžkých nákladů, nebo s vertikálním pohybem v krajině. Proto byly pomocí kombinace archeologického, klimatického a v případě srovnávacích materiálů i subsistenčního

kontextu vytvořeny tři základní modely charakteru zátěže, na základě kterých by bylo možné doplnit chybějící informace o konkrétní populaci.

První z těchto modelů předpokládá převahu celkové mobility nad usedlostí a zároveň relativně nízkou míru fyzické zátěže v populaci (Hard & Merrill, 1992). Takový model by odpovídal lovecko-sběračským populacím, které ke své obživě využívají relativně velký podíl zdrojů získaných ze zpracování lovené zvěře. Druhý model předpokládá převahu usedlosti nad mobilitou a zároveň vysokou míru fyzické zátěže spojené s produkcí a zpracováním zemědělských produktů a je dáván do souvislosti se zemědělským způsobem obživy (Cameron & Pfeiffer, 2014; Temple, Auerbach, Nakatsukasa, Sciulli, & Larsen, 2008) Poslední model předpokládá nízkou míru celkové mobility a zároveň relativně nízkou míru fyzické zátěže. Tento model je typický pro urbánní populace (Bathrellou, Lazarou, Panagiotakos, & Sidossis, 2007).

Cílem práce je vytvořit na základě srovnání s těmito předpokládanými modely obraz o míře mobility a fyzické zátěže mezolitické populace lokality Sabaloka – Sphinx. Výsledkem práce by měl být model mobility a fyzické aktivity specifický pro tuto populaci, který by bylo možné zařadit do kontextu již existujících teorií o její předpokládané subsistenční strategii.

Kontext zkoumané populace

Jebel Sabaloka

Jebel Sabaloka je menší skalnatá pahorkatina ležící v oblasti středního Súdánu asi 80 km po proudu od soutoku Modrého a Bílého Nilu. Pro rekonstrukci života minulých populací obývajících toto území má zvláštní význam nejméně ze dvou důvodů. Prvním důvodem je samotná morfologie krajiny, která kontrastuje relativně plochými pláněmi údolí středního Súdánu a malého skalního masivu z nich vystupujícího. Tento kontrast vytváří krajinu s potenciálním množstvím velmi diverzních mikroklimat a tedy i velkým množstvím subsistenčních strategií, které mohly být zdejšími populacemi využívány (L. Suková *et al.*, 2014; Lenka Suková & Cílek, 2012b). Druhým důvodem je vulkanický původ této pahorkatiny, který zajišťuje, že se v širší oblasti údolí středního Súdánu jedná o jediný zdroj vysoce kvalitních materiálů vhodných k výrobě kamenné industrie jako je rohovec rula, čedič, žula, nebo křemenitý pískovec. Materiály, které prokazatelně pocházejí z oblasti Jebel Sabaloka, se nacházejí na lokalitách celé provincie Khartoum (Lisa *et al.*, 2012; L. Suková *et al.*, 2014; Lenka Suková & Cílek, 2012; Vail, 1982). V roce 2009 byl v oblasti Jebel Sabaloka započat projekt Českého Egyptologického ústavu Univerzity Karlovy a Geologického ústavu Akademie věd České republiky. Tento projekt byl původně zaměřen na historii údolí Nilu, klimatické a environmentální změny v průběhu holocénu, osídlení oblasti minulými populacemi a jejich interakci se zdejším prostředím (Lisa *et al.*, 2012; L. Suková *et al.*, 2014; Lenka Suková & Cílek, 2012b, 2012a).

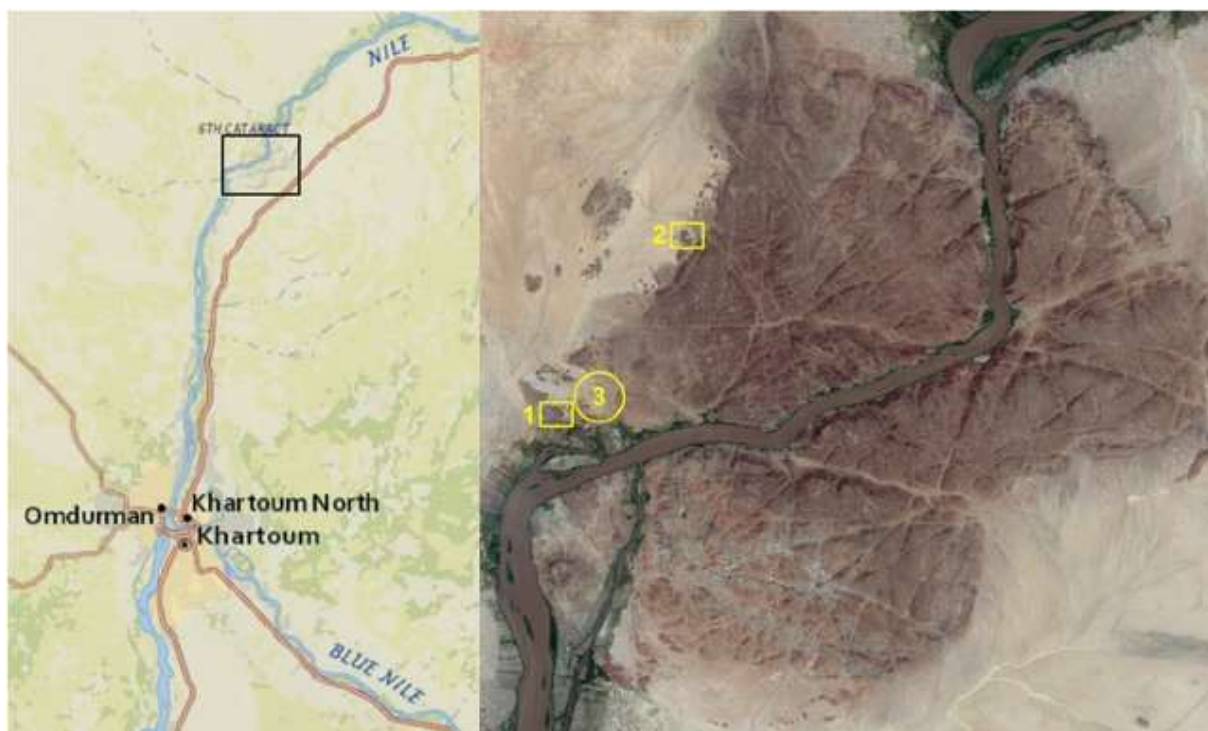
Charakter zdejší krajiny

Některé z prehistorických areálů se známkami osídlení v okolí pahorkatiny Jebel Sabaloka jsou umístěny na menších terasovitých plochách ve skalnatých svazích břehů Nilu. Charakteristikou většiny těchto lokalit je vstupní cesta směrem ke břehům řeky, která umožňuje přístup přímo k vodě. Navíc velká část těchto přístupů vykazuje ve svých stratigrafických vrstvách známky souvislých antropogenních depozitů, které byly interpretovány jako pozůstatek člověkem vytvořených přístupových cest. Tyto nálezy podporují teorii významné role, kterou řeka Nil hrála v životě zdejších

prehistorických populací (Lenka Suková & Cílek, 2012b). Oblast na jihozápadním okraji pahorkatiny Jebel Sahaba se zdá být jedním z nejhustěji osídlených regionů oblasti středního Súdánu v období mezolitu a neolitu. K hustému osídlení této oblasti mohl mimo jiné přispívat samotný charakter zdejší krajiny, jehož členitý povrch zahrnující množství různě vysokých teras a vyvýšenin v jinak bažinatém prostředí údolí středního Súdánu představoval ideální podmínky pro osídlení (Lenka Suková & Cílek, 2012b). Dále tento typ terénu poskytoval bezpečné a stabilní útočiště v krajině, která byla zejména v průběhu první poloviny holocénu hustě protkána sítí přírodních kanálů tvořených během pravidelných a intenzivních záplavových událostí způsobených změnami v objemu průtoku Nilu (Iacumin *et al.*, 2016; Lario, Sanchez-Moral, Fernandez, Jimeno, & Menendez, 1997; Macklin *et al.*, 2015).



Obrázek 3. Lokalita Sabaloka – Sphinx. Oblast se známkami osídlení je označena červeně. Převzato z Pacina (2015).



Obrázek 4. Oblast lokality Jebel Sabaloka. 1 – Sabaloka – Fox Hill, 2 – Sabaloka – Sphinx, 3 – prehistorické jezero. Převzato z Pacina (2015).

V celé oblasti bylo během průzkumu zaznamenáno celkem 138 lokalit se známkami lidské činnosti. Tyto lokality byly na základě datování keramiky a dalších povrchových nálezů zařazeny do období sahajícího od konce paleolitu až do recentní doby (L. Suková *et al.*, 2014; Lenka Suková & Cílek, 2012b).

Lokalita Sabaloka – Sphinx, ležící na západním okraji pohoří Jebel Sabaloka, je jedna z významných mezolitických lokalit středního Súdánu. Oblast se známkami prehistorického osídlení je situována na vyvýšené platformě rozdělené do celkem tří částí – jižní, střední a severní. Ve všech třech částech bylo nalezeno množství archeologických nálezů nasvědčujících osídlení lovecko-sběračskou populací v období zhruba 11 – 8 tis. let BP (Varadinová *et al.*, 2015). Většina mezolitických hrobů na lokalitě vykazuje podobnou míru zachovalosti a stejné vzorce pohřebního ritu (L. Suková *et al.*, 2014; Lenka Suková & Cílek, 2012b).

Počet pohřbů na lokalitě byl na základě četnosti pohřebních artefaktů ve výkopu 5 odhadnut na 400 – 450 (L. Suková *et al.*, 2014; Lenka Suková & Cílek, 2012b).

Pokud by tento odhad byl přesný, lokalita Sabaloka- Sphinx by představovala největší známé lovecko-sběračské pohřebiště datované před počátkem neolitizace severní Afriky (Lenka Suková & Cílek, 2012b). Množství artefaktů a ekofaktů této lokality bylo nalezeno v depozitech uložených v bezprostřední blízkosti neporušených lidských ostatků, což naznačuje, že se patrně jednalo o součásti pohřební výbavy (Varadzinová *et al.*, 2015). Na základě častého překryvu hrobových jam napříč stratigrafickými vrstvami bylo usouzeno, že využití lokality jakožto pohřebního areálu bylo kontinuální a trvalo pravděpodobně nejméně v rámci několika generací (Varadzinová *et al.*, 2015).

V místě některých hrobů byly navršeny malé až střední kusy žuly a větší kusy štípané industrie, především kamenných jader. Podobné kameny byly nalezeny v seskupeních po obvodu ostatních hrobových jam na periferních částí skeletů nebo překrývaly lidské ostatky v souvislé vrstvě (L. Suková *et al.*, 2014; Lenka Suková & Cílek, 2012b). Některé pohřby byly umístěny v superpozicích s narušením ostatních hrobových jam. S výjimkou jednoho pohřbu (B22), kde byl jedinec uložen v natažené poloze, byly jedinci uloženi ve skrčených pozicích bez jednotné orientace vůči světovým stranám. Některá těla byla orientována do pozice, kterou umožňoval charakter podloží v místě hrobové jámy, v jiných případech se předpokládá použití obvazů či jiných obalů pro udržení skrčené polohy těla (L. Suková *et al.*, 2014; Lenka Suková & Cílek, 2012b).

Jako pohřební výbava byly kategorizovány již zmíněné nálezy schránek nilských mlžů a dále několik korálků vyrobených ze skořápek pštrosích vajec. Za zvláštní zmínku stojí hrob jedince B24, který byl kromě převršené kamennou kupou umístěn v oblasti hlavy jedince větší kus červeného pískovce, drtící kámen, několik kusů štípané industrie a několik kostí hrocha (*Hippopotamus amphibius*). V kombinaci s morfologickou deformitou v oblasti ramenního kloubu tohoto jedince bylo usouzeno, že by se mohlo jednat o statusový pohřeb pravděpodobně lovce (L. Suková *et al.*, 2014). Další zajímavostí je nález dětského pohřbu s označením B19, kde bylo vyzvednuto celkem 14 korálků z červeného a zeleného kamene. V kombinaci s poznatky o chronologii ostatních lokalit v okolí (Arkell, 1953) se jedná o indicii, která naznačuje využívání tohoto pohřebiště i v období neolitu. Předběžné antropologické ohledání osteologických nálezů naznačuje, že se jedná o jedince různého věku a

různého pohlaví. Za zvláštní zmínku zde stojí značná rozmanitost v metrice zubů a charakteru jejich obrusu (L. Suková *et al.*, 2014; Lenka Suková & Cílek, 2012b; osobní komunikace s doktorkou Petrou Havelkovou).

Zachovalost nálezů

V oblasti středního Súdánu je pro téměř všechny prehistorické archeologické depozity charakteristická velmi špatná zachovalost, která představuje značné komplikace při exkavaci a interpretaci zdejších lokalit. Takováto nízká míra zachovalosti je do velké míry způsobena především častým a výrazným narušením depozitů, a to jak narušením působením antropogenních vlivů, tak narušením působení přírodních post depozičních vlivů (Iacumin *et al.*, 2016; Usai *et al.*, 2010; Varadzinová *et al.*, 2015).

V případě lokality Sabaloka – Sphinx nedošlo na rozdíl od mnoha jiných mezolitických lokalit této oblasti k antropogennímu narušení vrstev, ale jsou zde patrné známky komplikovaného a relativně výrazného narušení post depozičního (Varadzinová *et al.*, 2015). Zároveň začíná být klima celé oblasti středního Súdánu v období 5000 – 4000 tis. let BP aridní, což má negativní vliv na zachovalost zdejších osteologických materiálů (Iacumin *et al.*, 2016; Alley, 2007; Weninger *et al.*, 2009).

Strava a životní prostředí

Zatímco pre-mezolitické nálezy v oblasti středního Súdánu neobsahují dostatek dat vypovídajících o životních podmínkách těchto populací, období mezolitu bylo zejména v poslední době právě z tohoto hlediska středem intenzivního zájmu (Buckley *et al.*, 2014; Linseele & Zerboni, 2018; Maritan *et al.*, 2018; L. Suková *et al.*, 2014; Usai *et al.*, 2010; Varadzinová *et al.*, 2015).

Jedním faktorem prokazatelně spojujícím celou širší oblast středosúdánského údolí je významná role rybářství v subsistenční strategii zdejších populací, která je doložená přítomností značného množství různých druhů kostí sladkovodních ryb napříč mezolitickými lokalitami (Linseele & Zerboni, 2018; Maritan *et al.*, 2018). Dále jsou na mnoha lokalitách přítomny důkazy vypovídající o praktikování lovecko-sběračského způsobu života (Iacumin *et al.*, 2016).

Díky špatné zachovalosti nálezů a post-depozičnímu narušení mnoha lokalit mají archeobotanické důkazy často malou výpovědní hodnotu (Buckley *et al.*, 2014; Iacumin *et al.*, 2016). Přesto byly identifikovány některé využívané typy rostlin a barviv, z pravidla po ohledání vzorků častých nálezů kamenných drtičů. Tyto typy rostlin zahrnují například rody *Sorghum*, *Panicum*, *Echinochloa* nebo *Setaria* (Fuller & Smith, 2004). Tyto nálezy naznačují, že mezolitické populace prokazatelně zpracovávaly rostlinné produkty (Iacumin *et al.*, 2016).

Na významné mezolitické lokalitě Al Khiday byly provedeny izotopové analýzy zubního kamene (Buckley *et al.*, 2014), které kromě samotného typu potravy vypovídají o typu a minerálním složení využívaných vodních zdrojů a dalších indikátorech klimatických podmínek jako je například teplota vzduchu, množství dešťových srážek a vlhkosti vzduchu (Iacumin *et al.*, 2016). Výsledky této analýzy a jejich porovnání s výsledky stejné analýzy pre-mezolitické, neolitické a meroitické populace na stejné lokalitě poukazují na klimatické změny, spojené především s vysoušením a oteplením zdejší oblasti. Zatímco interpretace izotopových hodnot zubního kamene u pre-mezolitické a mezolitické populace lokality Al Khiday naznačuje silnou roli divoké lovené zvěře a kombinace C3 a C4 rostlin ve stravě těchto lidí, odpovídající výsledky zdejší neolitické a meroitické populace naznačují dominantní roli zejména kombinace C3 a C4 rostlin. Zároveň je při porovnání výsledků těchto analýz mezi lidmi a nálezy zvířecích kostí datovaných do odpovídajících období v této lokalitě patrné, že zdejší pre-mezolitická a mezolitická populace sdílela se zdejší faunou stejné vodní zdroje. Tento fakt by mohl naznačovat, že během těchto období byla voda ve zdejší krajině velmi snadno dostupná. Navíc homogenita hodnot izotopů kyslíku napříč celými pre-mezolitickými a mezolitickými vzorky naznačuje, že voda byla pro celou zdejší populaci čerpána ze stejného, neměnného zdroje. Tento fakt by odpovídal snížené mobilitě zdejších populací (Iacumin *et al.*, 2016). Porovnání výsledků izotopové analýzy zubního kamene mezi lidskými a zvířecími osteologickými nálezy datovanými do období neolitu a meroitu naopak naznačuje, že domestikovaná zvířata se živila dominantně C3 typem rostlin, zatímco ve stravě zdejší lidské populace hrály významnou roli i C4 rostliny. Hodnoty izotopů kyslíku v těchto obdobích odpovídají u lidí i u zvířat mnoha různým vodním zdrojům, což by mohlo naznačovat sníženou dostupnost vody

v průběhu roku a vyšší mobilitu zdejších lidí a domestikovaných zvířat v krajině (Iacumin *et al.*, 2016).

Klima dnešní severovýchodní Afriky je vlivem kombinace systému tlakových níží a sezónního pohybu tzv. ITCZ (Intertropical Convergence Zone) střídavě monzunové, s obdobím intenzivních dešťů v létě a obdobím sucha v zimě (Gasse, 2000; Gatto & Zerboni, 2015). V průběhu holocénu bylo klima povodí Nilu mimo jiné silně ovlivněno změnami ve směru proudění fenoménu El Niño (ENSO, El Niño Southern Oscillation), jehož působením docházelo ve zdejší oblasti ke střídání delších období velmi suchého a kratších období vlhkého podnebí (Gasse, 2000; Gasse, Chalié, Vincens, Williams & Williamson, 2008).

