

KATARZYNA A. KASZYCKA

*Instytut Antropologii
Wydział Biologii
Uniwersytet im. Adama Mickiewicza
Umultowska 89, 61-614 Poznań
E-mail: kaszycka@amu.edu.pl*

POCHODZENIE I EWOLUCJA CZŁOWIEKA

WSTĘP

Od opublikowania dzieła DARWINA *O powstawaniu gatunków* (1859) i ogłoszenia przez HAECKELA (1868) poglądu, że ludzie wywodzą się od małp, wiele czasu poświęcono poszukiwaniom „brakującego ogniwa” łączącego człowieka ze światem zwierząt – istoty pośredniej między małpą a człowiekiem, nazwanej przez Haeckela małpoludem (pitekantropem). Trzema najsławniejszymi brakującymi ogniwami ewolucji człowieka wkrótce miały się stać: szkielet z Neandertal w Niemczech (*Homo neanderthalensis*, King), sklepienie czaszki i kość udowa z Trinil na Jawie (*Pithecanthropus erectus*, Dubois) oraz czaszka z naturalnym odlewem mózgu dziecka z Taung z Afryki Południowej (*Australopithecus africanus*, Dart); czwartym brakującym ogniwem właśnie stał się szkielet z Aramis w Etiopii (*Ardipithecus ramidus*, White).

W 1871 r. DARWIN publikuje dzieło *O pochodzeniu człowieka*, w którym przedstawia jak teoria ewolucji da się zastosować do człowieka. Jak i inni wybitni zoologowie tamtego czasu (Huxley i Haeckel), Darwin zalicza człowieka do małp wąskonosych i uważa, że ponieważ szympansy i goryle to gatunki najbardziej zbliżone do człowieka, zatem nasi przodkowie żyli na kontynencie Afryki (inaczej niż Haeckel, który pierwotną ojczyznę naszego przodka widzi raczej w Azji). Mimo jednak, że Darwin wiedział o znalezieniu sta-

rożytnej czaszki neandertalczyka z Neandertal (i znał czaszkę z Gibraltaru) i wymienia ją w książce *O pochodzeniu człowieka* (która wyszła 7 lat po publikacji opisu pierwszych rozpoznanych szczątków człowieka kopalnego), nie włącza ich do dowodów na ewolucję człowieka. Sądzi, że w materiałach kopalnych jest luka i pozostaje przy argumentach z anatomii porównawczej, embriologii i zachowań. Z kopalnych małp człekokształtnych wspomina natomiast wczesnomioceńską europejską formę z rodzaju *Dryopithecus* (*D. fontani*, Lartet), której żuchwę odkryto we Francji w tym samym roku (1856) co szkielet neandertalczyka.

Dziś wiemy, że historia dwunożnych istot człowiekowatych (hominidów¹) rozpoczęła się ponad sześć milionów lat temu. Najprawdopodobniej właśnie wtedy w Afryce żył wspólny przodek, od którego pochodzą dwie linie ewolucyjne, z których jedna doprowadziła do nas – *Homo sapiens*, a druga – do najbliższego żyjącego krewnego człowieka – szympansa (podobieństwo naszych genomów sięga aż 99 procent, choć biorąc pod uwagę wielkość genomu, jest to jednak 40 mln różnic w sekwencjach; ok. 1 mln w miejscach funkcjonalnie ważnych). W artykule przedstawiony zostanie przegląd kopalnych form naszych przodków – paleontologicznych dowodów ewolucji, których brakowało

¹Termin „hominidy” nie ma tu waloru taksonomicznego i jest używany jako nazwa zwyczajowa, a nie systematyczna, dla określenia kładu istot człowiekowatych po oddzieleniu się szympansa.

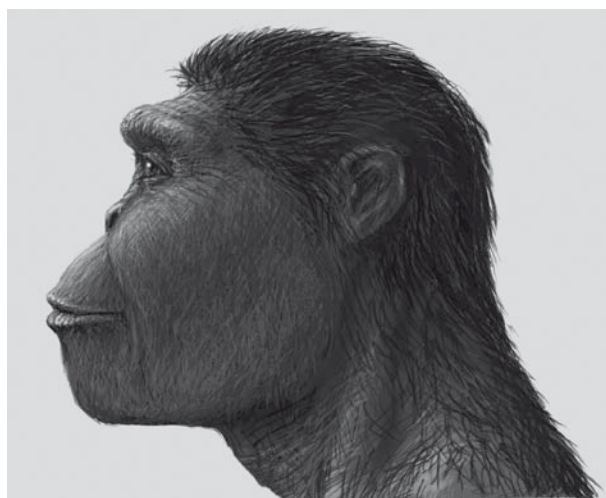
wówczas Darwinowi: od plio-plejstocenijskich hominidów (australopiteków i ardipteke), poprzez wczesnych przedstawicieli rodzaju

Homo, najpóźniejszego reprezentanta archaicznego człowieka – neandertalczyka, aż do anatomicznie nowoczesnego człowieka.

POCZĄTKI NASZEJ LINII – WCZESNE ISTOTY CZŁOWIEKOWATE

Bezpośrednich przodków rodzaju ludzkiego należy szukać wśród australopiteków. Terminem australopiteki, określa się grupę gatunków wczesnych istot człowiekowatych (datowanych na ok. 4–1 mln lat temu) i zamieszkujących duże obszary Afryki – od Etiopii po RPA. W tradycyjnej systematyce, zalicza się je, razem z rodzajami *Ardipithecus* (WHITE i współaut. 1996), *Orrorin* (SENUT i współaut. 2001) i *Homo* (Linnaeus), do rodziny Hominidae (w systematyce filogenetycznej – do kładu Homininae). Zazwyczaj do rodziny tej włącza się również sahelantropa z Czadu (BRUNET i współaut. 2002), ale nie wszyscy się z tym zgadzają – według WOLPOFFA i współaut. (2002) czaszka tej istoty ma cechy czworonożnej małpy.

