

**Západočeská univerzita v Plzni
Fakulta filozofická**

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Plzeň 2012

Západočeská univerzita v Plzni

Fakulta filozofická

Katedra antropologie

Studijní program Antropologie

Studijní obor Antropologie populací minulosti

Diplomová práce

**Encefalizace a velikost mozku u neandertálců –
Odhad variability velikostních rozměrů hlavy
novorozence neandertálského člověka metodou
DeSilva & Lesnik (2008)**

Petr Tůma

Vedoucí práce:

Doc. RNDr. Jaroslav Brůžek, Ph. D.

Laboratoire d'Anthropologie des Populations du Passé,

Université Bordeaux 1

Konzultant:

RNDr. Vladimír Blažek, CSc.

Katedra antropologie

Fakulta filozofická Západočeské univerzity v Plzni

Plzeň 2012

Prohlašuji, že jsem práci zpracoval samostatně a použil jen uvedených pramenů a literatury.

Plzeň, duben 2012

.....

Chci touto cestou poděkovat vedoucímu práce Doc. RNDr. Jaroslavu Brůžkovi, Ph. D., a RNDr. Vladimíru Blažkovi, CSc., za zájem, odborné vedení a čas, který mi věnovali.

Dále děkuji Dr. Jeremymu DeSilvovi, Dr. Julie Lesnik, Dr. Pierre-Fleuryemu Chaillotovi a Dr. Isabelle Capellini za poskytnutá data pro mou práci.

V neposlední řadě děkuji svým blízkým – rodině a přátelům za podporu při psaní této práce.

Obsah

1	Abstrakt.....	1
2	Úvod	3
3	Encefalizace.....	5
3.1	Genetické pozadí encefalizace.....	6
3.2	Encefalizace z pohledu neurověd.....	9
4	Neandertálci.....	12
4.1	Definice neandertálců – morfologie, taxonomie a chronologie 13	
4.2	Neandertalizace a akreační model vývoje	17
4.2.1	Skupina raného pleistocénu.....	17
4.2.2	Skupina středního pleistocénu	17
4.2.3	Holstein-Hoxnianská skupina.....	18
4.2.4	Saalianská skupina	18
4.2.5	Eemianská a Weschelianská skupina.....	18
4.3	Novorozenci neandertálců	18
4.3.1	La Ferrassie 4	19
4.3.2	Sesselfelsgrotte	19
4.3.3	Le Moustier 2	20
4.3.4	Mezmaiskaya	20
5	Ontogeneze.....	21
5.1	Ontogeneze mozku	21
5.2	Ontogeneze mozku v evoluční perspektivě.....	24
5.3	Neandertálci a anatomicky moderní člověk	28
6	Cíle práce a výzkumné hypotézy	30
6.1	Cíle práce	30
6.2	Výzkumné hypotézy	30
7	Materiál.....	32

7.1	Materiál pro metodu navrženou DeSilva a Lesnik (2008)	32
7.2	Materiál – moderní člověk	33
7.3	Materiál – neandertálci.....	34
7.4	Materiál – srovnávací soubor neandertalců	36
8	Metody.....	37
8.1	Regresní modely	37
8.2	Použitý software.....	39
8.3	Metoda DeSilva a Lesnik (2008).....	39
8.4	Ověření metody DeSilva a Lesnik (2008)	42
9	Výsledky.....	43
9.1	Ověření metody DeSilva a Lesnik (2008)	43
9.2	Virtuální soubory.....	45
9.3	Návrh nové metody predikce velikosti mozku	47
9.4	Velikost mozku novorozence neandertálce a moderního člověka	49
9.5	Zhodnocení hypotéz	52
9.6	Srovnání s virtuálními rekonstrukcemi novorozenců	52
10	Diskuze.....	55
10.1	Faktory ovlivňující výsledky regresního modelu	55
10.2	Velikost mozku v kontextu life-history.....	60
10.3	Velikost mozku v kontextu porodního mechanismu	61
10.4	Velikost mozku a encefalizace	65
11	Závěr.....	67

12 Použitá literatura	69
13 Summary	78
14 Přílohy	81

1 ABSTRAKT

Ve fosilním záznamu evoluce chybí zástupci nejranějších fází ontogeneze. Při studiu encefalizace je tak třeba využít i nepřímých možností studia velikosti mozku. Jedním z těchto přístupů je modelování velikosti mozku novorozence na základě velikosti mozku dospělých jedinců. V této práci využíváme metody DeSilva a Lesnik (2008) pro odhad velikosti mozku novorozence z fosilního záznamu dospělých jedinců a aplikujeme jí na odhad velikosti mozku novorozence neandertálců a jeho srovnání s velikostí mozku novorozence moderního člověka. Po revizi regresních rovnic DeSilvy a Lesnikové, které neposkytují adekvátní odhad velikosti mozku novorozence, navrhujeme vlastní regresní modely. Tyto nové predikční rovnice jsme pak použili na odhad velikosti mozku novorozenců moderního člověka a neandertálců. Podle našich odhadů se velikost mozku moderního člověka při narození pohybuje v intervalu 394 cm³ až 396 cm³ a u neandertálců 408 cm³ až 410 cm³. Na základě provedených testů se pak přikláníme k hypotéze, že se variační šíře velikosti mozku v době porodu u neandertálců a moderních lidí silně překrývají a signifikantně neliší ($p = 0,064$). Naše výsledky jsou konzistentní s odhadem velikosti mozku novorozenců neandertálců z 3D rekonstrukcí CT scanů fosilních nálezů Le Moustiér a Mezmaiskaya.

Klíčová slova:

neandertálci – velikost mozku novorozence – encefalizace – regrese

ABSTRACT

In the fossil record, there is a lack of evidence about the earliest ontogenetic stages in our ancestor species. While the direct reconstruction of neonatal brain size from fossil newborns is impossible due their absence in the record, it is possible to estimate the neonatal brain size from adult specimens using regression models. In this work, we are using regression method proposed by DeSilva and Lesnik (2008) for the estimation of neonatal brain size from fossil adult specimens. We use this method to estimate the brain size of Neanderthal newborns in comparison with the brain size of anatomically modern humans. After revision of DeSilva and Lesnik's models, we are proposing new, more reliable regression models. Using the new regression models, we estimate the mean neanderthal newborn brain size in the statistical error range of 408 cc to 410 cc (model 8: 408.2 cc \pm 41.2 cc; model 9: 409.6 cc \pm 41.4 cc) with comparison to neonatal brain size of modern humans in a range of 394 cc to 396 cc (model 8: 394.1 cc \pm 39.9 cc; model 9: 395.4 cc \pm 40.2 cc). We then tested the differences with no significance (t-test, $p=0.064$). We also compared the obtained estimations of neanderthal neonatal brain size with 3D, CT based reconstructions of known fossil neanderthal newborns – Le Moustier 2 (Gunz et al., 2012) and Mezmaiskaya (Gunz et al., 2012; Ponce de Léon et al., 2008). Brain size estimates of these specimens from virtual reconstructions and our estimates from regression models are consistent.

Keywords: Neanderthals – neonatal brain size – encephalization – regression

2 ÚVOD

Otázka velikosti mozku anatomicky moderního člověka a neandertálců je ve středu zájmu bádání od počátků paleoantropologie. Přitom se celý směr tohoto bádání upíral pouze směrem k dospělým jedincům, k otázkám specifické morfologie definující jednotlivé druhy, biomechanickým analýzám a kladistickým studiím sledujících evoluční historii a příbuznost jednotlivých druhů. Na nedospělé jednice se přitom jaksi zapomínalo a o čím mladší ontogenetická stadia se jednalo, tím více opomíjená byla (Zollikofer a Ponce de León, 2010). Samozřejmě to bylo i tím, že nebyl k dispozici dostatek fosilních nálezů a také chyběl dostatečný metodický a technologický aparát pro relevantní závěry o jejich evoluční historii.

V posledních dvou dekáдах se tento přístup změnil – nové nálezy nedospělých jedinců, jako jsou nálezy *Australopithecus afarensis* z Dikika, v Etiopii (Alemseged et al., 2006) nebo novorozence neandertálce z Mezmaiskaya v Rusku (Golovanova et al., 1999) a nové metody analýzy, moderní technologie a nové poznatky z vývojové biologie umožnily zaměření pozornosti i na nejmladší ontogenetická stadia fosilních jedinců. A i v tomto přístupu zůstává velikost mozku a jeho vývoj jedním z klíčových témat.

Velikost mozku nejmladších vývojových stadií totiž může zodpovědět, nebo alespoň naznačit, odpovědi na některé základní otázky paleoantropologie a evoluční biologie. Ontogeneze mozku a lebky neandertálců a moderních lidí může ukázat, jakým způsobem vznikají specifické morfologické znaky sloužící k taxonomickému zařazení jednotlivých druhů a také napovědět, jakými vývojovými mechanismy vzniká druhová diverzita. S tím je také spojená otázka, kdy v evoluci k takovým změnám došlo a proč (Neubauer a Hublin,

in press; Zollikofer a Ponce de León, 2010). Vývoj mozku také hraje zásadní roli ve studiu procesu encefalizace a pochopení rozvoje kognitivních schopností a sociálního chování (Aiello a Dunbar, 1993; Blažek et al., 2011; Dunbar, 1998; Neubauer a Hublin, in press).

V souvislosti s velikostí mozků neandertálců a moderních lidí, které jsou limitovány i rozměry a uspořádáním pánve, je možné řešit i otázky reprodukčních aspektů a porodního mechanismu jednotlivých druhů (Franciscus, 2009; Rosenberg a Trevathan, 2002; Weaver a Hublin, 2009).

Limitujícím faktorem veškerých těchto studií zaměřených na velikost mozku a jeho ontogenezi je, že novorozenci a nejmladší vývojová stadia jedinců se dochovávají vzácně nebo jsou často příliš narušená pro další studium. Přestože už existují metody virtuální rekonstrukce kosterních pozůstatků novorozenců neandertálců (Ponce de Leon et al., 2008; Gunz et al., 2011), je třeba hledat i alternativní přístupy jak získat takovéto informace.

V této diplomové práci chceme k rekonstrukci velikosti mozku neandertálců využít metody DeSilvy a Lesnikové (2008) pro odhad velikosti mozku novorozence v době z fosilních pozůstatků dospělých jedinců, která využívá silné pozitivní korelace mezi velikostí mozku dospělých jedinců a novorozenců u všech primátů. Její autoři v minulosti tuto metodu úspěšně aplikovali na odhad velikosti mozku a průběh růstu *Homo erectus* (DeSilva a Lesnik, 2006) a na odhad velikosti mozku v době u fosilních jedinců australopitéků, raných zástupců rodu *Homo* a *Homo ergaster/erectus* (DeSilva a Lesnik, 2008).

3 ENCEFALIZACE

Relativně velký mozek v porovnání s velikostí těla je jedním z nejdůležitějších diagnostických znaků řádu primátů. Velikost mozku je výsledkem zvětšení koncového mozku (především jeho evolučně nejmladší části – neokortexu) a mozečku. Primatologové předpokládají, že zvětšení mozku je spojené se specializací primátů na zrak, jakožto primární smysl a se zvětšením zrakových dovedností jako stereoskopické a barevné vidění. Specializace na zrakové vnímání je interpretována celou řadou hypotéz vztahující se především k typu stravy – frugivorie (k identifikaci zralosti plodů) nebo insektivorie (ke zlepšení loveckých schopností), dále se uvažuje o spojení s rozvojem motorických schopností a evolucí ruky (Dunbar, 1998). Velikost mozku, přesněji velikost neokortexu, je také spojená s evolucí kognitivních schopností a evolucí „sociálního mozku“ (Dunbar, 1998). Větší mozek umožňuje komplexnější kognitivní funkce a lepší sociální komunikaci; Aiello a Dunbar ukázali pozitivní korelaci mezi velikostí sociální skupiny a velikostí neokortexu (Aiello a Dunbar, 1993). Dále jsou v evoluční historii změny ve velikosti mozku a jeho struktury spojené s evolucí jazyka a s používáním nástrojů (Aiello a Dunbar, 1993). Blažek s kolektivem (2011) shrnují možná evoluční vysvětlení vedoucí k rozvoji mozku u primátů do 4 hlavních okruhů hypotéz: (1) environmentální vlivy, (2) vlivy spojené s typem potravy a (3) behaviorální a sociokulturní vlivy, a (4) genomické vlivy. Konkrétně uvádějí spojení encefalizace s příjmem masa, s příjmem tuku a metabolismem lipidů, potravním chováním a stravou, žvýkáací mechanikou, délkou života, velikostí sociální skupiny, výrobou a používáním nástrojů, vizuálním vnímáním, jazykem a verbální komunikací, inteligencí a mentálními schopnostmi, kognitivním a sociálním chováním a dále neonatálním růstem mozku (Blažek et

al., 2011). Encefalizace samozřejmě není výsledkem jediného vlivu, ale že všechny tyto vlivy sehrály roly v evolučním procesu vedoucím k trendu zvětšování velikosti a komplexity mozku u primátů, především pak v evoluční linii rodu *Homo* vedoucí k modernímu člověku a k neandertálcům.

V souvislosti s encefalizací je nutné brát v potaz, že z fosilních nálezů je možné přímo, v případě zachovalé lebky, či nepřímo prostřednictvím fosilizovaných (či virtuálních) vnitřních objemů mozkovny (*endocast*) získat informace především o kvantitativním aspektu encefalizace – velikosti mozku; kvalitativní aspekt encefalizace – zvyšování komplexity struktury mozku a jeho vnitřního uspořádání a změny v kognitivních schopnostech je ve fosilním záznamu minimální (Blažek et al., 2011). Strukturální změny v průběhu evoluce člověka je tak možné studovat nepřímo: studiem genetického pozadí vývoje mozku v průběhu ontogeneze a skrze poznatky neurověd, odhalující strukturální uspořádání a fungování mozku na buněčné úrovni (Blažek et al., 2011). A díky kombinací poznatků z genetiky a neurověd je pak možné rekonstruovat, jakým způsobem došlo v tak relativně krátkém evolučním období k takto výrazným změnám u primátů, především pak v evoluční linii rodu *Homo*, vedoucí k anatomicky modernímu člověku a neandertálcům.

3.1 Genetické pozadí encefalizace

V posledních letech byly popsány desítky genů, které se různým způsobem podílejí na ontogenetickém vývoji mozku a které mohly sehrát roli v procesu evoluce mozku (Gilbert et al., 2005). Studie vrozených vad vývoje mozku, jako je mikrocefalie, výsledky srovnávací genomiky a pochopení mechanismů genové exprese,

regulace a funkčních důsledků pomohly vědcům lépe pochopit genetické pozadí encefalizace a evoluci vývoje nervového systému a mozku obecně (Erren a Erren, 2004; Gilbert et al., 2005).

První velkou skupinou genů, které hrály velkou roli v evoluci mozku, jsou geny regulující ontogenetický vývoj nervové soustavy v průběhu organogeneze v prenatálním stadiu jedince. Srovnáním těchto genů mezi člověkem, ostatními primáty (šimpanzi a makaky) a hlodavci (myši a další hlodavci) prokázalo rozdíly v těchto genech v poměru synonymních a ne-synonymních substitucí genu. U primátů je úroveň mutací více než 30 % v porovnání s hlodavci (Gilbert et al., 2005), navíc počet mutací je ještě vyšší v evoluční linii vedoucí k člověku. Tyto geny tedy byly pod silnou pozitivní selekcí (Dorus et al., 2004).

Další informace o významu genetických změn v evoluci mozku je možné získat z microcephalinových genů. V případě jejich dysfunkce je ovlivněn správný vývoj mozku jedince – mozek mikrocefalika dosahuje v dospělosti pouze 400 cm³ oproti běžným 1400 až 1600 cm³. V některých formách poruchy jsou postižení lidé schopni učení (např. chůze nebo limitované jazykové schopnosti), ale v jiných formách poruchy (způsobené jinými geny) je mikrocefalie doprovázená i dalšími malformacemi mozku a je často neslučitelná se životem (Gilbert et al., 2005). V současnosti je znám autozomálně recesivní lokus genu (s geny MCPH1 – MCPH6), kde mutace způsobují různé formy mikrocefalie. Nejdříve byl objeven gen mikrocephalin (MCPH1), dále pak následovaly dva geny ASPM (*abnormal spindle-like microcephaly associated*) korespondující s MCPH5 lokusem, gen SHH (*sonic hedgehog homolog*); (Gilbert et al., 2005); a v posledních letech další geny CDK5RAP2 (*cyclin dependent kinase 5 regulatory protein 2*,

asociovaný s lokusem MCPH3) a CENPJ (*centromere associated protein J*, korespondující s lokusem MCPH6); (Evans et al., 2006). Genetici předpokládají, že ASPM geny jsou zahrnuty v regulaci proliferace progenitorových buněk centrálního nervového systému, a tím ovlivňují velikost mozku v prenatálním vývoji. Komparativní studie mutací těchto genů také ukazuje, že tyto geny byly v období od miocénu do konce pleistocénu pod silnou pozitivní selekcí, což koresponduje s obdobím posledního společného předka člověka a šimpanzů, a oddělení evoluční linie vedoucí k člověku (Zhang, 2003). Podle Zhanga změněná funkce ASPM genů a jejich pozitivní selekce může být hlavní genetickou změnou v evoluční historii člověka, která předznamenala zrychlenou evoluci mozku (Zhang, 2003). Podobně fungují i ostatní geny SHH a microcephalin, kódují proteiny fungující jako signální molekuly nervového systému a regulují neurogenezi (Dorus et al., 2004). Přesná funkce posledních dvou známých genů CDK5RAP2 a CENPJ není ještě přesně popsána, ale pravděpodobně se uplatňují v průběhu mitózy u buněk nervového systému (Evans et al., 2006).

Jak již bylo zmíněno výše, jedním z nejdůležitějších mechanismů, který ovlivňuje velikost mozku, je proliferace progenitorových buněk nervového systému; délka proliferace progenitorových buněk přímo určuje budoucí velikost mozku – např. nervový systém myši v průběhu embryonálního vývoje projde 11 cykly buněčného dělení, makakův nervový systém minimálně 28 a lidský nervový systém podstoupí pravděpodobně ještě více mitotických cyklů (Hill a Walsh, 2005). Tento mechanismus je regulován receptorem proteinu ephrinu. Ephrin kontroluje proliferaci progenitorových buněk a inicializuje apoptózu progenitorových buněk po proběhnutí daného počtu dělení, a ukončuje tak růst mozku. Experiment na myši s narušením genu EphA7, který reguluje tento protein, vedlo

k inaktivaci apoptózy progenitorových buněk a kontinuálnímu růstu mozku myši (Depaepe et al., 2005). Je tak možné, že v minulosti došlo v linii primátů, vedoucí k člověku, ke změnám v ephrinových genech (Tang, 2006).

V souvislosti encefalizací a vývojem mozku jsou zkoumány i další geny, např. v kontextu vývoje mozečku je to gen *AHI1* (*Abelson helper integration site 1*) lokalizovaný na šestém chromozomu, jeho funkce je spojována s rozvojem motorických schopností, jako je bipedie (Hayward, 2004). Dále byly v poslední dekádě identifikovány změněné geny a skupiny genů (např. *MRG*, *GLUD2*) či naopak ztráty genů (např. *MYH16*), jež taktéž hrají roli ve vývoji mozku nervového systému (Vallender et al., 2008). Další studie se zaměřují na význam transkripčních faktorů regulujících úroveň exprese genů (Gilad et al., 2006) a i na změny v nekódující RNA některých genů (Vallender et al., 2008).

3.2 Encefalizace z pohledu neurověd

Proces encefalizace nelze plně vysvětlit pouze z pohledu genetiky a změn genomu. Změny genomu „pouze“ umožnily, aby došlo ke kvantitativním a kvalitativním změnám v uspořádání mozku v průběhu evoluce primátů, resp. specificky člověka. Vyšší míra proliferace progenitorových buněk (Hill a Walsh, 2005) a regulace apoptózy nervových buněk (Tang, 2006) umožnily kvantitativní růst objemu mozku v evoluci, ale další důležité změny proběhly v průběhu vývoje na buněčné úrovni a způsobu organizace vývoje mozkové tkáně a její výsledné morfologie (Blažek et al., 2011; Noctor et al., 2002). Nejdůležitějšími poznatky neurověd jsou v tomto směru tedy vývoj a způsob organizace neuronů a gliových

buněk v neokortexu koncového mozku (Noctor et al., 2002; Rakić, 1995), kde změny v buněčném cyklu progenitorových buněk během vývoje mozku a následná i vyšší neurogeneze vedly ke zvětšování komplexity a objemu šedé kůry mozkové u primátů (Kornack a Rakić, 1998).

K nejdůležitějším poznatkům tohoto směru bádání patří Rakićova hypotéza radiálních jednotek (Rakić, 1995). Tato hypotéza popisuje vývoj a organizaci neuronů kortikální oblasti koncového mozku. Dle Rakiće je horizontální uspořádání kortikálních neuronů určováno pozicí jejich progenitorových buněk, ale jejich vertikální (radiální) uspořádání je dáno časem jejich vzniku. Z několika progenitorových buněk v čase vzniká řada neuronů a tyto neurony spolu migrují v párech vertikálním směrem vzhůru po gliovém vláknu a vytváří vertikální sloupec nervových buněk. Tímto způsobem dochází až k tisícinásobnému zvětšení celkové kortikální plochy bez dalšího ztlušťování jednotlivých vrstev mozkové kůry (Rakić, 1995).

Radiální jednotky pak vytvářejí základ pro další uspořádání sloupcové architektury dozrávající mozkové kůry. Ta je pak dále v průběhu ontogeneze jedince uspořádávána do řady minisloupců (Buxhoeveden a Casanova, 2002; Mountcastle, 1997). Tyto vertikální minisloupce jsou tvořeny 80–100 neurony prostupujícími jednotlivými vrstvami (vrstvy II–VII) mozkové kůry (Mountcastle, 1997). Tyto minisloupce tvoří základní funkční jednotky organizace neokortexu a jsou navzájem funkčně propojené, tím také dochází k heterogenizaci a diferenciaci jejich podoby podle jejich funkce do regionů (Buxhoeveden a Casanova, 2002).

