

SŁAWOMIR KOZIEŁ

Zakład Antropologii PAN

Kuźnicza 35, 50-951 Wrocław

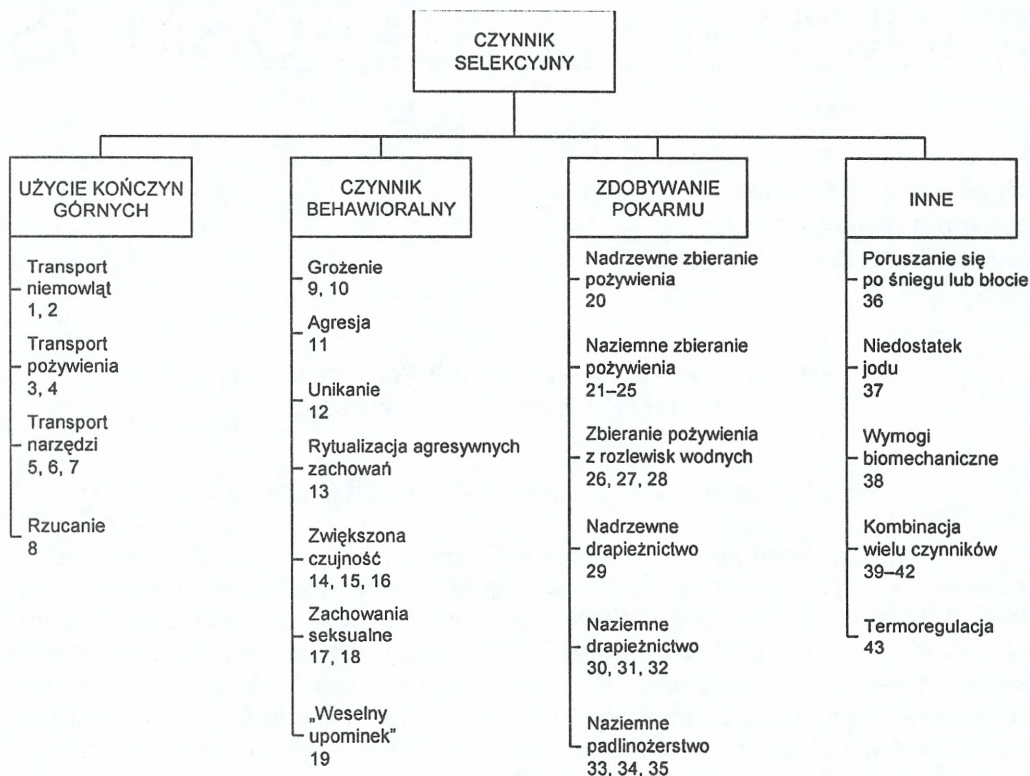
DWUNOŻNOŚĆ — PODSTAWOWY PROBLEM  
W FILOGENEZIE CZŁOWIEKA

DWUNOŻNOŚĆ — PODSTAWOWY PROBLEM CZŁOWIEKA

Powszechnie wiadomo, iż dwunożna lokomocja stanowi diagnostyczną cechę hominidów, jej ewolucja jest uznawana za kluczowy problem w procesie hominizacji (ROSE 1991 i współaut.). Tak więc jedno z najważniejszych pytań ewolucji człowieka brzmi: jaki czynnik lub zespół czynników selekcyjnych przyczynił się do powstania dwunożności? Najwcześniejsze skamieniałe dowody dwunożnego chodu pochodzą ze wschodniej Afryki sprzed 3,7 mln lat temu (LANGDON 1985). Jednakże sposób powstania, czas i miejsce wciąż stanowi temat naukowych spekulacji, szczególnie wobec braku odpowiedniego materiału kopalnego z okresu 14–5 mln lat. Historia naukowej myśli próbującej wyjaśnić powstanie dwunożności zawiera wiele teorii opartych na dorobku różnych dziedzin nauki, które w sposób ogólny opisują ów proces, ale nie wyjaśniają go w pełni. Spekulatywny charakter nadaje im brak wielu nie znanych bezpośrednio faktów, dotyczących szczególnie morfologii, etologii i ekologii ostatniego wspólnego przodka *Panidae* i *Hominidae* (MCHENRY 1982). Wydaje się bardzo mało prawdopodobne, aby dwunożny chód był wynikiem pojedynczej lub nawet kilku mutacji genetycznych, czy dryfu genetycznego małej, izolowanej populacji. Różnorodność proponowanych hipotez, próbujących rozwikłać przyczynę powstania dwunożności przedstawia rys. 1. Niektóre z nich omówię w dalszej części pracy.

UŻYWANIE PRZEDMIOTÓW JAKO NARZĘDZI LUB BRONI

Rozwijając myśl podjętą już przez Darwina wielu autorów było przekonanych, że zwolnienie kończyn górnych z funkcji lokomotorycznej w celu posługiwania się prostymi przedmiotami jako narzędziami, bronią, czy też w celu wykonywania innych czynności było głównym czynnikiem, który spowodował wykształcenie dwunożnego chodu (BARTHOLOMEW i BIRDSEL 1953, CARTER 1953, HILL 1954, SHARPIO 1956, WASHBURN 1960 cytuje według HEWES 1961 oraz DEVORE 1964 cytuje według JOLLY 1970). Jedni badacze podkreślali ważność posługiwania się narzędziami, inni koncentrowali się na problemie używania broni. Należy zauważyć, że użyte tutaj określenie „narzędzie”, czy „broń” oznacza kamień, kość zwierzęcą lub fragment drzewca. Tak więc różnica pomiędzy tymi określeniami