Na počátku holocénu byla většina území afrického kontinentu ve stavu tzv. AHP (African Humid period, cca 11000 – 5500 BP). Toto období bylo charakteristické častými a vydatnými srážkami, které umožňovaly výskyt četných přírodních zdrojů, včetně rozmanité vegetace a početných druhů zvířat (Linseele & Zerboni, 2018; Tierney & deMenocal, 2013). Zároveň je ale nutné podotknout, že toto období bylo zejména v některých částech Afriky více variabilní. V oblastech tehdejších sezónních jezer východní Afriky byla naopak zaznamenána data, která odpovídají nižším stavům vodního objemu v daných obdobích, než tomu bylo v obdobích pozdějších (Costa, Russell, Konecky & Lamb, 2014). V průběhu období středního holocénu (od cca 5500) docházelo k postupnému ústupu a snižování intenzity zdejších monzunových dešťů. Tento trend započal postupnou změnu klimatu, která již v období zhruba 2000 let BP přetvořila krajinu do dnešní podoby. Severní část údolí Nilu se stala supersuchou pouští a jižní část údolí Nilu byla přetvořena na suchou savanu (Honegger & Williams, 2015; Iacumin *et al.*, 2016; Woodward, Macklin, Krom, & Williams, 2008). Tyto klimatické změny přídruženě souvisí i s odpovídajícími změnami v objemu vodních toků Bílého a Modrého Nilu. V dnešní době je objem průtoku Modrého Nilu výrazně sezónní, zatímco objem toku Bílého Nilu zůstává v průběhu roku více konstantní. To znamená, že zatímco v deštném období je přínos objemu vody do hlavního toku Nilu souhrnem 68 % Modrého Nilu, cca 10 % Bílého Nilu a 22% řeky Atbara, v suchém období řeka Atbara zcela vysychá a poměr přínosu Modrého a Bílého Nilu do hlavního toku se obrací ve prospěch Bílého Nilu. Paleontologické data nasbíraná v této oblasti naznačují, že celkový objem vody celého tohoto systému byl v období AHP (African Humid Period, 13 – 5,5 tis. let BP)

proporčně vyšší, ale sezónní dynamika zůstala pravděpodobně z velké části stejná (Honegger & Williams, 2015; Woodward *et al.*, 2008). Tok Bílého Nilu má podél svého břehu asi 15 km dlouhý depoziční profil vypovídající o dynamice záplavové historie tohoto toku. Podél toku Modrého Nilu se nachází obdobný profil, který byl bohužel z velké části narušen intenzivní erozí. Nicméně radiokarbonové datování ukazuje, že během období holocénu docházelo opakovaně k periodám neobvykle silných záplavových vln. Na toku Modrého Nilu se jedná o události datované do 13,9 – 13,2 tis. let; 8,6 – 7,7 tis. let a 6,3 tis. let BP. Na toku Bílého Nilu jsou tyto události datovány na 14,7 – 13,1 tis. let; 9,7 – 9,0 tis. let; 7,9 – 7,6 tis. let; 6,3 tis. let; a 3,2 – 2,8 tis. let BP (Williams *et al.*, 2010; Williams & Nottage, 2006).

Díky celkově vyššímu objemu hladiny vody během AHP (African Humid Period) ve zdejších vodních tocích a většímu srážkovému úhrnu byla velká plocha krajiny údolí středního Súdánu během tohoto období pokryta sezónními bažinami a mokřady (Honegger & Williams, 2015; Gatto & Zerboni, 2015). Tomuto předpokladu odpovídají i časté nálezy fauny preferující vlhké klima datované do tohoto období (Linseele & Zerboni, 2018; Maritan *et al.*, 2018). Takový typ klimatických podmínek poskytuje velké množství různorodých přírodních zdrojů během všech fází roku, což mohlo v kombinaci se snadnou dostupností vodních zdrojů zdejším pre-mezolitickým a mezolitickým populacím umožnit subsistenční strategie zahrnující sníženou mobilitu v krajině. Některé studie tento předpoklad dávají do souvislosti s doklady rozvinuté produkce keramiky a častými nálezy drtících nástrojů především z mezolitického období (David & Salvatori, 2018; Usai *et al.*, 2010).

Jedním z prvků prolínajících se většinou mezolitických lokalit středního Súdánu je vysoké procento rybích kostí v celkových nálezech pozůstatků fauny. Nejvyšší procento je zaznamenáno na lokalitě Al Khiday, kde rybí kosti tvoří 98 % všech vyzvednutých a identifikovaných nálezů kostí ryb a savců. Tyto depozity jsou datovány do období přibližně 9 – 8 tis. let BP (Linseele & Zerboni, 2018). Některé výjimky z tohoto pravidla představují lokality Shaqadud, El Mahalab a 10–W–4 (0 %, 10 % a 15 % rybích kostí v celkovém souboru), které jsou spojovány s klimatickou událostí v období 10,2 tis. let BP (Thomas *et al.*, 2007). Tato událost představuje několik stovek let, během kterých prokazatelně došlo ke snížení celkového srážkového úhrnu v oblasti a pravděpodobnému snížení rozlohy zdejších mokřadů (Gatto & Zerboni, 2015). Další variabilita v procentuálním zastoupení rybích kostí

v celkových nálezech fauny na jednotlivých lokalitách v oblasti pravděpodobně souvisí s různou šířkou záplavových oblastí v okolí lokalit, sezónním osídlením a různou vzdáleností každé lokality k tehdejším vodním plochám (Linseele & Zerboni, 2018; Maritan *et al.*, 2018).

Napříč středosúdánskými mezolitickými lokalitami bylo identifikováno asi 25 rybích druhů. Většina souborů vyzvednutých v těchto lokalitách obsahuje rybí druhy vázané na otevřenou vodní plochu, zároveň na některých lokalitách tato skupina ryb dominuje (Linseele & Zerboni, 2018). Tento fakt má zvláštní kulturní význam. Zatímco rybaření v bažinaté krajině a v záplavových oblastech je technicky nenáročné a nevyžaduje téměř žádné komplikované metody (Van Neer, 2004), rybaření na otevřených vodních plochách jako jsou jezera nebo říční toky může být naopak velmi technicky složité a pravděpodobně vyžadovalo znalost výroby rybářských plavidel (Peters, 1995). Mezi doklady materiální kultury podporující tyto předpoklady patří například nález kamene s vyobrazením člunu, který byl nalezen na lokalitě Al Khiday a datován do období přibližně 9 tis. let BP, nebo několik nálezů kostěných harpun (Linseele & Zerboni, 2018).

Zbytek variability nalezených pozůstatků rybích druhů napříč mezolitickými lokalitami lze do velké míry vysvětlit různým prostorovým postavením jednotlivých lokalit vůči různým druhům vodních zdrojů. Jednou výjimkou je lokalita 10–W–4, kde dominují druhy ryb vázané na otevřené sladkovodní plochy (převážně *Lates niloticus*), ačkoliv v okolí lokality byly prokazatelně pouze mokřady (Linseele & Zerboni, 2018; Maritan *et al.*, 2018). Usedlý způsob života u lovecko-sběračských populací se často spojuje s lokální dostupností přírodních zdrojů v průběhu celého roku (Maritan *et al.*, 2018). Tento druh ryby se ale v tomto mokřadním typu krajiny nevyskytuje, proto bylo usouzeno, že byl loven pravděpodobně v toku Bílého Nilu a na lokalitu 10–W–4 transportován přes vzdálenost několika kilometrů (Linseele & Zerboni, 2018). Množství lovených ryb bylo do určité míry vázáno na sezónní dostupnost a mezolitické populace středního Súdánu pravděpodobně znaly některé techniky konzervace, což mohlo dále zvyšovat možnost relativně nízké mobility těchto populací v krajině (Iacumin *et al.*, 2016; Maritan *et al.*, 2018).

Tato hypotéza je podporována z velké části analogiemi založenými na dynamice dnešních lovecko-sběračských populací a dedukcí ze vztahu přírodního prostředí a

kulturní adaptace na takové prostředí (Van Neer, 2004; Sordoillet *et al.*, 2018). Přímých důkazů o technikách konzervace potravin a efektu znalosti těchto technik na demografii a subsistenční strategii konkrétních minulých populací je ale málo. Jednou z výjimek jsou výsledky mikromorfologické analýzy půdy a rybích kostí v jedné z odpadních jam lokality Al Khiday, jejíž obsah je datován do období zhruba 9 tis. let BP, které nasvědčují záměrnému nasolování různých druhů ryb pro dlouhodobé uskladnění (Maritan *et al.*, 2018).

Materiál

Výběr vzorků

Sabaloka - Sphinx

Vzorek použitý v této studii sestává z celkem 11 stehenních kostí, u kterých bylo možné provést spolehlivou rekonstrukci a odhadnout biomechanickou délku. Složení použitého souboru je uvedeno v tabulce 1. Informace o archeologickém a geologickém kontextu tohoto souboru byly převzaty z literatury (Lisa *et al.*, 2012; L. Suková *et al.*, 2014; Lenka Suková & Cílek, 2012b; Varadzinová *et al.*, 2015) a dále osobně konzultovány s doktorkou Petrou Havelkovou. Přístup k materiálu byl zprostředkován doktorem Lukášem Friedlem a doktorem Petrem Velemínským. Tento osteologický soubor je uložen v depozitáři Přírodovědeckého muzea v Praze Horních Počernicích.

Tabulka 1. Složení souboru Sabaloka - Sphinx.

	50%			80%		
	pravá	levá	celkem	pravá	levá	celkem
SBK	5	6	11	5	6	11

SBK – Sabaloka – Sphinx.

Srovnávací soubory

H. neanderthalensis: Pozdně pleistocénní soubor *H. neanderthalensis* pocházející z oblasti západní Eurasie. Datování tohoto souboru spadá do přelomu období MIS (marine isotope stage) 6 a MIS 5 pro vzorek Krapina a období MIS 3 pro Saint Cesaire 1 a Spy 2. Informace o tomto souboru a použitá data byla převzata z literatury (Trinkaus & Ruff, 2012).

Střední pleistocén: Středně pleistocénní soubor ostatků anatomicky moderního člověka pocházející z regionu jihozápadní Asie. Datováním tohoto vzorku odpovídá období MIS 5. Informace o tomto souboru a použitá data byla rovněž převzata z literatury (Trinkaus & Ruff, 2012).

Mladší paleolit: Soubor mladě paleolitických ostatků (MIS 2/1) anatomicky moderního člověka z pohřbů jižní, centrální a východní Evropy a ostatků z regionu jihozápadní a východní Asie. Minatogawa a Ohalo 2 datováním překračují poslední glaciální maximum, ale jejich tělesná robusticita a region původu odpovídají zbytku vzorku. Informace o tomto souboru a použitá data byla rovněž převzata z literatury (Trinkaus & Ruff, 2012).

Raný holocén: Soubor ostatků z regionu centrální Evropy. Datování tohoto vzorku odpovídá pozdnímu eneolitu, době bronzové a době železné. Tento osteologický soubor je uložen v depozitáři Přírodovědeckého muzea v Praze Horních Počernicích. Informace o souboru byla převzata z literatury (Friedl, 2013) a použitá data byla poskytnuta osobně doktorem Friedlem.

Jebel Sahaba: Soubor ostatků vyzvednutých ze středosúdánské lokality Jebel Sahaba. Datování odpovídá období Quadan (epipaleolit) cca 13740 +/- 600 let (Anderson, 1968). Informace o souboru byla převzata z literatury (Shackelford, 2007). Použitá data byla poskytnuta osobně doktorkou Laurou Shackelford.

Středověk: Tento soubor obsahuje celkem dva vzorky. Vzhledem k jejich podobné tělesné konstituci a předpokládané subsistenční strategii byly zařazeny do stejného souboru. První vzorek obsahuje ostatky vyzvednuté z pohřebiště Rajhrad ležícího v oblasti centrální Evropy. Ostatky jsou datované do období 9. – 10. století. Druhý vzorek obsahuje ostatky vyzvednuté z celkem čtyř pohřebních lokalit stejného regionu datovaných do období trvajících od konce 10. století do 14. století (každá z lokalit byla používána přibližně 200 let). Oba osteologické soubory jsou uloženy v depozitáři Přírodovědeckého muzea v Praze Horních Počernicích. Informace o souborech byla převzata z literatury (Friedl, 2013) a použitá data byla poskytnuta osobně doktorem Friedlem.

Novověk: Ostatky pocházející z celkem dvou lokalit ležících v centrální Evropě. První lokalitou je Opava-Pivovar, která je datována mezi druhou polovinu 16. století a rok 1789 (Kozák *et al.*, 2010). Druhá lokalita Poběžovice je předběžně datována do druhé poloviny 19. století. Tyto osteologické soubory jsou rovněž uloženy v depozitáři Přírodovědeckého muzea v Praze Horních Počernicích. Informace o souborech byla

převzata z literatury (Friedl, 2013) a použitá data byla poskytnuta osobně doktorem Friedlem. Složení všech srovnávacích souborů je uvedeno v tabulce 2.

Tabulka 2. Složení srovnávacích souborů.

	50%			80%		
	(n)			(n)		
	pravá	levá	celkem	pravá	levá	celkem
NEA	8	3	11	1	6	7
SP	4	0	4	3	1	4
MP	15	5	20	15	6	21
RH	20	25	45	20	25	45
JS			13			13
SS	38	108	146	38	108	146
NV	26	34	60	26	34	60
celkem	111	175	299	103	180	296

NEA - H. neanderthalensis, SP - Střední pleistocén, MP - Mladší paleolit, RH - Raný holocén, JS - Jebel Sahaba, SV - Středověk, NV - Novověk.

Biomechanický kontext použitých souborů

Biomechanická analýza dlouhých kostí využívá vztahu mezi mechanickou zátěží a distribucí kortikální kosti. Mechanická zátěž působí na kosti skrze funkční adaptaci kostní tkáně, která je distribuována kolem středové osy dlouhé kosti tak, aby byla zajištěna maximální odolnost v namáhaném směru za využití minimálního objemu kostní tkáně (Pauwels, 1965; Ruff & Hayes, 1983; Wolff, 1986; Ruff, Holt & Trinkaus, 2006).

Na základě těchto předpokladů lze ze vzorců distribuce kostní tkáně kolem středové osy kosti předvídat míru a směr dlouhodobé mechanické zátěže působící na konkrétní kost a v kombinaci s archeologickým a biomechanickým kontextem předvídat vzorce subsistenční strategie, fyzické zátěže a celkové mobility, které dominují v testované populaci.

Vysoká mobilita, nízká fyzická zátěž

V průběhu období pozdního pleistocénu a středního paleolitu byla pro lidské populace zásadní subsistenční strategie zahrnující velký podíl využití zdrojů získaných převážně ze zpracování těl divoce žijících savců (Gaudzinski-Windheuser & Niven, 2009; Starkovich, 2017). Takováto strategie odpovídá lovecko-sběračskému

způsobu života, kde významnou složku potravy zajišťuje lov především velkých druhů zvířat, u kterých je předpoklad vysoké návratnosti získané energie vůči energetickému výdeji potřebnému k lovu (Stiner, 2012; Discamps, 2014).

Přechod období středního a mladého paleolitu je znám pro významný demografický převrat, který započal příchodem anatomicky moderního člověka do oblasti Evropy a jeho interakcí se zdejšími populacemi neandrtálců, které v průběhu času zcela nahradil (Rendu *et al.*, 2019). Jedním z faktorů přispívajících k tomuto populačnímu nahrazení byly právě rozdíly v subsistenční strategii v kontextu měnících se přírodních podmínek. Tyto výkyvy v klimatu vytvořily ve svých extrémech dva typy prostředí. Prvním typem prostředí byly převážně zalesněné plochy s vysokou dostupností velké kořisti, druhým typem prostředí byly otevřené plochy s výskytem převážně malé kořisti (Carvalho, Peireira, & Manso, 2018; Orbach & Yeshurun, 2019; Stiner, 2012; Yeshurun, 2013; Dusseldorp, 2013).

U subsistenčních strategií využívající velkého podílu zdrojů získaných lovem divoké zvěře lze předpokládat relativně vysoká mobilita jedinců. Ačkoliv lov velké kořisti v zalesněném prostředí je na pohyb v krajině méně náročný než lov menší kořisti v otevřené krajině (Orbach & Yeshurun, 2019; Yeshurun, 2013; Dusseldorp, 2013), průřezové parametry obou skupin by měly vykazovat podobné hodnoty. Tomuto kontextu odpovídají skupiny *H. neanderthalensis*, Střední pleistocén a Mladší paleolit.

Nízká mobilita, vysoká fyzická zátěž

Zemědělská subsistenční strategie je primárně založena na kultivaci různých druhů rostlin a jejich dlouhodobém skladování. Tento typ subsistenční strategie vyžaduje výrazné zásahy do krajiny a následnou celkovou proměnu biotopu v zemědělsky využívaných oblastech (Hard & Merrill, 1992). U takto hospodařících společností lze předpokládat dlouhodobá a výrazná investice do kultivace a údržby těchto oblastí a celková provázanost populace s okruhem využívaného území, které je díky intenzitě využití podstatně menší, než území běžně využívané lovci-sběrači (Macintosh, Pinhasi & Stock, 2014). Logistická mobilita mezi zemědělskými populacemi je typicky menší, ačkoliv rezidenční mobilita může být mezi zemědělskými i lovecko-sběračskými populacemi na podobné úrovni. Dále je zde potřeba zmínit, že ačkoliv

celková míra mobility je velmi často mezi zemědělskými populacemi nižší, než mezi populacemi lovecko-sběračskými, obecná fyzická zátěž často vykazuje trend opačný (Macintosh, Pinhasi & Stock, 2014). Fyzická zátěž související primárně s obděláváním půdy a zpracováváním plodin působí na dlouhé kosti dolních končetin v jiných směrech, než zátěž související s dlouhodobým pohybem v krajině, která převažuje mezi populacemi lovců-sběračů.