Hypotézy vývoje radiálních jednotek a minisloupců při vývoji a organizace mozkové kůry tedy vysvětlují jednak kvantitativní nárůst mozkové kůry, ale tento nárůst objemu právě umožnil i další

díličí specializaci mozkové kůry do okrsků a v evolučním měřítku umožnil potenciál pro vznik a rozvoj nových kortikálních funkcí a ve výsledku i rozvoj kognitivních schopností primátů (Blažek et al., 2011).

Mezi tyto specializované skupiny neuronů, které mají význam ve vývoji kognitivních schopností u primátů, a obzvláště u člověka, jsou řazeny například tzv. zrcadlové neurony (Pellegrino et al., 1992; Rizzolatti et al., 1996) nebo oblasti mozkové kůry tvořící neurokognitivní síť (Mesulam, 1998). Zrcadlové neurony jsou umístěny v nemotorické oblasti frontálního laloku koncového mozku a jsou aktivní jednak v součinnosti motorických neuronů jedince, tak i v případě, když jedinec pasivně sleduje prováděnou akci jiným jedincem. Funkce těchto neuronů tak reprezentuje pozorovanou motorickou činnost a tato reprezentace je pak základem pochopení této činnosti (Rizzolatti et al., 1996). Rizzolatti s kolektivem pak také přicházejí s hypotézou, že se u člověka rozvoj zrcadlových neuronů v laterálních oblastech koncového mozku podílel na vzniku jazyka a rozvoji verbální komunikace na základě staršího systému založeného na rozeznávání a chápání výrazu tváře a gest rukou (Rizzolatti et al., 1996).

Další podíl na rozvoji kognitivních schopností u člověka mohl mít vznik neurokognitivních neuronových sítí mezi různými okrsky velkého mozku. V neurokognitivní síti jsou propojené funkčně související oblasti mozku, které se zaměřují na recepci, zpracování a efektorové/motorické zpracování určité funkce (Mesulam, 1998). U člověka je možné rozlišit minimálně pět velkých neurokognitivních sítí zaměřených na analýzu řeči, vnímání prostoru, vnímání tváří a objektů, a dvě sítě související s pamětí (Mesulam, 1998).

4 NEANDERTÁLCI

Neandertálci jsou první objevenou a nejdéle studovanou fosilní skupinou a jako první se objevili na území dnešní Evropy. Také to jsou evolučně nejblížejší příbuzní moderního člověka. Počátky jejich osídlení Evropy sahají před poslední dobu ledovou a trvají až do příchodu anatomicky moderního člověka (přestože v některých oblastech docházelo k paralelní existenci po několik tisíc let); (Stringer a Gamble, 1993).

První kosterní pozůstatky neandertálského člověka byly objeveny v roce 1865 v lokalitě Feldhofer, v Německu, v údolí řeky Neander, odkud také název neandertálci. Jednalo se o relativně dobře zachovalé pozůstatky dospělého člověka. Brzo na to byly ohlášeny nálezy dospělých i nedospělých jedinců z celé řady evropských lokalit (Engis¹ v Belgii, Ehringsdorf v Německu, Forbes' Quarry v Gibraltar, Krapina v Chorvatsku, celá řada dalších...). V následujících letech pak byly publikovány i nálezy Blízkého východu a střední Asie (Stringer a Gamble, 1993). Nálezy z jeskyně Feldhofer byly později dále revidovány, mj. byly v roce 2002 nalezeny další fragmenty kostí patřící k holotypu a pozůstatky byly nově datovány do období před 40 tisíci lety před přítomností (Schmitz et al., 2002).

S objevem neandertálců tak vyvstala celá řada otázek týkající se především jejich místa v evoluci a spojení s moderním člověkem – byli to předkové člověka nebo paralelní vývojová větev; další se týkaly jejich zvláštních morfologických znaků – je to výsledek

¹ V lokalitě Engis byly kosterní pozůstatky nalezeny dokonce v roce 1830, tedy o 26 let dříve než první oficiální nález, ale jejich význam nebyl rozpoznán a až posléze byly přiřazeny k neandertálcům; podobně je tomu u nálezů Forbes' Quarry, které byly nalezeny v roce 1848 (Stringer and Gamble 1993).

náhodného výběru, adaptační mechanismus, nebo výsledek nějaké vývojové změny? (Ciochon a Fleagle, 2006)

4.1 Definice neandertálců – morfologie, taxonomie a chronologie

Neandertálci jsou jako skupina definováni na základě specifické autapomorfni morfologie lebky a dolní čelisti (Hublin, 2006), konkrétní kraniofaciální a mandibulární znaky jsou shrnuty v Tabulce 1. Přičemž samotná morfologie se v dlouhém měřítku existence neandertálců – 200–30 tisíc let BP (Stringer a Gamble, 1993; Tattersall a Schwartz, 1999) – samozřejmě vyvíjela a model „klasického neandertálce“, tak jak byl definován v době jeho objevu, je procesem neandertalizace, který probíhal ještě před počátkem neandertálského období (Hublin, 2006).

Tabulka 1. Vybrané kranialní a dentální znaky charakteristické pro neandertálce (Tab. 1., Hublin, 2006).

Neurocranium
<ul style="list-style-type: none"> - tvar crania „<i>en bomb</i>“ - symetricky klenutá <i>squama o. temporalis</i> - <i>meatus acusticus externus</i> na úrovni <i>arcus zygomaticus</i> - vysoce konvexní <i>squama o. occipitalis</i> - laterálně zploštěný <i>processus mastoideus</i>, orientovaný inferomediálně - přítomnost <i>tuberculum mastoideum anterius</i> - plně vyvinutá <i>fossa suprainiaca</i> asociovaná s bilaterálně vystouplým <i>torus occipitalis</i>
Basicranium
<ul style="list-style-type: none"> - ploché <i>facies articulares o. occipitalis</i> - oválný tvar <i>foramen magnum</i> - malý a inferiorně orientovaný <i>canalis secircularis posterior</i>
Splanchnocranium
<ul style="list-style-type: none"> - kulatý <i>torus supraorbitalis</i> bez dalšího reliéfu - prognatismus střední části obličeje vedoucí k nízkému subspinalnímu a nasiofrontálnímu úhlu

- absence *fossa canina*
- velký mediálně orientovaný *tuberculum pterygoideum*
- laterálně rozšířený *condylus mandibularis*
- oválný tvar *foramina mandibularis*
- *foramina mentalis* v zadní části dentálního oblouku

Dentální znaky

- bukolinguálně zvětšená přední dentice
 - výrazný taurodontismus
-

Z taxonomického hlediska se vede stálá debata, zda neandertálce považovat za samostatný druh rodu *Homo* – *Homo neanderthalensis*, nebo zda se jedná o poddruh či populaci *Homo sapiens* – tj. *Homo sapiens neanderthalensis*, která významně přispěla k evoluci raných obyvatel Evropy (Harvati et al., 2004). Tyto debaty vycházejí ze dvou odlišných pohledů na celkový model evoluce člověka od konce pleistocénu. První z modelů vychází z předpokladu multiregionální kontinuální evoluce, považující neandertálce za poddruh nebo okrajovou populaci, která více či méně přispěla k evoluci moderního člověka. V tom případě je taxonomicky nutné mluvit o *Homo sapiens neanderthalensis*. Tento model předpokládá kontinuální vývoj evropské větve druhu *Homo erectus* z období přibližně 700 tisíc let BP do období 100 tisíc let BP, kdy jako neandertálci předznamenali evropskou populaci *Homo sapiens* (Conroy, 1997; Harvati et al., 2004). Druhý model – *out of Africa* – předpokládá, že původní populace vzešlé z *Homo erectus* byly nahrazeny anatomicky modernějšími *Homo sapiens*, jež migrovali z Afriky (Conroy, 1997). Pokud by platila tato hypotéza, pak se dá z taxonomického hlediska mluvit o *Homo neanderthalensis*.

Paleoantropologové našli celou řadu fosilních nálezů podporující tu či onu hypotézu. A pod dalším tlakem důkazů z výzkumu aDNA a amtDNA, např. (Green et al., 2006) a také sporné nálezy hybridů nesoucí známky jak neandertálské morfologické znaky, tak znaky raného anatomicky moderního člověka (Duarte et al., 1999; Tattersall a Schwartz, 1999). V současnosti je hlavní otázkou ne zdali, ale jakou měrou přispěli neandertálci do evoluce anatomicky moderního člověka. Podobné závěry podporují i archeologické nálezy, kdy aurignaciánská materiální kultura dříve spojovaná pouze s raným anatomicky moderním člověkem nese vliv neandertálské symboliky a stylu (Zilhão, 2006).

V této práci, která se věnuje jiné tematice, než je sporná taxonomie neandertálců, je proto používáno neformální označení „neandertálci“, tak jak je použili Tattersal a Schwartz: morfologicky odlišitelná skupina homininů s velkým mozkem, kteří obývali Evropu a západní část Asie mezi přibližně 200 a méně než 30 tisíci lety BP. Neandertálci jsou jasně odlišitelní od moderních lidí celou řadou kraniálních a postkraniálních znaků, přestože také sdílejí řadu odvozených kosterních znaků společných pro ostatní členy euroasijské větve homininů, která se diverzifikovala od ostatních homininů v období kolem 500 tisíc let BP (Tattersall a Schwartz, 1999).

Morfologie neandertálců se tedy v některých znacích překrývá s morfologií archaického moderního člověka, a je tedy otázkou, proč se některé kraniální a postkraniální znaky odchyľují od ostatních druhů pozdně pleistocenních? Churchill (2006) shrnuje možné hypotézy vysvětľující specifickou neandertálskou morfologii do dvou možných globálních přístupů: (1) Neandertálskou morfologii je možné vidět jako komplex jednotlivých znaků, které jsou více

méně nezávisle na sobě selektovány jako biomechanické a termoregulační adaptace behaviorálně a technologický primitivních homininů v chladném období periglaciální Evropy. Z hlediska tohoto přístupu jsou morfologické znaky neandertálců výrazem adaptace na nepříznivé prostředí glaciální Evropy a behaviorální adaptací na lovecko-sběračský typ subsistence (Churchill, 2006).

Druhým možným pohledem na neandertálskou morfologii je chápat specifické znaky jako výsledek změny tvaru těla ve velkém měřítku; v tomto pohledu jsou morfologické rozdíly výsledkem ontogenetických změn, které ovlivňují velikost a tvar celého organismu (Churchill, 2006). Jedním z těchto přístupů je hypotéza vysvětlující morfologické znaky neandertálců (a obecně vznik různé morfologie) jako změny v endokrinním systému. Kdy je působením různých hormonů v průběhu ontogeneze (viz Karlbergův model pro období působení jednotlivých skupin hormonů (Šmahel, 2001)) přímo stimulován jak růst, tak i načasování jednotlivých etap růstu, jejich rychlost a intenzita, což má vliv na velikost těla v průběhu ontogeneze. Druhým podobným přístupem je hypotéza, že specifická neandertálská morfologie je výsledkem zrychleného růstu chrupavčitého základu kostí v raných fázích ontogeneze neandertálců². Tímto způsobem i drobné změny ve velikosti a tvaru chrupavčitého základu v rané fázi ontogeneze efektivně způsobí změny tvaru a velikosti rostoucí kosti, a ovlivní tak i výslednou morfologii v dospělosti (Churchill, 2006). V souvislosti s tímto modelem Smith (1991) poukazuje na fakt, že nedospělí neandertálci jsou větší ve srovnání s nedospělci z moderních evropských populací v stejném ontogenetickém stadiu vývoje (Churchill, 2006; Smith, 1991).

² Ontogeneze neandertálců v souvislosti s velikostí mozku bude blíže řešena v následujících kapitolách (pozn. autora).

4.2 Neandertalizace a akreační model vývoje

V souvislosti s dlouhodobým vývojem neandertálské morfologie byl vypracován heterochronní model popisující schéma neandertálců a jejich předchůdců ve středním a pozdním pleistocénu, v období zhruba 450–150 tisíc let BP na základě zvyšování frekvence výskytu odvozených morfologických znaků u pre-neandertálských populací Evropy (Hublin, 2006; Stringer a Hublin, 1999). Tento model rozpracovává základní vývojové schéma „*Homo erectus* – pre-neandertálci – klasičtí neandertálci“, vytváří jemnější klasifikaci a zasazuje jednotlivá stadia do environmentálního/klimatického a chronologického kontextu vývoje evropských neandertálců, datovaného podle záznamu poměru stabilních izotopů kyslíku (*marine isotope stage*, MIS). V tomto modelu autoři předpokládají, že se jednotlivé znaky vyskytují nezávisle na sobě a že některé anatomické oblasti jsou zasaženy změnami dříve než jiné (Hublin, 2006) a rozdělují evoluci neandertálců do následujících skupin.

4.2.1 Skupina raného pleistocénu

Tato skupina reprezentovaná nálezem dolní čelisti z Dmanisi zapadá do rozsahu morfologie *Homo erectus sensu lato*, ale nese už některé odvozené morfologické znaky, a představuje tak informaci, jak mohli vypadat první kolonizátoři Evropy. Přesto tato čelist nemá dentální znaky podobné africkým *Homo erectus sensu lato*, které jsou naopak blíže pozdějším neandertálským dentálním znakům (Hublin, 2006).

4.2.2 Skupina středního pleistocénu

Skupina je zastoupena nálezy z Mauer, Petralony, Vertesszöllös, Arago nebo Tautavel a dalšími, obecně zastupuje většinu nálezů

pre-neandertálců. Jejich morfologie vykazuje vyšší frekvenci dentálních a faciálních znaků neandertálské morfologie, naopak kraniální znaky mají ještě primitivní aspekt lišící se od typických neandertálských znaků (Hublin, 2006).

4.2.3 Holstein-Hoxnianská skupina

Skupinu tvoří nálezy z Atapuerca, Steinheim, Swanscombe či Reilingen a Bilzingsleben, datované do období MIS 11, 10 a 9. V této fázi dochází ke změnám kosti týlní, rozvoji okcipitálního toru a zvýraznění *fossa suprainiaca*, tedy jednoho z hlavních autapomorfních znaků neandertálců. Tvar lebky přesto stále zachovává primitivní formu, a liší se tak od klasické neandertálské *en bombe* formy lebky (Hublin, 2006).

4.2.4 Saalianská skupina

Saalianskou skupinu tvoří nálezy z Biache-Saint-Vaast, La Chaise-Suard nebo Ehringsdorfu a Pontnewydd, které spadají do MIS stadia 8, 7 a 6. Zástupci této skupiny už sdílejí dentální a okcipitální znaky typické pro neandertálce, lebka už má typický *en bombe* tvar, ale přesto se na ní dají najít primitivní znaky, především ve spánkové oblasti lebky (Hublin, 2006).

4.2.5 Eemianská a Weschelianská skupina

Poslední skupinu tvoří tzv. klasičtí neandertálci, zahrnující MIS stadia 5, 4 a 3. V této skupině vzrůstá frekvence výskytu všech typických morfologických znaků neandertálců (Hublin, 2006).

4.3 Novorozenci neandertálců

Kostra novorozenců ještě není plně osifikována a má nižší minerální hustotu osifikovaných elementů, kostry novorozenců jsou náchylnější

k poškození v důsledku rozkladných procesů, v důsledku překrytí jinými vrstvami zeminy a dalšími taxonomickými procesy (Guy et al., 1997), proto jsou nálezy dobře zachovaných jedinců takového stáří velice vzácné.

Do dnešní doby byly nalezeny pouze 4 kosterní pozůstatky nejmladších ontogenetických stadií neandertálců. Dva z nálezů pocházejí z Francie – La Ferrassie 4 (Heim, 1982) a Le Moustier 2 (Maureille, 2002), dále jeden z Německa – Sesselfelsgrotte (Rathgeber, 2006) – a jeden z Ruska z jeskyně Mezmaiskaya (Golovanova et al., 1999).

4.3.1 La Ferrassie 4

Kosterní pozůstatky tohoto jedince jsou relativně dobře zachovány, přítomné jsou zlomky kraniálního i postkraniálního skeletu a částí dentice (obr. 1). Věk dožití tohoto jedince je odhadován na období porodu až 12–15 dní (Heim, 1982). Kostra lebky je sice dochována, ale zlomky nejsou kompletní a současnými metodami se nedají rekonstruovat, a nedá se tak ani odhadnout velikost mozku novorozeného jedince.

4.3.2 Sesselfelsgrotte

Pozůstatky jedince ze Sesselfelsgrotte z Německa jsou dokonce ještě méně dochované – přítomny jsou pouze zlomky jednoho zubu, několik zlomků dlouhých kostí a žeber (obr. 2); kosti lebky se nedochovaly vůbec (Rathgeber, 2006), proto také není možné použít tohoto jedince pro studie zabývající se ontogenezí mozku.

4.3.3 Le Moustier 2

Tyto kosterní pozůstatky jsou velice dobře zachovány, přítomna je téměř kompletní kostra lebky, dentice a postkraniální skelet (obr. 3). Stáří archeologické vrstvy, ve které byly tyto kosterní pozůstatky nalezeny, je datováno na $40\,300 \pm 2600$ let až $42\,500 \pm 2000$ let BP.

Věk dožití jedince je odhadován na 10–30 dní (Maureille, 2002). Díky jeho dobré zachovalosti byl pro tohoto jedince zkonstruován virtuální 3D model lebky (obr. 4), na jehož základě byla odhadnuta velikost mozku novorozence Le Moustier 2 na 408 cm^3 až 428 cm^3 (Gunz et al., 2011).

4.3.4 Mezmaiskaya

Novorozenec z jeskyně Mezmaiskaya z Ruska je taktéž ve velmi dobrém stavu, jeho lebka a dentice jsou téměř kompletně zachovalé a postkraniální skelet se také dochoval téměř kompletní (obr. 5). Nález je datován pomocí ^{14}C datování do období kolem $39\,700$ let (± 1100 let) před přítomností (Pinhasi et al., 2011).

Věk tohoto jedince je objeviteli odhadován na dva týdny po porodu (Golovanova et al., 1999). V roce 2008 pak kolektiv badatelů provedl kompletní 3D virtuální rekonstrukci (obr. 6); (Poncé de Leon et al., 2008). Velikost mozku tohoto jedince je odhadována na 422 cm^3 až 436 cm^3 (de Leon et al., 2008), tento odhad byl také nedávno revidován při virtuální rekonstrukci (obr. 7) Gunzem a kolektivem na 414 cm^3 až 423 cm^3 (Gunz et al., 2012).

5 ONTOGENEZE

Ontogeneze je individuální vývoj daného organismu počínající oplozením vajíčka spermií a končící smrtí jedince. Ontogeneze je kontinuální proces, který má svůj charakteristický průběh, jež je možné rozdělit do několika fází, které mají své anatomické a fyziologické zvláštnosti (Stinson et al., 2000).

Ontogeneze je charakteristická dvěma typy změn organismu: růstem, tedy zvětšováním objemu tkání, tedy kvantitativními změnami velikosti těla a hmotnosti; a dále vývojem, definovaným jako kvalitativní změny tkání, uspořádaný vývoj od neorganizovaného a nedospělého stadia k organizovanému a specializovanému stadiu dospělého jedince (Stinson et al., 2000). Rychlost růstu a vývoje není konstantní a u jednotlivých orgánových soustav se liší, hovoříme o tzv. heterochronii vývoje. Načasování a řízení růstu a vývoje organismu je dáno geneticky a ovládáno především endokrinním systémem a významnou roli hraje také prostředí, které ovlivňuje, jakou měrou se vrozené předpoklady projeví (Stinson et al., 2000).

5.1 *Ontogeneze mozku*

Ontogeneze mozku vychází z diferenciaci zárodečného ektodermu na neuroektoderm a vznik medulární ploténky v hlavové části embrya. Z této medulární ploténky je v průběhu ontogeneze organizován jak vývoj mozku, tak navazující míchy a míšní trubice a míšního nervstva. Další proliferací buněk neuroektodermu medulární ploténky vzniká v prvotních fázích neuzavřená neurální trubice. Kraniální část je pak pod vlivem HOX genů organizována a slouží jako základ mozku, zatímco kaudální konec, který se uzavírá dříve, slouží jako základ míchy (Vacek, 2006).

V samotném vývoji nervové trubice i později mozku je pak znatelný kraniokaudální gradient v rychlosti a směru růstu mozku. Organizace vývoje mozku pak také probíhá souběžně s proliferací a vznikem dorsální chordy (Vacek, 2006).

Ontogeneze mozku je od počátečních fází organogeneze organizována do tří základních mozkových váčků na přední straně neurální ploténky. Z těchto tří váčků jsou v průběhu dalšího vývoje tkáně organizovány tři výchozí mozkové váčky: proencefalon, metencefalon a rombencefalon. Později se proencefalon dělí na koncový mozek (telencefalon) a mezimozek (diencefalon). U telencefalonu pak dochází k rozdělení a růstu váčků tvořící základy hemisfér velkého mozku. Mezencefalon zůstává beze změny a dále se organizuje střední mozek (mezencefalon) a rombencefalon se dále dělí na metencefalon, který se dále vyvine v mozeček (cerebellum) a z myelencefalonu se vyvíjí prodloužená mícha (medulla oblongata) a oblast mostu (pons Varoli); (Vacek, 2006).

Tímto způsobem jsou v průběhu 2. měsíce života embrya založeny hlavní oblasti mozku a dochází k jejich dalšímu zrání, objemovému růstu a organizaci vnitřní a vnější struktury mozku (Vacek, 2006).