Rys. 1. Schemat przedstawiający spektrum czynników selekcyjnych proponowanych przez różnych autorów w celu wyjaśnienia powstania dwunożności; cytuję według ROSE 1991 (1 — ETKIN 1954; 2 — IWAMOTO 1985; 3 — HEWES 1961; 4 — LOVEJOY 1981; 5 — BARTHOLEMW I BIRSELL 1953; 6 — WASHBURN 1967; 7 — MARZKE 1986; 8 — FIFER 1987; 9 — LIVINGSTONE 1962; 10 — WESCOTT 1967; 11 — KORTLANDT 1980; 12 — REYNOLDS 1931; 14 — DART 1959; 15 — DAY 1977; 16 — RAVEY 1978; 17 — GUTHRIE 1970; 18 — MONTGOMERY 1988; 19 — PARKER 1987; 20 — HUNT 1990; 21 — DE BRUL 1962; 22 — JOLLY 1970; 23 — WRANGHAM 1980; 24 — ROSE 1984; 25 — WUNDRAM 1986; 26 — HARDY 1960; 27 — MORGAN 1982; 28 — VEERHAEGEN 1985; 29 — EICKHOFF 1988; 30 — GEIST 1978; 31 — MERKER 1984; 32 — CARRIER 1984; 33 — SZALAY 1975; 34 — SHIPMAN 1986; 35 — SINCLAIR i współaut. 1986; 36 — KHOLER 1959; 37 — MARETT 1936; 38 — REYNOLDS 1985; 39 — NAPIER 1963; 40 — SIGMON 1971; 41 — ROSE 1984; 42 — DAY 1986;). Także uzupełniono: 13 — JABLONSKI I CHAPLIN 1993; 43 — WHEELER 1984.

zawiera się w ich wykorzystaniu, a nie w ich budowie. Mogły być przecież używane zamiennie w zależności od potrzeby, wpływając tak samo na przyjmowaną postawę ciała (HOLLOWAY 1967). Powyższe teorie niezbyt jasno precyzują co było skutkiem, a co przyczyną. Najwcześniejsze dane paleoantropologiczne, na podstawie których można stwierdzić używanie narzędzi, pochodzą sprzed 2 mln lat (LOVEJOY 1981), a ślady dwunożności — sprzed 3,7 mln lat. Ponadto przeciwko opisanym modelom można przytoczyć następujące argumenty: 1) primaty posiadają duże zdolności manualne, niektóre, jak na przykład szympansy, posługują się prostymi narzędziami (GOODALL 1974), lecz nie poruszają się stale dwunożnie; 2) zachowania łowieckie nie są uwarunkowane użyciem

broni (LOVEJOY 1981); 3) odpowiednia struktura socjalna grupy zapewnia taki poziom bezpieczeństwa, że użycie przedmiotów do obrony nie było konieczne (BIELICKI 1969). Słusznym wydaje się twierdzenie, że najpierw powstała dwunożność stwarzając możliwości do późniejszego używania przedmiotów jako narzędzi lub broni. W 1987 roku FIFER przedstawił „hipotezę rzucania”. Autor dowodzi, iż dwunożność rozwinęła się jako strukturalne i funkcjonalne przystosowanie do rzucania pociskami, co miało decydujące znaczenie dla przeżycia prehominidów. Fifer opiera swoją argumentację na kilku nietypowych cechach układu kostno-mięśniowego człowieka wymuszonych poprzez rozwijający się mechanizm miotania pociskami, podkreślając specyficzną sytuację ekologiczną wczesnych hominidów faworyzującą takie zachowania oraz pewną analogię takich zachowań u współczesnych szympansov. Otóż, bezsprzecznie pierwszymi bipedami były australopiteki i to właśnie ich „anomalie” budowy układu kostno-szkieletowego (a te nie były analizowane przez Fifer'a w odniesieniu do tej hipotezy) byłyby odpowiednimi argumentami, a nie budowa anatomiczna *Homo sapiens*, który pojawił się zaledwie 100–200 tys. lat temu. Fakt, iż wiele innych naczelnych okazjonalnie rzuca przedmiotami w celu odstraszenia drapieżnika, a nie porusza się stale dwunożnie można zinterpretować następująco: zagrożenie drapieżnikami nie stanowi kluczowego problemu dla przeżycia tych naczelnych, tak więc nie ma wyraźnej presji w kierunku doskonalenia takiego zachowania. Inaczej mówiąc, koszty ewolucyjne takiego zachowania przewyższałyby płynące z tego korzyści.

#### ROZSZERZONE POLE WIDZENIA

Dla wielu autorów czynnikiem faworyzującym wyprostowaną postawę jest zwiększenie pola widzenia (COON 1954, OAKLEY 1954, DART 1959 cytując według HEWES'A 1961). Teoria zakłada, że przyjmowanie wyprostowanej postawy w mało bezpiecznym środowisku ułatwiało poszukiwanie pokarmu i kontrolę nad drapieżnikami. Wcześniej dostrzeżony drapieżnik nie stwarza wysokiego zagrożenia i pozostaje czas na ucieczkę lub bezpieczne schronienie. Słabość tej teorii leży w sporadyczności takich zachowań u naczelnych. Żyjące dziś małpiatki i małpy przyjmują wyprostowaną postawę w celu skontrolowania otoczenia, a nie są dwunożnymi istotami. Istnieją także pewne dane anatomiczne przemawiające przeciw tej hipotezie, otóż dwunożność utrudnia szybką ucieczkę przed dostrzeżonym drapieżnikiem, a wyeliminowana u australopiteków przeciwstawność palucha stopy, tym samym chwytność stopy, utrudnia ewentualną ucieczkę na drzewo. Tak więc powstałaby pewna sprzeczność: zwiększyłaby się możliwość dostrzeżenia drapieżnika, ale zmniejszyłaby się jednocześnie możliwość ucieczki przed nim (BIELICKI 1969).