Korelace mezi zemědělským způsobem obživy a usedlým způsobem života je dobře známá a statisticky podpořitelná. Murdock (1969) ve svých studiích vztahů mezi subsistenční strategií a vzorcem osídlení popsal celkem 322 různých populací, které byly primárně závislé na zemědělství a ze kterých celkem 307 bylo usedlých. Navzdory tomu některé studie upozorňují na možnost výrazného podhodnocování míry rezidenční mobility mezi zemědělskými společnostmi (Armelagos *et al.*, 1991; Hard & Merrill, 1992; Miller, Agarwal, Aristizabal, & Langebaek, 2018).

Usedlý způsob života souvisí primárně s produkcí nadbytku zdrojů v místě rezidence během delšího období, s potřebou a možnostmi dlouhodobého uskladnění zejména rostlinných zásob a s upevněním ekonomických i sociálních vazeb mezi populací lidí a zemědělsky využívanou půdou (Armelagos *et al.*, 1991; Hard & Merrill, 1992).

Různé formy a různá míra mobility má své opodstatnění v ekologických i klimatických a kulturních podmínkách a nelze jednoznačně spojovat konkrétní subsistenční strategii s celkovou mírou mobility. Toto tvrzení platí zejména v podmínkách, které vytvářejí na populaci tlak ve prospěch usedlosti a zároveň ve prospěch rezidenční mobility (Hard & Merrill, 1992; Sládek *et al.*, 2006; Temple *et al.*, 2008).

Nicméně u zemědělských společností bez výrazného využití technologií lze předpokládat převaha fyzické zátěže přímo spojené s péčí o půdu a se zpracováním plodin nad celkovou mobilitou populace. Tomuto kontextu odpovídají skupiny Raný holocén a Středověk.

Nízká mobilita, nízká fyzická zátěž

Studie zabývající se změnami v morfologii a robusticitě kostí dolních končetin u populací centrální Evropy nezjistily výrazné změny během příchodu od pozdního eneolitu k rané době bronzové. Toto zjištění naznačuje, že i vzorce mobility během

těchto dvou období byly velmi podobné (Sládek *et al.*, 2006; Ruff, Holt, Niskanen, *et al.*, 2012, Ruff, Holt, Niskanen, *et al.*, 2015) V následujících fázích vývoje v této oblasti ale přichází na řadu kulturní změny spojené s nástupem metalurgické výroby, intenzifikaci zemědělské výroby a vývojem nových technologií spojených s transportem nákladu a s obchodem, které měly nepochybně vliv na dlouhodobý vývoj vzorců mobility a fyzické zátěže zdejších populací (Macintosh *et al.*, 2014).

Ačkoliv nebyla zatím provedena žádná rozsáhlá, systematická studie zabývající se dopadem socioekonomických a technologických změn ve střední Evropě na průřezovou geometrii kostí dolních končetin, byly zjištěny dlouhodobé trendy v průběhu holocénu v oblasti Evropy, které vykazují postupné snižování mobility u zdejších populací. Dosavadní výzkumy naznačují zvyšování cirkularity průřezů dlouhých kostí dolních končetin zhruba od období 5 tis. let BP a snižování odolnosti vůči ohybu až do zhruba 2 tis. let BP. Během období středověku dochází u tohoto parametru k mírnému zvýšení (Ruff, Holt, Niskanen, *et al.*, 2012). Jiné studie zabývající se změnami adaptivních změn na kostech spojených se zemědělstvím ukazují výsledky silně ovlivněné kulturními a jinými faktory (Cameron & Pfeiffer, 2014; Marchi, 2008; Sládek *et al.*, 2006; Temple *et al.*, 2008).

S nástupem vyšší specializace výroby, technologického vývoje a urbanizace lze předpokládat, že ačkoliv některé společenské třídy obyvatel pravděpodobně vykazují míru fyzické zátěže a mobility podobné hodnotám zmíněných středověkých období, hodnoty většího podílu populace budou odpovídat velmi malé míře fyzické zátěže dolních končetin a malé míře mobility. Tomuto kontextu odpovídá skupina Novověk.

Střední Súdán

Během období mezolitu v celé oblasti středního Súdánu prokazatelně hrálo ve vývoji subsistenční strategie zdejších lidských populací významnou roli rybářství (Linseele & Zerboni, 2018; Maritan *et al.*, 2018). Toto tvrzení je podpořeno mimo jiné častými nálezy rybích kostí na mnohých mezolitických lokalitách v této oblasti (Linseele & Zerboni, 2018; Maritan *et al.*, 2018).

Dalším indikátorem složení stravy zdejších lidí jsou izotopové analýzy zubního kamene pre-mezolitických a mezolitických populací na lokalitě Al Khiday, jejichž výsledky odpovídají velkému podílu divoké zvěře a menšího podílu kombinace

rostlinných zdrojů typu C3 i C4. Takový podíl naznačuje, že tyto populace využívaly pro získávání potravy převážně lovecko-sběračské strategie (Iacumin *et al.*, 2016).

Z výsledků analýz izotopů kyslíku provedených napříč celou oblastí údolí středního Súdánu je patrné, že zdejší lidské i zvířecí populace v průběhu většiny období premezolitu a mezolitu dlouhodobě a konsistentně sdílely stejné vodní zdroje (Iacumin *et al.*, 2016; Macklin *et al.*, 2015). Tento fakt byl interpretován velmi snadnou dostupností vodních zdrojů a je uváděn jako jeden z argumentů podporující teorii snížené mobility zdejších lidských populací (Iacumin *et al.*, 2016). Dalším faktorem podporujícím tuto teorii jsou nálezy převážně fauny preferující velmi vlhké, mokřadní přírodní podmínky. Takové podmínky jsou typicky spojeny s hojnou dostupností různorodých rostlinných i živočišných zdrojů potravy během všech fází roku (Macklin *et al.*, 2015; Williams *et al.*, 2010; Woodward *et al.*, 2008). Dále jsou jako argument snížené mobility zdejších populací uváděny časté nálezy pálené keramiky a drticích nástrojů v míře, která není pro vysoce mobilní lovecko-sběračské populace běžná (David & Salvatori, 2018).

U prehistorických populací středního Súdánu se dlouhodobě předpokládá lovecko-sběračský způsob subsistence, kterému odpovídají rekonstrukce stravy a nálezy rybích kostí, zároveň ale lze předpokládat snížená mobilita zdejších populací díky sezónní dostupnosti vodních zdrojů ve zdejším prostředí. Do této kategorie byly zařazeny skupiny Sabaloka - Sphinx a Jebel Sahaba.

Metody

Výběr vzorku

Pro analýzu biomechanických parametrů byly vybrány stehenní kosti. Hlavním kritériem pro výběr jednotlivých kostí byla jejich celková zachovalost. Protože jsou pro rekonstrukci vzorců mobility relevantní průřezové snímky poloviny délky kosti a 80 % délky kosti, jsou do vzorku zahrnuty pouze kosti se zchovalou nebo spolehlivě rekonstruovatelnou střední částí kosti včetně oblasti ležící minimálně 1 cm distálně od malého trochanteru. Pro analýzu hodnot sekčních modulů (Z_p) byla dalším kritériem pro výběr zachovalost nejméně jednoho rozměru průměru hlavice stehenní kosti v jakékoliv orientaci. Vzhledem k malým rozdílům v symetrii dlouhých kostí dolních končetin byly ve vzorcích zahrnuty pravé i levé kosti (Ruff & Jones, 1981) s preferencí levých kostí ve všech případech, kde zachovalost kosti dovolila.

Odhad věku

Dovršení dospělosti znamená u každého známého druhu terminaci složitých ontogenetických procesů. Tyto procesy zahrnují absolutní i diferenční růst různých částí těla (Rendu, Renou, Soulier, *et al.*, 2019). Zatímco celkový vzorec růstu dlouhých kostí je u člověka podobný vzorci růstu kloubních spojení a celkové velikosti těla, průřezové rozměry dlouhých kostí vykazují vzorec odlišný. Křivka růstu průřezových dimenzí (především cortical area a second moment of area) vykazuje relativně pomalý nárůst během dětství a počátků adolescence a navazuje periodou rychlého růstu během druhé poloviny adolescence, která pokračuje až do rané dospělosti. Tento vzorec pravděpodobně představuje adaptaci dlouhých kostí na nárůst celkové hmotnosti těla, který vykazuje stejný trend. Díky těmto odlišným vzorcům růstu se u mladých jedinců (asi 9 – 13 let věku) zdají být kloubní spoje dlouhých kostí relativně robustní vůči rozměrům těla kosti v porovnání s odpovídajícími relativními rozměry u dospělých jedinců ve stejné populaci (Ruff, Walker & Trinkaus, 1994).

Z tohoto důvodu byly ze souboru lokality Sabaloka – Sphinx vybráni pouze dospělí jedinci. Kritérium pro výběr bylo určeno jako kompletní srůst všech epifýz dlouhých kostí.

Identifikace patologií

Další kritérium pro výběr jedinců ze souboru byla absence patologických projevů na kostře. Patologické projevy mohou ovlivnit ontogenetický vývoj jedince a celkovou strukturu kostní tkáně nebo mít negativní vliv na zachovalost kosti.

Výběr metodologie zpracování dat

Metoda digitalizace a vizualizace objektů vznikla jako reakce na potřebu využití neinvazivních metod v široké škále různých vědních oborů. Je vhodná zejména pro výzkum objektů, materiálů a struktur jinak nepřístupných (např. analýza mikrostruktur, vnitřních struktur materiálů nebo tkání, k modelaci či segmentaci chybějících nebo nežádoucích částí objektů, atd.). V antropologii tyto metody navazují na paleoradiologii, která využívá RTG záření k výzkumu kosterních nálezů a mumifikovaných těl, a to zejména těch výjimečně náchylných na poškození během manipulace. RTG snímání umožňuje zobrazit všechny vnější i vnitřní struktury objektu, bez potřeby s ním nějak výrazně mechanicky manipulovat (to znamená bez potřeby porušování kartonáží, odstraňování sedimentu, atd.). První využití RTG paprsků pro analýzu antropologických nálezů proběhlo již v roce 1895, tedy ve stejném roce, kdy byly RTG paprsky objeveny a popsány. Další vývoj zobrazovacích, analytických a transformačních metod probíhal ve spojení s rozvojem hlavně technických a medicínských oborů, což platí do velké míry i dnes.

Dnes se v antropologii a archeologii digitální záznam běžně používá k uchování nálezů v podobě 3D modelů, které mají výhodu především v tom, že nepodléhají prakticky žádné destrukci, lze s nimi manipulovat bez běžných fyzikálních omezení a bez rizika opotřebení nebo poškození nálezu. Samotný nález může být i během výzkumu uchován v bezpečných podmínkách a zároveň být analyzován virtuálně. Další výhodou digitálního záznamu nálezů je v relativně snadné dostupnosti tohoto záznamu. Na rozdíl od technických oborů není pro antropologii typické vytvářet

vlastní modely úplně bez základu. Snahou je spíše získat co nejvěrnější kopii reálného nálezu a dále s ním pracovat.

Pro analýzu parametrů průřezové geometrie je zvolena metoda zpracování dat získaných digitální analýzou CT snímků. Pro tyto účely existuje řada dostupných analytických nástrojů, které jsou často přímo součástí programů pracujících s 3D daty. Důležitou podmínkou pro hodnotu digitálního záznamu je zachování poměru proporcí objektu, dále má na kvalitu objektu vliv zejména rozlišení a míra detailu.

Metoda CT (Computed tomography) umožňuje zobrazení vnější i vnitřní morfologie objektu a všech prostorových souvislostí. Právě formou CT a mikro-CT snímkování lze ve velmi vysoké kvalitě zobrazit i struktury, které by jinak zůstaly zcela skryté (např. různé dutiny, malé praskliny, struktury spongiózy, otisky cév, atd.). Tyto struktury lze navíc virtuálně oddělit a analyzovat zcela samostatně, a to nejen navzájem od sebe, ale i od jiných materiálů (na stejném objektu lze např. oddělit a odlišit zbytky sedimentu, kostní tkáň, zbytky pryskyřice, zbytky textilií, apod.). Ve forenzní praxi lze také využívat stejnou techniku snímkování např. pro virtuální pitvu. Pro využití metody analýzy průřezové geometrie je zobrazení právně vnitřní morfologie snímané kosti zásadní.

Průřezová geometrie

Sběr CT snímků

Kosti jedinců souboru Sabaloka – Sphinx zařazené do této studie byly nasnímány doktorkou Petrou Havelkovou a doktorem Lukášem Friedlem za využití zdrojů nemocnice Na Homolce v Praze 5. Kosti byly nasnímány ve skupinách pomocí SIEMENS SOMATOM Definition flash. Tloušťka každého snímku je 0,6 mm s rozestupem 0,8 mm. Velikost voxelů je 0,29 mm³ a rozlišení snímků 3,41 pixelů na mm.

Úprava CT snímků

Nejprve byly jednotlivé kosti odděleny od sebe pomocí programu ImageJ, který je určený k práci s povrchovými daty i objemovými daty ve formě průřezových snímků. Tento program je volně dostupný a je vhodný pro práci s prahováním, převáděním

snímků do binární podoby nebo naopak do škály šedi, úpravu jasu a kontrastu a další. Hlavní výhodou tohoto programu je množství dostupných analyzačních nástrojů přímo určených pro osteologické záznamy. Ze snímků dokáže například automaticky měřit průřezové parametry (Rasband, 1997 – 2020). Pro snadnější manipulaci s daty byl každý snímek segmentován tak, aby byly zachovány všechny fragmenty příslušné kosti, ale celková plocha snímku obsahovala minimální objem prázdné plochy. Dále byly všechny snímky převedeny z původního formátu DICOM do formátu tiff (8 bitt). V dalším kroku byla standardizována šedá škála snímků pro optimální zřetelnost kontur i objemu kostní tkáně. V posledním kroku byly ze sekvencí odstraněny všechny prázdné snímky a u fragmentárních kostí byly jednotlivé zlomky odděleny od sebe pro účely další rekonstrukce.

Rekonstrukce 3D modelů

Rekonstrukce 3D modelů kostí byla provedena pomocí programu Amira Avizo (Amira Avizo v2019.1). Tento program je program určený k práci s objemovými i povrchovými daty bez potřeby průběžného exportu, což značně urychluje a zjednodušuje práci zejména s objemnými CT modely. Využití tohoto programu je poměrně náročné na technické zázemí. Je vyvíjen primárně pro technické a medicínské obory a přírodní vědy a dále se běžně používá v oborech, ve kterých je třeba analyzovat makro i mikrostruktury materiálů nebo tkání – např. v inženýrství, bioinženýrství, neurobiologii, vývoji elektroniky, chemii, fyzice, geologii. Dále se hojně využívá v archeologii nebo v paleontologii pro segmentaci při práci s fosilními nálezy, u kterých je nemožné nebo nežádoucí manuální odstranění sedimentu. Tento program dokáže precizně a detailně pracovat i s velmi špatně zachovalým osteologickým materiálem. Amira Avizo nabízí širokou škálu transformačních nástrojů určených k prostorové manipulaci s objekty, segmentaci, slepování, úpravám povrchu a textury, prahování, úpravě jasu a kontrastu, barevnému škálování a další práci s digitálními daty.

Pomocí programu Amira Avizo (Amira Avizo v2019.1) byly jednotlivé části fragmentárních kostí přiloženy k sobě za pomoci párových bodů tak, aby byla zrekonstruováno maximum struktury kosti ve zlomu a zároveň byla zcela zachována středová osa kosti. Zrekonstruované modely kostí byly převedeny zpět do sekvencí snímků ve formátu tiff. U fragmentů některých kostí nebyla z důvodu většího podílu

chybějících zlomků rekonstrukce věrohodně proveditelná. Jedná se zejména o některé fragmenty proximálních a distálních částí kostí, proto neměla tato fragmentace na analyzované parametry žádný vliv.

Sběr dat

Pro všechny použité kosti byl pomocí vizualizace v programu ImageJ (Rasband 1997 – 2020) a Amira Avizo (Amira Avizo v2019.1) vytyčen bod ležící 1 cm distálně od malého trochanteru stehenní kosti. Tento bod byl určen jako 80 % maximální délky kosti. Polovina délky kosti byla odvozena od stejného bodu. V případě sporného určení polohy malého trochanteru u méně zachovalých kostí byly pro zajištění spolehlivosti odhadu snímky dále porovnány s příslušnými kostmi uloženými v depozitáři Přírodovědeckého muzea v Praze Horních Počernicích. Následně byly u každé jednotlivé kosti určeny snímky odpovídající 80 % a 50 % maximální délky kosti v horizontálním průřezu.

U takto získaných snímků bylo pomocí programu ImageJ (Rasband, 1997 – 2020) upraveno prahování do binárního, černobílého formátu, kde černé části odpovídají kostní tkáni a menším zbytkům sedimentu a bílé části představují prázdná místa. Dále byly na základě vizuálního porovnání s odpovídajícími originálními snímky kosti, případně na základě porovnání se samotnou kostí, manuálně vysegmentovány zbylé části sedimentu a doplněny chybějící části kostní tkáně.

Pro výpočet potřebných parametrů byl použit plugin BoneJ verze stylroid-r7 pro program ImageJ. Tento plugin po manuálním určení orientace anatomických rovin na snímku kosti automaticky vypočítá všechny v současnosti používané průřezové parametry (Domander, Felder, & Doube, 2016 - 2020).

Parametry průřezové geometrie použité v této práci zahrnují anteroposteriorní (Iap) a mediolaterální (Iml) plošné momenty setrvačnosti, minimální (Imin) a maximální (Imax) plošné momenty setrvačnosti, procentuální zastoupení kortikální kosti (% CA) a sekční modulus (Zp).

Poměry plošných momentů setrvačnosti vyjadřují tvarový index kosti v průřezu. Tento tvarový index odráží odolnost kosti vůči jednotlivým osám (Trinkaus & Ruff, 2012). Procentuální zastoupení kortikální kosti je poměr hodnot celkové plochy průřezu vůči

objemu plochy kortikální kosti v průřezu. Tato hodnota je odrazem celkové odolnosti kosti vůči kompresi, zároveň ale odráží celkovou robusticitu kostní tkáně, která může být odrazem procesů tělesného vývoje a stárnutí (Pearson & Lieberman, 2004; Ruff, Walker & Trinkaus, 1994). Sekční modulus primárně vyjadřuje odolnost kosti v ohybu a v krutu. Zároveň je odrazem relativní odolnosti kosti (Ruff & Hayes, 1983; Trinkaus & Ruff, 2012, 1999).