Takto nastíněný vývoj mozku probíhá u všech primátů a člověk se z tohoto modelu vyděluje extrémní mírou encefalizace, tempem a dalším průběhem vývoje velikosti a organizace mozku. Prostřednictvím vnitřní organizace mozku, počtem neuronů a jejich vzájemného propojení, myelinizace, dochází k ovlivnění kognitivního vývoje a chování; a samozřejmě také ke změnám přilehlých tvrdých tkání – vývoj velikosti a tvaru mozku indukuje změny endokraniální morfologie a velikost a morfologie lebky jedince (Neubauer a Hublin, in press).

Po porodu, který je hlavním limitujícím faktorem pro intenzivnější prenatalní růst, neboť lidský mozek svojí velikostí v perinatálním období dosahuje velikosti porodního kanálu matky (Rosenberg a Trevathan, 2002), dochází k zrychlení růstu mozku novorozeného jedince.

Postnatální ontogeneze mozku člověka již není limitována obstetrickými limity, lidský mozek se dostává do fáze rychlého růstu, kdy dochází nejen ke kvalitativním změnám zvětšování hmotnosti, ale dochází i ke změnám kvalitativním a mění se i vnitřní struktura mozku a navenek se projevují i tvarové změny mozku (Bruner, 2008; Neubauer a Hublin, in press). Dochází k rychlému rozvoji mozečku, expanzi sagitální a parasagitální části frontálních oblastí velkého mozku, rotaci temporálních laloků. Krátce po porodu pak dochází k „flexi“ či stažení kraniální báze, a to spolu s expanzí parietálních oblastí a oblasti mozečku, a dále dochází k relativní redukci či pomalejšímu růstu laterálních částí frontálních, parietálních a okcipitálních oblastí mozku. Rychlá expanze laterálních částí a konstrikce sagitálních oblastí mozku vede k charakteristickému způsobu růstu mozku, kdy dochází k prominenci (globularizaci) parietálních a cerebellární oblasti mozku novorozence (Neubauer a Hublin, in press). V postnatálním vývoji je fáze globularizace laterálních oblastí mozku novorozence obdobím s nejrychlejším tempem růstu mozku jedince (Neubauer et al., 2010). Tato fáze má také zásadní význam pro další tvarové změny okolních oblastí a určuje další vývoj neurocrania jedince (Bruner, 2008; Neubauer et al., 2010).

Po skončení fáze globularizace rychlost růstu mozku v dalších měsících kulminuje a postupně zpomaluje. A kolem 6. roku mozek dosahuje zhruba velikosti mozku dospělého jedince a dochází pouze

ke strukturálním změnám a zrání tkání mozku (Neubauer a Hublin, in press; Zollikofer a Ponce de León, 2010).

5.2 Ontogeneze mozku v evoluční perspektivě

V předchozí kapitole popsaná ontogeneze mozku u moderního člověka je výsledek několik milionů let trvajících evolučního procesu. Proto je tedy pro otázku velikosti mozku neandertálců nejdříve nutné poznat i toto evoluční zázemí ontogeneze mozku a zjistit, jakým způsobem ontogeneze mozku probíhala v minulosti u předků člověka a ostatních primátů.

Srovnáním s primáty a s rekonstrukcí kosterních pozůstatků nedospělých fosilních jedinců je pak třeba zjistit, jak vypadala ontogeneze společných předků primátů a linie předků vedoucí k člověku, a dále kdy se vyvinul specifický průběh ontogeneze mozku u zástupců rodu *Homo* (Zollikofer a Ponce de León, 2010).

Pro srovnání s člověkem blízkými primáty, a především pro srovnání s fosilními homininy se dnes používá jako modelový příklad ontogenetická trajektorie růstu a vývoje mozku šimpanze. Jednak je to jediný další homin, u kterého máme dostupný dostatečně velký srovnávací soubor, a dále srovnání s nedospělými i dospělými jedinci nejranějších homininů ukazují, že raní homininé měli podobnou velikost mozku jako dnešní šimpanzi (DeSilva a Lesnik, 2006; Leigh, in press).

Tímto způsobem je tedy možné v evoluci rozlišit dvě různé ontogenetické trajektorie růstu mozku, starší je model růstu mozku podobný šimpanzům a starším homininům, a druhým je model, který je charakteristický pro linii vedoucí k člověku, pro nějž

je charakteristický rychlý růst mozku v perinatálním, a především postnatálním období (Leigh, in press).

Při srovnání těchto dvou ontogenetických trajektorií můžeme sledovat, že mozek člověka i šimpanzů roste přibližně stejnou dobu – během prvních 5 až 6 let života jedince, s tím že kolem 6. roku dochází k rapidnímu zpomalení růstu (DeSilva a Lesnik, 2006; Neubauer et al., 2009). Ale růst a vývoj mozku u moderního člověka a šimpanzů probíhá v signifikantně různých obdobích (DeSilva a Lesnik, 2006; Neubauer et al., 2009). Dřívější studie uváděly, že člověk i šimpanzi mají zhruba podobnou míru růstu velikosti mozku v době porodu (Vinicius, 2005), ale nové studie, používající větší soubory jedinců, ukazují, že šimpanzi získávají prenatálně přibližně 40 % celkové velikosti mozku relativně k finální velikosti, zatímco mozek moderního člověka prenatálně dosahuje pouze 29 % celkové dospělé velikosti mozku (DeSilva a Lesnik, 2006; Leigh, in press). Moderní člověk má tedy v době porodu v absolutních hodnotách největší velikost mozku, ale ve srovnání s ostatními primáty má člověk nejmenší mozek v době porodu ve srovnání s celkovou velikostí dospělého mozku (DeSilva a Lesnik, 2006; Neubauer a Hublin, in press). Takto je tedy evolučně možné rozlišit dva modely prenatálního vývoje mozku u žijících homininů, když se část vývoje mozku přesunuje z prenatálního období do období postnatálního. A je otázka, kdy se model nižší míry prenatálního a vyšší míry postnatálního růstu mozku v souvislosti s encefalizací mozku objevuje.

Pro nejranější druhy homininů, jako jsou *Sahelanthropus tchadensis*, *Orrorin tugenensis*, *Ardipithecus ramidus*, *Ardipithecus kadabba* a *Australopithecus anamensis*, je dispozici jen omezené množství evidence o velikosti mozku a o tom, jak probíhala

ontogeneze u těchto jedinců. Dostupné nálezy naznačují, že tito homininé měli mozek dosahující velikosti mozku dněšních šimpanzů. Dá se tedy předpokládat, že i průběh růstu jejich mozku probíhal podobným způsobem jako u šimpanzů. (Neubauer a Hublin, in press).

U pozdějších australopitéků předpokládáme podobný průběh růstu mozku. DeSilva a Lesniková (2008) odhadují na základě odhadu velikosti mozku v době porodu z velikosti mozku dospělých jedinců, že austropitékové dosahovali v době porodu podobné velikosti mozku jako mají novorozenci šimpanzů, a že tak v době porodu dosahuje velikost mozku australopitéků 38 % celkové velikosti mozku v dospělosti (DeSilva a Lesnik, 2008). Přestože nejsou dostupné fosilní nálezy perinatálních jedinců, které by bylo možné s odhady s rekonstrukcemi pánví australopitéků, které svými rozměry odpovídají pánvím šimpanzů (Leigh, in press), a nálezy nedospělých jedinců, jako je Taung nebo Dikika (Alemseged et al., 2006) tento trend potvrzují – australopitékové velikostí mozku dosahovali v dospělosti horní hranice velikosti mozku šimpanzů a průběh růstu mohl být taktéž podobný ontogenezi mozku u šimpanzů (DeSilva a Lesnik, 2006; DeSilva a Lesnik, 2008; Neubauer a Hublin, in press).

U časných *Homo* (*Homo habilis* a *Homo rudolfensis*) se odhaduje velikost mozku dospělých jedinců na 650 cm³ a DeSilva s Lesnikovou odhadují velikost mozku v době narození jedince na přibližně 35 % celkové velikosti mozku dospělého jedince (DeSilva a Lesnik, 2008)

U taxonu *Homo erectus* pak je možné odhady o velikosti mozku a průběhu ontogeneze mozku podložit i dobře zachovanými nálezy kosterních pozůstatků, jako jsou Mojokerto nebo Nariokotome.

DeSilva s Lesnikovou odhadují, že u *Homo erectus* dosahovala velikost mozku v době porodu 33 % a u pozdějších asijských nálezů pouze 30 % velikosti mozku dospělého jedince (DeSilva a Lesnik, 2006; DeSilva a Lesnik, 2008). Podle tohoto odhadu mozek novorozence *Homo erectus* dosahoval nižší hranice variability velikosti moderního člověka. Ale jak ukazují odhady, velikosti mozku starších jedinců (Mojokerto) se průběhem postnatální fáze ontogeneze mozku od způsobu růstu mozku moderního člověka ještě pořád lišily. Přesto je možné považovat *Homo erectus* za počáteční fázi výrazné encefalizace a rapidního růstu mozku přesunutého do postnatální fáze růstu, a tedy přechod od šimpanzům podobného průběhu růstu mozku ke specifickému růstu u *Homo erectus* a později i k růstu, tak jak probíhá u moderního člověka (Leigh, in press; Leigh, 2006).

Další vývoj encefalizace rodu *Homo* a průběh růstu a zvětšování velikosti mozku v období pleistocénu pravděpodobně také souvisel s celkovým zvětšováním tělesné velikosti (Ruff et al., 1997). Přesto je i v tomto období patrný trend přesunu růstu mozku do postnatálního období, DeSilva s Lesnikovou odhadují, že mozek člověka v tomto období dosahoval 29 % celkové velikosti mozku dospělého jedince (DeSilva a Lesnik, 2008). Navíc alometrické zvětšování velikosti mozku s velikostí těla vysvětluje pouze období posledních 600 tisíc let, poté už velikost mozku naznačuje další zvětšování velikosti mozku nezávisle na velikosti těla (Neubauer a Hublin, in press).

V evoluci člověka je tedy možné v souvislosti s encefalizací sledovat přechod o ontogenetické trajektorie růstu mozku podobnou šimpanzům, k ontogenetické trajektorii podobnou anatomicky modernímu člověku. Na konci tohoto procesu stojí raný anatomicky

moderní člověk a neandertálci. Dále budou rozebrány podobné a rozdílné aspekty ontogenetického vývoje mozku neandertálců a člověka.

5.3 Neandertálci a anatomicky moderní člověk

Ontogeneze mozku neandertálců je pak už velice podobná modernímu člověku, velikost mozku v době porodu je srovnatelná s anatomicky moderním člověkem, kdy se velikost mozku novorozence pohybuje v rozmezí 380 cm³ až 420 cm³ (Gunz et al., 2010; Ponce de León et al., 2008), či dokonce o něco vyšším, než je tomu u moderního člověka (Coqueugniot a Hublin, 2007). Toto může být výsledkem rychlejšího prenatálního růstu mozku anebo prodloužením období prenatálního období růstu mozku; dalším faktorem pak může být větší velikost těla matky (Neubauer a Hublin, in press). Vyšší míra prenatálního růstu či jeho delší trvání by mohlo být základem odlišného průběhu růstu a vést v dospělosti k odlišným velikostem mozku neandertálců a člověka (Zollikofer a Ponce de León, 2010).

V období porodu je pak mozek moderního člověka i neandertálců vystaven stejným obstetrickým limitům – velkým mozek novorozence musí bezpečně projít pánevním kanálem.

Dále následuje postnatální období růstu mozku. Toto období má zásadní význam pro výklad ontogeneze mozku obou skupin, protože v tomto období dochází k rozdílnému vývoji mozku podle dvou odlišných ontogenetických trajektorií, jež v dospělosti ústí v odlišnou velikost mozku u moderního člověka a neandertálců (Bruner et al., 2003). Ze srovnání endokraniální morfologie nedospělých jedinců se pak ukazuje, že hlavním momentem,

kde dochází k rozdělení na různé způsoby růstu mozku, je období prvního roku života jedince – člověk si v tomto období zachovává vysokou rychlost růstu mozku, která v součinnosti s ontogenezí neurocrania vede k výraznému růstu laterálních částí mozku a ke globularizaci mozku. Zatímco u neandertálců v prvním roce růst mozku kulminuje a nedochází k fázi globularizace mozku (Bruner et al., 2003; Gunz et al., 2010).

6 CÍLE PRÁCE A VÝZKUMNÉ HYPOTÉZY

6.1 Cíle práce

Cílem této diplomové práce je odhadnout variační šíři velikosti mozku neandertálců při porodu a srovnat ji s variační šíří rozměrů mozku novorozeného plodu dnešních lidí prostřednictvím metody DeSilvy a Lesnikové pro odhad velikosti mozku novorozence z fosilních pozůstatků dospělých jedinců (DeSilva a Lesnik, 2008).

První fází práce je ověřit spolehlivost dané metody na datech velikosti mozku moderních lidí a případně navrhnout a použít modifikované regresní rovnice popisující korelaci velikosti mozku v době porodu a v dospělosti.

Druhou fází bude aplikace původních, případně aplikovaných rovnic metody DeSilvy a Lesnikové na známá data velikosti mozku dospělých neandertálců; získat tak odhady velikosti mozku novorozenců neandertálců, o jejichž nejmladších jedincích je z hlediska ontogeneze k dispozici jen velice málo informací. Tyto odhady budou následně porovnány s odhady velikosti mozku novorozenců získaných z virtuálních rekonstrukcí kosterních pozůstatků novorozenců neandertálců (Mezmaiskaya, Le Moouster 2).

6.2 Výzkumné hypotézy

Za účelem sledování cíle práce jsme stanovili tři možné hypotézy popisující rozdíl ve velikosti mozku novorozence v době porodu u anatomicky moderního člověka a neandertálců.

H1: velikost mozku novorozence neandertálce v době porodu je signifikantně menší než velikost mozku novorozence moderního člověka

H2: velikost mozku novorozence neandertálce v době porodu se signifikantně neliší od velikosti mozku novorozence moderního člověka

H3: velikost mozku novorozence neandertálce v době porodu je signifikantně větší než velikost mozku novorozence moderního člověka

Tyto hypotézy také reflektují probíhající diskuzi o ontogenetickém vývoji a reprodukčních aspektech neandertálců a moderních lidí.

7 MATERIÁL

Pro potřeby této studie bylo použito několik různých souborů dat popisujících velikosti mozku různých fosilních a recentních druhů primátů. Všechna data o velikosti mozku primátů jsou uváděna v gramech [g], ale výsledné hodnoty jsou dle paleoantropologické konvence uváděny v centimetrech krychlových [cm³], čímž hodnoty referují k objemu mozkovny, což je nejvíce používaný způsob retence o velikost mozku. Převod hodnot je po vzoru metody DeSilvy a Lesnikové prováděn násobením váhy mozku koeficientem specifické hmotnosti mozkové tkáně 1,036 (DeSilva a Lesnik, 2008).

7.1 Materiál pro metodu navrženou DeSilva a Lesnik (2008)

Jedná se o data sloužící pro vytvoření predikčních rovnic testované metody DeSilva a Lesnikové (2008). Obsahují data dospělých a nedospělých jedinců recentních druhů primátů udávající pohlaví, věk dožití, váhu těla a hmotnost mozku. Konkrétně se jednalo o druhy *Saimiri sciareus*, *Cercocebus atys*, *Macaca mullata*, *Macaca nemestrina*, *Papio anubis*, *Pan troglodytes* a *Homo sapiens*. Popisná statistika jedinců těchto druhů je shrnutá v Tabulce 2. Jednotlivé údaje byly autory DeSilvou a Lesnikovou shromážděny z publikované literatury (*Pan troglodytes*, *Homo sapiens*). Ostatní data byla získána autory přímo z národních primatologických center ve Spojených státech, konkrétně *Oregon National Primatological Research Centre*, *Yerkes National Primatological Research Centre* a *Southwest National Primatological Research Centre*. Tato data byla pro potřeby této diplomové práce poskytnuta jedním z autorů metody (Jerremy DeSilva, 8. 4. 2010, osobní komunikace).

Tabulka 2. Popisná statistika velikosti mozku u jednotlivých druhů primátů použitých v metodě DeSilva a Lesnik (2008).

druh	N	pohl.	věk	prům. vel. mozek (g)	± SD	zdroj
<i>Saimiri sciareus</i>	12	M	neonat	14,6	± 1,85	2
	12	F	neonat	16,07	± 2,11	2
<i>Cercocebus atys</i>	17	M	neonat	55,59	± 11,32	2
	24	F	neonat	58,83	± 11,42	2
<i>Macaca mullata</i>	42	M	neonat	60,19	± 4,16	1
	35	F	neonat	56,58	± 6,26	1
<i>Macaca nemestrina</i>	56	M	neonat	62,39	± 10,06	1
	37	F	neonat	60,96	± 6,31	1
<i>Papio anubis</i>	12	M	neonat	85,16	± 6,50	3
	7	F	neonat	77,24	± 3,62	3
<i>Pan troglodytes</i>	8	M	neonat	162,75	± 21,61	2,4
	10	F	neonat	151,639	± 14,50	2,4
<i>Homo sapiens</i>	37	M	neonat	374,59	± 58,47	5,6
	28	F	neonat	379,25	± 44,98	5,6
<i>Saimiri sciareus</i>	39	M	dosp.	27,69	± 1,76	2
	23	F	dosp	24,32	± 2,06	2
<i>Cercocebus atys</i>	30	M	dosp.	117,49	± 11,60	2
	66	F	dosp	103,52	± 7,91	2
<i>Macaca mullata</i>	100	M	dosp.	94,74	± 9,36	1
	100	F	dosp	88,52	± 8,98	1
<i>Macaca nemestrina</i>	100	M	dosp.	111,21	± 10,90	1
	100	F	dosp	97,93	± 9,81	1
<i>Papio anubis</i>	10	M	dosp.	169,10	± 14,30	3
	10	F	dosp	153,70	± 15,85	3
<i>Pan troglodytes</i>	20	M	dosp.	392,62	± 33,23	2, 4
	20	F	dosp	374,92	± 35,01	2, 4
<i>Homo sapiens</i>	1095	M	dosp.	1373,57	± 114,87	5, 6
	669	F	dosp	1235,44	± 104,41	5,6

¹ Oregon National Primatological Research Centre
² Yerkes National Primatological Research Centre
³ Southwest National Primatological Research Centre
⁴ Herndon et al., 1999
⁵ Bischoff, 1880
⁶ Marchand, 1902

7.2 Materiál – moderní člověk

Data o velikosti mozku dospělých moderních lidí pro potřeby této práce nám byly poskytnuty z protokolů lékařských pitev provedených ve fakultní nemocnici Raymonda Poincarého v Paříži v zastoupení dr. Pierre-Fleury Chaillota (Pierre-Fleury Chaillot, 18. 5. 2010, osobní komunikace). Tato data reprezentují jedince, jejichž příčina

smrti a priori neovlivňuje velikost mozku v době smrti. Poskytnuto bylo celkem 1011 jedinců obou pohlaví ve věkovém rozpětí 18 až 102 let. Tento soubor byl redukován na muže a ženy s věkem dožití 18 až 50 let, aby se vyloučily možné senilní změny velikosti mozku. Konečný soubor představuje údaje od 566 jedinců. Popisná statistika tohoto souboru je shrnuta v Tabulce 3. Tento soubor bude použit pro kontrolu predikční schopnosti metody DeSilva a Lesnik (2008).

Tabulka 3. Popisná statistika hmotnosti vzorku moderních lidí pro ověření metody DeSilva a Lesnik (2008).

druh	N	pohl.	prům. věk	prům. hmot. mozku [g]	SD	zdroj
<i>Homo sapiens</i>	421	M	36,6	1442,98	142,84	¹
	145	F	38,8	1281,25	120,51	¹

¹ Raymond-Poincaré – Groupe hospitalier Hôpitaux Universitaires, Paris

7.3 Materiál – neandertálci

Tento soubor jedinců tvoří hlavní část prováděného výzkumu. Jedná se o rekonstruované velikosti mozku neandertálců z publikace Ralpha Hollowaye a kolektivu. Soubor čítá 29 jedinců z různých archeologických lokalit a různého stáří (Holloway et al., 2004), popisná statistika souboru je uvedena v Tabulce 4 a jednotlivé nálezy, jejich původ, stáří a konkrétní odhad velikosti mozku jsou uvedeny v Tabulce 5. Z velikosti mozku těchto jedinců bude predikována velikost mozku novorozence neandertálců v době porodu.

Tabulka 4. Popisná statistika vzorku dospělých fosilií neandertálců.

druh	N	prům. vel. mozku [cm ³]	SD	zdroj
<i>Homo neanderthalensis</i>	23	1420,24	158,648	¹

¹ Holloway et al., 2004

Tabulka 5. Odhady velikosti mozku dospělých fosilií neandertálců.

název jedince	velikost mozku [cm ³]	stáří jedince [kya]	zdroj
Amud 1	1740	41	¹
Engis 2	1362	60	1
Ganovce	1320	90	1
Gibraltar (Devil's quarry)	1400	50	1
Gibraltar (Forbes's quarry)	1200	50	1
Krapina B	1450	130	1
Krapina 3 (Cranium C)	1255	130	1
Krapina 6 (Cranium E)	1205	130	1
La Chapelle	1625	50	1
La Ferrassie 1	1640	70	1
La Quina 5	1172	65	1
La Quina 18	1200	60	1
Le Moustier 1	1565	41	1
Monte Circeo (Guat 1)	1360	52	1
Neanderthal	1525	40	1
Saccopastore 1	1245	125	1
Saccopastore 2	1300	125	1
Shanidar 1	1600	60	1
Shanidar 5	1550	60	1
Spy I	1305	68	1
Spy II	1553	68	1
Tabun 1	1271	110	1
Teshik-Tash	1525	70	1

¹ Holloway et al., 2004

7.4 Materiál – srovnávací soubor neandertálců

Data o velikosti mozku novorozenců neandertálců Le Moustier 2 a Mezmaiskaya získaná 3D virtuálními rekonstrukcemi z CT skenů kosterních pozůstatků těchto jedinců (de Leon et al., 2008; Gunz et al., 2012; Gunz et al., 2011; Ponce de León et al., 2008). Tyto odhady budou použity pro srovnání s odhady velikosti mozku novorozenců neandertálců získaných metodou DeSilva a Lesnik (2008).