#### DOSTĘPNOŚĆ POKARMU I SPOSÓB ODŻYWIANIA

Jedną z bardziej oryginalnych hipotez przedstawił JOLLY (1970), opierając się na analogii ewolucyjnej dyferencjacji *Hominidae* i *Pongidae* oraz *Theropithecus* i *Papio*. Obie linie *Hominidae* i *Theropithecus* odłączyły się od wspólnych przodków i wykazywały paralelizm adaptatywnego kompleksu cech pod wpływem działania tego samego środowiska. Hipoteza ta została zmieniona i uzupeł-



niona przez WRANGHAM'A (1980) i ROSE'A (1976, 1991), a streścić można ją następująco: bipedia pojawiła się jako naziemna behawioralna pozycja pozwalająca zdobywać pokarm umieszczony na drzewach lub krzewach, a jednocześnie ten sposób lokomocji pomiędzy źródłami pokarmu (drzewami, krzewami) redukował wydatek energetyczny. Znalazła ona poparcie w etologii naczelnych, jak i w danych dotyczących środowiska wczesnych homonidów.

#### MIGRACJA I TRANSPORT

Zakładając, iż dieta mięsna miała decydujące znaczenie w procesie hominizacji SINCLAIR i współautorzy (1986) przedstawili migracyjną teorię powstania dwunożności. W myśl tej hipotezy wczesne hominidy podążające za źródłem pokarmu, a więc za stadami migrujących ssaków kopytnych, zmuszone do przenoszenia potomstwa, poruszały się dwunożnie. W takim ujęciu bezpośrednim czynnikiem selekcyjnym prowadzącym do powstania dwunożnego chodu byłaby opieka nad potomstwem, angażująca kończyny górne. Jednak niektóre cechy budowy kończyn dolnych oraz uzębienia *Australopithecus* sp. wyraźnie przeczą tej hipotezie. Otóż poruszały się one w pełni dwunożnie, a jednocześnie ich uzębienie wskazuje na wysoki poziom diety roślinnej (MCHENRY 1982). Ponadto nie ma ani morfologicznych, ani archeologicznych dowodów na wyraźną mięsną dietę tych hominidów (LAUTENEGGER 1987). VEERHAEGEN (1987) uważa, że w tym okresie ewolucji przedstawiciele hienowatych (*Hyaenidae*), kotów (*Felidae*) i psów (*Canidae*) oraz sępów (*Gypaetinae*) były znacznie lepiej przystosowane do zajęcia takiej niszy ekologicznej niż *Hominidae*. Przytoczone fakty przeczą również teorii HEWES'A (1961). Autor uważa, iż transport ciężkich fragmentów mięsa lub innego rodzaju pożywienia, w celu uniknięcia drapieżników i konkurencji, stanowił czynnik selekcyjny prowadzący do powstania dwunożności. Bardziej wypracowany model oparty o demografię, ekologię i zachowania socjalne ssaków, który zakłada, podobnie jak w opisanych wyżej hipotezach, konieczność transportu dużych i ciężkich „ładunków” wymagających wyprostowanej postawy, przedstawił LEVEJOY (1981). Autor wykazał, iż aby zwiększyć sukces reprodukcyjny musiałoby się zwiększyć przeżywalność osobników i skrócić czas pomiędzy kolejnymi porodami. Jego zdaniem, u podłoża tej strategii rozrodczej leży monogamiczna struktura rodziny oraz dwunożny transport pożywienia. Jednak wszystkie dziś znane fakty wskazują na poligamię wczesnych hominidów. MCHENRY (1991) wykazał, że stopień dymorfizmu płciowego ciężaru ciała u *Australopithecus afarensis* (152%) jest mniejszy od *Gorilla gorilla* (209%) i *Pongo pygmeus* (203%), a nieco większy od *Pan paniscus* (144%). Opierając się na zależności stopnia dymorfizmu płciowego od stopnia poligamii można wykluczyć monogamię australopiteków. Ponadto u żadnego z gatunków naczelnych nie są znane zachowania samca, który by dostarczał pożywienia samicy z młodymi (WITTENBERGER i TILSON 1980 cytuje według MCHENRY 1982).

#### AGRESYWNE ZACHOWANIA SOCJALNE

LIVINGSTONE (1962) i WESCOTT (1967), a później GUTHRIE (1970) i SIMMONS (1972) wywodzili powstanie bipedii z analogicznych zachowań odstraszających goryla górskiego u prehominidów (cytuje według JABLONSKI i CHAPLIN 1993). Idee

tę rozwinęli i dopracowali JABLONSKI i CHAPLIN (1993). Ich zdaniem u prehomini-dów, które znalazły się w nowym naziemnym środowisku, zachowania agresywne były znacznie częstsze i intensywniejsze. Rytualizacja tych zachowań doprowadziła do powstania dwunożnego chodu. Poglądy jakie prezentują JABLONSKI i CHAPLIN (1993) wydają się być dużym uproszczeniem. Już JOLLY (1970) słusznie zauważył, że nielogicznym jest powoływać się na behavior żyjących małp Starego Świata w celu wyjaśnienia powstania czegoś, czego one same nie prezentują. W dużym uproszczeniu teoria ta nawiązuje do hipotezy „rozszerzonego pola widzenia”. Jeśli istniała nadmierna agresja osobników, to byłaby ona zredukowana przez odpowiednią strukturę socjalną, a nie poprzez niedoskonałą lokomocyjnie dwunożną postawę. Taka redukcja ma miejsce w przypadku prymatów prowadzących naziemny tryb życia (rodzaje *Papio*, *Theropithecus*). A jeśli nawet, to agresję, która jest uwarunkowana genetycznie, odziedziczyłyby po wspólnym przodku zarówno człowiek, jak i antropoidy. Skądinąd wiadomo, że goryl, jak i orangutan nie są agresywne, a szympan, w porównaniu z pawianami czy makakami, przejawia umiarkowaną agresję.