Hodnoty těchto parametrů byly dále převedeny do programu Microsoft Excel (Microsoft Excel v5.0).

Standardizace parametrů

Pro porovnání trendů robusticity a relativní odolnosti stehenních kostí mezi všemi použitými skupinami bylo nezbytné provést standardizaci hodnot sekčních modulů (Z_p) na absolutní velikost těla. Standardizace byla provedena podle vzorce

$$Z_p(s) = \frac{Z_p}{BM * BML} * 10000$$
, kde $Z_p(s)$ představuje standardizovanou hodnotu sekčního modulu, Z_p představuje původní hodnotu sekčního modulu, BM představuje hodnotu odhadu tělesné hmotnosti a BML představuje hodnotu odhadu biomechanické délky stehenní kosti. Pro účely standardizace bylo nezbytné provést odhad tělesné hmotnosti jedinců a biomechanických délek kostí.

Biomechanická délka stehenní kosti

Biomechanická délka kosti byla použita jako jeden z parametrů pro standardizaci analyzovaných parametrů napříč použitými soubory. Odhad biomechanické délky stehenních kostí souboru Sabaloka – Sphinx byl proveden u pravé kosti jedince B6, levé kosti B21 a levé kosti B22. Z pravé stehenní kosti jedince B6 je pro měření dostatečně zachovalá část těla kosti od nejproximálnějšího bodu hlavice stehenní kosti k nejproximálnějšímu bodu *facies poplitea*. Pro chybějící část kosti byla vytvořena regresní rovnice na souboru stehenních kostí osteologické sbírky Laboratoře biologické antropologie ZČU (LAB, n = 24). Biomechanická délka této kosti byla vypočítána jako 466 mm (CI 95 % +/- 15 mm, $r^2 = 0,97$). Z levé stehenní kosti jedince B21 je pro měření dostatečně zachovalá část těla kosti od nejproximálnějšího bodu hlavice stehenní kosti k bodu rozchodu *labium mediale et laterale* u *linea aspera*. Pro chybějící část kosti byla vytvořena regresní rovnice na

souboru stehenních kostí osteologické sbírky LAB (n = 24). Biomechanická délka této kosti byla vypočítána jako 456,8 mm (CI 95 % +/- 30 mm, $r^2 = 0,87$). Z levé stehenní kosti jedince B22 je pro měření dostatečně zachovalá část těla kosti od nejdistaněji položené hranice malého trochanteru k nejproximálnějšímu bodu rozchodu *linea aspera*. Pro chybějící část kosti byla vytvořena regresní rovnice na souboru stehenních kostí osteologické sbírky LAB (n = 24). Biomechanická délka této kosti byla vypočítána jako 447,4 mm (CI 95 % +/- 33,8 mm, $r^2 = 0,77$). Kritéria použitých regresních rovnic jsou uvedena v tabulce 3.

Tabulka 3. Proměnné pro výpočet biomechanické délky stehenních kostí.

Specimen	Slope	Intercept	r	SEE
B6	1,09	20,17	0,99	15,01
B21	1,13	66,95	0,93	30,22
B22	1,30	92,33	0,88	33,75

Průměr hlavice stehenní kosti

Průměr hlavice stehenní kosti byl změřen pomocí programu ImageJ (Rasband, 1997 – 2020) u všech dostatečně zachovalých kostí v souboru Sabaloka – Sphinx. Z důvodu velmi špatné míry zachovalosti proximálních částí kostí v souboru byl tento rozměr změřen pouze u tří jedinců.

Odhad tělesné hmotnosti

Vzhledem k nedostupnosti pánevních kostí v souboru byla pro výpočet vybrána rovnice využívající hodnoty průměru hlavice stehenní kosti. Pro vzorek lokality Sabaloka – Sphinx byla vybrána metoda odhadu podle Grine (Grine, Jungers, Tobias, & Pearson, 1995), která byla vytvořena pro odhady tělesné velikosti anatomicky moderního člověka bez možnosti určení pohlaví.

Vzorec použité lineární regrese pro odhad tělesné váhy je $BM = 2,268 * FHD - 36,5$, kde *BM* odpovídá hodnotě tělesné váhy a *FHD* rozměru průměru hlavice stehenní kosti. Hodnota korelace mezi těmito dvěma proměnnými je 0,92 a standardní odchylka odhadu 4,3 kg.

Statistické zpracování

Cílem statistického zpracování dat bylo porovnat hodnoty sledovaných parametrů napříč všemi použitými soubory a odhalit trendy podobností či rozdílů mezi populacemi s různou mírou mobility a fyzické zátěže. Všechna použitá data byla připravena pomocí programu Microsoft Excel (Microsoft, 1987 – 2020) a všechna statistická zpracování byla provedena pomocí programu PAST (Paleontological Statistics) (Hammer, Harper & Ryan, 2001) verze 4.03.

Pro účely statistického zpracování byl vybrán Kruskal-Wallisův test. Kruskal-Wallisův test se používá jako alternativa parametrického testu při porušení některého z jeho kritérií. V případě této studie splňují testované skupiny proměnných kritérium nezávislosti, avšak díky velmi malé velikosti některých použitých souborů jsou porušená kritéria normálního rozdělení a shody rozptylu. Cílem Kruskal-Wallisova testu je srovnat mediány dvou a více na sobě nezávislých skupin proměnných (Agresti & Finlay, 2009). V případě, že Kruskal-Wallisův test ukáže signifikantní výsledky testového kritéria, je dalším krokem použití Mann-Whitneyho post hoc testu, který ukáže páry všech skupin se signifikantními rozdíly (Agresti & Finlay, 2009).

Výsledky

Procentuální CA

50 % délky kosti

Distribuce hodnot procentuální CA pro 50 % délky kosti je uvedena v tabulce 4. Grafické zobrazení distribuce je uvedeno v grafu 1.

Tabulka 4. Distribuce hodnot procentuální CA pro 50 % délky stehenní kosti.

	<i>n</i>	<i>průměr</i>	<i>SD</i>	<i>median</i>	<i>min</i>	<i>max</i>
SBK	11	75,38	4,67	76,75	65,32	81,14
NEA	11	79,13	5,77	78,50	66,20	88,10
SP	4	76,95	5,35	78,85	69,10	81,00
MP	20	75,71	7,45	75,90	54,30	90,80
RH	45	74,98	5,92	75,00	64,10	87,90
JS	13	81,63	8,26	84,33	60,42	95,08
SV	143	72,85	5,99	73,24	55,48	84,56
NV	60	70,46	5,77	69,98	55,17	87,15

Procentuální CA je uváděna jako poměr nestandardizovaných hodnot TA a CA (TA – celková plocha průřezu kosti, CA – plocha kortikální kosti v průřezu). SBK - Sabaloka - Sphinx, NEA - H. neanderthalensis, SP - Střední pleistocén, MP - Mladší paleolit, RH - Raný holocén, JS - Jebel Sahaba, SV - Středověk, NV - Novověk. Hodnoty jsou uvedeny v milimetrech.

Výsledky Kruskal-Wallisova testu ukázaly signifikantní hodnotu celkového testu a signifikantní hodnoty mezi některými skupinami. Souhrn výsledků testu je zobrazen v tabulce 5.

Největší počet signifikantních rozdílů vůči ostatním skupinám vykazuje soubor urbánní zemědělské populace (NV). Z hlediska rozdílů mezi subsistenčními modely není mezi výsledky patrný žádný signifikantní trend. Nicméně výsledky testu před Bonferroniho korekcí a grafické zobrazení distribuce hodnot naznačují jistý trend snižování procentuální CA v této úrovni kosti při chronologickém rozdělení skupin.

Tabulka 5. Výsledky Kruskal-Wallisova testu pro hodnoty procentuální CA pro 50 % délky kosti.

	X^2	X^2c	p					
Mezi mediány	48,9	48,9	0,00					
Mann-Whitney post hoc test bez korekce								
	SBK	NEA	SP	MP	RH	JS	SV	NV
SBK		0,08	0,33	0,97	0,62	0,01	0,15	0,01
NEA	0,08		0,79	0,11	0,03	0,18	0,00	0,00
SP	0,33	0,79		0,67	0,44	0,13	0,14	0,04
MP	0,97	0,11	0,67		0,46	0,01	0,05	0,00
RH	0,62	0,03	0,44	0,46		0,00	0,09	0,00
JS	0,01	0,18	0,13	0,01	0,00		0,00	0,00
SV	0,15	0,00	0,14	0,05	0,09	0,00		0,00
NV	0,01	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	
Mann-Whitney post hoc test s Bonferroniho korekcí								
	SBK	NEA	SP	MP	RH	JS	SV	NV
SBK		1,00	1,00	1,00	1,00	0,26	1,00	0,17
NEA	1,00		1,00	1,00	0,85	1,00	0,03	0,00
SP	1,00	1,00		1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
MP	1,00	1,00	1,00		1,00	0,36	1,00	0,02
RH	1,00	0,85	1,00	1,00		0,06	1,00	0,01
JS	0,26	1,00	1,00	0,36	0,06		0,00	0,00
SV	1,00	0,03	1,00	1,00	1,00	0,00		0,07
NV	0,17	0,00	1,00	0,02	0,01	0,00	0,07	

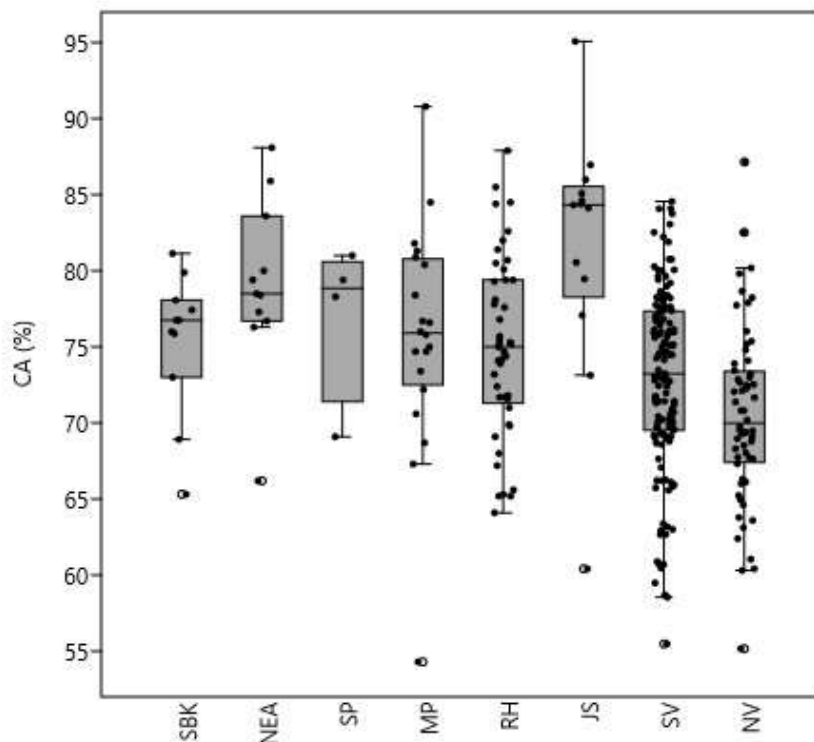
SBK - Sabaloka - Sphinx, NEA - *H. neanderthalensis*, SP - Střední pleistocén, MP - Mladší paleolit, RH - Raný holocén, JS - Jebel Sahaba, SV - Středověk, NV - Novověk.

80 % délky kosti

Distribuce hodnot procentuální CA pro 80 % délky kosti je uvedena v tabulce 6. Grafické zobrazení distribuce je uvedeno v grafu 2.

Výsledky Kruskal-Wallisova testu ukázaly signifikantní hodnotu celkového testu a signifikantní hodnoty mezi některými skupinami. Souhrn výsledků testu je zobrazen v tabulce 7.

Při hodnocení výsledků z hlediska subsistenční strategie v tomto případě lze pozorovat trend signifikantních rozdílů při srovnání skupin s nízkou mobilitou (RH, SV a NV)



Graf 1. Srovnání distribuce hodnot procentuální CA pro 50 % délky stehenní kosti mezi skupinami. SBK - Sabaloka - Sphinx, PP - Pozdní pleistocén, SP - Střední pleistocén, MP - Mladší paleolit, RH - Raný holocén, JS - Jebel Sahaba, SV - Středověk, NV - Novověk.

Tabulka 6. Distribuce hodnot procentuální CA pro 80 % délky stehenní kosti.

	<i>n</i>	průměr	SD	median	min	max
SBK	11	65,25	5,56	64,45	58,20	75,52
PP	7	74,84	9,45	78,40	59,10	87,00
SP	4	76,35	8,12	76,60	66,20	86,00
MP	21	76,07	7,09	75,60	64,90	90,20
RH	45	67,54	6,43	66,80	49,20	79,40
JS	13	82,43	5,91	83,30	71,73	92,80
SV	143	65,75	6,80	66,68	49,68	82,50
NV	60	62,10	7,92	62,21	35,57	76,96

Procentuální CA je uváděna jako poměr nestandardizovaných hodnot TA a CA (TA - celková plocha průřezu kosti, CA - plocha kortikální kosti v průřezu).

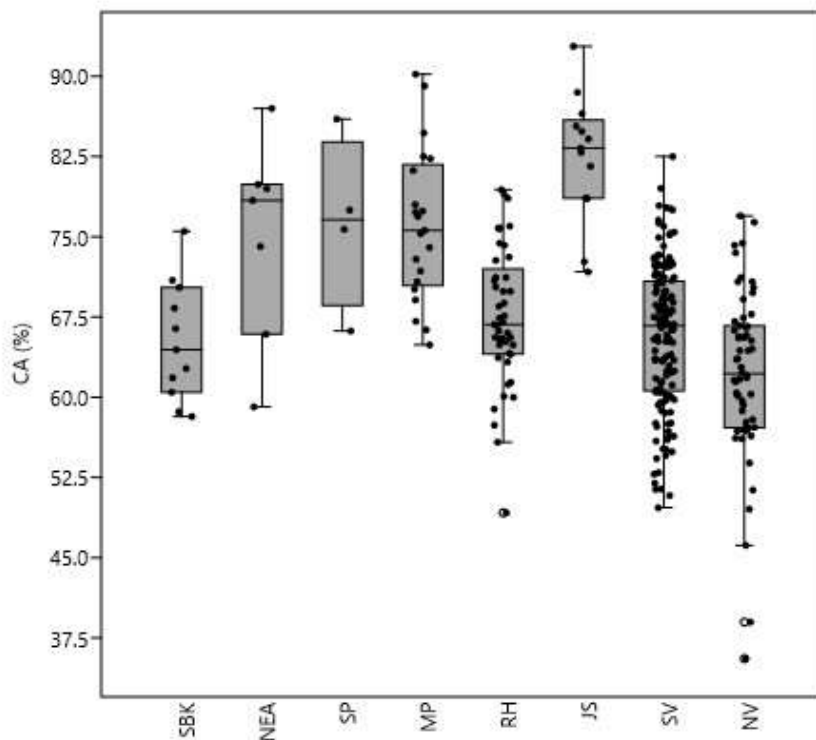
SBK - Sabaloka - Sphinx, PP - Pozdní pleistocén, SP - Střední pleistocén, MP - Mladší paleolit, RH - Raný holocén, JS - Jebel Sahaba, SV - Středověk, NV - Novověk. Hodnoty jsou uvedeny v milimetrech.

a některými skupinami s vysokou mobilitou (NEA, SP, MP). Z grafického zobrazení je patrný trend nižších hodnot procentuální CA u skupin s nízkou mobilitou (RH, SV a NV) než u skupin s vysokou mobilitou (NEA, SP, MP) s výjimkou skupin Sabaloka – Sphinx (SBK) jejíž hodnoty se blíží spíše skupinám s nízkou mobilitou a skupiny Jebel Sahaba (JS), jejíž hodnoty se blíží skupinám s vysokou mobilitou.

Tabulka 7. Výsledky Kruskal-Wallisova testu pro hodnoty procentuální CA pro 80 % délky kosti.

	χ^2	χ^2_c	p						
Mezi mediány	81,86	81,87	0,00						
Mann-Whitney post hoc test bez korekce									
	SBK	NEA	SP	MP	RH	JS	SV	NV	
SBK		0,04	0,03	0,00	0,22	0,00	0,70	0,20	
NEA	0,04		0,92		0,04	0,08	0,01	0,00	
SP	0,03	0,92		0,85	0,04	0,19	0,02	0,01	
MP	0,00		0,85		0,00	0,01	0,00	0,00	
RH	0,22	0,04	0,04	0,00		0,00	0,18	0,00	
JS	0,00	0,08	0,19	0,01	0,00		0,00	0,00	
SV	0,70	0,01	0,02	0,00	0,18	0,00		0,00	
NV	0,20	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
Mann-Whitney post hoc test s Bonferroniho korekcí									
	SBK	NEA	SP	MP	RH	JS	SV	NV	
SBK		1,00	0,87	0,01	1,00	0,00	1,00	1,00	
NEA	1,00		1,00		1,00	1,00	0,30	0,07	
SP	0,87	1,00		1,00	1,00	1,00	0,58	0,16	
MP	0,01		1,00		0,00	0,27	0,00	0,00	
RH	1,00	1,00	1,00	0,00		0,00	1,00	0,01	
JS	0,00	1,00	1,00	0,27	0,00		0,00	0,00	
SV	1,00	0,30	0,58	0,00	1,00	0,00		0,06	
NV	1,00	0,07	0,16	0,00	0,01	0,00	0,06		

SBK - Sabaloka - Sphinx, NEA - *H. neanderthalensis*, SP - Střední pleistocén, MP - Mladší paleolit, RH - Raný holocén, JS - Jebel Sahaba, SV - Středověk, NV - Novověk.



Graf 2. Srovnání distribuce hodnot procentuální CA pro 80 % délky stehenní kosti mezi skupinami. SBK - Sabaloka - Sphinx, NEA - *H. neanderthalensis*, SP - Střední pleistocén, MP - Mladší paleolit, RH - Raný holocén, JS - Jebel Sahaba, SV - Středověk, NV – Novověk.