8 METODY

8.1 Regresní modely

Regresí či regresním vztahem se rozumí vztah dvou nebo více kvantitativních proměnných, kdy jsou proměnné v hypotetickém vztahu příčina – následek. Tento vztah pak může být vyjádřen matematicky tak, že jedna z proměnných (závislá) je funkcí druhé proměnné (nezávislé); (Sokal a Rohlf, 1995). Při analýze takového vztahu pak platí následující postup: ověření takového vztahu, zjištění síly vztahu, prostřednictvím korelačního koeficientu a vytvoření regresní rovnice (modelu), který tento vztah popisuje (Agresti a Finlay, 1997).

Matematicky lze tedy regresní vztah proměnných v hypotetické populaci vyjádřit následovně:

$$Y_i = \alpha + \beta X_i \quad (\text{Zar, 1999}),$$

kdy α je úsekem regresní přímky, tj. hodnota závislé proměnné pro nulovou hodnotu nezávislé proměnné (graficky místo, kde regresní přímka protíná osu y), a β je sklon regresní přímky, který vyjadřuje hodnotu závislé proměnné při jednotkové změně nezávislé proměnné (graficky je to úhel regresní přímky); (Agresti a Finlay, 1997). Tento vztah je však pouze ideální a při aplikaci na biologická data je nutné počítat s chybou měření, kdy je pak takový regresní vztah vyjádřen takto:

$$Y_i = \alpha + \beta X_i + \varepsilon_i \quad (\text{Zar, 1999}).$$

Chyba predikce (reziuduum) pak představuje odchylku predikované hodnoty závislé proměnné od pozorované skutečnosti (Sokal a Rohlf, 1995).

Pro použití regresní analýzy a vytvoření regresního modelu pak musí platit tyto předpoklady: pro každou hodnotu nezávislé proměnné (x) je rozdělení závislé proměnné (y) normální, obě proměnné (x i y) musí splňovat stejnost rozptylů (homoskedacita), linearitu závislosti závislé proměnné na nezávislé, náhodný výběr a nezávislá proměnná by neměla být zatížena chybou (Zar, 1999). Porušení těchto předpokladů může ovlivnit výslednou podobu modelu a snížit jeho predikční schopnost. V případě, že dojde k porušení rozptylů, je možné použít logaritmickou transformaci dat pro korekci. Dále při porušení linearitu vztahu je možné použít některou z nelineárních metod regresní analýzy.

Kvůli povaze dat a vždy přítomné chybě měření není možné hodnoty vynést přímo na regresní přímku, proto jsou vytvářeny různé regresní modely, které se snaží různým způsobem predikovat očekávané hodnoty závislé proměnné tak, aby byl rozdíl mezi skutečnou a očekávanou hodnotou co nejmenší. Obecně je možné rozlišit dva základní regresní modely – první, model I, který odpovídá výše zmíněným předpokladům, a dále model II, který předpokládá možnou variaci chyby jak u závislé, tak nezávislé proměnné (Sokal a Rohlf, 1995).

Nejjednodušším lineárním modelem (model I) pro popsání lineárního vztahu v biologických vědách je metoda nejmenších čtverců (LSR, *least squares regression*). V tomto modelu je poloha regresní přímky vypočítána tak, aby součet druhých mocnin reziduí (suma čtverců) všech hodnot byl co nejmenší, v grafickém znázornění je pak poloha regresní přímky zvolena tak, aby byla její vzdálenost od všech bodů co nejmenší (Sokal a Rohlf, 2001). Předpis regresní rovnice a způsob výpočtu sumy čtverců je popsán následovně:

$$\hat{Y} = a + bX$$

$$\sum (Y - \hat{Y})^2 = \sum d_y^2 \quad (\text{Sokal a Rohlf, 1995})$$

Cílem je, aby suma čtverců reziduí se co nejvíce blížila 0 (Sokal a Rohlf, 1995).

Kromě metody nejmenších čtverců (LSR) je v přírodních vědách nejčastěji používána metoda redukované hlavní osy (RMA, *reduced major axis*); (Smith, 2009). Princip metody redukované hlavní osy vychází z regresního modelu II a předpokládá, že chyba měření se vyskytuje i u závislé proměnné a snaží se tuto chybu co nejvíce eliminovat tím, že je poloha regresní přímky vypočítávána přes geometrické průměry obou proměnných (Sokal a Rohlf, 1995).

8.2 Použitý software

Pro vytvoření regresních modelů byly použity statistické programy STATISTICA (StatSoft, 2007) a Past (Hammer et al., 2001). Pro ostatní výpočty, vytvoření tabulek a grafů byl použit tabulkový editor MS Excel (Microsoft, 2007).

8.3 Metoda DeSilva a Lesnik (2008)

Metoda DeSilva a Lesnik publikovaná v roce 2008 v *Journal of Human Evolution* je založena na principu jednoduché lineární regrese díky silné pozitivní korelaci mezi velikostí mozku novorozence a dospělého jedince u všech žijících primátů (Martin, 1990). Autoři metody využívají tohoto předpokladu k vytvoření predikčních rovnic popisujících vztahy velikostí mozku novorozence

a dospělého jedince, pro odhad velikosti mozku v době porodu u fosilních pozůstatků plio-pleistocénních homininů.

Problém dřívějších regresních modelů popisující tuto závislost autoři spatřují v malém počtu jedinců, použitých pro vytvoření modelu, a dále v tom, že pro model obsahuje i data primátů evolučně velice vzdálených homininům (podřády *Strepsirrhini* a *Haplorrhini*); (DeSilva a Lesnik, 2008).

Proto DeSilva a Lesniková používají pro zvýšení spolehlivosti modelu z dostupných primátů pouze vybrané druhy (podřád *Catarrhini*) s dostupným větším počtem jedinců. Z tohoto důvodu byli také vyřazeni novorození jedinci bez známého pohlaví.

Protože nejsou dostupná longitudinální data pro velikost mozku od narození do dospělosti jedince, není možné zjistit přesnou shodu velikosti mozku novorozence a dospělého jedince. Z tohoto důvodu DeSilva a Lesniková používají průřezová (*cross-section*) data a metodu resamplingu (popsána v DeSilva a Lesnik, 2006; 2008) pro vytvoření párů dospělý jedinec – novorozenec potřebných pro regresní model. V tomto způsobu úpravy dat autoři předpokládají, že jakákoliv náhodná velikost mozku jedince stejného druhu a pohlaví v době porodu se může v průběhu života rozvinout v jakoukoliv velikost mozku v dospělosti. Takže jednotliví dostupní novorozenci jsou vybíráni náhodně s nahrazením do páru s dospělým jedincem. Tento proces byl zopakován padesátkrát pro každý druh a pro každé pohlaví (DeSilva a Lesnik, 2008). Takto DeSilva a Lesniková získali dostatečný počet párů jedinců pro vytvoření platného modelu predikce velikosti mozku jedince v době porodu.

Pro vytvoření modelů závislosti velikosti mozku novorozence a dospělého jedince použili autoři dva nejčastěji používané lineární regresní modely – metodu nejmenších čtverců (*least square regression*, LSR) a metodu redukované hlavní osy (*reduced major axis*, RMA), a vytvořili 7 různých predikčních modelů. Použité regresní modely, jejich úsek, sklon, koeficient determinance a skupiny použitých primátů jsou shrnuty v Tabulce 6.

Jako nejspolehlivější pro predikci uvádějí DeSilva s Lesnikou regresní modely s využitím resamplingu. Do budoucna pro vytvoření přesnějších predikčních modelů doporučují získat data i od dalších druhů vyšších primátů či získat spolehlivá longitudinální data o vývoji velikost mozku od narození do dospělosti (DeSilva a Lesnik, 2008).

Tabulka 6. Přehled regresních modelů navržených DeSilvou a Lesnikovou (2008).

regrese	použité druhy	typ regresního modelu	resam-pling	R ²	úsek	sklon
model 1	<i>Haplorrhini</i> (n = 28)	LSR	ne	0,97	0,9400	-0,1900
model 2	<i>Haplorrhini</i> (n = 28)	RMA	ne	0,97	0,9483	-0,2029
model 3	<i>Catarrhini</i> (n =17)	LSR	ne	0,95	0,7200	0,3200
model 4	<i>Catarrhini</i> (n =17)	RMA	ne	0,96	0,7631	0,2255
model 5	<i>Catarrhini</i> (n =17)	LSR s nezávislým kontrastem	ne	0,99	0,7100	0,3600
model 6	<i>Catarrhini</i> (n = 7)	LSR	ano	0,97	0,7700	0,1900
model 7	<i>Catarrhini</i> (n = 7)	RMA	ano	0,97	0,7246	0,3146

LSR = metoda nejmenších čtverců (*least square regression*)

RMA = metoda redukované hlavní osy (*reduced major axis*)

R² = koeficient determinance

8.4 Ověření metody DeSilva a Lesnik (2008)

Před prvotní aplikací metody DeSilva a Lesnik (2008) na soubor neandertálců budou predikční schopnosti jednotlivých dílčích regresních modelů testovány na souboru moderních lidí známého pohlaví a věku.

Na základě posouzení výsledné predikce a srovnání s relevantními odhady objemu mozku z lékařské literatury (např. Geigyho lékařské tabulky, (Lentner, 1984) zvážíme nutnost vytvářet vlastní regresní model pro odhad velikosti mozku v době porodu. Nový regresní model bude taktéž srovnáván s lékařskou literaturou pro potvrzení jeho predikčního potenciálu.

9 VÝSLEDKY

9.1 Ověření metody DeSilva a Lesnik (2008)

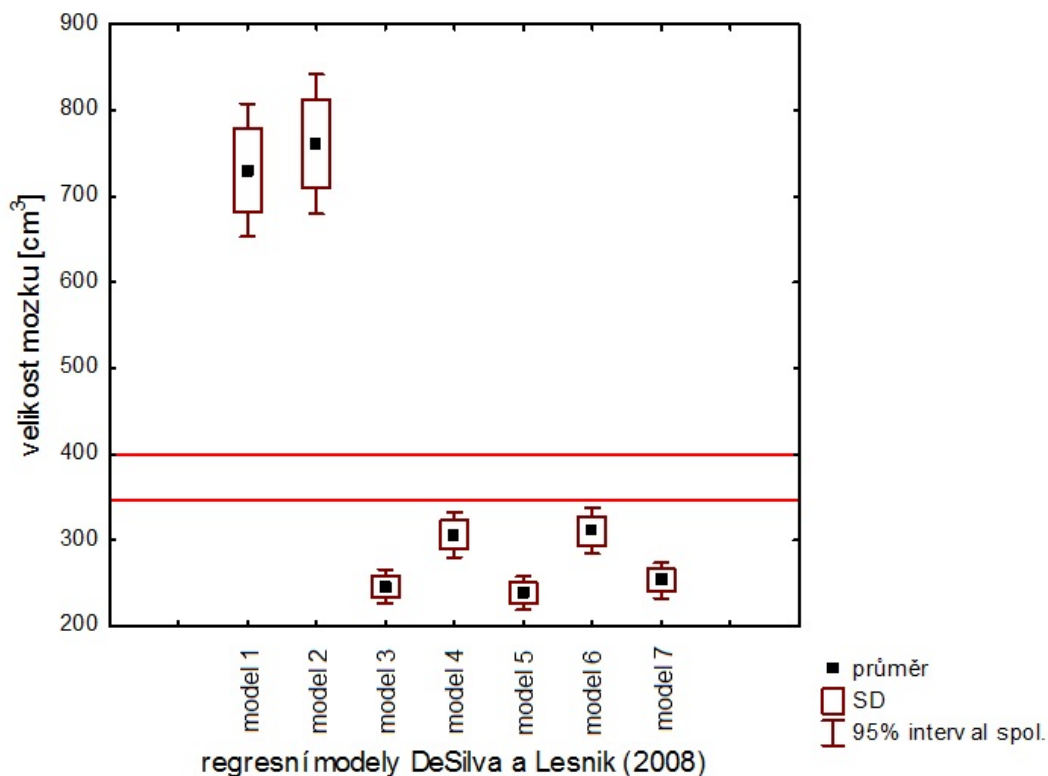
Přesnost odhadu velikosti mozku novorozence metodou DeSilvy a Lesnikové (2008) jsme ověřovali na souboru jedinců moderních lidí. Hodnotili jsme spolehlivost 7 navržených variant regresních rovnic dle počtu použitých druhů primátů a způsobu výběru testovaného vzorku. Průměrné odhady a jejich intervaly spolehlivosti pro jednotlivé regresní rovnice jsou shrnuty v Tabulce 7 a dále jsou znázorněny v Grafu 1.

Tabulka 7. Velikost mozku novorozence moderního člověka odhadnutá dle metody DeSilva a Lesnik (2008).

regresní model	druh (N = 566)	R ²	objem [cm ³]	± SD	IS	
					L1	L2
model 1	<i>Homo sapiens</i>	0,97	730,7	± 77,3	724,3	737,1
model 2	<i>Homo sapiens</i>	0,97	761,3	± 81,2	754,6	768,0
model 3	<i>Homo sapiens</i>	0,95	246,4	± 20,0	244,8	248,1
model 4	<i>Homo sapiens</i>	0,96	306,5	± 26,3	304,3	308,7
model 5	<i>Homo sapiens</i>	0,99	238,5	± 19,0	236,9	240,1
model 6	<i>Homo sapiens</i>	0,97	311,0	± 26,9	308,8	313,3
model 7	<i>Homo sapiens</i>	0,97	253,4	± 20,7	251,7	255,1

R² = koeficient determinance

IS = interval spolehlivosti; L1 – 2,5 %, L2 – 97,5 %



Graf 1. Srovnání průměrů odhadu velikosti mozku novorozence moderního člověka pomocí regresních rovnic navržených DeSilvou a Lesnikovou (2008). Červeně je vyznačen interval velikosti mozku zdravého novorozence z lékařské literatury (Gilmore et al., 2007; Lentner, 1984).

Získané průměrné hodnoty jsme pak srovnaly se skutečnými hodnotami velikosti mozku zdravého novorozence, jak jsou uváděny v lékařské literatuře – 347 až 400 cm³ (Gilmore et al., 2007; Lentner, 1984).

Z tohoto srovnání vyplývá, že regresní rovnice modelu 1 a modelu 2, jejichž odhady se pohybují v intervalech 730,7 cm³ (\pm 77,3 cm³), respektive 761,3 cm³ (\pm 81,2 cm³), výrazně nadhodnocují odhady oproti skutečnosti. Naopak regresní rovnice modelu 3, modelu 4 a modelu 5 odhadují velikost mozku novorozence pod průměrné hodnoty – model 3: 246,4 cm³ (\pm 20,0 cm³), model 4: 306,5 \pm 26,3

cm³, model 5: 238,5 cm³ (\pm 19,0 cm³) a RMA 17: 306,5 cm³ (\pm 36,3 cm³). Podobné výsledky dávají i poslední dva typy regresních rovnic model 6 a model 7: 311,0 cm³ (\pm 26,9 cm³) a 253,4 cm³ (\pm 20,7 cm³).

Na základě srovnání výsledků poskytnutých metodou DeSilva a Lesnik (2008) s velikostí mozku novorozence uváděného v lékařské literatuře (Gilmore et al., 2007; Lentner 1984) jsme se rozhodli nakonec vypracovat ještě další regresní model po vzoru DeSilvy a Lesnikové, který by poskytoval výsledky, které přesněji odhadují velikost mozku moderního člověka, a tak i poskytl lepší model pro odhad velikosti mozku novorozence neandertálce.

9.2 Virtuální soubory

Protože pro ověření metody DeSilva a Lesnik (2008) nebyl dostupný dostatečně velký soubor novorozenců moderního člověka, použitelný pro potřeby této práce, rozhodli jsme se přistoupit k vytvoření virtuálních souborů jedinců o dostatečném počtu z 95% intervalu spolehlivosti průměrných hodnot. Tímto způsobem byli odstraněni jedinci, u kterých mohla být velikost mozku ovlivněna patologií nebo v důsledku poranění.

Aby byly použité soubory mezi sebou co nejvíce konzistentní, rozhodli jsme se nakonec generovat tímto způsobem virtuální soubory i pro ostatní dostupné soubory primátů. Tímto způsobem bylo generováno 100 novorozenců a dospělých jedinců pro každé pohlaví a každý druh primátů použitý v původní metodě DeSilva a Lesnik (2008) pro resamplování, a po vzájemném spárování tak celkově získáme 1400 párů pro vytvoření regresního modelu.

Ekvivalence, a tedy i faktická možnost použití těchto souborů pro regresní analýzy byla statisticky testována pomocí t-testu, kde byly srovnávány průměry a směrodatné odchylky jednotlivých souborů. Výsledky všech provedených t-testů jsou shrnuty v Tabulce 8; žádný z provedených testů neukázal statisticky signifikantní rozdíl rozptylu. Použité virtuální soubory tak můžeme považovat za ekvivalentní reálným souborům a použít je pro vytvoření nového regresního modelu.

Tabulka 8. Statistické srovnání ekvivalence použití reálných a virtuálních souborů primátů.

druh	věk	pohl.	reál.	virt.	t	p
			průměr [g]	průměr [g]		
<i>Saimiri sciareus</i>	neonat	M	14,6	14,6	0,1265	0,90
					-	
<i>Saimiri sciareus</i>	neonat	F	16,1	16,1	0,0592	0,95
<i>Cercocebus atys</i>	neonat	M	56,0	55,6	0,3350	0,74
<i>Cercocebus atys</i>	neonat	F	58,9	58,8	0,0944	0,92
<i>Macaca mullatta</i>	neonat	M	60,3	60,2	0,1562	0,88
					-	
<i>Macaca mullatta</i>	neonat	F	56,5	56,6	0,0555	0,96
<i>Macaca nemestrina</i>	neonat	M	62,3	62,4	0,0877	0,93
					-	
<i>Macaca nemestrina</i>	neonat	F	60,9	61,0	0,0342	0,97
					-	
<i>Papio anubis</i>	neonat	M	85,0	85,2	0,2080	0,84
					-	
<i>Papio anubis</i>	neonat	F	77,1	77,2	0,3258	0,75
					-	
<i>Pan troglodytes</i>	neonat	M	162,4	162,7	0,1104	0,91
<i>Pan troglodytes</i>	neonat	F	151,5	151,6	-0,0522	0,96
<i>Homo sapiens</i>	neonat	M	375,1	374,6	0,0894	0,93
					-	
<i>Homo sapiens</i>	neonat	F	378,0	379,3	0,2724	0,79
<i>Saimiri sciareus</i>	dosp	M	27,7	27,7	0,2075	0,84
<i>Saimiri sciareus</i>	dosp	F	24,3	24,3	0,0047	1,00
<i>Cercocebus atys</i>	dosp	M	117,7	117,5	0,1787	0,86
<i>Cercocebus atys</i>	dosp	F	103,4	102,7	0,7778	0,44
<i>Macaca mullatta</i>	dosp	M	94,8	94,7	0,0192	0,98
					-	
<i>Macaca mullatta</i>	dosp	F	88,3	88,5	0,2145	0,83

<i>Macaca nemestrina</i>	dosp	M	111,4	111,2	0,1549	0,88
<i>Macaca nemestrina</i>	dosp	F	97,9	97,9	0,0744	0,94
<i>Papio anubis</i>	dosp	M	169,2	169,1	0,0403	0,97
<i>Papio anubis</i>	dosp	F	153,7	153,7	0,0176	0,99
<i>Pan troglodytes</i>	dosp	M	392,7	392,6	0,0287	0,98
<i>Pan troglodytes</i>	dosp	F	375,2	374,9	0,0868	0,93
<i>Homo sapiens</i>	dosp	M	1373,5	1373,6	0,0094	0,99
<i>Homo sapiens</i>	dosp	F	1235,5	1235,4	0,0105	0,99

9.3 Návrh nové metody predikce velikosti mozku

Po vzoru metody DeSilva a Lesnik (2008) jsme vytvořili regresní model pro odhad velikosti mozku neandertálského novorozence v době porodu. Pro vytvoření jsme použili nesamplované virtuální soubory sedmi druhů primátů a vytvořili jsme také obě varianty regresních rovnic (LSR a RMA).