#### SPÓSÓB LOKOMOCJI A WYDATKOWANA ENERGIA

Badania empiryczne dowiodły, iż dwunożna, jak i czworonożna lokomocja szympansa *Pan troglodytes* i kapucyny *Cebus capucinus* zużywa tyle samo energii (TAYLOR i ROWNTREE 1973). Ten sam poziom kosztów energetycznych dwunożnej, jak i czworonożnej lokomocji hominoidów można zinterpretować jako brak energetycznej przeszkody w stosowaniu dwunożnego chodu. Inaczej mówiąc, wydajność energetyczna dwunożności musiała być ważnym czynnikiem prowadzącym do jej powstania (RODMAN i MCHENRY 1980). Można więc przyjąć, iż nie istniała energetyczna „bariera” przeciwna działaniu czynnika selekcyjnego prowadzącego do dwunożności.

#### ZABEZPIECZENIE MÓZGOWIA PRZED STRESEM TERMICZNYM

Termoregulacyjną teorię powstania bipedii zaproponował WHEELER (1984, 1985). Hypertermia w otwartej, równinowej sawannie stanowi poważny problem dla żyjących tam ssaków, stosunkowo łatwo upośledzając działanie ich ośrodkowego układu nerwowego. Większość dużych i średnich ssaków sawanny chroni mózgowie przed przegrzaniem poprzez utratę ciepła przez parowanie wilgotnej śluzówki w nozdrzach i kierowanie ochłodzonej krwi do zatoki szyjnej, gdzie żylna krew ochładza krew tętniczą idącą do mózgowia splotem szyjnym. Z powodu redukcji twarzoczaszki, a tym samym jamy nosowej oraz braku splotu szyjnego i stosunkowo dużego mózgowia względem ciężaru ciała prehominidy były szczególnie narażone na stres termiczny. W myśl teorii Wheeler'a, dwunożny sposób lokomocji stanowił zabezpieczenie przed hypertermią z co najmniej z dwóch powodów: po pierwsze, redukuje znacznie powierzchnie absorpcji bezpośrednich promieni słonecznych podczas największego nasłonecznienia dziennego, po drugie, większość powierzchni ciała jest umieszczona wyżej nad gruntem, gdzie występuje większa cyrkulacja powietrza, mniejsza wilgotność, niższa temperatura.