Sekční modul

50 % délky kosti

Distribuce hodnot sekčního modulu pro 50 % délky kosti je uvedena v tabulce 8. Grafické zobrazení distribuce je uvedeno v grafu 3.

Výsledky Kruskal-Wallisova testu ukázaly nesignifikantní hodnotu celkového testu. Souhrn výsledků testu je zobrazen v tabulce 9.

Při Bonferroniho korekci jsou nesignifikantní všechny výsledky Mann-Whitneyho testu. Výsledky stejného testu bez korekce ukazují signifikantní rozdíly mezi skupinou NEA a skupinami MP, RH, JS, SV a NV.

Tabulka 8. . Distribuce standardizovaných hodnot sekčního modulu ($Zp(s)$) pro 50 % délky stehenní kosti.

	<i>n</i>	průměr	SD	median	min	max
SBK	3	1091,42	103,52	1085,92	990,76	1197,58
NEA	11	1291,42	232,01	1342,50	991,00	1654,50
SP	4	1323,68	311,72	1280,70	1020,70	1712,60
MP	20	1110,96	210,76	1068,35	751,40	1651,80
RH	45	1063,20	144,78	1067,90	600,90	1327,20
JS	12	1051,65	108,98	1064,38	867,35	1208,80
SV	146	1108,35	159,82	1101,07	776,14	1699,31
NV	60	1068,36	150,54	1056,50	691,54	1378,09

SBK - Sabaloka - Sphinx, NEA - *H. neanderthalensis*, SP - Střední pleistocén, MP - Mladší paleolit, RH - Raný holocén, JS – Jebel Sahaba, SV - Středověk, NV - Novověk. Hodnoty jsou uvedeny v mm³.

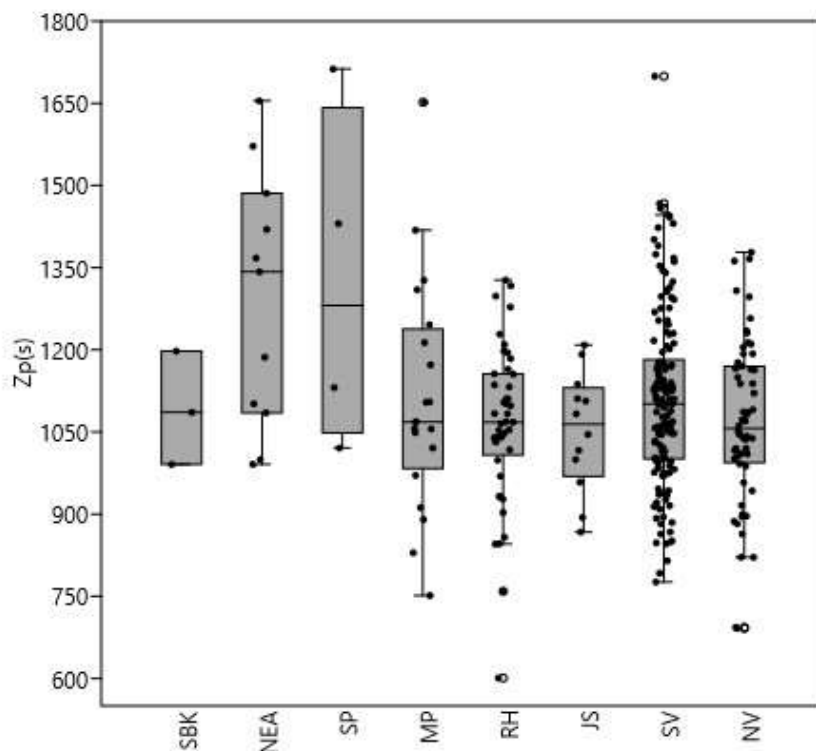
Tabulka 9. Výsledky Kruskal-Wallisova testu pro standardizovanou hodnotu sekčního modulu ($Zp(s)$) pro 50 % délky kosti.

	χ^2	χ^2_c	<i>p</i>
Mezi mediány	12,82	12,82	0,08

Mann-Whitney post hoc test bez korekce								
	SBK	NEA	SP	MP	RH	JS	SV	NV
SBK		0,21	0,38	0,96	0,80	0,72	0,93	0,81
NEA	0,21		0,74	0,05	0,01	0,03	0,01	0,01
SP	0,38	0,74		0,20	0,12	0,10	0,14	0,09
MP	0,96	0,05	0,20		0,53	0,52	0,83	0,45
RH	0,80	0,01	0,12	0,53		0,73	0,22	0,94
JS	0,72	0,03	0,10	0,52	0,73		0,28	0,67
SV	0,93	0,01	0,14	0,83	0,22	0,28		0,21
NV	0,81	0,01	0,09	0,45	0,94	0,67	0,21	

Mann-Whitney post hoc test s Bonferroniho korekcí								
	SBK	NEA	SP	MP	RH	JS	SV	NV
SBK		1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
NEA	1,00		1,00	1,00	0,17	0,81	0,38	0,17
SP	1,00	1,00		1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
MP	1,00	1,00	1,00		1,00	1,00	1,00	1,00
RH	1,00	0,17	1,00	1,00		1,00	1,00	1,00
JS	1,00	0,81	1,00	1,00	1,00		1,00	1,00
SV	1,00	0,38	1,00	1,00	1,00	1,00		1,00
NV	1,00	0,17	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	

SBK - Sabaloka - Sphinx, NEA - *H. neanderthalensis*, SP - Střední pleistocén, MP - Mladší paleolit, RH - Raný holocén, JS - Jebel Sahaba, SV - Středověk, NV - Novověk.



Graf 3. Srovnání distribuce standardizovaných hodnot sekčního modulu ($Z_p(s)$) pro 50 % délky stehenní kosti mezi skupinami. SBK - Sabaloka - Sphinx, NEA – *H. neanderthalensis*, SP - Střední pleistocén, MP - Mladší paleolit, RH - Raný holocén, JS - Jebel Sahaba, SV – Středověk, NV – Novověk.

80 % délky kosti

Distribuce hodnot sekčního modulu pro 50 % délky kosti je uvedena v tabulce 10. Grafické zobrazení distribuce je uvedeno v grafu 4.

Výsledky Kruskal-Wallisova testu ukázaly signifikantní hodnotu celkového testu. Souhrn výsledků testu je zobrazen v tabulce 11.

Díličí výsledky Mann-Whitneyho testu a grafické zobrazení naznačují rozdělení testovaných populací do dvou skupin. První skupina, vykazující vyšší hodnoty sekčního modulu v 80 % úrovni kosti, zahrnuje zemědělské populace a skupinu NEA. Druhá skupina zahrnuje zbylé lovecko-sběračské populace.

Tabulka 10. Distribuce standardizovaných hodnot sekčního modulu ($Zp(s)$) pro 80 % délky stehenní kosti.

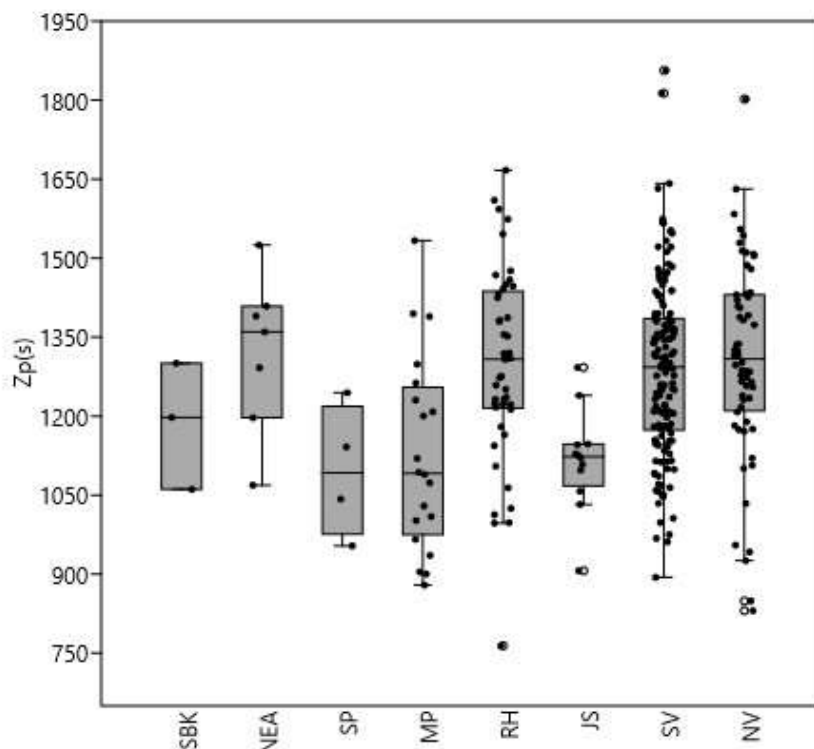
	<i>n</i>	průměr	SD	median	min	max
SBK	3	1186,51	120,17	1197,75	1061,12	1300,66
NEA	7	1320,29	150,20	1360,00	1069,00	1525,00
SP	4	1095,65	125,35	1092,15	953,90	1244,40
MP	20	1126,09	184,31	1091,55	879,30	1533,40
RH	45	1296,09	184,08	1308,00	764,00	1667,00
JS	12	1116,83	96,84	1122,94	906,48	1292,36
SV	146	1289,05	166,52	1293,32	894,04	1856,39
NV	60	1307,72	189,26	1308,77	830,77	1802,02

SBK - Sabaloka - Sphinx, NEA - *H. neanderthalensis*, SP - Střední pleistocén, MP - Mladší paleolit, RH - Raný holocén, JS - Jebel Sahaba, SV - Středověk, NV - Novověk. Hodnoty jsou uváděny v mm³.

Tabulka 11. Výsledky Kruskal-Wallisova testu pro standardizovanou hodnotu sekčního modulu ($Zp(s)$) pro 80 % délky kosti.

	χ^2	χ^2_c	<i>p</i>						
Mezi mediány	33,57	33,57	0,00						
Mann-Whitney post hoc test bez korekce									
	SBK	NEA	SP	MP	RH	JS	SV	NV	
SBK		0,25	0,38	0,55	0,20	0,35	0,25	0,19	
NEA	0,25		0,05	0,03	0,73	0,01	0,50	0,86	
SP	0,38	0,05		0,97	0,03	0,86	0,02	0,02	
MP	0,55	0,03	0,97		0,00	0,65	0,00	0,00	
RH	0,20	0,73	0,03	0,00		0,00	0,59	0,67	
JS	0,35	0,01	0,86	0,65	0,00		0,00	0,00	
SV	0,25	0,50	0,02	0,00	0,59	0,00		0,28	
NV	0,19	0,86	0,02	0,00	0,67	0,00	0,28		
Mann-Whitney post hoc test s Bonferroniho korekcí									
	SBK	NEA	SP	MP	RH	JS	SV	NV	
SBK		1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	
NEA	1,00		1,00	0,93	1,00	0,35	1,00	1,00	
SP	1,00	1,00		1,00	0,91	1,00	0,59	0,67	
MP	1,00	0,93	1,00		0,03	1,00	0,01	0,01	
RH	1,00	1,00	0,91	0,03		0,03	1,00	1,00	
JS	1,00	0,35	1,00	1,00	0,03		0,01	0,01	
SV	1,00	1,00	0,59	0,01	1,00	0,01		1,00	
NV	1,00	1,00	0,67	0,01	1,00	0,01	1,00		

SBK - Sabaloka - Sphinx, NEA - *H. neanderthalensis*, SP - Střední pleistocén, MP - Mladší paleolit, RH - Raný holocén, JS - Jebel Sahaba, SV - Středověk, NV - Novověk.



Graf 4. Srovnání distribuce standardizovaných hodnot sekčního modulu ($Z_p(s)$) pro 80 % délky stehenní kosti mezi skupinami. SBK - Sabaloka - Sphinx, NEA – *H. neanderthalensis*, SP - Střední pleistocén, MP - Mladší paleolit, RH - Raný holocén, JS - Jebel Sahaba, SV – Středověk, NV – Novověk.

Tvarový index

50 % délky kosti

Distribuce hodnot tvarového indexu pro 50 % délky kosti je uvedena v tabulce 12. Grafické zobrazení distribuce je uvedeno v grafu 5.

Výsledky Kruskal-Wallisova testu ukázaly signifikantní hodnotu celkového testu. Souhrn výsledků testu je zobrazen v tabulce 13.

Dílčí výsledky testu a grafické zobrazení v tomto případě dělí testované skupiny na dvě části. První část vykazuje prokazatelně nižší tvarový index a zahrnuje zemědělské populace a skupinu NEA. Druhá část vykazuje vysoké hodnoty tvarového indexu a zahrnuje skupiny SBK, SP a MP. Skupina JS je v tomto případě

poněkud sporná. Výsledky s Bonferroniho korekcí neukazují signifikantní hodnoty, Bonferroniho korekce naznačuje silnější podobnost s populacemi s nižšími hodnotami tvarového indexu.

Tabulka 12. Distribuce hodnot tvarového indexu (Iap/Iml) pro 50 % délky stehenní kosti.

	<i>n</i>	průměr	SD	median	min	max
SBK	11	1,42	0,23	1,34	1,21	1,98
NEA	11	0,93	0,12	0,94	0,70	1,11
SP	4	1,54	0,21	1,51	1,32	1,81
MP	20	1,41	0,30	1,44	0,86	1,91
RH	45	1,00	0,19	0,97	0,66	1,46
JS	13	1,22	0,30	1,18	0,74	1,84
SV	146	1,12	0,20	1,14	0,70	1,69
NV	60	1,03	0,17	1,01	0,69	1,56

Tvarový index je uváděn jako poměr Iap a Iml (Iap – plošný moment setrvačnosti vůči anterioposteriorní ose kosti, Iml – plošný moment setrvačnosti vůči mediolaterální ose kosti). SBK - Sabaloka - Sphinx, NEA - *H. neanderthalensis*, SP - Střední pleistocén, MP - Mladší paleolit, RH - Raný holocén, JS - Jebel Sahaba, SV - Středověk, NV - Novověk. Hodnoty jsou uváděny jako kg/m^2 .

SBK - Sabaloka - Sphinx, NEA - *H. neanderthalensis*, SP - Střední pleistocén, MP - Mladší paleolit, RH - Raný holocén, JS - Jebel Sahaba, SV - Středověk, NV - Novověk.

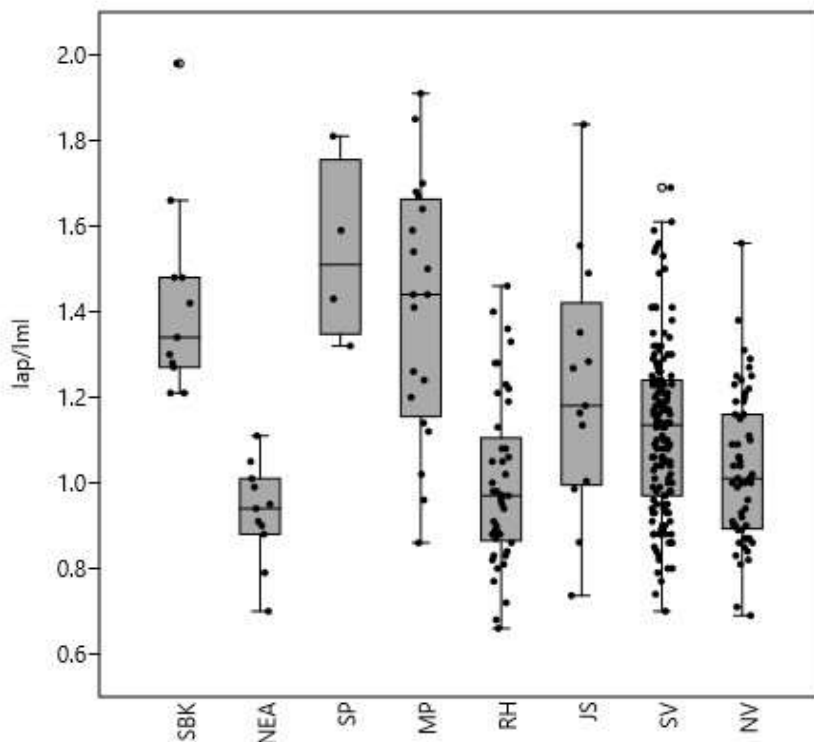
80 % délky kosti

Distribuce hodnot tvarového indexu pro 80 % délky kosti je uvedena v tabulce 14. Grafické zobrazení distribuce je uvedeno v grafu 6. Výsledky Kruskal-Wallisova testu ukázaly signifikantní hodnotu celkového testu. Souhrn výsledků testu je zobrazen v tabulce 15.

Výsledky Mann-Whitneyho testu v tomto případě nevykazují žádný konsistentní trend. Grafické zobrazení nicméně naznačuje rozdělení vzorků podle subsistenční strategie. Lovecko-sběračské populace a urbánní populace vykazují nižší hodnoty tvarového indexu v 80 % délky kosti, než zemědělské populace. Výjimkou je skupina MP, která oproti očekávání vykazuje relativně vysoké hodnoty.

Tabulka 13. Výsledky Kruskal-Wallisova testu pro hodnoty tvarového indexu (lap/lml) pro 50 % délky kosti.

	χ^2	χ^2_c	p					
Mezi mediány	71,54	71,56	0,00					
Mann-Whitney post hoc test bez korekce								
	SBK	NEA	SP	MP	RH	JS	SV	NV
SBK		0,00	0,27	0,98	0,00	0,07	0,00	0,00
NEA	0,00		0,01	0,00	0,50	0,01	0,00	0,10
SP	0,27	0,01		0,54	0,00	0,06	0,00	0,00
MP	0,98	0,00	0,54		0,00	0,10	0,00	0,00
RH	0,00	0,50	0,00	0,00		0,01	0,00	0,21
JS	0,07	0,01	0,06	0,10	0,01		0,23	0,03
SV	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,23		0,00
NV	0,00	0,10	0,00	0,00	0,21	0,03	0,00	
Mann-Whitney post hoc test s Bonferroniho korekcí								
	SBK	NEA	SP	MP	RH	JS	SV	NV
SBK		0,00	1,00	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00
NEA	0,00		0,14	0,00	1,00	0,26	0,04	1,00
SP	1,00	0,14		1,00	0,06	1,00	0,07	0,03
MP	1,00	0,00	1,00		0,00	1,00	0,00	0,00
RH	0,00	1,00	0,06	0,00		0,28	0,01	1,00
JS	1,00	0,26	1,00	1,00	0,28		1,00	0,78
SV	0,00	0,04	0,07	0,00	0,01	1,00		0,07
NV	0,00	1,00	0,03	0,00	1,00	0,78	0,07	



Graf 5. Srovnání distribuce hodnot tvarového indexu (I_{ap}/I_{ml}) pro 50 % délky stehenní kosti mezi skupinami. SBK - Sabaloka - Sphinx, NEA – *H. neanderthalensis*, SP - Střední pleistocén, MP - Mladší paleolit, RH - Raný holocén, JS - Jebel Sahaba, SV – Středověk, NV – Novověk.