Regresní model na základě metody nejmenších čtverců – model 8 – má regresní předpis (1), kde sklon osy má koeficient 0,25985 a úsek je 40,557. Grafické znázornění průběhu regresní přímky a rozložení jednotlivých hodnot kolem přímky je v Grafu 2; podobně u metody redukované hlavní osy – model 9 – s regresním předpisem (2), kde je sklon 0,26124 a úsek 39,978 a průběh regresní přímky je znázorněn v Grafu 3. Následuje postup výpočtu velikosti mozku novorozence v době porodu:

$$(1) \text{ velikost mozku novorozence [g] = } 0,25985 * \text{ velikost mozku dospělce [g] + } 40,557$$

$$(2) \text{ velikost mozku novorozence [g] = } 0,26124 * \text{ velikost mozku dospělce [g] + } 39,978$$

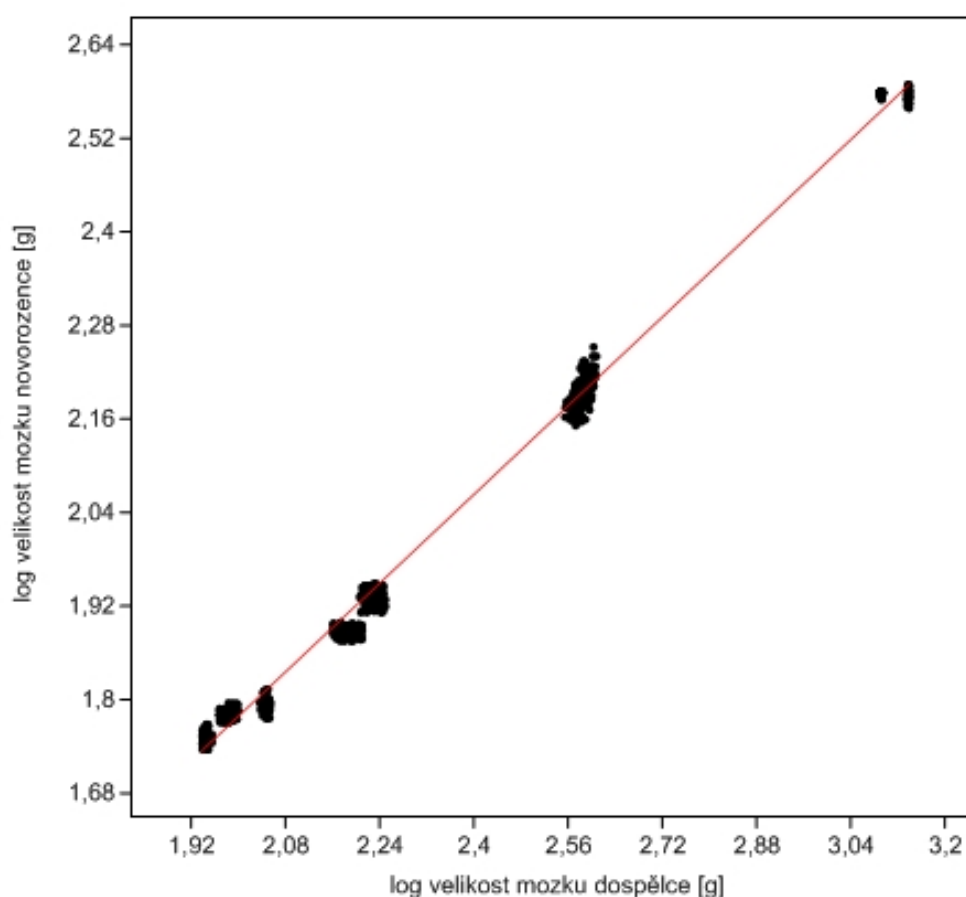
Dále jednotlivé regresní koeficienty, jejich 95% interval spolehlivosti a koeficient determinance jsou uvedeny v Tabulce 9.

Tabulka 9. Regresní koeficienty, koeficienty determinance a intervaly spolehlivosti regresních koeficientů pro odhad velikosti mozku novorozence neandertálce.

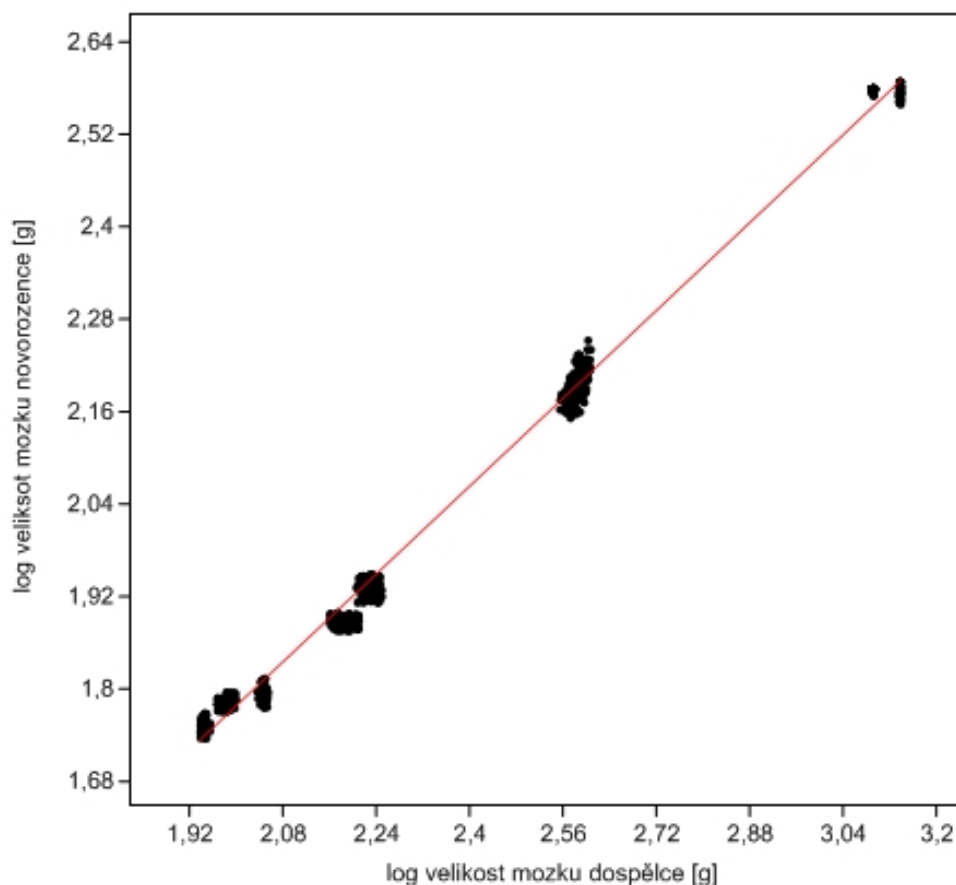
typ regrese	R ²	sklon	IS 95 %	úsek	IS 95 %
model 8	0,99	0,25985	0,2574–0,2621	40,557	39,74–41,33
model 9	0,99	0,26124	0,2588–0,2636	39,978	39,26–40,69

R² = koeficient determinance

IS = interval spolehlivosti sklonu a úseku



Graf 2. Nově navržený regresní model 8 (metoda nejmenších čtverců, LSR). Vztah velikosti mozku dospělého jedince a novorozence u sedmi druhů primátů.



Graf 3. Nově navržený regresní model 9 (metoda redukované hlavní osy, RMA). Vztah velikost mozku dospělého jedince a novorozence u sedmi druhů primátů.

9.4 Velikost mozku novorozence neandertálce a moderního člověka

S použitím nových regresních modelů 8 a 9 jsme odhadovali velikost mozku novorozenců neandertálců a moderních lidí. Celkové

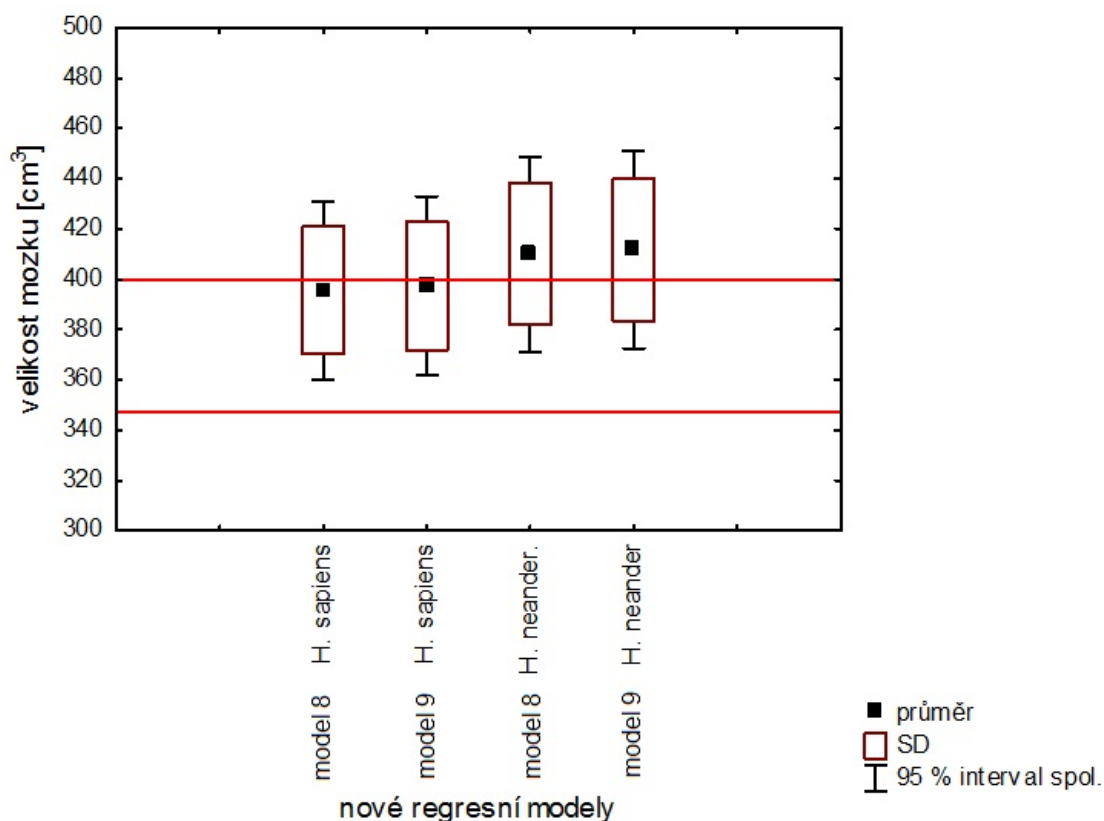
výsledky a intervaly spolehlivosti průměrných hodnot jsou shrnuty v Tabulce 10 a dále zobrazen v Grafu 4.

Tabulka 10. Velikosti mozku novorozence podle nových regresních modelů 8 a 9.

regresní model	druh	N	R ²	objem (cm ³) ± SD	IS	
					L1	L2
model 8	<i>H. sapiens</i>	566	0,98	394,1 ± 39,9	394,4	401,2
model 9	<i>H. sapiens</i>	566	0,98	395,4 ± 40,2	396,9	403,8
model 8	<i>H. neander.</i>	23	0,98	408,2 ± 41,2	396,2	428,6
model 9	<i>H. neander.</i>	23	0,98	409,6 ± 41,4	398,7	431,5

R² = koeficient determinance

IS = interval spolehlivosti; L1 – 2,5 %, L2 – 97,5 %



Graf 4. Srovnání průměrů odhadů velikosti mozku novorozence moderního člověka a neandertálce s použitím námi navržených regresních modelů. Červeně je vyznačen interval velikosti mozku zdravého novorozence moderního člověka z lékařské literatury (Gilmore et al., 2007; Lentner, 1984).

U moderního člověka regresní rovnice modelu 8 predikovala velikost mozku $394,1 \text{ cm}^3$ ($\pm 39,9 \text{ cm}^3$) a regresní rovnice modelu 9 udávala hodnoty $395,4 \text{ cm}^3$ ($\pm 40,2 \text{ cm}^3$). Tyto výsledky pak zapadají do průměrných hodnot, které udává lékařská literatura pro velikost mozku dítěte v době porodu (Gilmore et al., 2007; Lentner, 1984), viz Graf 4 (vyznačeno červeně).

S použitím těchto regresních modelů je velikost mozku neandertálce odhadována metodou LSR (model 8) na $408,2 \text{ cm}^3$ ($\pm 41,2 \text{ cm}^3$) a metodou RMA (model 9) $409,6 \text{ cm}^3$ ($\pm 41,4 \text{ cm}^3$).

Velikost mozku novorozence neandertálce je tak v průměru vyšší, než je tomu u moderního člověka. Podobně vyšší hodnoty velikosti mozku u neandertálců než u moderního člověka jsme získali i při použití regresních rovnic navržených DeSilvou a Lesnikovou (2008); (modely 1 až 6).

Všechny výsledné odhady velikosti mozku novorozence moderního člověka a neandertálce byly testovány jednovýběrovým t-testem pro ověření statistické signifikance průměrných rozdílů. U námi navržených regresních modelů (modely 8 a 9) jsme získali statisticky nesignifikantní výsledky ($t = -1,849$, $df = 593$, $p = 0,064$). T-testy byly provedeny i pro regresní rovnice DeSilvy a Lesnikové a jejich výsledky jsou taktéž nesignifikantní. Výsledky všech provedených t-testů, průměrné hodnoty, Studentova t a p hodnoty jsou shrnuty v Tabulce 11.

Tabulka 11. Statistické srovnání velikosti mozku novorozence moderního člověka a neandertálce.

regresní model	R ²	<i>Homo sapiens</i>	<i>Homo neanderthalensis</i>	t	p
		průměr [g]	průměr [g]		
model 1	0,97	757,0	785,2	- 1,8478	0,07
model 2	0,97	788,7	818,4	- 1,8480	0,07
model 3	0,95	255,3	262,5	- 1,8411	0,07
model 4	0,96	317,6	327,2	- 1,8424	0,07
model 5	0,99	247,1	254,0	- 1,8408	0,07
model 6	0,97	322,2	332,0	- 1,8426	0,07
model 7	0,97	262,5	270,0	- 1,8412	0,07
model 8	0,98	408,3	422,3	- 1,8495	0,06
model 9	0,98	409,7	424,4	- 1,8495	0,06

R² = koeficient determinance

9.5 Zhodnocení hypotéz

Použitými regresními modely tedy předpokládáme, že se velikost mozku moderního člověka pohybuje v intervalu 394 cm³ až 396 cm³ a u neandertálců 408 cm³ až 410 cm³. Na základě provedených testů pak předpokládáme, že se variační šíře velikosti mozku v době porodu u neandertálců a moderních lidí silně překrývají a signifikantně neliší (p = 0,064).

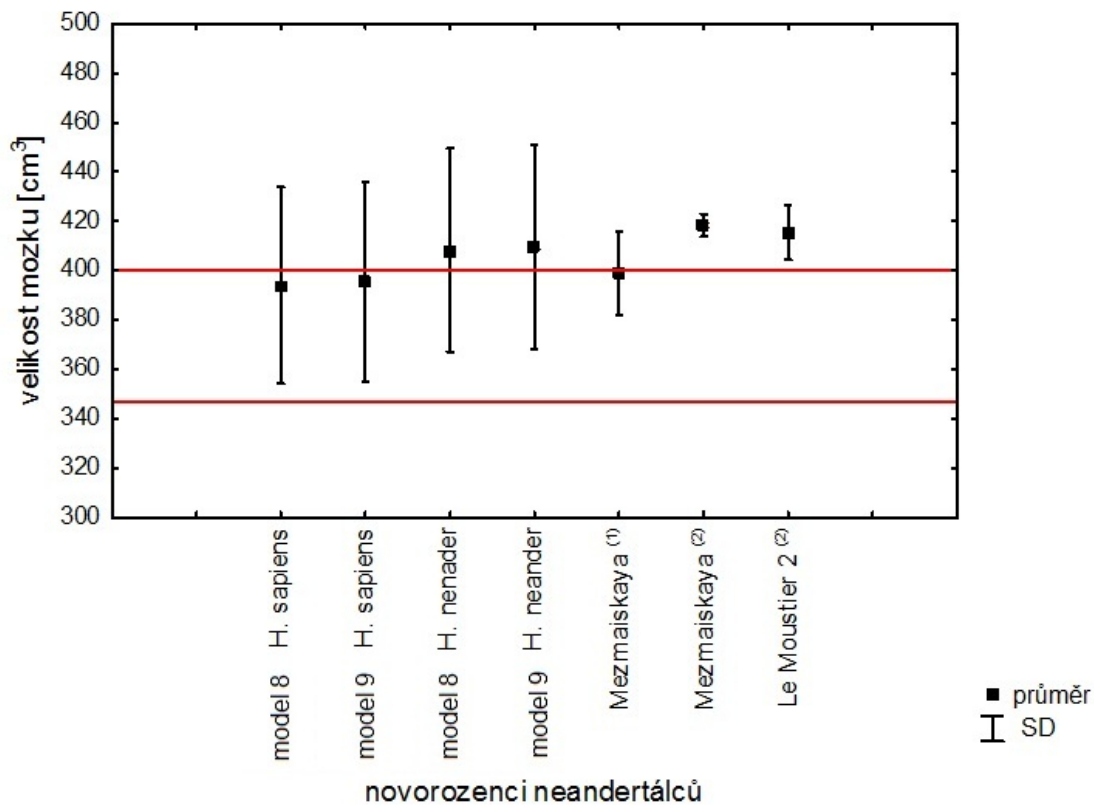
Tyto výsledky pak odpovídají hypotéze H2 v našem prvotním uvažování.

9.6 Srovnání s virtuálními rekonstrukcemi novorozenců

Získané velikosti mozku novorozenců jsme pak následně ještě srovnávali s recentními 3D virtuálními rekonstrukcemi velikosti mozku

vytvořenými na základě CT scanů kosterních pozůstatků dostupných novorozenců neandertálců – Le Moustier 2 (Gunz et al., 2011) a Mezmaiskaya (Gunz et al., 2011; Ponce de León et al., 2008).

Pro neandertálce Le Moustier 2 je velikost mozku odhadována na 408 cm^3 až 428 cm^3 (Gunz et al., 2011) a pro Mezmaiskaya jsou dostupné dva odhady, starší odhad provedený Ponce de León a kolektivem udává 422 cm^3 až 436 cm^3 (Ponce de León et al., 2008) a nejnovější revidovaný odhad se pohybuje v intervalu 414 cm^3 až 423 cm^3 (Gunz et al., 2012). U Mezmaiskaya je velikost mozku v době porodu autory studie odhadována na 382 cm^3 až 428 cm^3 . S ohledem na věk nalezených jedinců, kdy je věk dožití obou jedinců odhadován na několik dní až týdnů po narození (Gunz et al., 2011; Maureille, 2002; Ponce de León et al., 2008), jsou tedy naše výsledky odhadované velikosti mozku novorozence neandertálce v době porodu velice dobře konzistentní s těmito „empirickými či reálnými“ údaji. Výsledky srovnání průměrů odhadů jsou znázorněny v Grafu 5. Průměrné hodnoty velikosti mozku novorozence spadají do intervalu velikost mozku zdravého novorozence (vyznačeno červeně), jak uvádí lékařská literatura (Gilmore et al., 2007; Lentner, 1984).



Graf 5. Srovnání průměrů odhadů velikostí mozku novorozenců moderního člověka a neandertálců a 3D virtuálních rekonstrukcí mozku neandertálců z kosterních pozůstatků. Červeně je vyznačen interval velikosti mozku novorozence moderního člověka z lékařské literatury (Gilmore et al., 2007; Lentner, 1984). ⁽¹⁾ (Ponce de León et al., 2008), ⁽²⁾ (Gunz et al., 2012), ⁽²⁾ (Gunz et al., 2011).

10 DISKUZE

10.1 Faktory ovlivňující výsledky regresního modelu

Prvním faktorem, který může mít a má vliv na validitu regresního modelu je vzorek primátů použitý pro regresní analýzu. DeSilva s Lesnikovou (2008) zvažují používání původně 28 druhů primátů. Část použitelných druhů byla nakonec z analýzy vyloučena kvůli vzdálenému fylogenetickému původu. A zůstalo tedy pouze 17 druhů primátů evolučně blízkých člověku a linii homininů (podřád *Catarrhini*); (DeSilva a Lesnik, 2008). Z těchto 17 druhů byly nakonec vyřazeny další druhy primátů i velmi blízkých člověku (např. *Pan paniscus*, *Gorilla gorilla*, *Pongo pygmaeus*) kvůli nízkému počtu jedinců, čímž zůstalo k analýze pouze sedm druhů primátů (*Saimiri sciareus*, *Cercocebus atys*, *Macaca mullata*, *Macaca nemestrina*, *Papio anubis*, *Pan troglodytes* a *Homo sapiens*).

Jedním ze způsobů, jak zpřesnit regresní model, by tedy bylo rozšíření souboru jedinců jednotlivých druhů o další jedince a získání dat o velikosti mozku novorozenců a dospělých jedinců z dalších zdrojů, a také mít k dispozici data od více druhů. K dispozici je velký soubor jedinců z výzkumu prováděného v rámci výzkumné skupiny evoluční antropologie při Durhamské univerzitě (Evolutionary Anthropology Research Group, Durham University, UK) použitý pro výzkum mateřských investic do péče o potomka v souvislosti s vývojem či z výzkumu evoluce velikosti mozku (Barton a Capellini, 2011; Capellini et al., 2011). Tato data se podařilo pro náš výzkum získat (Isabella Capellini, 13. 12. 2011, pers. komunikace), ale nakonec nebyla použita protože většina primátů byla získána ze stejných zdrojů (primatologická centra Oregon, Yerkes, Southfield) či přímo od Jeremyho DeSilvy. U dalších druhů primátů byly k dispozici pouze souhrnné údaje

o jedincích pro obě pohlaví, a proto nemohla být do naší analýzy zahrnuta. V současné době tedy nejsou k dispozici další původní data, především o velikosti mozku novorozenců primátů.

Dalším obecným problémem dat získaných z primatologických center je, že tato data pocházejí od uhynulých jedinců, a je tak možné předpokládat, že alespoň část dat může být ovlivněna tím, že jedinci zemřeli smrtí, která má vliv na velikost mozku (patologie, úrazy hlavy apod.). Tento problém jsme částečně odstranili použitím virtuálních souborů jedinců, kde používáme pouze 95% interval variability jedinců, takže extrémní případy jsou předem vyřazeny.

Jiným způsobem, jak zpřesnit regresní model, je využití možnosti další předběžné analýzy souboru jedinců z hlediska fylogenetických vztahů pro zjištění společného původu jednotlivých druhů, čímž se zajistí nezávislost výběru dat jako předpokladu pro vytvoření lineární regrese (Agresti a Finlay, 1997; DeSilva a Lesnik, 2008; Martins, 2004).

Samotné použití určitého regresního modelu může ovlivnit získané výsledky. Obecně se předpokládá, že použití lineárního regresního modelu redukované hlavní osy (RMA) je vhodnější pro použití v biologicky orientovaných výzkumech než používání regrese metodou nejmenších čtverců (LSR); (Smith, 2009). Metoda RMA je doporučována pro svoji vyšší robusticitu k použití v biologickém výzkumu, protože předpokládá chybu při měření jak vysvětlující (osa x), tak závislé proměnné (osa y). RMA také předpokládá symetrický vztah obou proměnných, kdy nezáleží na tom, která proměnná je použita jako vysvětlující a která jako závislá. Zatímco metoda LSR předpokládá, že měření závislé proměnné (osa y) probíhá bez chyby měření. LSR také předpokládá, že vztah vysvětlující a závislé je asymetrický (Smith, 2009).