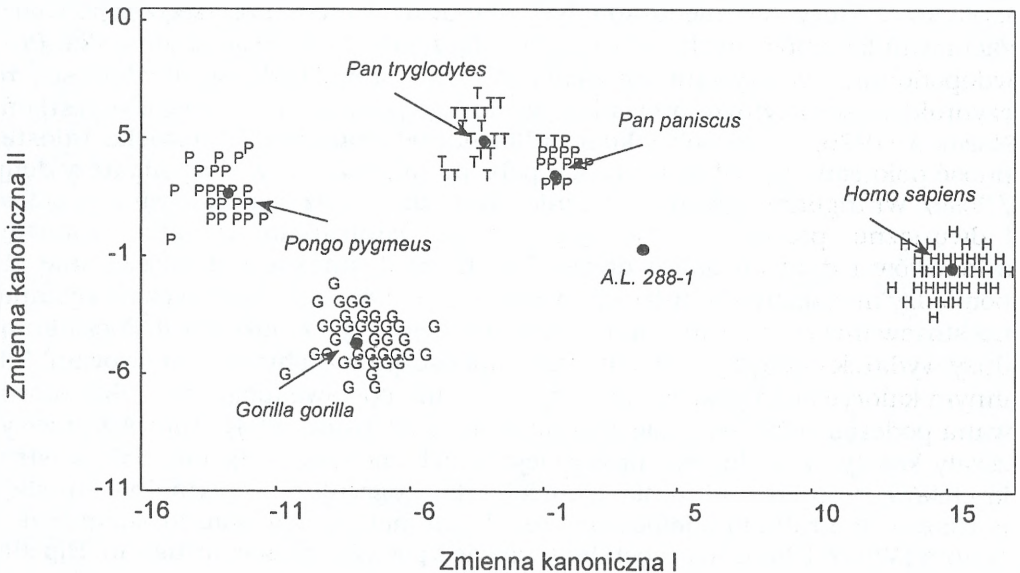


## ŚRODOWISKO WCZESNYCH HOMINIDÓW

Większość przedstawionych hipotez powstania dwunożnego chodu zakłada, iż od środkowego do późnego miocenu, to jest około 15–5 mln lat temu, obszary lasu tropikalnego w Afryce uległy redukcji i zostały zastąpione obszarami suchego, rzadkiego lasu, a głównie sawanną z sezonowymi opadami (AXELROD i RAVEN 1978, LAPORTE i ZIHLMAN 1983 cytuję według CERLING i współaut. 1991). Tak więc odwołują się one do warunków sawanny. Powyższe przesunięcie klimatu jest wiązane z globalną zmianą zarejestrowaną w dennych osadach oceanów i nie uwzględnia dużego wpływu na cyrkulację prądów atmosferycznych lokalnych czynników, takich jak: unoszenie skorupy, działalność wulkaniczną oraz zmiany wywołane działalnością ryftową (KINGSTON i współaut. 1994). Te czynniki mogły powodować lokalną stabilizację klimatu lub pewne jego anomalie. Analiza zawartości izotopu węgla  $\delta^{13}$  w osadach węglanowych i materii organicznej daje wiarygodny obraz paleośrodowiska. Afryka Wschodnia podczas późnego miocenu prezentowała heterogeniczne, mozaikowe środowisko, gdzie otwarta sawanna nigdy nie stanowiła dominującego biomu (KINGSTON i współaut. 1994). Ekosystem jaki dzisiaj istnieje w Serengeti pojawił się dopiero w środkowym plejstocenie (CERLING i współaut. 1991). Podobne wyniki uzyskali RETALLACK i współautorzy (1990), którzy dokonali rekonstrukcji paleośrodowiska w Fort Ternan w południowo-zachodniej Kenii. Gęste i parkowe lasy były obecne w Afryce w środkowym i późnym miocenie i przetrwały po dzień dzisiejszy w wilgotniejszych obszarach. Struktura gleby i taksonomia traw wskazuje na mozaikowe środowisko, gdzie trawiastą roślinność od 10% do 40% pokrywały drzewa. Obraz ten potwierdza fauna kopalnych ślimaków z tego obszaru, na podstawie której oszacowano roczne opady na 660–1520 mm (PICKFORD 1983). Także VRBA (1985) w swych badaniach wskazuje na gęste środowisko roślinne w późnym miocenie w Afryce Wschodniej i Południowej. Stopowienie środowiska o łagodnym charakterze nastąpiło dopiero około 2,52–2,4 mln lat temu. HARRIS (1985) na podstawie badań fauny towarzyszącej szczątkom hominidów z Hadar i Laetoli wskazuje na otwartą sawannę z rozrzuconymi drzewami o rocznych opadach w granicach 600–1000 mm. Te dane pozostają w dużym kontraście z pozostałą przyrzeczną fauną pliocenską rowu afrykańskiego, wskazując na heterogeniczność środowiska hominidów. Ciekawe wyniki otrzymali RAYNER i współautorzy (1993) rekonstruując środowisko doliny Makapansgat w Afryce Południowej, gdzie licznie występował *A. africanus*. Obszar ten w owym czasie charakteryzowały wysokie opady deszczu (200%–300% więcej niż dzisiaj), gruba, żyzna, alkaliczna gleba pokryta subtropikalnym lasem. W świetle powyższych danych powszechne przekonanie, iż dwunożność, jako podstawowa cecha rodziny *Hominidae*, powstała jako adaptatywne przystosowanie do otwartego środowiska sawanny wydaje się niezupełnie słuszny. Na tej też podstawie można więc kwestionować niektóre z wyżej przedstawionych hipotez powstania bipedii.

## LOKOMOCJA WCZESNYCH HOMINIDÓW

Innym istotnym kryterium oceny słuszności wspomnianych teorii może być charakter lokomocji pierwszych hominidów (*A. afarensis* i *A. africanus*). Mimo iż nie wątpi się w dwunożność australopiteków, to jednak rosnąca lista cech prymitywnych (to jest zbliżonych do małpich lub poza zakresem zmienności cech ludzkich), związanych z ich lokomocją, skłania badaczy do twierdzenia, że bipedia tych zwierząt była jedynie zbliżona do ludzkiej, a nadrzewna lokomocja równie często stosowana (JUNGERS 1982, 1988, 1991, JUNGERS i STERN 1983, STERN i SUSMAN 1983, SUSMAN i współaut. 198, LATIMER 1991, MCHENRY 1991, SCHMID 1991, BERGE 1994). Są wymieniane następujące cechy: szeroki, płatyki, stożkowaty tułów (SCHMID 1991), *fossa glenoidalis* zwrócona ku górze (STERN i SUSMAN 1983), duży zakres ruchów nadgarstka (MCHENRY 1991), paliczki ręki brzusznie wygięte (STERN i SUSMAN 1983), stosunek długości kończyn górnych i dolnych pośredni pomiędzy człowiekiem a szympansem (JUNGERS 1991), mała powierzchnia przekroju kręgosłupa (MCHENRY 1991), długie wygięte paliczki stopy (STERN i SUSMAN 1983; MCHENRY 1991), krótkie kończyny dolne (JUNGERS 1991), nienaturalnie szerokie biodra (RAK 1991), mała powierzchnia głowy kości udowej (MCHENRY i CORRUCINI 1978). Analiza 47 cech postkranialnych człowieka, *A. afarensis* (AL-288-1) i pongidów (rys. 2) potwierdza wyraźnie pośrednią morfologię, a zatem pośredni charakter lokomocji. Tomograficzna analiza porównawcza budowy błędnika ucha, czyli mechanizmu percepcji ruchu, potwier-



Rys. 2. Pośredni charakter morfologii cech postkranialnych *Australopithecus afarensis* (A.L. 288-1). Rysunek przedstawia wykres dwóch pierwszych zmiennych kanonicznych wielorakiej analizy dyskryminującej 47 cech pomiarowych szkieletu postkranialnego. Wszystkie pomiary zostały standaryzowane do jednej wielkości ciała. Pozycja A.L. 288-1 wyraźnie jest pośrednia pomiędzy wielkimi małpami a człowiekiem (według MCHENRY 1991 str. 136).



dza te wnioski. Przedni i tylny kanał półkolisty *A. africanus* jest proporcjonalnie mniejszy, a boczny większy niż u człowieka, co wyraźnie przypomina proporcje obserwowane u wielkich małp (SPOOR i współaut. 1994). Wczesne, gracylne australopiteki prawdopodobnie spędzały znaczną część czasu w koronach drzew, ale także poruszały się na dwóch kończynach dolnych po ziemi. Nadrzewna lokomocja tej grupy zwierząt nie wydaje się tak zaawansowana, jak współczesnych pongidów, a ich dwunożność nie osiągnęła poziomu dwunożnego chodu człowieka. Hominidy te specjalizowały się dopiero w kierunku pełnej, typu ludzkiego bipedii.