Tabulka 14. Distribuce hodnot tvarového indexu (I_{max}/I_{min}) pro 80 % délky stehenní kosti.

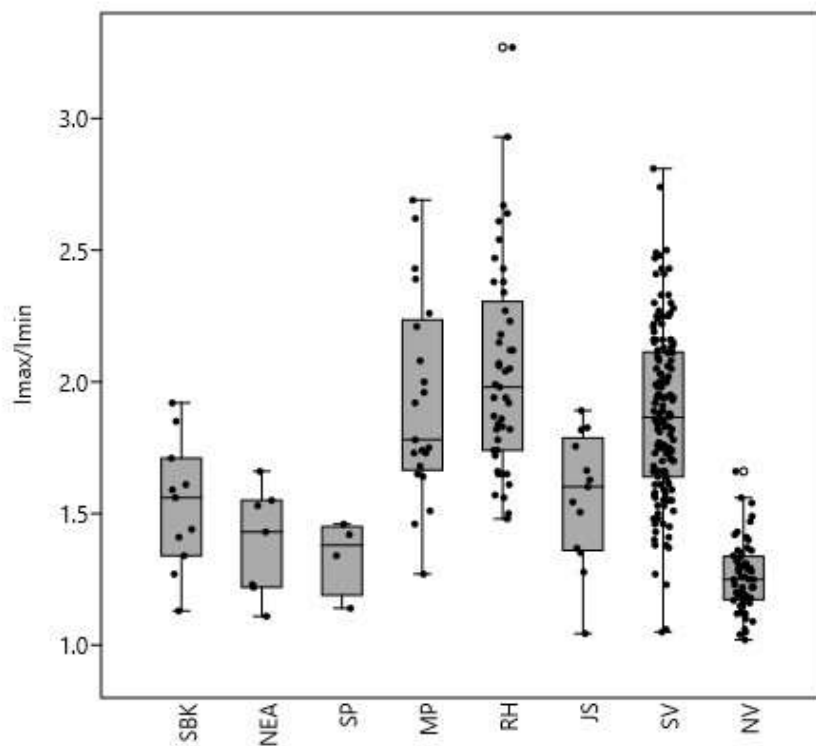
	<i>n</i>	průměr	SD	median	min	max
SBK	11	1,53	0,24	1,56	1,13	1,92
NEA	7	1,39	0,21	1,43	1,11	1,66
SP	4	1,34	0,14	1,38	1,14	1,46
MP	21	1,93	0,38	1,78	1,27	2,69
RH	45	2,05	0,40	1,98	1,48	3,27
JS	13	1,56	0,25	1,60	1,04	1,89
SV	146	1,88	0,32	1,87	1,05	2,81
NV	60	1,26	0,13	1,25	1,02	1,66

Tvarový index je uváděn jako poměr I_{ap} a I_{ml} (I_{ap} – plošný moment setrvačnosti vůči anteroposteriorní ose kosti, I_{ml} – plošný moment setrvačnosti vůči mediolaterální ose kosti). SBK - Sabaloka - Sphinx, NEA - *H. neanderthalensis*, SP - Střední pleistocén, MP - Mladší paleolit, RH - Raný holocén, JS - Jebel Sahaba, SV - Středověk, NV - Novověk. Hodnoty jsou uváděny jako kg/m^2 .

Tabulka 15. Výsledky Kruskal-Wallisova testu pro hodnoty tvarového indexu (I_{max}/I_{min}) pro 80 % délky kosti.

	χ^2	χ^2_c	p						
Mezi mediány	157,1	157,1	0,00						
Mann-Whitney post hoc test bez korekce									
	SBK	NEA	SP	MP	RH	JS	SV	NV	
SBK		0,20	0,24	0,00	0,00	0,73	0,00	0,00	
NEA	0,20		0,64	0,00	0,00	0,13	0,00	0,11	
SP	0,24	0,64		0,00	0,00	0,10	0,00	0,22	
MP	0,00	0,00	0,00		0,29	0,01	0,78	0,00	
RH	0,00	0,00	0,00	0,29		0,00	0,03	0,00	
JS	0,73	0,13	0,10	0,01	0,00		0,00	0,00	
SV	0,00	0,00	0,00	0,78	0,03	0,00		0,00	
NV	0,00	0,11	0,22	0,00	0,00	0,00	0,00		
Mann-Whitney post hoc test s Bonferroniho korekcí									
	SBK	NEA	SP	MP	RH	JS	SV	NV	
SBK		1,00	1,00	0,09	0,00	1,00	0,02	0,01	
NEA	1,00		1,00	0,03	0,00	1,00	0,01	1,00	
SP	1,00	1,00		0,14	0,03	1,00	0,06	1,00	
MP	0,09	0,03	0,14		1,00	0,24	1,00	0,00	
RH	0,00	0,00	0,03	1,00		0,00	0,82	0,00	
JS	1,00	1,00	1,00	0,24	0,00		0,02	0,00	
SV	0,02	0,01	0,06	1,00	0,82	0,02		0,00	
NV	0,01	1,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00		

SBK - Sabaloka - Sphinx, NEA - *H. neanderthalensis*, SP - Střední pleistocén, MP - Mladší paleolit, RH - Raný holocén, JS - Jebel Sahaba, SV - Středověk, NV - Novověk.



Graf 6. Srovnání distribuce hodnot tvarového indexu (I_{\max}/I_{\min}) pro 80 % délky stehenní kosti mezi skupinami. SBK - Sabaloka - Sphinx, NEA – *H. neanderthalensis*, SP - Střední pleistocén, MP - Mladší paleolit, RH - Raný holocén, JS - Jebel Sahaba, SV - Středověk, NV – Novověk.

Diskuze

Tato studie prezentuje a analyzuje rozdíly v průřezových parametrech stehenních kostí mezolitické populace lokality Sabaloka – Sphinx za účelem vsazení do kontextu míry mobility a fyzické zátěže spojené se subsistenční strategií. Výsledky analýzy byly interpretovány pomocí srovnání s parametry populací několika různých regionů a různých předpokládaných subsistenčních strategií.

V kontextu předpokládané míry mobility a fyzické zátěže lze pro procentuální CA pozorovat jasné rozdíly mezi primárně zemědělskými společnostmi a primárně lovecko-sběračskými společnostmi a to zejména v 80 % úrovni stehenní kosti. Výsledky souboru Sabaloka – Sphinx v tomto případě odpovídají hodnotám souborů s nízkou mobilitou a jsou v jasném kontrastu k hodnotám souboru Jebel Sahaba, které se blíží hodnotám souborů s vysokou mobilitou, přestože byla u obou těchto souborů předpokládána relativně nízká mobilita (David & Salvatori, 2018; Linseele & Zerboni, 2018; Maritan et al., 2018). Ačkoliv zde byla odhalena jistá souvislost mezi typem subsistenční strategie a hodnotami procentuální CA ve zkoumaných souborech, procentuální CA je primárně ukazatelem odolnosti vůči kompresní zátěži, tedy ukazatelem celkové robusticity těla (Carter, 1984). Interpretace zjištěné souvislosti by zde mohla poukazovat spíše na vliv odlišného složení stravy populací s různou subsistenční strategií, než na přímou souvislost s mírou mobility obyvatel (Armelagos, Goodman, & Jacobs, 1991). Dále výsledky analýzy tohoto parametru odpovídají trendu postupného snižování robusticity těla u lidských populací v průběhu celého holocénu (Ruff, Holt, Niskanen, et al., 2015; Trinkaus & Ruff, 2012).

Ačkoliv celkové výsledky analýzy sekčního modulu v obou úrovních ukazují jeho relativní stabilitu napříč všemi testovanými soubory, v 80 % úrovni kosti lze pozorovat trend vyšších hodnot u zemědělských souborů a zároveň u souboru *H. neanderthalensis*. V případě zemědělských souborů vysoká odolnost kosti v této úrovni koresponduje s vysokými hodnotami tvarového indexu, které naznačují funkční adaptaci kosti na značnou míru zátěže spojenou se zemědělskou činností (Macintosh, Pinhasi, & Stock, 2014). Ačkoliv u souboru *H. neanderthalensis* nelze předpokládat spojení se zemědělskou činností, vysoké hodnoty sekčního modulu a

tím i vysoká celková odolnost kosti v 80 % úrovni odpovídá funkční adaptaci kosti na vyšší kompresní zátěž v blízkosti kyčelního kloubu způsobenou relativně vysokou hmotností těla a robustní tělesnou konstitucí (Grine, Jungers, Tobias, & Pearson, 1995).

Výsledky tvarového indexu na obou úrovních kosti jasně ukazují korelaci s předpokládanou subsistenční strategií testovaných souborů. Dle očekávání jsou soubory rozděleny na tři části. První část zahrnuje lovecko-sběračské soubory, které vykazují vysoké hodnoty tvarového indexu v 50 % úrovni kosti a relativně nízké hodnoty tvarového indexu v 80 % úrovni. Takové hodnoty odpovídají vysoké míře mobility a relativně nízké míře fyzické zátěže. Druhá část zahrnuje zemědělské soubory, které naopak vykazují nízký tvarový index v 50 % úrovni kosti a vysoký tvarový index v 80 % úrovni kosti. Tato kombinace výsledků odpovídá nízké míře celkové mobility a relativně vysoké míře fyzické zátěže, která je u tohoto typu subsistence předpokládána. Poslední skupinu tvoří jediný soubor, a to soubor představující urbánní populaci. Tento soubor vykazuje relativně nízké hodnoty tvarového indexu v obou úrovních kosti, které odpovídají předpokládané kombinaci nízké míry mobility a nízké míry fyzické zátěže (Pearson & Lieberman, 2004).

Skupina Sabaloka – Sphinx oproti očekávání vykazuje kombinaci vysokých hodnot tvarového indexu v 50 % úrovni kosti a zároveň relativně nízkých hodnot tvarového indexu v 80 % úrovni kosti, které odpovídá hodnotám ostatních lovecko-sběračských souborů s vysokou mírou mobility a relativně nízkou mírou fyzické zátěže. Toto zjištění je v rozporu s archeologickým a klimatickým kontextem lokality Sabaloka – Sphinx (David & Salvatori, 2018; Iacumin, Di Matteo, Usai, Salvatori, & Venturelli, 2016; Linseele & Zerboni, 2018) a zároveň v rozporu s výsledky souboru Jebel Sahaba. Mann-Whitneyho test pro hodnoty tvarového indexu v 50 % úrovni kosti souboru Jebel Sahaba sice neukázal signifikantní hodnoty, avšak výsledky stejného testu před Bonferroniho korekcí naznačují podobnost s hodnotami populací s nízkou mírou mobility. Zároveň hodnoty tvarového indexu v 80 % úrovni kosti odpovídají relativně nízké míře fyzické zátěže sledované u lovecko-sběračských populací (Cameron & Pfeiffer, 2014; Temple et al., 2008). Taková kombinace výsledků by odpovídala předpokladu lovecko-sběračsko-rybářské subsistenční strategie s relativně nízkou mírou mobility, která se u populací v oblasti středního Súdánu v průběhu období mezolitu předpokládá.

Mezolitická perioda celé oblasti středního Súdánu je prozatímne charakterizována lovecko-sběračsko-rybářským způsobem života a relativní usedlostí obyvatelstva a to na základě množství archeologických a archeobotanických nálezů (David & Salvatori, 2018; Linseele & Zerboni, 2018; Maritan *et al.*, 2018). Klimatické a geologické podmínky této oblasti jsou ale specifické kontrastem relativně plochých plání středního Súdánu a skalního masivu Jebel Sabaloka, který vytváří velké množství mikroklimat vhodných pro potenciálně velmi diverzní subsistenční strategie. Oblast v údolí navíc zahrnovala v období mezolitu sladkovodní jezero, jehož poloha mohla být pro zdejší populace zásadní (L. Suková *et al.*, 2014; Lenka Suková & Cílek, 2012b).

Jedním z možných vysvětlení zdánlivě vysoké mobility populace lokality Sabaloka – Sphinx je samotný rozmanitý charakter terénu v této oblasti, při jehož využití by parametry odpovídající mobilitě v krajině mohly být potenciálně naddimenzované. Takový výsledek by znamenal, že vysoké hodnoty tvarového indexu spíše než neočekávaně vysoké míře mobility odpovídají zdejšímu pro pohyb relativně náročnému terénu. Dalším vysvětlením neočekávaných výsledků může být právě vysoká diverzita zdejšího klimatu v období mezolitu (Suková & Cílek, 2012), která umožňovala populacím v této oblasti uplatňovat různé subsistenční strategie. V kombinaci s velkým počtem mezolitických lokalit, jejichž populace prokazatelně intenzivně využívaly vodní zdroje k získávání potravy (Buckley *et al.*, 2014; Iacumin *et al.*, 2016; Linseele & Zerboni, 2018; Maritan *et al.*, 2018), by orientace na využití jiných zdrojů a zároveň i poněkud odlišná strategie subsistence zahrnující relativně vysokou celkovou mobilitu obyvatel mohla být pro některé zdejší populace, včetně populace lokality Sabaloka – Sphinx potenciálně výhodná.

Ačkoliv některé dílčí výsledky této práce naznačují biologický trend redukce robusticity lidského těla, která byla dokumentována v průběhu holocénu (Holt 2003; Ruff, Holt, Niskanen, *et al.*, 2015), je důležité vzít v potaz vysokou variabilitu vzorců aktivity mezi i uvnitř zkoumaných souborů a uvědomit si význam role dalších faktorů, které na robusticitu těla a celkovou velikost těla mají vliv. Jedním z takových faktorů je složení stravy, které prokazatelně tvoří jednu z významných změn spojených s přechodem mezi lovecko-sběračskou subsistenční strategií a zemědělskou subsistenční strategií (Armelagos *et al.*, 1991; Hard & Merrill, 1992; Temple *et al.*, 2008).

Metoda analýzy průřezové geometrie dává průřezové parametry přímo do souvislosti s mírou mobility a působením fyzické zátěže na jedince. Ačkoliv byl vliv mechanické zátěže na mechanismus remodelace kosti dobře zdokumentován v klinických i archeologických podmínkách (Mosley, 2000; Ruff & Hayes, 1983; Trinkaus & Ruff, 2012) je třeba zmínit, že tato metoda nebere v potaz působení genetických, ontogenetických nebo hormonálních faktorů, přímý vliv složení stravy na tělesný vývoj ani možný vliv nezjištěných patologických projevů na celkovou tělesnou konstituci jedince (Pearson & Lieberman, 2004). Kombinace těchto nezjištěných vlivů může zejména u velmi malých osteologických souborů výrazně přispět ke zkreslení výsledků studie.

Dalším z faktorů, které tato práce nebere v potaz, je věk zkoumaných jedinců. Jelikož práce byla provedena na základě analýzy osteologického materiálu z období mezolitu, je použitá metoda omezena stářím a s ním spojenou zachovalostí souboru. Kromě vyfiltrování juvenilních jedinců ze souboru není zpravidla možné u takto starých archeologických nálezů blíže určit věk dožití jedince. Z tohoto důvodu nebylo možné u použitého souboru sledovat změny v mobilitě a fyzické aktivitě jedinců spojené s postupujícím věkem jedinců, případně s chronickým zhoršením zdravotního stavu, změnami ve složení stravy a hormonálními změnami spojenými s postupujícím věkem nebo změnami ve vzorcích mobility a fyzické aktivity obecně spojených s vlivem věkového a sociálního statusu. Protože je rychlost a efektivita mechanismu funkční adaptace kosti ovlivněná věkovými faktory (Bello, Thomann, Signoli, Dutour, & Andrews, 2006; Sample *et al.*, 2008; Friedl, Eisová & Holliday, 2016), může docházet důsledkem chybnějšího rozdělení souborů použitých v této studii do věkových kohort k relativně významnému zkreslení výsledků.

Další omezující faktor v rámci této práce je také spojen se stářím a zachovalostí zkoumaného mezolitického osteologického souboru. Jedná se o nemožnost odhadu pohlaví jedinců. Protože výběr jedinců v osteologických nálezech není nikdy zcela náhodný, neodhalené pohlavní rozdíly v robusticitě a velikosti těla mohou zejména u velmi malých souborů způsobit relativně výrazné zkreslení (Maggiano *et al.*, 2008; Miller, Agarwal, Aristizabal, & Langebaek, 2018). I v případě této práce mohou odlehle hodnoty parametrů některých jedinců naznačovat vliv pohlavního dimorfismu, ačkoliv není možné toto tvrzení provést čistě na základě rozdílů v hmotnosti či velikosti těla konkrétních jedinců.

V současné době nejsou v rámci metody analýzy průřezové geometrie kostí dobře zdokumentovány rozdíly v mechanismu remodelace kosti mezi pohlavími. Mnohé studie dávají rozdíly v robusticitě a v průřezových parametrech jedinců do souvislosti s genderovým rozdělením práce a fyzické aktivity obecně (Pomeroy & Zakrzewski, 1998; Sládek, Berner, & Sailer, 2006), ale budoucí výzkum vlivu hormonálních pohlavně specifických rozdílů a pohlavně specifických rozdílů ve vývoji a mechanismu remodelace kosti by mohl poukázat na vlivy, které mají potenciál výrazně problematizovat interpretaci osteologického materiálu pomocí této metody. V případě této studie, která pracuje s některými velmi malými soubory jedinců, by takovýto posun mohl mít negativní vliv na přesnost výsledků práce.