Vzhledem ke způsobu použití metody zpětného zařazení jedinců „resamplingu“ u dat velikosti mozku dospělých a novorozených jedinců, kdy jsou jedinci párováni náhodně, není možné přesně určit, zda je tento vztah symetrický, či nikoliv. Navíc předpokládáme, že data o velikosti mozku jsou zatížena chybou měření jak u novorozenců, tak u dospělých jedinců. A dále kvůli použití poměrně velkého počtu jedinců se dá předpokládat, že rozdíl v použití regresního modelu RMA a LSR bude minimální a nevýznamný. Přesto inspirováni metodikou DeSilvy a Lesnikové (2008) používáme obě metody.

Při hodnocení výsledků je nutné zohlednit samo použití resamplingu, tak jak byl navržen DeSilvou a Lesnikovou (2006, 2008). Použití resamplingu umožnilo přesnější vytváření regresního modelu tím, že i bez dostupných průřezových (longitudinálních dat) u většiny druhů primátů (včetně člověka!) je možné použít nezávislá dostupná data o velikosti mozku novorozenců a dospělých jedinců primátů na základě znalosti silné pozitivní korelace mezi velikostí mozku v době porodu a dospělosti (DeSilva a Lesnik, 2006; DeSilva a Lesnik, 2008; Martin, 1990). S tímto předpokladem DeSilva s Lesnikovou mohli náhodně tvořit dvojice novorozenec a dospělý jedinec s předpokladem, že každý mozek novorozence v souboru se může vyvinout v jakýkoliv mozek dospělého jedince (DeSilva a Lesnik, 2008). Tímto způsobem může dojít ke spárování i nepravděpodobných párů novorozených a dospělých jedinců – například může dojít k vytvoření párů nejmenších novorozeneckých mozků s největšími mozky dospělých jedinců. Takto dochází faktickému snižování původní korelace díky náhodnému výběru. Tímto způsobem dochází k umělému zvýšení odchylky kolem průměrných hodnot regresních křivek a ve výsledku umělému zvětšení překrytí odhadů pro velikost mozku (Neubauer a Hublin, in

press). I přes toto možné zkreslení metoda resamplingu poskytuje signifikantní výsledky při použití na různé druhy primátů, například při jejím prvním využití při studiu odlišných trajektorií vývoje mozku u člověka a šimpanzů (DeSilva a Lesnik, 2006; Neubauer a Hublin, in press).

Dále samotný náhodný výběr jedinců probíhá s opakováním, když nejsou jednotliví jedinci použiti k vytvoření párů vyřazování ze souboru, a mohou se tak při náhodném výběru objevit v souboru vícekrát. Přestože je tento přístup konzervativnější než použití například permutací k vytvoření jednotlivých párů jedinců, může mít tento způsob výběru vliv na celkovou podobu výsledků. Tento fakt jsme při vytváření našeho vlastního modelu zohlednili a zkoušeli jsme i použití náhodného výběru bez opakování (tj. každý jedinec mohl vytvořit pouze jeden pár a následně byl z výběru vyřazen). Přesto oba způsoby výběru produkovaly podobné regresní modely a následné testy dávaly stejně významné výsledky.

Na interpretaci výsledků získaných z regresních modelů a jejich srovnání s virtuálními rekonstrukcemi z kosterních pozůstatků neandertálců (Gunz et al., 2012; Gunz et al., 2011; Ponce de León et al., 2008) může mít vliv také odhad věku těchto novorozenců. Věk těchto jedinců je odhadován jednak na základě velikostních rozměrů postkraniálního skeletu, např. věk dožití jedince z nálezu novorozence neandertálce Le Moustier 2 byl mimo jiné odhadován metodou (Maureille, 2002) popsanou např. Fazekasem a Kósou (Fazekas a Kósa, 1978). Dále je častěji odhadován věk nejranějších ontogenetických stadií nalezených jedinců na základě mineralizace korunek dočasné dentice např. Moorreesem a kolektivem (Maureille, 2002; Moorrees et al., 1963). Tyto metody jsou vytvořeny

na souborech moderních lidí, a proto odhady věku dožití neandertálců získané těmito metodami mohou být zkreslené kvůli odlišnému ontogenetickému vývoji neandertálců, kdy rychlejší tempo růstu neandertálců či jeho načasování se mohlo promítnout i do rychlejšího vývoje dentice (Ramirez Rozzi a Bermudez de Castro, 2004; Smith et al., 2007). Na druhou stranu debata u rozdílném vývoji dentice u neandertálců a anatomicky moderního člověka není uzavřena a existují i opačné názory (Guatelli-Steinberg et al., 2005), a v tom případě by bylo použití těchto metod pro odhad věku dožití na základě mineralizace dočasné dentice adekvátní.

Další neznámou v souvislosti s odhadem věku je přesné stáří jedinců. Intervaly odhadů dožití jedince z Mezmaiskaya se pohybují od plodu starého 7 měsíců po novorozence 2 měsíce starého (Golovanova et al., 1999) a u Le Moustier 2 se odhady pohybují od stáří několika dnů ($0,38 \pm 0,1$ měsíce) po několik měsíců (resp. jedince mladšího než 4 měsíce); (Maureille, 2002). Přitom právě v tomto období rapidního růstu hmotnosti mozku v průběhu několika měsíců po porodu (Leigh, 2004, 2006) má co nejpřesnější odhad velký význam, neboť rozdíl několika týdnů růstu se projeví významnou změnou hmotnosti mozku jedince. Na druhou stranu věk dožití novorozenců primátů, použitých pro vytvoření regresních modelů, se také pohybuje v podobných intervalech (či není z dostupných dat znám). Proto je srovnání jejich velikosti mozku s odhady na základě kosterních pozůstatků relevantní, byť informativního charakteru, který nelze testovat.

Nedospělí jedinci neandertálců (Engis 2, Le Moustier 1, La Quina 18, Teshik-Tash) jsou také použiti v hlavním souboru jedinců. Jejich rekonstrukce velikosti mozku byly také použity pro výpočet velikosti

mozku novorozence. Věk dožití Engis 2 je odhadován na 6 až 7 let (Russell a LeMort, 1986), věk jedince z jeskyně Teshik-Tash na 8 až 9 let (Weidenreich, 1945), jedinec La Quina 18 je ve věku 6 až 8 let (Coqueugniot a Hublin, 2007) a nález z Le Moustier 1 je zařazen do juvenilního období ontogeneze (Ponce De León a Zollikofer, 1999). Přesto je podle nás tyto jedince pro výzkum velikosti mozku možné použít, protože všichni jedinci jsou starší než 6 let, kdy ustává období nejrychlejšího růstu mozku a nedochází už k dalším výrazným objemovým změnám velikosti a morfologie mozku (Neubauer a Hublin, in press).

10.2 Velikost mozku v kontextu life-history

Jednou z oblastí, kde je třeba znát velikost mozku v době porodu, jsou otázky studia životního cyklu a *life-histories* u předků člověka. Encefalizace a větší velikost mozku v době porodu, kromě evolučně pozitivní trendů, jako je rozvoj kognitivních schopností, přinesla i řadu komplikací (Aiello a Wheeler, 1995). Srovnání s ostatními savci a primáty ukazuje, že trend velikosti mozku úzce koreluje s délkou gestace a většími metabolickými a energetickými nároky na vývoj mozku (Aiello a Wheeler, 1995; Barton a Capellini, 2011) a také nutností větších investic ze strany matky – v průběhu těhotenství zvýšením metabolických požadavků plodu a velikosti placentárního aparátu (Capellini et al., 2011). Tak také po období porodu, které je samo o sobě komplikované (viz dále), je díky obstetrickým limitům třeba rodit děti s ne plně vyvinutým/dozrálým mozkiem, jež vede k tomu, že se děti o sebe nedokážou postarat (Bogin a Smith, 1996). Altricialita mláďat spolu s požadavkem delšího období laktace a s tím spojeným odkladem reprodukce tak také vyžaduje vyšší nároky ze strany matky, včetně pozdější

maturace a reprodukce či větší velikosti těla (Blomquist, 2009; Capellini et al., 2011).

Odhad velikosti mozku v době porodu, s spolu s dalšími informacemi o postnatální ontogenezi a průběhu růstu mozku (Neubauer a Hublin, in press; Ponce de León et al., 2008), dentální a faciální ontogeneze (Bastir et al., 2007; Kondo et al., 2005) umožňuje rekonstruovat rychlost a průběh růstu neandertálců. A pokud tedy v době porodu byla velikost mozku novorozence neandertálce stejná, jako je u moderního člověka, ale v dospělosti je velikost mozku neandertálce v průměru vyšší, můžeme předpokládat, že průběh postnatálního vývoje mozku člověka a neandertálce se liší (Bruner, 2008; Gunz et al., 2010).

Se znalostí ontogeneze neandertálců pak můžeme dělat závěry o dalších aspektech životního cyklu neandertálců, jako je délka života, maturace a reprodukční chování.

10.3 Velikost mozku v kontextu porodního mechanismu

Znalost velikosti mozku nám dovoluje diskutovat další aspekty týkající se biologie neandertálců a srovnání s anatomicky moderním člověkem. Velikost mozku, resp. celková velikost hlavičky plodu, má zásadní význam v průběhu porodu. Velikost hlavičky plodu spolu s dimenzemi malé pánve jsou limtujícími faktory průběhu porodu a jeho mechanismu (Rosenberg a Trevathan, 2002). U většiny primátů je průběh porodu jednoduchý a nekomplikovaný díky široce postavené pánvi a relativně malé velikosti hlavičky plodu. V průběhu porodu hlavička plodu směřuje obličejem frontálním směrem a matka může plod provést jednoduše skrz pánevní průchod a ovládat porod (Rosenberg a Trevathan, 2002).

S encefalizací mozku a jeho zvětšováním dosahuje mozek limitní velikosti pánevního kanálu, což nutně muselo vést ke změně porodního mechanismu. U raných zástupců rodu *Homo*, kde jsou rozměry hlavičky podobné rozměrům plodu u šimpanzů, byl porod stále relativně jednoduchý. Díky tomu, že pánev ještě nebyla natolik adaptována na bipední způsob lokomoce, si zachovávala dostatečně široký průměr pánevního vchodu. V tomto případě tedy natočení hlavičky plodu laterálním směrem (tedy do nejširšího směru) umožnilo hladký průběh porodu (Rosenberg a Trevathan, 2002).

Evolučně pak požadavek výkonné lokomoce jde proti trendu encefalizace velikosti mozku (Blackburn-Wittman a Wall, 2007; Rosenberg a Trevathan, 2002). Obligatorní bipedální lokomoce si vyžádala výrazné změny morfologie pánve, tak aby bylo možné udržovat vzpřímenou pozici a vysoko položené těžiště těla vedlo k zúžení pánve a změně proporcí pánevního kanálu (Blackburn-Wittman a Wall, 2007). U anatomicky moderního člověka a neandertálců pak v souvislosti s encefalizací velikost mozku úzce koresponduje s rozměry porodního kanálu, což vedlo k nutné změně porodního mechanismu u encefalizovaných druhů homininů (Franciscus, 2009; Rosenberg a Trevathan, 2002).

V současné době je vedena diskuze, v jakém okamžiku evoluce bylo nutné přistoupit k adaptacím pánví, tak aby bylo možné bezpečně rodit plod s velkým mozkem v důsledku encefalizace. Tuto debatu umožnily nové virtuální rekonstrukce neandertálské pánve Tabun (Ponce de León et al., 2008; Weaver a Hublin, 2009).

Ponce de León s kolektivem rekonstruovala neandertálskou pánev Tabun C1 (z Mugharet et-Tabun v Izraeli) a dobře zachovaného novorozence neandertálce z Mezmaiskaya (Golovanova et al., 1999)

a simulovali průběh porodního mechanismu. Z jejich rekonstrukce pánve vyplývá, že pánevní dimenze neandertálců byly podobné nebo větší (předpokládají, že Tabun C1 patřila menšímu jedinci), než je tomu u raného anatomicky moderního člověka, proto z toho vyvozují, že neandertálci také museli mít značně složitý porodní mechanismus, jako je má moderní člověk, zahrnující několikanásobnou rotaci hlavičky a těla během porodu (Ponce de León et al., 2008).

Naproti tomu, Weaver a Hublin při rekonstrukci stejné pánve z Mugharet et-Tabun dospěli k závěru, že neandertálská pánev byla rozměry podobná anatomicky modernímu člověku, ale tvarově se hlavní dimenze lišily. Především v tom, že neandertálská pánev se rozšiřuje transverzálně ve všech třech porodních rovinách pánve. Díky tomu, mohla hlavička plodu, ač také úzce korespondovala s průměrem pánevního kanálu, procházet bez komplikovaných rotačních pohybů hlavy a těla plodu při porodu (Weaver a Hublin, 2009). Porodní mechanismus neandertálců by tak byl podobný způsobům porodního mechanismu, jaký se předpokládá u starších zástupců rodu *Homo*, a porodní mechanismus člověka by byl unikátní autapomorfní evoluční novinkou. Weaver s Hublinem rozdíl v morfologii pánve neandertálců a anatomicky moderního člověka vysvětlují prostřednictvím odlišných klimatických podmínek, kde probíhala evoluce obou skupin – tedy, že morfologie pánve je také dále adaptována na chladné prostředí u neandertálců a teplejší u raného anatomicky moderního člověka, kde adaptace pánve probíhala anteroposteriorním směrem (Weaver a Hublin, 2009).

Vysvětlení rozdílné morfologie pánve skrze klimatické adaptace komplikuje nový nález dobře zachované (pravděpodobně) ženské pánve *Homo erectus* z Gona v Etiopii. Tato pánev ukazuje, že se

tvář a velikost pánve v evoluci *Homo erectus* vyvíjely jako odpověď na zvětšující se velikost mozku plodu, a ne jako výsledek adaptace na ekologické podmínky nebo kvůli požadavku efektivnější lokomoce (Simpson et al., 2008). Navíc myšlenka toho, že porodní mechanismus s orientací plodu hlavičkou směrem od matky, který je považován za unikátně lidský, byla nedávno zpochybněna záběry porodů šimpanzů chovaných v zajetí v Japonsku, které ukazují, že minimálně u šimpanzů existuje variabilita porodního mechanismu (i díky jejich širokému pánevnímu kanálu a malé hlavě plodu v době porodu) a že i u jiných druhů je možný porod s hlavičkou otočenou od matky (Hirata et al., 2011).

V kontextu této debaty o způsobu porodního mechanismu, je třeba brát v potaz, že ať už byl porodní mechanismus neandertálců jakýkoliv, obě skupiny se shodují v tom, že byl komplikovaný podobně jako u člověka, kdy matka nemohla přímo kontrolovat průběh porodu (vést plod porodním kanálem, bránit obtočení pupeční šňůry kolem krku plodu a následně odstranit obaly tváře plodu, a zabezpečit tak dýchání (Franciscus, 2009)) a stejně tak je možné předpokládat, že i neandertálců už existovala instituce asistovaného porodu (Franciscus, 2009; Ponce de León et al., 2008; Weaver a Hublin, 2009).

Navíc s naším zjištěním, že neandertálci měli stejnou velikost mozku jako moderní člověk a variační šíře se pohybovala na horní hranici průměru moderního člověka, dosahovala hlavička plodu limitních rozměrů pánevního kanálu mnohem častěji, než je tomu u moderního člověka, a pokud jsou Weavrový a Hublinovy rekonstrukce neandertálské pánve přesné a pánevní výstup je u neandertálců užší než u anatomicky moderního člověka (Weaver a Hublin, 2009), mohl být porod u neandertálců komplikovanější než

u anatomicky moderního člověka. Během porodu mohlo častěji docházet k porodním komplikacím, jako je ramenní dystocie, nebo zranění spojená s průběhem porodu, například poporodní krvácení, infekce a podobně (Cunningham et al., 2009).

Porodní komplikace tak mohly často končit smrtí novorozence, matky či obou. V dlouhodobém měřítku by tedy vysoká mortalita novorozenců a matek mohla spolu s nízkou nadějí dožití dospělých jedinců a demografickou nestabilitou populace (Trinkaus, 2011) vést ke snížení reprodukčního potenciálu neandertálců.

Nižší míra reprodukce neandertálců by tak mohla přispět k dalším faktorům, jako jsou změněné životní podmínky v důsledku klimatických změn (d'Errico a Sánchez Goñi, 2003) či kompetice s anatomicky moderním člověkem (Banks et al., 2008), jež nakonec vyústily ve vyhynutí neandertálců.

10.4 Velikost mozku a encefalizace

Spolehlivý odhad velikosti mozku neandertálce přispívá do debaty, jež vyvstala s nálezem nového druhu hominina z ostrova Flores v Indonésii, dnes označovaný jako *Homo floresiensis* (Brown et al., 2004; Morwood et al., 2004). Nález jedince LB 1 a virtuální rekonstrukce jeho mozku ukazuje, že přes malý celkový objem mozku, který spadá pod průměr velikosti mozku *Homo erectus* a je odhadován na 417 cm³ (Falk et al., 2005), ukazuje, že mozek *Homo floresiensis* podstoupil neurologickou reorganizaci kortikální oblasti mozku, kterou lze spojit s rozvojem kognitivních schopností, které jsou *Homo floresiensis* připisovány (Falk et al., 2009).

Z těchto nálezů je možné nahlížet na encefalizaci mozku v pozdním pleistocénu jako na dva procesy – jedním je zvětšování velikosti mozku (kvantitativní aspekt encefalizace) a druhým neurologická reorganizace mozku (kvalitativní aspekt encefalizace); (Blažek et al., 2011; Falk et al., 2009), s tím, že u jednotlivých druhů homininů pozdního pleistocénu – (anatomicky moderní člověk, neandertálci, *Homo floresiensis*) byly tyto dva procesy zastoupeny v různé míře (Falk et al., 2009).

Takto by bylo možné považovat *Homo floresiensis* za extrémní výsledek kvalitativního směru encefalizace, ústící ve výraznou neurologickou reorganizaci bez zvětšování velikosti mozku (či dokonce zmenšení) a neandertálce považovat za zástupce druhého extrému, kvantitativní zvětšování mozku bez hlubší reorganizace mozkové kůry.

Další nálezy *Homo floresiensis* a nálezy mladších ontogenetických stadií spolu se spolehlivým odhadem velikosti jejich mozku může přinést další informace o ontogenezi velikosti mozku jednotlivých skupin homininů a vést k hlubšímu pochopení procesu encefalizace v evoluci rodu *Homo*.

11 ZÁVĚR

O nejranějších fázích ontogeneze mozku předků člověka postrádáme přímé fosilní důkazy. Alternativou k přímému odhadu velikosti mozku při absenci fosilních nálezů je modelování velikosti mozku novorozence z kosterních nálezů dospělých fosilních jedinců, prostřednictvím regresních modelů.

V této práci jsme se zaměřili na odhad velikosti mozku neandertálců a dále na srovnání variační šíře velikosti hlavičky neandertálských dětí při porodu odhadnutých metodou DeSilva a Lesnik (2008) a její revizí. Výsledky jsme srovnali vzhledem k variační šíři velikosti hlavičky novorozeného plodu dnešních lidí.

Ověření platnosti regresních modelů navržených DeSilvou a Lesnikovou (2008) ukázalo, že jejich navržené modely 1 a 2 silně nadhodnocují odhad velikosti mozku novorozence současného člověka (model 1: $730,7 \text{ cm}^3 \pm 77,3 \text{ cm}^3$, respektive model 2: $761,3 \text{ cm}^3 \pm 81,2 \text{ cm}^3$, téměř dvakrát více oproti skutečnosti). Ostatní regresní modely 3 až 6 naopak odhad velikosti mozku novorozence oproti očekávaným hodnotám podhodnocují (model 3: $246,4 \text{ cm}^3 \pm 20,0 \text{ cm}^3$, model 4: $238,5 \text{ cm}^3 \pm 19,0 \text{ cm}^3$, model 5: $306,5 \text{ cm}^3 \pm 36,3 \text{ cm}^3$, model 6: $311,0 \text{ cm}^3 \pm 26,9 \text{ cm}^3$ a model 7: $253,4 \text{ cm}^3 \pm 20,7 \text{ cm}^3$).

Proto jsme navrhli vlastní regresní modely (model 8 a 9) z dostupných dat sedmi druhů primátů včetně člověka (*Saimiri sciareus*, *Cercocebus atys*, *Macaca mullata*, *Macaca nemestrina*, *Papio anubis*, *Pan troglodytes* a *Homo sapiens*) s tím, že pro zpřesnění predikční schopnosti modelů jsme využili virtuální soubory jedinců omezené 95% intervalem variability jedinců, tak abychom eliminovali extrémní případy, které mohou být ovlivněny patologicky.

Tyto nové predikční rovnice jsme pak použili na odhad velikosti mozku novorozenců moderního člověka a neandertálců. Podle našich odhadů se velikost mozku moderního člověka při narození pohybuje v intervalu 394 cm³ až 396 cm³ (model 8: 394,1 cm³ ± 39,9 cm³ a model 9: 395,4 cm³ ± 40,2 cm³) u neandertálců 408 cm³ až 410 cm³ (model 8: 408,2 cm³ ± 41,2 cm³, model 9: 409,6 cm³ ± 41,4 cm³). Na základě provedených testů se pak přikláníme k hypotéze (H2), že se variační šíře velikosti mozku v době porodu u neandertálců a moderních lidí silně překrývají a signifikantně neliší ($p = 0,064$).

Získané velikosti mozku novorozenců jsme pak následně srovnávali s virtuálními rekonstrukcemi velikosti mozku vytvořenými na základě CT scanů známých kosterních pozůstatků neandertálců perinatálního období – Le Moustier 2 (Gunz et al., 2011) a Mezmaiskaya (Gunz et al., 2011; Ponce de León et al., 2008), přičemž naše výsledky jsou konzistentní s těmito rekonstrukcemi – pro Le Moustier 2 408 cm³ až 428 cm³ (Gunz et al., 2011) a pro Mezmaiskaya odhad 422 cm³ až 436 cm³ (Ponce de León et al., 2008), resp. 414 cm³ až 423 cm³ (Gunz et al., 2012).