#### DWIE FAZY POWSTANIA BIPEDII

Wszelkie zmiany formy lokomocji *Hominidae* muszą być badane i rozpatrywane jako integralna część większego biomu, klimatu i rytmu zmian geologicznych. Przedstawiony obraz paleośrodowiska i lokomocji wczesnych hominidów stanowi poważny argument za odrzuceniem hipotez odwołujących się do warunków panujących w środowisku sawanny. Wynika z niego, iż dwunożność pojawiła się w środowisku heterogenicznym, gdzie sawanna nie stanowiła dominującego biomu, a drzewa były powszechnie dostępne. Mozaikowy charakter lokomocji australopiteków tworzy logicznie spójny z tymi faktami obraz. Na podstawie dostępnych nam dzisiaj informacji należy przyjąć, że proces powstania dwunożności przebiegał dwuetapowo, w ścisłym związku z charakterem środowiska. Pierwszy etap to powstanie dwunożnego chodu na poziomie australopiteków, który był niedoskonały i stanowił element szerszego repertuaru zachowań lokomocyjnych, optymalnych dla heterogenicznego środowiska. Prawdopodobnie był używany na ziemi, jak i w koronach drzew. Wydaje się, że czynnikiem selekcyjnym prowadzącym do jego powstania, zgodnie z sugestiami NAPIERA (1976), iż sposób lokomocji kształtuje charakter środowiska i dostępność pokarmu, był właśnie sposób pobierania pokarmu według hipotezy Jolly /Rose/ Wrangham opisaną wcześniej. Zakłada ona, iż wyprostowana postawa i dwunożne poruszanie się były przystosowaniem do zbierania pokarmu z krzewów i dolnych gałęzi drzew. Być może dwunożne przemieszczanie się pomiędzy miejscami obfitującymi w owoce było bardziej energetycznie wydajne niż stosowanie w tym celu, zamiast jednego, dwóch typów lokomocji. Początkowo duży wydatek energetyczny byłby rekompensowany zdobywanymi owocami lub innym kalorycznym pokarmem. Wyprostowana postawa mogła być także stosowana podczas odżywiania się w koronach drzew (HUNT 1994). Korzyści przewyższały koszty. Istniała więc preferencja takich zachowań. Kształt ciała australopiteków z punktu widzenia biomechaniki sugeruje, iż optymalnie musiały poruszać się krótkimi odcinkami około kilku metrów, szybkim krokiem (PREUSCHOTT i WITTE 1991), co pozostaje w zgodzie z powyższym scenariuszem. Bipedia wśród naczelnych jest rzadko obserwowana, ale najczęściej stosowana w celu zdobycia pokarmu (ROSE 1991). Wyprostowana postawa i dwunożny chód szympansov stanowią kilkanaście procent całości zachowań lokomocyjnych. HUNT (1994) podaje, że 80% dwunożnych zachowań szympansov występuje w kontekście pokarmowym, z tego dwunożna naziemna lokomocja pomiędzy



stanowiskami wynosi 4,1%. Drugi etap to powstanie pełnej, prawie ludzkiej, dwunożności, jaką prezentowały przedstawiciele *Homo*. Pojawienie się tej grupy naczelnych zostało wymuszone poprzez osuszenie klimatu. Ów kryzys klimatyczny został zarejestrowany wyraźnie w jedynym ciągłym profilu stratygraficznym w Afryce Wschodniej nad rzeką Omo i miał miejsce około 3,3–2,4 mln lat temu (HOWELL 1978, COPPENS 1994). Potwierdzają to także badania izotopu wenu w osadach dennych Oceanu Atlantyckiego (SHACKLETON i współautorzy 1984) oraz wyraźne zmiany fauny *Bovidae* (VRBA 1985) i mikrofauny ssaków (JAEGER 1976). Pierwsi przedstawiciele *Homo* byli potomkami australopiteków gracylnych, najprawdopodobniej *A. africanus*. Mimo iż ich morfologia odzwierciedla kompromisową formę lokomocji (to jest częściowo nadrzewną i częściowo naziemną) wiadomo, że *Homo erectus* przystosował się do poruszania w dwuwymiarowej przestrzeni sawanny. U tych osobników nastąpił wzrost powierzchni stawowych w kończynie dolnej względem ciężaru ciała (JUNGERS 1988). Wraz z zanikiem leśnego środowiska zniknęła konieczność „kompromisowej” budowy ciała i doszło do specjalizacji dwunożnego chodu. Nie jest koniecznym odwoływanie się do jakiegokolwiek hipotezy, by wyjaśnić owo „przejęcie”. Skoro „prawie” dwunożny australopitek znalazł się w środowisku pozbawionym drzew, zmuszony do długich wędrówek w poszukiwaniu pokarmu, to każde zmniejszenie kosztów energetycznych było preferowane przez dobór naturalny. Należy tu wspomnieć o hipotezie WHEELER’a, która nie tyle wyjaśnia powstanie bipedii, ile powstanie innych specyficznie ludzkich cech jak: utrata owłosienia ciała, powstanie pigmentu skóry i rozwój gruczołów potowych.