Dalším limitujícím faktorem této práce je výběr srovnávacího materiálu. Ačkoliv by pro jakoukoli metodu pracující s tělesnými parametry byly ideálně vybrány alespoň některé srovnávací soubory z podobné zeměpisné šířky, zeměpisné výšky, klimatických podmínek, aby bylo možné zachytit možné zkreslení výsledků vlivem Allenova a Bergmannova pravidla (Bergmann, 1847; Allen 1877), z důvodu nedostupnosti mezolitického osteologického materiálu z oblasti středního Súdánu byly pro tuto práci použity srovnávací soubory ze širokého spektra regionů. Z tohoto důvodu byly v této práci analyzovány pouze ty tělesné parametry, u kterých bylo možno provést standardizaci na tělesnou hmotnost tak, aby se zamezilo dalšímu zkreslení výsledků vlivem regionálních odlišností v tělesné konstituci. Toto v kombinaci s velmi špatnou zachovalostí osteologického souboru Sabaloka – Sphinx zkomplikovalo výběr jedinců vhodných pro analýzu a omezilo tak rozsah provedené analýzy.

Závěr

Cílem této práce bylo vytvořit model mobility a fyzické zátěže mezolitické populace lokality Sabaloka – Sphinx a zasadit ho do kontextu předpokládané subsistenční strategie ostatních mezolitických populací středního Súdánu. V kontextu zdejších archeologicky doložených lovecko-sběračsko-rybářských subsistenčních strategií výsledky analýzy průřezové geometrie stehenních kostí u této populace narušují očekávání a poukazují na výsledné průřezové parametry odpovídající vysoké míře mobility zkoumaných jedinců.

První možností interpretace těchto výsledků je odraz vlivu členitého terénu pahorkatiny Jebel Sabaloka, ve které se lokalita Sabaloka – Sphinx nachází, na průřezové parametry stehenních kostí. Zvýšená zátěž spojená s dlouhodobým pohybem i v relativně členitém terénu by se v tomto případě mohla u průřezových parametreů stehenních kostí projevit stejným způsobem jako zvýšená mobilita jedinců. Druhou možností interpretace představují specifické klimatické podmínky pahorkatiny, které nabízí příležitost diverzního využití různých kombinací subsistenčních strategií (Suková & Cílek, 2012), včetně strategie vysoké mobility v rámci získávání zdrojů, zkoumanou populací, a to za účelem efektivnějšího využití všech dostupných zdrojů v této během období mezolitu relativně hustě osídlené oblasti.

Budoucím přínosem pro tuto studii by bylo vytvoření obdobné analýzy průřezové geometrie holenní kosti pro srovnání s již zjištěnými poznatky a analýzy průřezové geometrie pažní kosti, která by mohla odhalit další informace o manuální činnosti spojené se subsistenční strategií populace lokality Sabaloka – Sphinx.

Seznam použité literatury

- Adriansen, H. K. (2005). Pastoral mobility: A review. *Nomadic Peoples*, 9(1–2), 207–214. <https://doi.org/10.3167/082279405781826182>
- Agresti, A., Finlay, B. (2009). *Statistical methods for the social sciences*. Upper Saddle River, N.J. : Pearson Prentice Hall.
- Allen, J. A. (1877). The influence of physical conditions in the genesis of species. *Radic. Rev.* 1, 108–140.
- Alley, R. B. (2007). Wally was right: Predictive ability of the North Atlantic “conveyor belt” hypothesis for abrupt climate change. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 35, 241–272.
- Andah, B. (Ed.), Okpoko, A. (Ed.), Shaw, T. (Ed.), Sinclair, P. (Ed.). (1993). *The Archaeology of Africa*. London: Routledge, <https://doi.org/10.4324/9780203754245>
- Anderson, J. (1968). *Late Paleolithic skeletal remains from Nubia*. In: F., Wendorf (Eds.), *The Prehistory of Nubia*, 2, 996–1040. Southern Methodist University Press: Dallas.
- Arkell, A. J. (1953). *Shaheinab: An account of the excavation of a Neolithic occupation site carried out for the Sudan Antiquities service in 1949-50*. London: Published for the Sudan Govt. by Oxford University Press.
- Armelagos, G. J., Goodman, A. H., & Jacobs, K. H. (1991). The origins of agriculture: Population growth during a period of declining health. *Population and Environment*, 13(1), 9–22. <https://doi.org/10.1007/BF01256568>
- Basse, E. J., Ramsdale, S. J. (1994). Increase in femoral bone density in young women following high-impact exercise. *Osteoporos International*, 4(2), 72–75. <https://doi:10.1007/BF01623226>
- Bathrellou, E., Lazarou, C., Panagiotakos, D. B., & Sidossis, L. S. (2007). Physical activity patterns and sedentary behaviors of children from urban and rural areas of cyprus. *Central European Journal of Public Health*, 15(2), 66–70. <https://doi.org/10.21101/cejph.b0264>
- Bergmann, K. (1847). Ueber die verhältnisse der wärmeökonomie der thiere zu ihrer grösse. *Göttinger Stud.* 3, 595–708.
- Bertram, J. E., Swartz, S. M. (1991). The ‘law of bone transformation’: a case of crying Wolff? *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 66, 245–273.
- Bertram, J. E., Biewener, A. A. (1988). Bone curvature: sacrificing strength for load predictability?. *Journal of Theoretical Biology*, 131(1), 75–92.

- Biewener, A. A., Bertram, J. E. (1994). Structural response of growing bone to exercise and disuse. *Journal of Applied Physiology*, 76, 946–955.
- Bridges, P. S., Blitz, J. H., Solano, M. C. (2000). Changes in long bone diaphyseal strength with horticultural intensification in West-Central Illinois. *American Journal of Physical Anthropology*, 112, 217–238.
- Buckley, S., Usai, D., Jakob, T., Radini, A., Hardy, K. (2014). Dental calculus reveals unique insights into food items, cooking and plant processing in prehistoric central Sudan. *PLoS ONE*, 9(7), 1–10.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0100808>
- Cameron, M. E., & Pfeiffer, S. (2014). Long bone cross-sectional geometric properties of later stone age foragers and herder-foragers. *South African Journal of Science*, 110(9–10). <https://doi.org/10.1590/sajs.2014/20130369>
- Caneva, I. (1983). Pottery using gatherers and hunters at Saggai (Sudan): preconditions for food production. *Origini*, 12, 7–271.
- Carter, D. R. (1984). Mechanical loading histories and cortical bone remodeling. *Calcified Tissue International*, 36, 19–24.
- Carvalho, M., Peireira, T., & Manso, C. (2018). Rabbit exploitation in the Middle Paleolithic at Gruta Nova da Columbeira, Portugal. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 21(September), 821–832.
<https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2018.09.003>
- Coppolillo, P. (2000). The Landscape Ecology of Pastoral Herding: Spatial Analysis of Land Use and Livestock Production in East Africa. *Human Ecology*, 28(4), 527–560.
- Costa, K., Russell, J., Konecky, B., Lamb, H. (2014). Isotopic reconstruction of the African humid period and Congo air boundary migration at Lake Tana, Ethiopia. *Quaternary Science Review*, 83, 58–67.
- Cribb, R. (1991). *Nomads in archaeology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Currey, J. (1984). *The Mechanical Adaptations of Bones*. Princeton, New Jersey; Guildford, Surrey: Princeton University Press.
- David, R., Salvatori, S. (2018). Ceramic Production in the Middle Nile Valley, Sudan (8000 BC - 1500 AD). *Encyclopedia of Global Archaeology*, 1–22.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-51726-1_3350-1
- Dincauze, D. F. (1987). Strategies for Paleoenvironmental Reconstruction in Archaeology. *Advances in Archaeological Method and Theory*, 11(1987), 255–336. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-003111-5.50008-7>
- Discamps, M. (2014). Ungulate biomass fluctuations endured by Middle and Early Upper Paleolithic societies (SW France, MIS 5-3): The contributions of modern analogs and cave hyena paleodemography. *Quaternary International*, 337, 64–79.

- Dittrich, A. (2011): *Zur neolithisierung des Mittleren niltals und angrenzender Regionen: Kultureller Wandel vom Mesolithikum zum Neolithikum im Nord- und Zentralsudan*. BAR International Series 2281, Archaeopress, Oxford.
- Domander, R., Felder, A. A., & Doube, M. (2016). BoneJ2 - refactoring established research software. *Wellcome Open Research*, 4–9. Retrieved from <https://www.overleaf.com/project/5c789fec0644264447930787>
- Doty, S. B. (1981). Morphological evidence of gap junctions between bone cells. *Calcified Tissue International*, 33, 509–512. <https://doi.org/10.1007/BF02409482>
- Dusseldorp, G. (2013). *Neanderthals and cave hyaenas: co-existence, competition or conflict?* In: Clark, J.L., Speth, J.D. (Eds.), *Zooarchaeology and Modern Human Origins: Human Hunting Behaviour During the Later Pleistocene, Vertebrate Paleobiology and Palaeoanthropology Series*. Springer, Dordrecht, pp. 191–208.
- Edwards, D. (2004). *The Nubian past: An archaeology of the Sudan*. Routledge, London, New York.
- Fehling, P. C., Alekel, L., Clasey, J., Rector, A., Stillman, R.J. (1995) A comparison of bone mineral densities among female athletes in impact loading and active loading sports. *Bone*, 17(3), 205–210. [https://doi:10.1016/8756-3282\(95\)00171-9](https://doi:10.1016/8756-3282(95)00171-9)
- Frankel, V. H., Burstein, A. H. (1970). *Orthopaedic Biomechanics*. Philadelphia: Lea and Febiger.
- Friedl, L. (2013). The femoral shaft waist, an alternative robusticity measure: It's distribution, relation to midshaft, and applicability to behavioral reconstructions. Doctoral Thesis. Tulane University, Louisiana.
- Friedl, L., Claxton, A. G., Walker, C. S., Churchill, S. E., Holliday, T. W., Hawks, J., ... Marchi, D. (2019). Femoral neck and shaft structure in *Homo naledi* from the Dinaledi Chamber (Rising Star System, South Africa). *Journal of Human Evolution*, 133, 61–77. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2019.06.002>
- Friedl, L., Eiseová, S., Holliday, W. T. (2016). Re-evaluation of Pleistocene and Holocene long bone robusticity trends with regards to age-at-death estimates and size standardization procedures. *Journal of Human Evolution*, 97, 109–122. <https://10.1016/j.jhevol.2016.05.013>
- Fuller, D. Q., Smith, L. (2004). *The prehistory of the Bayuda: new evidence from the Wadi Muqaddam*. In: Kendall, T., editor. *Nubian Studies 1998. Proceedings of the ninth conference of the International Society of Nubian Studies*. Boston: North-eastern University. pp. 261–281.
- Gasse, F. (2000). Hydrological changes in the African tropics since the Last Glacial Maximum. *Quaternary Science Review*, 19, 189–211.
- Gasse, F., Chalié, F., Vincens, A., Williams, M. A. J., Williamson, D. (2008). Climatic patterns in equatorial and southern Africa from 30,000 to 10,000 years ago reconstructed from terrestrial and near-shore proxy data. *Quaternary Science Review* 27, 2316–2340.

- Gatto, M. C., Zerboni, A. (2015). Holocene supra-regional environmental changes as trigger for major socio-cultural processes in Northeastern Africa and the Sahara. *African Archaeological Review*, 1–33.
- Gaudzinski-Windheuser, S., Niven, L. (2009). Hominin Subsistence Patterns During the Middle and Late Paleolithic in Northwestern Europe. *Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*, (9781402096983), 99–111. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9699-0_7
- Gillette, J. C., Stevermer, C. A., Meardon, S. A., Derrick, T. R. and Schwab, C. V. (2009). Upper extremity and lower back moments during carrying tasks in farm children. *Journal of applied biomechanics*, 25(2), pp.149–155.
- Grine, F. E., Jungers, W. L., Tobias, P. V., & Pearson, O. M. (1995). Fossil Homo femur from Berg Aukas, northern Namibia. *American Journal of Physical Anthropology*, 97(2), 151–185. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330970207>
- Habu, J., Fitzhugh, B. (2002). *Introduction: Beyond Foraging and Collecting: Evolutionary Change in Hunter-Gatherer Settlement Systems*. In: Fitzhugh, B., Habu, J. (eds) *Beyond Foraging and Collecting. Fundamental Issues in Archaeology*. Springer, Boston, MA. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-0543-3_1.
- Hackner, S. (2017). *Subsistence strategy and tibial shape: identifying variation in activity across the Sudanese landscape*. 384 pp.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., Ryan, P.D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1): 9. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Hard, R. J., Merrill, W. L. (1992). Mobile Agriculturalists and the Emergence of Sedentism: Perspectives from Northern Mexico. *American Anthropologist*, 94(3), 601–620. <https://doi.org/10.1525/aa.1992.94.3.02a00040>
- Harris, D. R. (1989). *An evolutionary continuum of people plant interaction*. In: Harris, D.R. and Hillman, G.C., Eds., *Foraging and Farming: The Evolution of Plant Exploitation*, Unwin Hyman, London.
- Hassan, F. A. (1986). Chronology of the Khartoum “Mesolithic” and “Neolithic” and related sites in the Sudan: statistical analysis and comparisons with Egypt. *The African Archaeological Review*, 4(1), 83–102. <https://doi.org/10.1007/BF01117036>
- Hentschel, KC. (2014). “*Postmortem Fracture Surface Topography: An Investigation Into Differentiating Perimortem and Postmortem Long Bone Blunt Force Trauma Fractures.*”
- Honegger, M., & Williams, M. (2015). Human occupations and environmental changes in the Nile valley during the Holocene: The case of Kerma in Upper Nubia (northern Sudan). *Quaternary Science Reviews*, 130, 141–154. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2015.06.031>

- Chang, C., Koster, H.A. (1986). Beyond Bones: Toward an Archaeology of Pastoralism. *Advances in Archaeological Method and Theory*, 9, 97–148.
- Christen, P., Ito, K., Ellouz, R., Boutroy, S., Sornay-Rendu, E., Chapurlat, R. D., Van Rietbergen, B. (2014). Bone remodelling in humans is load-driven but not lazy. *Nature Communications*, 5. <https://doi.org/10.1038/ncomms5855>
- Iacumin, P., Di Matteo, A., Usai, D., Salvatori, S., & Venturelli, G. (2016). Stable isotope study on ancient populations of central sudan: Insights on their diet and environment. *American Journal of Physical Anthropology*, 160(3), 498–518. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22987>
- Ingold, T. (1996). *Growing Plants and Raising Animals*. In D. Harris, ed. *The Origins and Spread of Agriculture and Pastoralism in Eurasia*. London: UCL Press.
- Jones, D. A. (2015). Ritual and religion in the Ohlone cultural area of Central California. Master thesis. San Jose State University, California.
- Judex, S., & Zernicke, R. F. (2000). High-impact exercise and growing bone: Relation between high strain rates and enhanced bone formation. *Journal of Applied Physiology*, 88(6), 2183–2191. <https://doi.org/10.1152/jap.2000.88.6.2183>
- Kannus, P., Haapasalo, H., Sankelo, M., Sievanen, H., Pasanen, M., Heinonen, A., Oja, P., Vuori, I. (1995). Effect of starting age of physical activity on bone mass in the dominant arm of tennis and squash players. *Annals of Internal Medicine*, 123, 27–31.
- Kozák, P., Pankowská, A., Plaštiaková, M., Zezula, M. (2010). Opava (k. ú. Opava-Město, okr. Opava. Areál pivovaru (tzv. horní dvůr), p. č. 128/7, 128/8. Středověk, novověk. Město. Zjišťovací výzkum. *Přehled výzkumů*, 51, 458–462.
- Lanyon, L. E. (1982). *Mechanical function and bone remodeling*. In: Sumner-Smith, G., editor. *Bone in clinical orthopaedics*. Philadelphia: Saunders. pp. 273–304.
- Lanyon, L. E. (1984). Functional strain as a determinant for bone remodeling. *Calcified Tissue International*, 36, 56–61.
- Lanyon, L. E., Goodship, A. E., Pye, C. J., MacFie, J. H. (1982). Mechanically adaptive bone remodelling. *Journal of Biomechanics*, 15, 141–54.
- Lanyon, L. E., Rubin, C. T., Baust, G. (1986). Modulation of bone loss during calcium insufficiency by controlled dynamic loading. *Calcified Tissue International*, 38, 209–16.
- Lario, J., Sanchez-Moral, S., Fernandez, V., Jimeno, A., & Menendez, M. (1997). Palaeoenvironmental evolution of the blue Nile (central Sudan) during the early and mid-holocene (mesolithic-neolithic transition). *Quaternary Science Reviews*, 16(6), 583–588. [https://doi.org/10.1016/S0277-3791\(96\)00053-4](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(96)00053-4)
- Larsen, C. S. (1995). Biological changes in human populations with agriculture. *Annual Review of Anthropology*, 24, 185–213.