Odhadem velikosti mozku novorozence neandertálce tak získáváme údaje pro širší diskuzi biologie neandertálců. Odhad velikosti mozku je důležitým faktorem pro diskuzi o aspektech životního cyklu neandertálců, jako je délka života, průběh růstu, maturace a reprodukční chování. Dále může velikost mozku poskytnout chybějící údaje do vedené diskuze nad porodním mechanismem neandertálců a jeho evoluci. V neposlední řadě pak velikost mozku novorozence může sloužit hlubšímu pochopení procesu encefalizace v evoluci rodu *Homo*.

12 POUŽITÁ LITERATURA

- Agresti A, and Finlay B. 1997. Statistical methods for social sciences. Upper Saddle Hall, New Jersey: Prentice Hall.
- Aiello LC, and Dunbar RIM. 1993. Neocortex size, group-size, and the evolution of language. *Curr Anthropol* 34(2):184-193.
- Aiello LC, and Wheeler P. 1995. The Expensive-Tissue Hypothesis: The Brain and the Digestive System in Human and Primate Evolution. *Curr Anthropol* 36(2).
- Alemseged Z, Spoor F, Kimbel WH, Bobe R, Geraads D, Reed D, and Wynn JG. 2006. A juvenile early hominin skeleton from Dikika, Ethiopia. *Nature* 443(7109):296-301.
- Banks WE, d'Errico F, Peterson AT, Kageyama M, Sima A, and Sánchez-Goñi M-F. 2008. Neanderthal Extinction by Competitive Exclusion. *PLoS ONE* 3(12):e3972.
- Barton RA, and Capellini I. 2011. Maternal investment, life histories, and the costs of brain growth in mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108(15):6169-6174.
- Bastir M, O'Higgins P, and Rosas A. 2007. Facial ontogeny in Neanderthals and modern humans. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274(1614):1125-1132.
- Blackburn-Wittman A, and Wall LL. 2007. The Evolutionary Origins of Obstructed Labor: Bipedalism, Encephalization, and the Human Obstetric Dilemma. *Obstetrical & Gynecological Survey* 62(11):739-748
- Blažek V, Brůžek J, and Casanova MF. 2011. Plausible Mechanisms for Brain Structural and Size Changes in Human Evolution. *Coll Anthropol* 35(3):949-955.
- Blomquist GE. 2009. Trade-off between age of first reproduction and survival in a female primate. *Biology Letters* 5(3):339-342.
- Bogin B, and Smith BH. 1996. Evolution of the human life cycle. *American Journal of Human Biology* 8(6):703-716.
- Brown P, Sutikna T, Morwood MJ, Soejono RP, Jatmiko, Wayhu Saptomo E, and Awe Due R. 2004. A new small-bodied

- hominin from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia. *Nature* 431(7012):1055-1061.
- Bruner E. 2008. Comparing Endocranial Form and Shape Differences in Modern Humans and Neandertals: a Geometric Approach. *PaleoAnthropology* 2008:93-106.
- Bruner E, Manzi G, and Arsuaga JL. 2003. Encephalization and allometric trajectories in the genus *Homo*: Evidence from the Neandertal and modern lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100(26):15335-15340.
- Buxhoeveden DP, and Casanova MF. 2002. The minicolumn hypothesis in neuroscience. *Brain* 125(5):935-951.
- Capellini I, Venditti C, and Barton RA. 2011. Placentation and Maternal Investment in Mammals. *American Naturalist* 117(1):86-98.
- Ciochon RL, and Fleagle JG. 2006. *The Human Evolution Source Book* (2nd Edition). Upper Saddle River, NJ.: Pearson, Prentice Hall.
- Conroy GC. 1997. *Reconstructing human origins: A modern synthesis*. New York; London: W. W. Norton & company.
- Coqueugniot H, and Hublin JJ. 2007. Endocranial Volume and Brain Growth in Immature Neandertals. *Periodicum biologorum* 109(4).
- Cunningham FG, Williams JW, Leveno KJ, Bloom S, and Hauth JC. 2009. *Williams Obstetrics*: McGraw-Hill Medical.
- d'Errico F, and Sánchez Goñi MaF. 2003. Neandertal extinction and the millennial scale climatic variability of OIS 3. *Quaternary Science Reviews* 22(8-9):769-788.
- Depaepe V, Suarez-Gonzalez N, Dufour A, Passante L, Gorski JA, Jones KR, Ledent C, and Vanderhaeghen P. 2005. Ephrin signalling controls brain size by regulating apoptosis of neural progenitors. *Nature* 435(7046):1244-1250.
- DeSilva J, and Lesnik J. 2006. Chimpanzee neonatal brain size: Implications for brain growth in *Homo erectus*. *Journal of Human Evolution* 51(2):207-212.

- DeSilva JM, and Lesnik JJ. 2008. Brain size at birth throughout human evolution: A new method for estimating neonatal brain size in hominins. *Journal of Human Evolution* 55(6):1064-1074.
- Dorus S, Vallender EJ, Evans PD, Anderson JR, Gilbert SL, Mahowald M, Wyckoff GJ, Malcom CM, and Lahn BT. 2004. Accelerated Evolution of Nervous System Genes in the Origin of *Homo sapiens*. *Cell* 119(7):1027-1040.
- Duarte C, Maurício J, Pettitt PB, Souto P, Trinkaus E, van der Plicht H, and Zilhão J. 1999. The early Upper Paleolithic human skeleton from the Abrigo do Lagar Velho (Portugal) and modern human emergence in Iberia. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96(13):7604-7609.
- Dunbar RIM. 1998. The social brain hypothesis. *Evolutionary Anthropology* 6(5):178-190.
- Erren TC, and Erren M. 2004. Can fat explain the human brain's big bang evolution?—Horrobin's leads for comparative and functional genomics. *Prostaglandins, Leukotrienes and Essential Fatty Acids* 70(4):345-347.
- Evans PD, Vallender EJ, and Lahn BT. 2006. Molecular evolution of the brain size regulator genes *CDK5RAP2* and *CENPJ*. *Gene* 375(0):75-79.
- Falk D, Hildebolt C, Smith K, Morwood MJ, Sutikna T, Brown P, Jatmiko, Saptomo EW, Brunnsden B, and Prior F. 2005. The Brain of LB1, *Homo floresiensis*. *Science* 308(5719):242-245.
- Falk D, Hildebolt C, Smith K, Morwood MJ, Sutikna T, Jatmiko, Wayhu Saptomo E, and Prior F. 2009. LB1's virtual endocast, microcephaly, and hominin brain evolution. *Journal of Human Evolution* 57(5):597-607.
- Fazekas IG, and Kósa F. 1978. *Forensic fetal osteology*. Budapest: Akadémiai Kiadó.
- Franciscus RG. 2009. When did the modern human pattern of childbirth arise? New insights from an old Neandertal pelvis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106(23):9125-9126.
- Gilad Y, Oshlack A, Smyth GK, Speed TP, and White KP. 2006. Expression profiling in primates reveals a rapid evolution of human transcription factors. *Nature* 440(7081):242-245.

- Gilbert SL, Dobyns WB, and Lahn BT. 2005. Genetic links between brain development and brain evolution. *Nat Rev Genet* 6(7):581-590.
- Gilmore JH, Lin W, Prastawa MW, Looney CB, Vetsa YSK, Knickmeyer RC, Evans DD, Smith JK, Hamer RM, Lieberman JA et al. . 2007. Regional Gray Matter Growth, Sexual Dimorphism, and Cerebral Asymmetry in the Neonatal Brain. *The Journal of Neuroscience* 27(6):1255-1260.
- Golovanova LV, Hoffecker JF, Kharitonov VM, and Romanova GP. 1999. Mezmaiskaya cave: A Neanderthal occupation in the Northern Caucasus. *Curr Anthropol* 40(1):77-86.
- Green RE, Krause J, Ptak SE, Briggs AW, Ronan MT, Simons JF, Du L, Egholm M, Rothberg JM, Paunovic M et al. . 2006. Analysis of one million base pairs of Neanderthal DNA. *Nature* 444(7117):330-336.
- Guatelli-Steinberg D, Reid DJ, Bishop TA, and Larsen CS. 2005. Anterior tooth growth periods in Neandertals were comparable to those of modern humans. *Proc Natl Acad Sci U S A* 102(40):14197-14202.
- Gunz P, Neubauer S, Golovanova L, Doronichev V, Maureille B, and Hublin J-J. 2012. A uniquely modern human pattern of endocranial development. Insights from a new cranial reconstruction of the Neanderthal newborn from Mezmaiskaya. *Journal of Human Evolution* in press.
- Gunz P, Neubauer S, Maureille B, and Hublin J-J. 2010. Brain development after birth differs between Neanderthals and modern humans. *Curr Biol* 20(21):R921-R922.
- Gunz P, Neubauer S, Maureille B, and Hublin JJ. 2011. Virtual reconstruction of the Le Moustier 2 newborn skull - Implication for Neanderthal ontogeny. *Paléo* 22:155-172.
- Guy H, Masset C, and Baud C-A. 1997. Infant taphonomy. *International Journal of Osteoarchaeology* 7(3):221-229.
- Hammer O, Harper DAT, and Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. <http://folk.uio.no/ohammer/past/>
- Harvati K, Frost SR, and McNulty KP. 2004. Neanderthal taxonomy reconsidered: Implications of 3D primate models of intra- and

- interspecific differences. *Proc Natl Acad Sci U S A* 101(5):1147-1152.
- Hayward P. 2004. Joubert syndrome may provide clues about human evolution. *Lancet Neurol* 3(10):574-574.
- Heim J-L. 1982. *Les Enfants Néanderthaliens de La Ferrassie*. Paris, France: Masson. 169 p.
- Hill RS, and Walsh CA. 2005. Molecular insights into human brain evolution. *Nature* 437(7055):64-67.
- Hirata S, Fuwa K, Sugama K, Kusunoki K, and Takeshita H. 2011. Mechanism of birth in chimpanzees: humans are not unique among primates. *Biology Letters* 7(5):686-688.
- Holloway R, Broadfield D, and Yuan M. 2004. *Brain Endocasts - The Paleoneurological Evidence*. New York: John Wiley & Sons Publishers.
- Hublin JJ. 2006. Climatic changes, paleogeography, and the evolution of the Neandertals. In: Ciochon RL, and Fleagle JG, editors. *The Human Evolution Source Book* (2nd edition). Upper Saddle River, NJ: Pearson, Prentice Hall. p 449-458.
- Churchill SE. 2006. Cold adaptation, heterochrony, and Neanderthals. In: Ciochon RL, and Fleagle JG, editors. *The Human evolution source book* (2nd edition). Upper Saddle River, NJ: Pearson, Prentice Hall. p 482-496.
- Kondo O, Ishida H, Hanihara T, Wakebe T, Dodo Y, and Akazawa T. 2005. Cranial ontogeny in Neandertal children: evidence from neurocranium, face and mandible. In: Zadinska E, editor. *Current Trends in Dental Morphology Research*. Lodz: University of Lodz Press. p 243-255.
- Kornack DR, and Rakić P. 1998. Changes in cell-cycle kinetics during the development and evolution of primate neocortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 95(3):1242-1246.
- Leigh S. in press. Brain Size Growth and Life History in Human Evolution. *Evolutionary Biology*:1-13.
- Leigh SR. 2004. Brain growth, life history, and cognition in primate and human evolution. *American Journal of Primatology* 62(3):139-164.

- Leigh SR. 2006. Brain ontogeny and life history in *Homo erectus*. *Journal of Human Evolution* 50(1):104-108.
- Lentner C, editor. 1984. Geigy Scientific Tables: Physical Chemistry. Composition of the Blood. Haematology. Human Somatometric Data. Basel: Ciba-Geigy. 359 p.
- Martin R. 1990. *Primate Origins and Evolution*: Chapman & Hall.
- Martins EP. 2004. COMPARE, version 4.6b. Computer programs for the statistical analysis of comparative data. Distributed by the author at <http://compare.bio.indiana.edu/>. Department of Biology, Indiana University, Bloomington IN.
- Maureille B. 2002. La redécouverte du nouveau-né néandertalien Le Moustier 2. *Paléo* 14: 221-238.
- Mesulam MM. 1998. From sensation to cognition. *Brain* 121(6):1013-1052.
- Microsoft. 2007. MS Office Excel. www.microsoft.com.
- Moorrees CFA, Fanning EA, and Hunt EE. 1963. Formation and resorption of three deciduous teeth in children. *American Journal of Physical Anthropology* 21(2):205-213.
- Morwood MJ, Soejono RP, Roberts RG, Sutikna T, Turney CSM, Westaway KE, Rink WJ, Zhao Jx, van den Bergh GD, Due RA et al. . 2004. Archaeology and age of a new hominin from Flores in eastern Indonesia. *Nature* 431(7012):1087-1091.
- Mountcastle VB. 1997. The columnar organization of the neocortex. *Brain* 120(4):701-722.
- Neubauer S, Gunz P, and Hublin J-J. 2009. The pattern of endocranial ontogenetic shape changes in humans. *Journal of Anatomy* 215(3):240-255.
- Neubauer S, Gunz P, and Hublin J-J. 2010. Endocranial shape changes during growth in chimpanzees and humans: A morphometric analysis of unique and shared aspects. *Journal of Human Evolution* 59(5):555-566.
- Neubauer S, and Hublin J-J. in press. The Evolution of Human Brain Development. *Evolutionary Biology*:1-19.
- Noctor SC, Flint AC, Weissman TA, Wong WS, Clinton BK, and Kriegstein AR. 2002. Dividing Precursor Cells of the

- Embryonic Cortical Ventricular Zone Have Morphological and Molecular Characteristics of Radial Glia. *The Journal of Neuroscience* 22(8):3161-3173.
- Pellegrino G, Fadiga L, Fogassi L, Gallese V, and Rizzolatti G. 1992. Understanding motor events: a neurophysiological study. *Experimental Brain Research* 91(1):176-180.
- Pinhasi R, Higham TFG, Golovanova LV, and Doronichev VB. 2011. Revised age of late Neanderthal occupation and the end of the Middle Paleolithic in the northern Caucasus. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108(21):8611-8616.
- Ponce de León MS, Golovanova L, Doronichev V, Romanova G, Akazawa T, Kondo O, Ishida H, and Zollikofer CPE. 2008. Neanderthal brain size at birth provides insights into the evolution of human life history. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(37):13764-13768.
- Ponce De León MS, and Zollikofer CPE. 1999. New evidence from Le Moustier 1: Computer-assisted reconstruction and morphometry of the skull. *The Anatomical Record* 254(4):474-489.
- Rakić P. 1995. A small step for the cell, a giant leap for mankind: a hypothesis of neocortical expansion during evolution. *Trends in Neurosciences* 18(9):383-388.
- Ramirez Rozzi FV, and Bermudez de Castro JM. 2004. Surprisingly rapid growth in Neanderthals. *Nature* 428(6986):936-939.
- Rathgeber T. 2006. Fossile Menschenreste aus der Sesselfelsgrötte im unteren Altmühltal (Bayern, Bundesrepublik Deutschland). *Quartär* 53/54:27.
- Rizzolatti G, Fadiga L, Gallese V, and Fogassi L. 1996. Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Cognitive Brain Research* 3(2):131-141.
- Rosenberg K, and Trevathan W. 2002. Birth, obstetrics and human evolution. *BJOG: An International Journal of Obstetrics & Gynaecology* 109(11):1199-1206.
- Ruff CB, Trinkaus E, and Holliday TW. 1997. Body mass and encephalization in Pleistocene Homo. *Nature* 387(6629):173-176.

- Russell MD, and LeMort F. 1986. Cutmarks on the Engis 2 calvaria? *American Journal of Physical Anthropology* 69(3):317-323.
- Schmitz RW, Serre D, Bonani G, Feine S, Hillgruber F, Krainitzki H, Pääbo S, and Smith FH. 2002. The Neandertal type site revisited: Interdisciplinary investigations of skeletal remains from the Neander Valley, Germany. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99(20):13342-13347.
- Simpson SW, Quade J, Levin NE, Butler R, Dupont-Nivet G, Everett M, and Semaw S. 2008. A Female *Homo erectus* Pelvis from Gona, Ethiopia. *Science* 322(5904):1089-1092.
- Smith FH. 1991. The Neandertals: Evolutionary Dead Ends or Ancestors of Modern People? *Journal of Anthropological Research* 47(2):219-238.
- Smith RJ. 2009. Use and misuse of the reduced major axis for line-fitting. *American Journal of Physical Anthropology* 140(3):476-486.
- Smith TM, Toussaint M, Reid DJ, Olejniczak AJ, and Hublin J-J. 2007. Rapid dental development in a Middle Paleolithic Belgian Neanderthal. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104(51):20220-20225.
- Sokal RR, and Rohlf JF. 1995. *Biometry: The principles and practice of statistics in biological research*. New York: W. H. Freeman and company.
- StatSoft I. 2007. STATISTICA 8.0 (data analysis software system) www.statsoft.com.
- Stinson S, Bogin B, Huss-Ashmore R, and O'Rourke D. 2000. *Human Biology*. New York: Wiley-Liss.
- Stringer C, and Gamble C. 1993. *In search of the Neanderthals*. New York: Thames and Hudson.
- Stringer CB, and Hublin JJ. 1999. New age estimates for the Swanscombe hominid, and their significance for human evolution. *Journal of Human Evolution* 37(6):873-877.
- Šmahel Z. 2001. *Principy, teorie a metody auxologie*. Praha: Karolinum.

- Tang BL. 2006. Molecular genetic determinants of human brain size. *Biochemical and Biophysical Research Communications* 345(3):911-916.
- Tattersall I, and Schwartz JH. 1999. Hominids and hybrids: The place of Neanderthals in human evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96(13):7117-7119.
- Trinkaus E. 2011. Late Pleistocene adult mortality patterns and modern human establishment. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108(4):1267-1271.
- Vacek Z. 2006. *Embryologie*. Praha: GRADA Publishing.
- Vallender EJ, Mekel-Bobrov N, and Lahn BT. 2008. Genetic basis of human brain evolution. *Trends in Neurosciences* 31(12):637-644.
- Vinicius L. 2005. Human encephalization and developmental timing. *Journal of Human Evolution* 49(6):762-776.
- Weaver TD, and Hublin J-J. 2009. Neandertal birth canal shape and the evolution of human childbirth. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106(20):8151-8156.
- Weidenreich F. 1945. The paleolithic child from the Teshik-Tash Cave in Southern Uzbekistan (Central Asia). *American Journal of Physical Anthropology* 3(2):151-163.
- Zar JH. 1999. *Biostatistical Analysis*. Upper Saddle River, New Jersey: Prentice Hall.
- Zhang J. 2003. Evolution of the Human ASPM Gene, a Major Determinant of Brain Size. *Genetics* 165(4):2063-2070.
- Zilhão J. 2006. Neandertals and moderns mixed, and it matters. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 15(5):183-195.
- Zollikofer CPE, and Ponce de León MS. 2010. The evolution of hominin ontogenies. *Seminars in Cell & Developmental Biology* 21(4):441-452.

13 SUMMARY

Brain size and encephalization are one of the most important aspects of hominin evolution. Apart from a few exceptions, we are missing fossil evidence of the earliest ontological stages in human lineage. However, we can estimate the newborn brain size from adult brain size in fossil specimens by using regression models.

This work aims at the Neanderthal newborn brain size reassessment method proposed by DeSilva and Lesnik (2008). Here, we compare neanderthal neonatal brain size with the one of recent anatomically modern human sample.

DeSilva and Lesnik (2008) used cross-sectional data (neonatal brain size and adult brain size) of 28 anthropoid species from National Primatological Research Centers and from literature for creating regression models. In 7 species (including humans) with larger samples, they also used resampling approach to build more accurate prediction models.

Because of high variance of results which leads to overestimation of human neonatal brain size, the validity of prediction was tested at first by using the method on modern human sample (model 1: 730.7 cc \pm 77.3 cc, model 2: 761.3 cc \pm 81.2 cc, almost twice the actual size). Other regression models (3 to 6) underestimate the actual brain size of modern human newborns (model 3: 246.4 cc \pm 20.0 cc, model 4: 238.5 cc \pm 19.0 cc, model 5: 306.5 cc \pm 36.3 cc, model 6: 311.0 cc \pm 26.9 cc, and model 7: 253.4 cc \pm 20.7 cc).

To overcome these inaccuracies, we developed new regression models (8 and 9) based on available data of 7 primate species including humans (*Saimiri sciareus*, *Cercocebus atys*, *Macaca mullata*, *Macaca nemestrina*, *Papio anubis*, *Pan troglodytes*, and *Homo sapiens*). To increase the predictive potential of our models, we used resampled virtual datasets and we also eliminated specimens outside the 95 % confidence interval to

reduce the potential bias due to pathological brain size. Our model 8 is based on the least square regression (LSR) and the model 9 on the reduced major axis regression (RMA). The regression equations are described below and in Table 1.

$$\text{(model 8) neonatal brain size [g] = 0.25985 * adult brain size [g] + 40.557}$$

$$\text{(model 9) neonatal brain size [g] = 0.26124 * adult brain size [g] + 39.978}$$

Tab. 1. Model 8 and 9 for estimation of neonatal brain size. Regression coefficients, coefficient of determination, slope and intercept and its 95 % confidence intervals.

regression	R ²	slope	slope 95 % CI	intercept	intercept 95 % CI
model 8	0.99	0.25985	0.2574 – 0.2621	40.557	39.74 – 41.33
model 9	0.99	0.26124	0.2588 – 0.2636	39.978	39.26 – 40.69

Using our new regression models, we estimate the mean neanderthal newborn brain size to be between 408 cc and 410 cc (model 8: 408.2 cc ± 41.2 cc; model 9: 409.6 cc ± 41.4 cc) while the neonatal brain size of modern humans is estimated in a range of 394 to 396 cc (model 8: 394.1 cc ± 39.9 cc; model 9: 395.4 cc ± 40.2 cc).