## BIPEDALISATION — A CRUCIAL EVENT IN HUMAN PHILOGENY

### Summary

Direct evidence concerning the origin of bipedality is noticeably absent. Many different models of the initial stages of the bipedalism process have been proposed, taking advantage of a variety of sources of indirect evidence. Implicit in most of these explanations is the assumption that, as the area of the Middle to Late Miocene rain forests in Africa became restricted, the drier woodland and grassland became more widespread. However, most of these explanations are but speculative and do not provide a convincing scenario.

Analyses of the isotopic composition of carbonate paleosols and organic matter, as well as paleofauna and paleoflora evidence indicate that, at that time, open grasslands were not predominating but the existing environment was heterogeneous. On the other hand, in the earliest hominids' fossils known to date, i.e. australopithecine, the postcranial skeletons are of a type intermediate between *Pan* and *Homo*. The bulk of "ape like" traits probably implies that their bipedalism was kinetically and energetically different from that of modern humans, was related to the heterogeneous environment and suggest arborealism too.

In this essay it is emphasised that the process of bipedalsation might have had two stages. First, at the australopithecine level, when bipedalism was awkward and was not the sole lokomotion mode; second, in *Homo erectus*, in whom bioedalism became fully developed. The terrestrial and arboreal feeding posture is the most convincing concept explaining the selection pressure responsible for the first stage. Upright walking became the bioenergetically efficient mode of terrestrial locomotion between the food providing trees. About 2,52–2,40 millions years ago, in the face of drastic habitat changes, when grasslands became predominating, the inevitability of arborealism disappeared and in this environment, the human mode of bipedalism fully evolved.

## LITERATURA

- BERGE C., 1994. *How did the australopithecine walk? A biomechanical study of the hip and thigh of Australopithecus afarensis*. J. Hum. Evol. 26, 259-274.
- BIELICKI T., 1969. *Niektóre związki zwrotne w procesie ewolucji Homińdów*. Materiały i Prace Antropologiczne 77, 3-60.
- CERLING T. F., QUADE J., AMBOSE S. M. i SILAS N. E., 1991. *Fossil soils, grasses and carbon isotopes from Fort Ternan, Kenya: grassland or woodland*. J. Hum. Evol. 21, 295-306.
- COPPENS Y., 1994. *East Side Story: początki rodzaju ludzkiego*. Świat Nauki, 7, 62-69.
- FIFER F. C., 1987. *The adoption of bipedalism by the hominids: a new hypothesis*. Hum. Evol. 2, 135-147.
- GOODALL J. VAN, 1974. *W cieniu człowieka*. PWN, Warszawa.
- HARRIS J. M., 1985. *Age and Paleocology of the Upper Laetoli Beds, Laetoli, Tanzania*. [W:] *Ancestors: the Hard Evidence*. E. DELSON, (red.). Alan R. Liss, Inc., New York, 76-85.
- HEWES C. W., 1961. *Food Transport and Origin of Hominid Bipedalism*. American Anthropologist 63, 687-709.
- HOLLOWAY R. L., 1967. *Tools and teeth. Some speculations regarding canine reduction*. American Anthropologist 69, 63-67.
- HOWELL F. C., 1978. *Hominidae*. [W:] *Evolution of African Mammals*. V. J. MAGLIO i H. B. S. COOKE, (red.). Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts 154-248.
- HUNT K. D., 1994. *The evolution of human bipedality: ecology and functional morphology*. J. Hum. Evol. 26, 183-202.
- JABLONSKI N. G. i CHAPLIN G., 1993. *Origin of habitual terrestrial bipedalism in the ancestor of the Hominidae*. J. Hum. Evol. 24, 259-280.
- JAEGER J. J., 1976. *Les rongeurs (Mammalia, Rodentia) du Pléistocène Inférieur d'Olduvai Bed I (Tanzania). 1ère Partie: Les Muridés*. [W:] *Fossil Vertebrates of Africa*. R. J. G. SAVAGE i S. C. CORYNDON, (red.). Vol. Four. Academic Press, London, 57-120.
- JOLLY C. J., 1970. *The Seed-Eaters — a New Model of Hominid Differentiation Based on Boboon Analogy*. Man 5/70, 5-26.
- JUNGERS W. L., 1982. *Lucy's limbs: skeletal allometry and locomotion in A. afarensis*. Nature 297, 676-678.
- JUNGERS W. L., 1988. *Relative Joins Size and Hominids Locomotion Adaptations*. J. Hum. Evol. 17, 247-265.
- JUNGERS W. L., 1991. *A pygmy perspective on body size and shape in Australopithecus afarensis (AL 288-1, „Lucy”)*. [W:] *Origine(s) de la Bipedie chez les Homińdes*. Y. COPPENS i B. SENUT, (red.) Editions du CNRS, Paris, 222-224.
- JUNGERS W. L. i STERN J. T., 1983. *Body Proportion Skeletal Allometry and Locomotion in Hadar Hominids: a reply to Wolpoff*. J. Hum. Evol. 12, 673-684.
- KINGSTON J. D., MARINO B. D. i HILL A., 1994. *Isotopic Evidence for Neogene Hominid Paleoenvironments in the Kenya Rift Valley*. Science 264, 955-959.
- LANGDON J. M., 1985. *Fossils and Origin Of Bipedalism*. J. Hum. Evol. 14, 615-635.
- LATIMER B., 1991. *Locomotor adaptation in Australopithecus afarensis : the issue of arboreality*. [W:] *Origine(s) DE la Bipedie chez les Homińdes*. Y. COPPENS i B. SENUT, (red.). Editions du CNRS, Paris, 169-175.
- LEUTENEGGER W., 1987. *Origin of hominid bipedalism*. Nature 325, 305.
- LOVEJOY C. O., 1981. *The Origin of Man*. Science 211, 341-350.
- MCHEHRY H. M., 1982. *The Pattern of Human Evolution: Studies of Bipedalism, Mastication and Encephalisation*. Annual Review of Anthropology 11, 151-173.
- MCHEHRY H. M., 1991. *Sexual Dimorphism in Australopithecus afarensis*. J. Hum. Evol. 20, 21-32.
- MCHEHRY H. M., 1991. *First Steps? Analysis of the Postcranium of Early Hominids*. [W:] *Origine(s) de la Bipedie chez les Homińdes*. Y. COPPENS i B. SENUT, (red.). Editions du CNRS, Paris, 133-141.
- MCHEHRY H. M., CORRUCINI R. S., 1978. *Relative femoral head size in early hominids*. Am. J. Phys. Anthro. 49, 145-149.
- NAPIER J., 1976. *Primate Locomotion*. Oxford University Press, Oxford.