- Larsen, C. S., Ruff, C. B. (1994). *The stresses of conquest in Spanish Florida: structural adaptation and change before and after contact*. In: Larsen, C.S., Milner, G.R, editors. *In the wake of contact: biological responses to conquest*. New York: Wiley- Liss. pp. 21–34.
- Larsen, C. S., Ruff, C.B., Kelly, R.L. (1995). Structural analysis of the stillwater postcranial human remains: behavioral implications of articular joint pathology and long bone diaphyseal morphology. *Anthropological Papers of the American Museum of National History*, 77, 107–133.
- Lieberman, D. E., Polk, J. D., & Demes, B. (2004). Predicting long bone loading from cross-sectional geometry. *American Journal of Physical Anthropology*, 123, 156–171.
- Linseele, V., & Zerboni, A. (2018). Done with fish? A diachronic study of fishing in the Holocene Nile basin of Sudan. *Quaternary International*, 471, 229–240. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2017.04.024>
- Lisa, L., Lisy, P., Chadima, M., Čejchan, P., Bajer, A., Cilek, V., ... Schnabl, P. (2012). Microfacies description linked to the magnetic and non-magnetic proxy as a promising environmental tool: Case study from alluvial deposits of the Nile river. *Quaternary International*, 266, 25–33. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2011.05.030>
- Lovejoy, C. O., McCollum, M.A., Reno, P.L., Rosenman, B.A. (2003). Developmental biology and human evolution. *Annual Review of Anthropology*, 119, 97–133.
- Macintosh, A. A., Pinhasi, R., & Stock, J. T. (2014). Lower limb skeletal biomechanics track long-term decline in mobility across ~6150 years of agriculture in Central Europe. *Journal of Archaeological Science*, 52, 376–390. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2014.09.001>
- Macklin, M. G., Toonen, W. H. J., Woodward, J. C., Williams, M. A. J., Flaux, C., Marriner, N., ... Welsby, D. (2015). A new model of river dynamics, hydroclimatic change and human settlement in the Nile Valley derived from meta-analysis of the Holocene fluvial archive. *Quaternary Science Reviews*, 130, 109–123. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2015.09.024>
- Maggiano, I. S., Schultz, M., Kierdorf, H., Sosa, T. S., Maggiano, C. M., & Blos, V. T. (2008). Cross-sectional analysis of long bones, occupational activities and long-distance trade of the Classic Maya from Xcambó - Archaeological and osteological evidence. *American Journal of Physical Anthropology*, 136(4), 470–477. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20830>
- Marchi, D. (2008). Relationships between lower limb cross-sectional geometry and mobility: The case of a Neolithic sample from Italy. *American Journal of Physical Anthropology*, 137(2), 188–200. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20855>
- Maritan, L., Iacumin, P., Zerboni, A., Venturelli, G., Dal Sasso, G., Linseele, V., ... Usai, D. (2018). Fish and salt: The successful recipe of White Nile Mesolithic hunter-gatherer-fishers. *Journal of Archaeological Science*, 92, 48–62.

<https://doi.org/10.1016/j.jas.2018.02.008>

- McMillan, M. (2014). *Biomechanical exposures and work-related musculoskeletal disorders among Saskatchewan farmers*. Master thesis. Queen's University, Ontario.
- Miller, M. J., Agarwal, S. C., Aristizabal, L., & Langebaek, C. (2018). The daily grind: Sex- and age-related activity patterns inferred from cross-sectional geometry of long bones in a pre-Columbian muisca population from Tibanica, Colombia. *American Journal of Physical Anthropology*, 167(2), 311–326. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23629>
- Mosley, J. R. (2000). Osteoporosis and bone functional adaptation: Mechanobiological regulation of bone architecture in growing and adult bone, a review. *Journal of Rehabilitation Research and Development*, 37(2), 189–99.
- Murdock, G. P. (1969). *Correlations of Exploitative and Settlement Patterns*. In: Damas, D. (Eds), *Contributions to Anthropology: Ecological Essays*. pp. 129-150. Ottawa: National Museums of Canada, Bulletin No. 230.
- Murray, S. S., Schoeninger, M.J., Bunn, H.T., Pickering, T.R. and Marlett, J.A. (2001). Nutritional Composition of Some Wild Plant Foods and Honey Used by Hadza Foragers of Tanzania. *Journal of Food Composition and Analysis*, 14(1), 3–13.
- Nagurka, M. L., Hayes, W.C. (1980). An interactive graphics package for calculating cross-sectional properties of complex shapes. *Journal of Biomechanics*, 13, 59–64.
- Niamir-Fuller, M. (1999). *Conflict management and mobility among pastoralists in Karamoja, Uganda*. In: Niamir-Fuller, M., editor. *Managing mobility in African rangelands*. London, UK: IT Publications Ltd. pp. 149–183.
- Orbach, M., & Yeshurun, R. (2019). The hunters or the hunted: Human and hyena prey choice divergence in the Late Pleistocene Levant. *Journal of Human Evolution*, 2019(xxxx). <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2019.01.005>
- Pacina, J. (2015). Geodetic surveying as part of archaeological research in Sudan. *Geoinformatics FCE CTU*, 14(1), 47–64. <https://doi.org/10.14311/gi.14.1.4>
- Pauwels, F. (1965). *Gesammelte abhandlungen zur funktionellen anatomie*. Berlin: Springer.
- Pearson, O. M., & Lieberman, D. E. (2004). The aging of Wolff's "law": Ontogeny and responses to mechanical loading in cortical bone. *Yearbook of Physical Anthropology*, 47, 63–99. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20155>
- Peters, J. (1995). *Mesolithic subsistence between the 5th and the 6th Nile cataract: the archaeofaunas from Abu Darbein, El Damer and Aneibis (Sudan)*. In: Haaland, R., Magid, A.A. (Eds.), *Aqualithic Sites along the Rivers Nile and Atbara, Sudan*. Alma Mater Forlag, Bergen, pp. 178–244.

- Rasband, W. S. (1997–2020). *ImageJ*, U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, <https://imagej.nih.gov/ij/>
- Reilly, D. T., Burstein, A. H. (1975). The elastic and ultimate properties of compact bone tissue. *Journal of Biomechanics*. 8(6), 393–405. [https://doi:10.1016/0021-9290\(75\)90075-5](https://doi:10.1016/0021-9290(75)90075-5).
- Rendu, W., Renou, S., Soulier, M. (2019). Subsistence strategy changes during the Middle to Upper Paleolithic transition reveals specific adaptations of Human Populations to their environment. *Scientific Reports*, 9, 15817. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-50647-6>
- Rendu, W., Renou, S., Soulier, M. C., Rigaud, S., Roussel, M., & Soressi, M. (2019). Subsistence strategy changes during the Middle to Upper Paleolithic transition reveals specific adaptations of Human Populations to their environment. *Scientific Reports*, 9(1), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-50647-6>
- Richter, J. and Noe-Nygaard, N. (2003). A late mesolithic hunting station at Agernaes, Fyn, Denmark. Differentiation and specialization in the late Ertebolle culture, heralding the introduction of agriculture? *Acta Archaeologica*, 74(1), 1–64.
- Rubin, C. T., Lanyon, L. E. (1984). Dynamic strain similarity in vertebrates. An alternative to allometric limb bone scaling. *Journal of Theoretical Biology*, 107,321–7.
- Rubin, C.T., McLeod, K. J., Bain, S. D. (1990). “Functional strains and cortical bone adaptation: epigenetic assurance of skeletal integrity.” *Journal of biomechanics*, 23(1), 43–54.
- Ruff, C. B., & Hayes, W. C. (1983). Cross- sectional geometry of Pecos Pueblo femora and tibiae—A biomechanical investigation: I. Method and general patterns of variation. *American Journal of Physical Anthropology*, 60(3), 359–381. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330600308>
- Ruff, C. B., & Hayes, W. C. (1983). Cross-sectional geometry of Pecos Pueblo femora and tibiae—A biomechanical investigation: I. Method and general patterns of variation. *American Journal of Physical Anthropology*, 60(3), 359–381. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330600308>
- Ruff, C. B, Holt, B., Niskanen, M. (2015). Gradual decline in mobility with the adoption of food production in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(23), 7147–7152. <https://doi:10.1073/pnas.1502932112>
- Ruff, C. B., Hayes, W.C. (1983). Cross-sectional geometry of Pecos Pueblo femora and tibiae, A biomechanical investigation: In. Sex, age, and side related variation. *American Journal of Physical Anthropology*, 60, 383–400.
- Ruff, C. B., Holt, B., Niskanen, M., Sladek, V., Berner, M., Garofalo, E., Garvin, H. M., Hora, M., Junno, J. A., Schuplerova, E., Vilkama, R., & Whittey, E. (2015). Gradual decline in mobility with the adoption of food production in Europe.

- Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(23), 7147–7152. <https://doi.org/10.1073/pnas.1502932112>
- Ruff, C. B., Holt, B., Trinkaus, E. (2006). Who's afraid of the Big Bad Wolff?: "Wolff's Law" and Bone Functional Adaptation. *American Journal of Physical Anthropology*, 129, 498–498.
- Ruff, C. B., Holt, B.M., Niskanen, M. (2012). Stature and body mass estimation from skeletal remains in the European Holocene. *American Journal of Physical Anthropology*, 148(4), 601–617. <https://doi:10.1002/ajpa.22087>
- Ruff, C. B., Jones, H.H. (1981). Bilateral asymmetry in cortical bone of the humerus and tibiae: sex and age factors. *Human Biology*, 53, 69–86.
- Ruff, C. B., Walker, A., Trinkaus, E. (1994). Postcranial robusticity in Homo. III: ontogeny. *American Journal of Physical Anthropology*, 93, 35–54.
- Ryan, T. M., Shaw, C.N. (2015). *Gracility of the modern Homo sapiens skeleton is the result of decreased biomechanical loading*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(2), pp.372–377.
- Sample, S. J., Behan, M., Smith, L., Oldenhoff, W. E., Markel, M. D., Kalscheur, V. L., ... Muir, P. (2008). Functional adaptation to loading of a single bone is neuronally regulated and involves multiple bones. *Journal of Bone and Mineral Research*, 23(9), 1372–1381. <https://doi.org/10.1359/jbmr.080407>
- Shackelford, L. L. (2007). Regional variation in the postcranial robusticity of late upper paleolithic humans. *American Journal of Physical Anthropology*, 133, 655–668.
- Sládek, V., Berner, M., & Sailer, R. (2006). Mobility in Central European Late Eneolithic and Early Bronze Age: Femoral cross-sectional geometry. *American Journal of Physical Anthropology*, 130(3), 320–332. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20372>
- Smith, E. L., Gilligan, C. (1991). Physical activity effects on bone metabolism. *Calcified Tissue International*, 49, 50–54. <https://doi.org/10.1007/BF02555089>
- Sordoillet, D., Weller, O., Rouge, N., Buatier, M., Sizun, J.P. (2018). Earliest salt working in the world: from excavation to microscopy at the prehistoric sites of Tolici and Lunca (Romania). *Journal of Archaeological Science*, 89, 46–55.
- Starkovich, B. M. (2017). Paleolithic subsistence strategies and changes in site use at Klissoura Cave 1 (Peloponnese, Greece). *Journal of Human Evolution*, 111, 63–84. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2017.04.005>
- Stiner, M. (2012). Competition theory and the case for Pleistocene Hominin-Carnivore Co-evolution. *Journal of Taphonomy*, 10(3), 129–145.
- Suková, L., Cílek, V. (2012). The Landscape and Archaeology of Jebel Sabaloka and the Sixth Nile Cataract, Sudan. *Interdisciplinaria Archaeologica - Natural Sciences in Archaeology*, III(2/2012), 189–201.

<https://doi.org/10.24916/iansa.2012.2.1>

- Suková, L., Varadzin, L., & Pokorný, P. (2014). Prehistoric research at Jebel Sabaloka, Central Sudan (2011-2014). *The Dolní Věstonice Studies*, 20, 149–153. Retrieved from <http://hdl.handle.net/11104/0236863>
- Suková, Lenka, & Cílek, V. (2012a). *Interdisciplinaria archaeologica natural sciences In archaeology*. III(2), 189–201. Retrieved from <http://www.iansa.eu>
- Suková, Lenka, & Cílek, V. (2012b). The Landscape and Archaeology of Jebel Sabaloka and the Sixth Nile Cataract, Sudan. *Interdisciplinaria Archaeologica - Natural Sciences in Archaeology*, III(2/2012), 189–201. <https://doi.org/10.24916/iansa.2012.2.1>
- Taaffe, D. R., Robinson, T. L., Snow, C. M., & Marcus, R. (1997). High-impact exercise promotes bone gain in well-trained female athletes. *Journal of Bone and Mineral Research*, 12(2), 255–260. <https://doi.org/10.1359/jbmr.1997.12.2.255>
- Temple, D. H., Auerbach, B. M., Nakatsukasa, M., Sciulli, P. W., & Larsen, C. S. (2008). Variation in limb proportions between Jomon foragers and Yayoi agriculturalists from prehistoric Japan. *American Journal of Physical Anthropology*, 137(2), 164–174. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20853>
- Thomas, E. R., Wolff, E. W., Mulvaney, R., Steffensen, J. P., Johnsen, S. J., Arrowsmith, C., ... Popp, T. (2007). The 8.2 ka event from Greenland ice cores. *Quaternary Science Reviews*, 26(1–2), 70–81. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2006.07.017>
- Tierney, J. E., deMenocal, P.B. (2013). Abrupt shifts in Horn of Africa hydroclimate since the last glacial Maximum. *Science*, 342, 843–846.
- Trinkaus, E., Ruff, C. (2012). Femoral and tibial diaphyseal cross-sectional geometry in Pleistocene Homo. *PaleoAnthropology*, 2012(Trinkaus 1976), 13–62. <https://doi.org/10.4207/PA.2012.ART69>
- Trinkaus, E., Ruff, C. B. (1999). Diaphyseal cross-sectional geometry of Near Eastern Middle Palaeolithic humans: The Tibia. *Journal of Archaeological Science*, 26(10), 1289–1300. <https://doi.org/10.1006/jasc.1998.0361>
- Tschauner, H. (1996). Middle-range theory, behavioral archaeology, and postempiricist philosophy of science in archaeology. *Journal of Archaeological Method and Theory*, 3, 1–30. <https://doi.org/10.1007/BF02228929>.
- Turner, C. (1999). Toward a mathematical description of bone biology: the principle of cellular accommodation. *Calcified Tissue International*, 65, 466–471.
- Usai, D., Salvatori, S., Iacumin, P., Di Matteo, A., Jakob, T., & Zerboni, A. (2010). Excavating a unique pre-Mesolithic cemetery in central Sudan. *Antiquity*, 84(Project Gallery december 2009), 16–18. Retrieved from <http://www.antiquity.ac.uk/projgall/usai323/>

- Vail, J. R. (1982) *Geology of the Central Sudan*. In: Williams, M. A. J. and Adamson, D. A. (eds.) *A Land Between Two Niles: Quaternary geology and biology of the Central Sudan*. A. A. Balkema, Rotterdam, pp. 51-63.
- Van Neer, W. (2004). Evolution of prehistoric fishing in the Egyptian Nile valley. *Journal of African Archaeology*, 2, 251–269.
- Varadinová, L., Varadin, L., Bajer, A., Lisá, L., Pacina, J., & Pokorný, P. (2015). Tracing post-depositional processes at mesolithic occupation sites in Central Sudan: View from the site of sphinx (SBK.W-60) at Jebel Sabaloka. *Interdisciplinaria Archaeologica*, 6(2), 133–150.
- Weiss, E. (2003). Effects of rowing on humeral strength. *American Journal of Physical Anthropology*, 121, 293–302.
- Weiss, E. (2009). Sex differences in humeral bilateral asymmetry in two hunter-gatherer populations: California Amerinds and British Columbian Amerinds. *American Journal of Physical Anthropology*, 140, 19–24.
- Weninger, B., Clare L., Rohling, E. J., Bar-Yosef, O., Böhner, U., Budja, M., Bundschuh, M., Feurdean, A., Gebel, H-G., Jöris, O., Linstädter, J., Mayewski, P., Mühlenbruch, T., Reingruber, A., Rollefson, G., Schyle, D., Thissen, L., Todorova, H., Zielhofer, Ch. (2009). The impact of rapid climate change on prehistoric societies during the holocene in the Eastern Mediterranean. *Documenta Praehistorica*, 36, 7–59.
- Williams, M. A. J., Williams, F. M., Duller, G. A. T., Munro, R. N., El Tom, O. A. M., Barrows, T. T., ... Fluin, J. (2010). Late Quaternary floods and droughts in the Nile valley, Sudan: new evidence from optically stimulated luminescence and AMS radiocarbon dating. *Quaternary Science Reviews*, 29(9–10), 1116–1137. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2010.02.018>
- Williams, M. A. J., Nottage, J. (2006). Impact of extreme rainfall in the central Sudan during 1999 as a partial analogue for reconstructing early Holocene prehistoric environments. *Quaternary International*, 150, 82–94.
- Wolff, J. (1986). *The law of bone remodelling*. Berlin: Springer-Verlag.
- Woodward, J. C., Macklin, M. G., Krom, M. D., & Williams, M. A. J. (2008). The Nile: Evolution, Quaternary River Environments and Material Fluxes. *Large Rivers: Geomorphology and Management*, 261–292. <https://doi.org/10.1002/9780470723722.ch13>
- Yamada, H. (1970). *Strength of Biological Materials*. Williams and Wilkins, Baltimore, MD.
- Yeshurun, R. (2013). *Middle Paleolithic prey-choice inferred from a natural pitfall trap: Rantis Cave, Israel*. In: Clark, J.L., Speth, J.D. (Eds.), *Zooarchaeology and Modern Human Origins: Human Hunting Behavior During the Later Pleistocene, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology Series*. Springer, Dordrecht, pp. 45–58.

Zerboni, A. (2011). Micromorphology reveals in situ Mesolithic living floors and archaeological features in multiphase sites in central Sudan. *Geoarchaeology*, 26(3), 365–391. <https://doi.org/10.1002/gea.20355>

Resumé

The entire prehistoric period of Central Sudan is characterized by a humid climate with an abundance of open water reliant faunal resources. Oxygen and carbon isotope analysis conducted on both human and animal osteological remains, in combination with numerous archeological evidence of ceramics production in this region suggests a primarily sedentary hunter-gatherer-fisher subsistence strategy. This study aimed to either verify or challenge this assumption through the use of a cross-sectional analysis of long bones in a Mesolithic sample of individuals from the site of Sabaloka – Sphinx. The first part of this study focuses on the main mechanisms of bone functional remodeling and their relationship to the biomechanical properties of lower limb long bones. The second part of the theoretical section includes a description of the site of Sabaloka – Sphinx, alongside an overview of the overall paleoclimatic context of the central Nile basin throughout the Holocene, and the likely subsistence strategies of prehistoric human populations of this region during the mesolithic and pre-mesolithic period.

The methodological part of this work first describes the steps that were necessary for the virtual reconstruction of the fragmentary femora and segmenting the appropriate sections of the bones. A section of this work is then dedicated to the method of extracting and processing the needed data. Lastly, a comparison is made of the extracted cross-geometric properties of the Sabaloka - Sphinx femora and number of comparative samples from various biomechanical backgrounds.

The results of the cross-sectional analysis of femoral bones conducted in this study offer a probable mobility pattern of the examined population and, in combination with the information offered in the theoretical part of this work, suggest some likely inferences to the overall character of subsistence strategies used by the Mesolithic populations of this region.