We then tested the significance of differences with Student's T test and no significant difference was found ($p = 0,064$). The estimated values of neanderthal neonatal brain size were compared with the CT based virtual reconstructions of known fossil Neanderthal newborns – Le Moustier 2 (Gunz et al., 2012) and Mezmaiskaya (Gunz et al., 2012; Ponce de Léon et al., 2008). Brain size estimates of these specimens from virtual reconstructions and our estimates from regression models are consistent. Le Moustier 2: 408 – 428 cc (Gunz et al., 2011), Mezmaiskaya: 422 – 436

ccm (Ponce de León et al., 2008), and 414 – 423 cc respectively (Gunz et al., 2012).

With the estimation of neanderthal newborn brain size, we are getting some data for a broader discussion about neanderthal biology. To be able to estimate the brain size is important for a discussion about some aspects of neanderthal life-history, such as life expectancy, the course of growth, maturation and reproductive behavior. Furthermore, the neonatal brain size can provide the missing data for a discussion concerning the evolution of human birth mechanism and patterns of neanderthal reproduction (obstetrics). Finally, the size of the newborn brain can serve for deeper understanding of the process of encephalization in the evolution of the genus *Homo*.

14 PŘÍLOHY

Seznam obrázků:

Obrázek 1. Novorozenec neandertálce La Ferrasie 4 (Zdroj: Planche I, Heim 1982: 14).

Obrázek 2. Novorozenec neandertálce Sessefelsgrotte (Zdroj: Rathgeber, 2006).

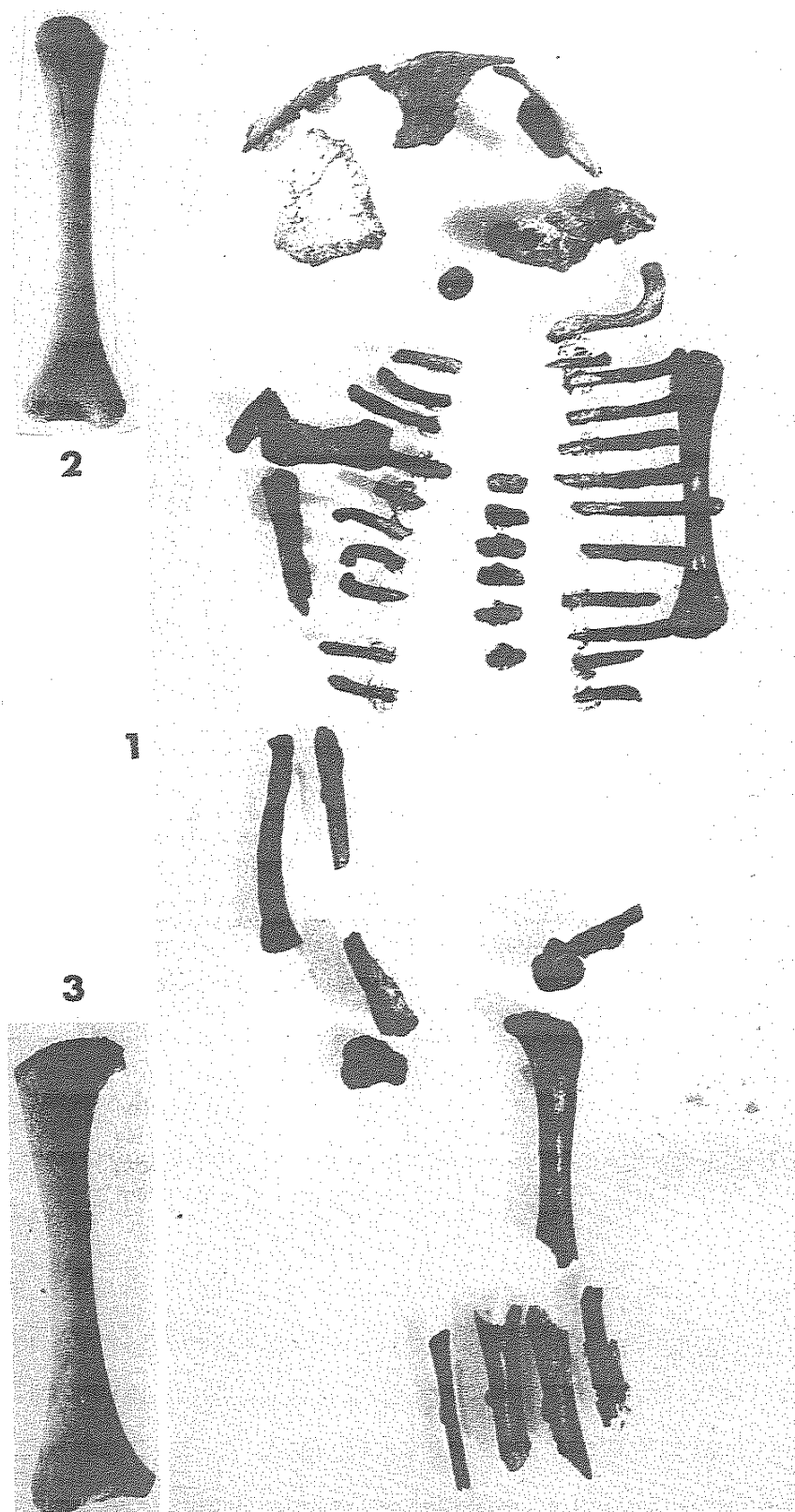
Obrázek 3. Novorozenec neandertálce Le Moustier 2 (Zdroj: Fig. 3, Maureille, 2002).

Obrázek 4. Virtuální rekonstrukce novorozence neandertálce Le moustier 2 (Zdroj: Fig. 1, Gunz et al., 2011).

Obrázek 5. Novorozenec neandertálce Mezmaiskaya (Zdroj: Fig.5, Golovanova et al., 1999).

Obrázek 6. Virtuální rekonstrukce novorozence neandertálce Mezmaiskaya (Zdroj: Fig. 1, Ponce de Léon et al., 2008).

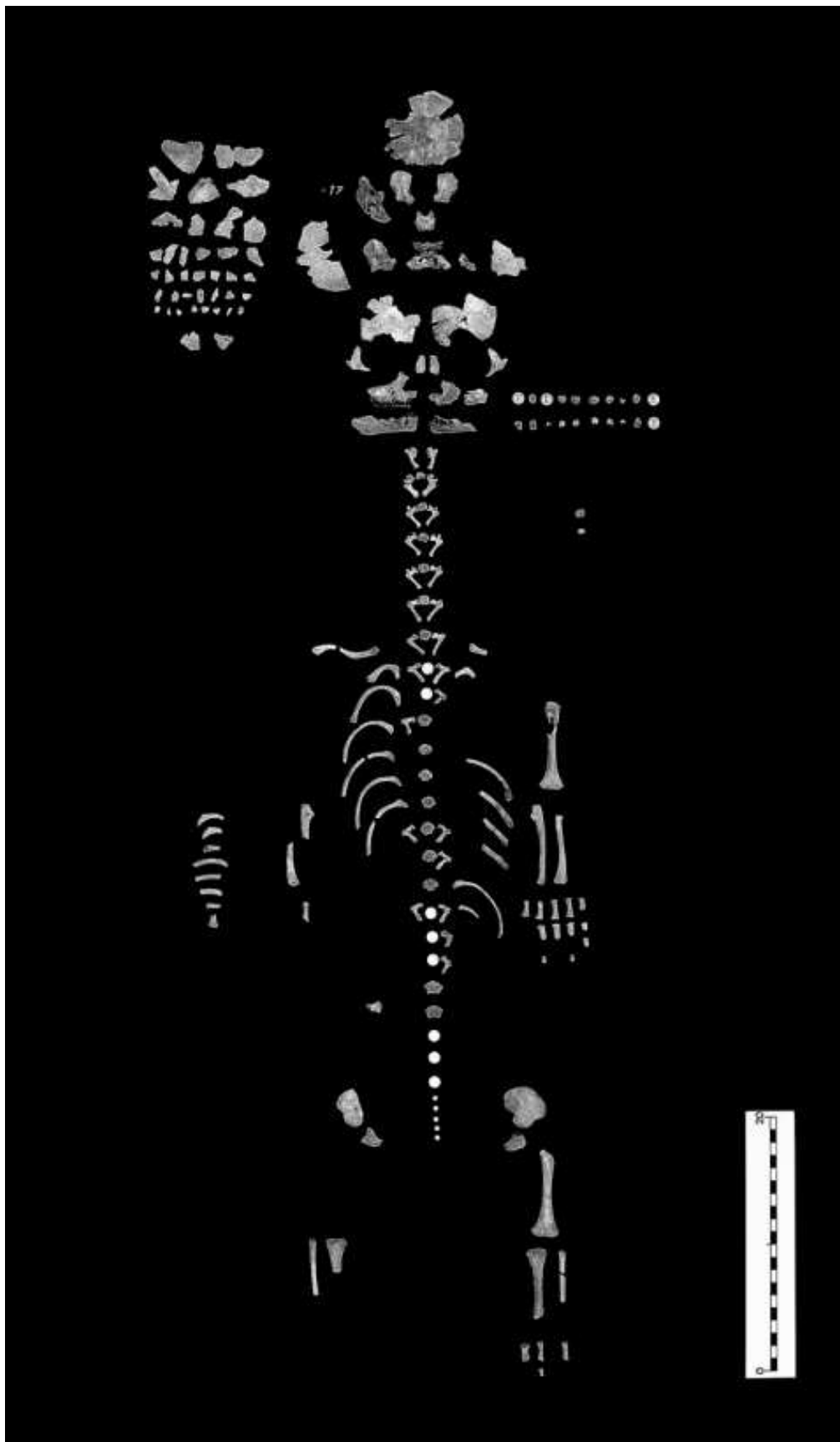
Obrázek 7. Virtuální rekonstrukce neandertálce Mezmaiskaya (Zdroj: Fig. 3, Gunz et al., 2012).



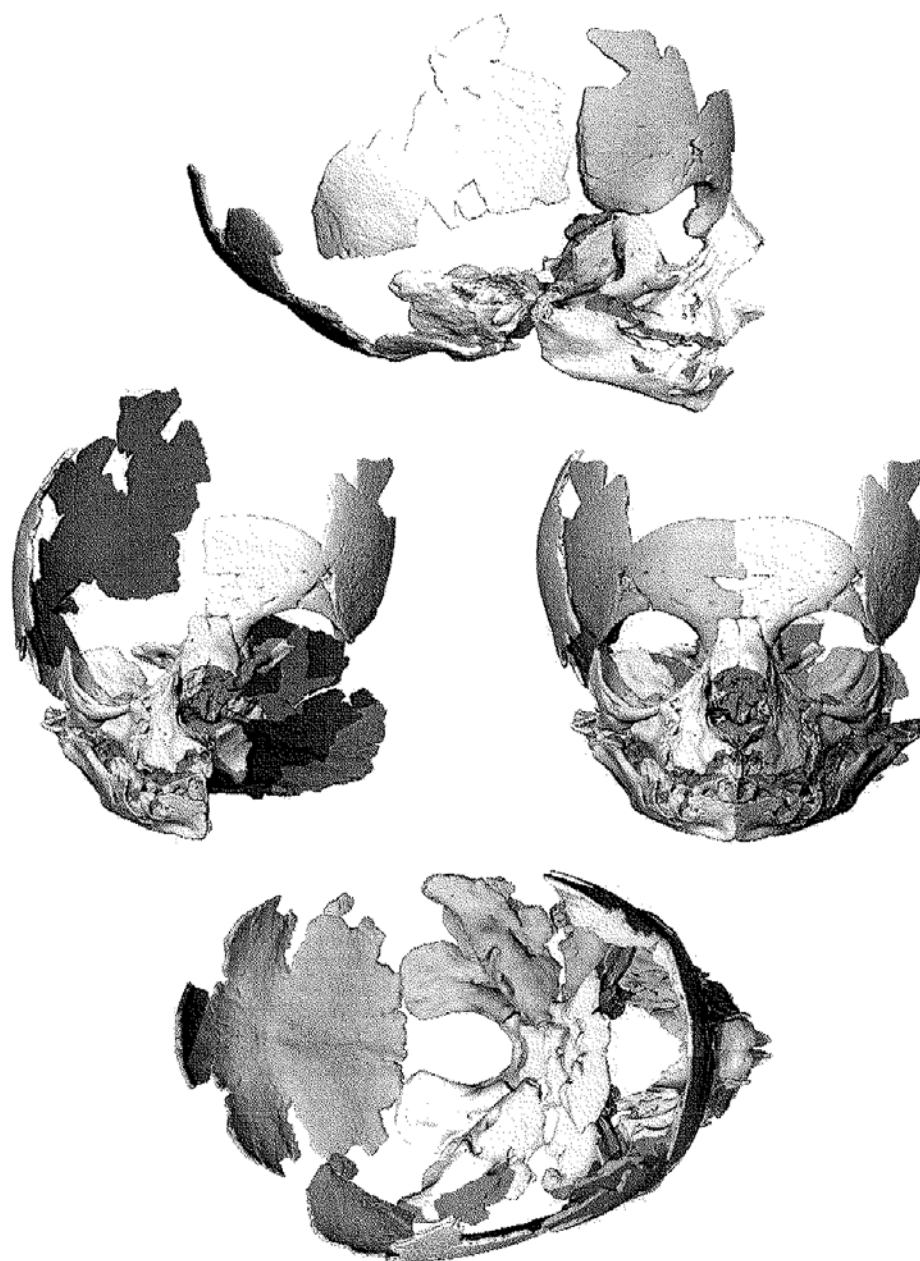
Obrázek 1. Novorozenec neandertálce La Ferrasie 4 (Zdroj: Planche I, Heim 1982: 14).



Obrázek 2. Novorozenec neandertálce Sessefelsgrotte (Zdroj: Rathgeber, 2006).



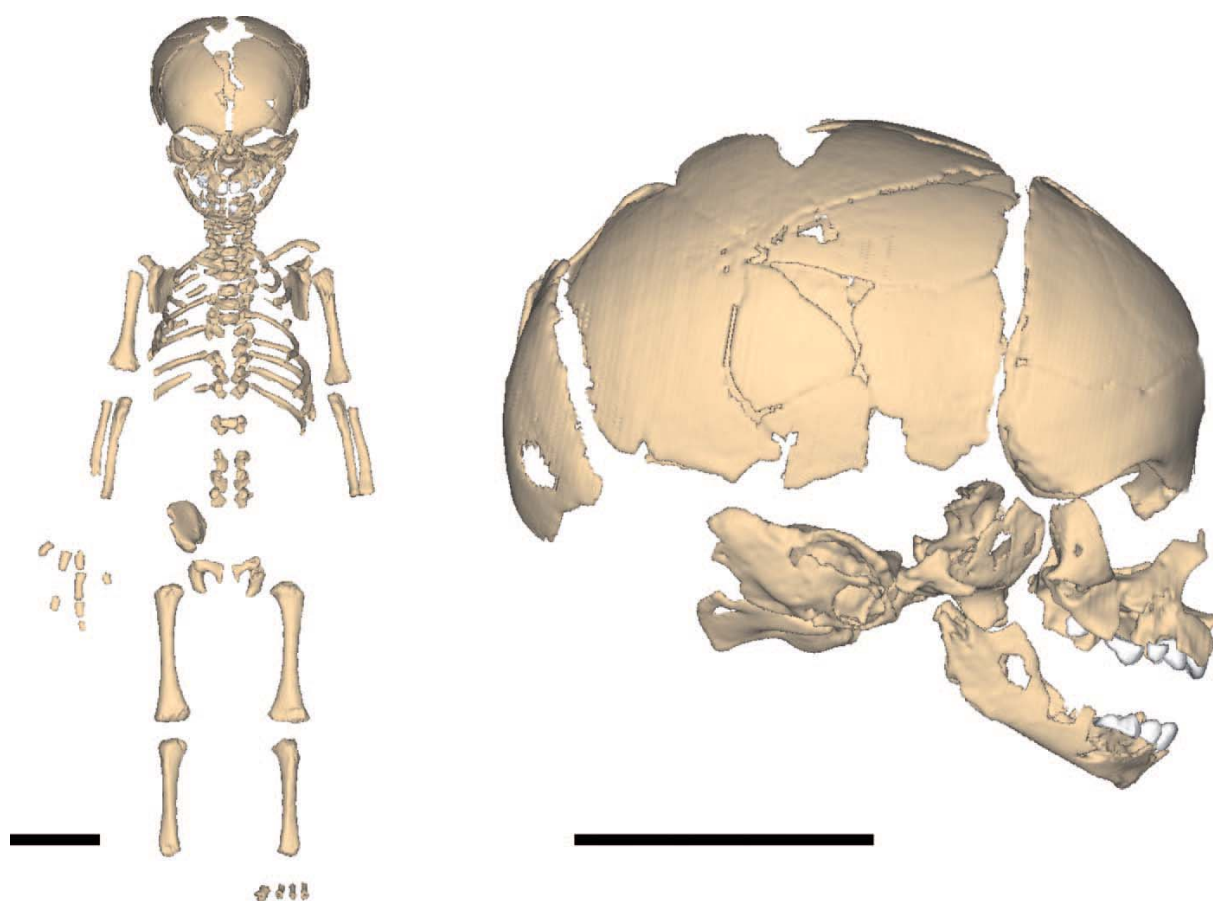
Obrázek 3. Novorozenec neandertálce Le Moustier 2 (Zdroj: Fig. 3, Maureille, 2002).



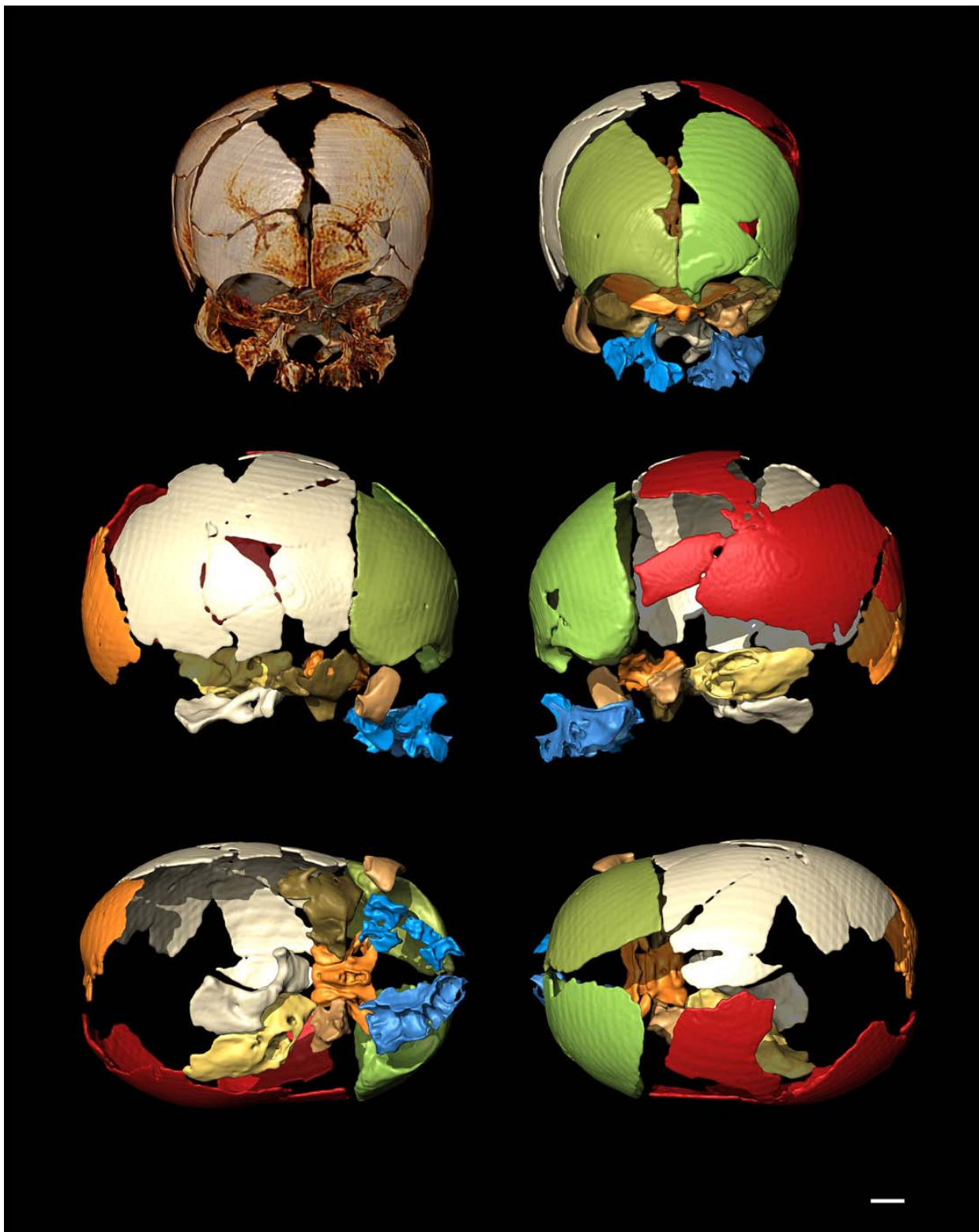
Obrázek 4. Virtuální rekonstrukce novorozence neandertálce Le moustier 2 (Zdroj: Fig. 1, Gunz et al., 2011).



Obrázek 5. Novorozenec neandertálce Mezmaiskaya (Zdroj: Fig.5, Golovanova et al., 1999).



Obrázek 6. Virtuální rekonstrukce novorozence neandertálce Mezmaiskaya (Zdroj: Fig. 1, Ponce de León et al., 2008).



Obrázek 7. Virtuální rekonstrukce neandertálce Mezmaiskaya (Zdroj: Fig. 3, Gunz et al., 2012).