- PICKFORD M., 1983. *Sequence and environments of the Lower and Middle Miocene hominoids of Western Kenya*. [W:] *New Interpretation of Ape and Human Ancestry*. R. L. CIOCHON i R. S. CARRUCCINI, (red.). Plenum Press, New York i London, 421-439.
- PREUSCHOFT H., i WITTE H., 1991. *Biomechanical reasons for the evolution of hominid body shape*. [W:] *Origine(s) de la Bipedie ches les Hominides*. Y. COPPENS i B. SENUT, (red.). Editions du CNRS, Paris, 59-77.
- PROST J. H., 1980. *Origin of Bipedalism*. *Am. J. Phys. Anthropo.* 52, 175-189.
- RAK Y., 1991. *Lucy's pelvis anatomy: its role in bipedal gait*. *J. Hum. Evol.* 20, 283-290.
- RAYNER R. J., MOON B. P. i MASTERS J.C., 1993. *The Makapansgat australopithecine environment*. *J. Hum. Evol.* 24, 219-232.
- RETALLACK G. J., DUGAS D. P. i BESTLAND E. A., 1990. *Fossil Soil and Grasses of a Middle Miocene East Africa Grassland*. *Science* 247, 1325-1328.
- RODMAN P. S., MCHENRY H. M., 1980. *Bioenergetics and the Origin of Hominid Bipedalism*. *Am. J. Phys. Anthropo.* 52, 103-106.
- ROSE M., 1976. *Bipedal behaviour of olive baboons (Papio anubis) and its relevance to an understanding of the evolution of human bipedalism*. *Am. J. Phys. Anthropo.* 44, 247-261.
- ROSE M. D., 1991. *The Process of Bipedalization in Hominids*. [W:] *Origine(s) de la Bipedie ches les Hominides*. Y. COPPENS i B. SENT (red.), Editions du CNRS, Paris, 37-48.
- SCHMID P., 1991. *The trunk of the australopithecines*. [W:] *Origine(s) de la Bipedie ches les Hominides*. Y. COPPENS i B. SENUT (red.). Editions du CNRS, Paris, 225-234.
- SHACKLETON N.J., BACKMAN J., ZIMMERMAN M., KENT D. V., HALL M. A., ROBERTS D. G., SCHNITKER D., BALDAUF J. G., DESPRAIRES A., HOMRIGHAUSEN R., NUDDLESTUN P., KEENE J. B., KALTENBACK A. J., KRUMSIECK K. A. O., MORTON A. C., MURRAY J. W. i WESTBERG-SMITH J., 1984. *Oxygen isotope calibration in the north Atlantic region*. *Nature* 307, 620-623.
- SINCLAIR A. R. E., LEAKEY M. D. i NORTHON-GRIFFITUS M., 1986. *Migration and hominid bipedalism*. *Nature* 324, 307-308.
- SPOOR F., WOOD B. i ZONNEVELD F., 1994. *Implication of early hominid labyrinthine morphology for evolution of human bipedal locomotion*. *Nature* 369, 645-64.
- STERN J. T., SUSMAN R. T., 1983. *The Locomotor Anatomy of Australopithecus afarensis*. *Am. J. Phys. Anthropo.* 60, 279-317.
- SUSMAN R. T., STERN J. T., JUNGERS W. L., 1984. *Arboreality and Bipedality in the Hadar Hominids*. *Folia Primatologica* 43, 113-156.
- TAYLOR C. R., ROWNTREE V. J., 1973. *Running on Two or Four Legs: which Consume More Energy*. *Science* 179, 186-187.
- VEERHAEGEN M., 1987. *Origin of hominid bipedalism*. *Nature* 325, 305.
- VRBA E.S., 1985. *Ecological and Adaptive Changes Associated With Early Hominids Evolution*. [W:] *Ancestors: the Hard Evidence*. E. DELSON, (red.). Alan R. Liss, Inc., New York, 63-71.
- WHEELER P. E., 1984. *The Evolution of Bipedality and Loss of Functional Body Hair in Hominids*. *J. Hum. Evol.* 13, 91-98.
- WHEELER P. E., 1985. *The Loss of Functional Body Hair in Man: The Influence of Thermal Environment, Body Form and Bipedality*. *J. Hum. Evol.* 14, 23-28.
- WRANGHAM R. W., 1980. *Bipedal locomotion as a feeding adaptation in Gelada baboons and its implications for hominid evolution*. *J. Hum. Evol.* 9, 329-331.