Odkrywca australopiteków – Raymond DART (1925), wbrew opinii większości (por. hipoteza Sir Arthura Keitha) uważał, że droga do człowieczeństwa rozpoczęła się od ciała, a nie od umysłu – australopiteki były istotami o małym mózgu (400–600 cm³, który mieścił się w granicach zakresu zmienności mózgu dużych małp człekokształtnych), ale o dwunożnej lokomocji. Wyprostowana postawa ciała pozwalała hominidom na wykorzystanie rąk do celów manipulacyjnych. Australopiteki (Ryc. 1) były istotami o ludz-



Ryc. 1. Rekonstrukcja wyglądu masywnego australopiteka [na podstawie rekonstrukcji osobnika z Kromdraai, RPA (KASZYCKA 2001), plastycznie opracował K. Sabath].

kich cechach uzębienia, choć ich zęby trzonowe były znacznie – nawet czterokrotnie – większe od ludzkich (Ryc. 2), a szczęki masywne. Na ich czaszkach często występowały grzebienie kostne wskazujące na silne umięśnienie narządu żucia (podobne do grzebieni na czaszkach goryla i orangutana). Wczesne istoty człowiekowate nie miały zdolności artykułowanej mowy, o czym świadczy budowa podstawy ich czaszek (jest płaska) i struktura powierzchni kory mózgowej (brak ośrodków mowy). Sądzi się także, że charakteryzowały się dość dużym dymorfizmem płciowym (np. LOCKWOOD i współaut. 2007, KASZYCKA 2009), co skłaniało niektórych antropologów do stawiania hipotez dotyczących organizacji społecznej bazującej na zhierarchizowanej strukturze grupy.

Australopiteki żyły na terenach sawannowych, odżywiały się przede wszystkim pokarmem roślinnym wymagającym intensywnego żucia (nasiona traw, korzenie, twarde owoce) z dodatkiem pokarmu pochodzenia zwierzęcego, uzyskiwanego drogą zbieractwa i padlinożerności. Produkty zjadane były w stanie surowym, bowiem istoty te nie posługiwały się ogniem. Późniejsze gatunki wytwarzały narzędzia kamienne (najwcześniejsze otoczakowe narzędzia kamienne datowane są na 2,5 mln lat temu), jednakże prawdopodobnie w celach przetwarzania pokarmu, a nie łowieckich – wbrew wcześniejszym opiniom uważa się obecnie, że australopiteki nie były aktywnymi drapieżnikami, ale – raczej – zdo- byczą (BRAIN 1981).

W materiałach kopalnych z Afryki wyróżnia się dziś kilka gatunków tych hominidów, różniących się, najogólniej mówiąc, szczegółami morfologii czaszki, aparatu żucia (w tym morfologią i wielkością zębów), rozmiarami mózgu, rozmiarami ciała oraz czasem i miejscem występowania. Szczątki australopiteków zaliczano w przeszłości do różnych rodzajów (*Australopithecus*, *Paranthropus*, *Plesianthropus*, *Zinjanthropus*), obecnie jednak zalicza się do jednego rodzaju – *Australopithecus* lub, za ROBINSONEM (1954), do dwóch (*Australopithecus* i *Paranthropus*).

W słownictwie antropologicznym, za wspomnianym Robinsonem właśnie, w od-



Ryc. 2. Górne zęby trzonowe masywnego australopiteka ze stanowiska Swartkrans, RPA, w porównaniu z górnymi zębami trzonowymi współczesnego człowieka (*Transvaal Museum* w Pretorii) (fot. K. A. Kaszycka).

niesieniu do australopiteków powszechnie używane są dwa terminy – formy „gracylne” i formy „masywne” (tzw. parantropy). Formy gracylne – mniejsze, o delikatniejszej budowie, miały wąską, wysuniętą ku przodowi twarz, niskie, ale zaznaczone czoło, oraz nieco mniejsze tylne uzębienie, ale większe kły. Do tej grupy australopiteków zalicza się dwa gatunki (datowane na okres ok. 4,0-2,5 mln lat) – południowoafrykański *Australopithecus africanus* oraz wschodnioafrykański *Australopithecus afarensis* (np. słynna Lucy z Etiopii). W cechach *A. afarensis* przejawia się mozaikowość ewolucji: w porównaniu z szympansem czaszka wygląda małpko (twarz jest prognatyczna, mózg mały, górne kły wystają ponad linię zgryzu), a miednica – ludzko (zatem dwunożność tej formy jest niewątpliwa).

Formy masywne – większe, których przedstawicielami są południowoafrykański *Australopithecus robustus*, oraz dwa wschodnioafrykańskie: *Australopithecus boisei* oraz *Australopithecus aethiopicus* (datowane na okres ok. 2,5-1,2 mln lat), charakteryzowały się szeroką, płaską twarzą i płaskim czołem; miały większe tylne

zęby (zęby przedtrzonowe i trzonowe rozmiarami dorównują zębom goryla, podczas gdy masa ciała tych istot była kilkakrotnie mniejsza), ale małe kły; większe były ich szczęki oraz wyraźnie zaznaczone przyczepy mięśniowe na czaszkach, w tym grzebienie kostne (strzałkowe i karkowe). ROBINSON (1964) zaproponował też ekologiczne uzasadnienie zróżnicowania hominidów na dwa taksony, przedstawiając hipotezę odmiennych przystosowań pokarmowych: „parantropy” miały być wyspecjalizowanymi vegetarianami – boczną, wymarłą linią naszych przodków; gracylne australopiteki – wszystkożercami i bezpośrednimi przodkami rodzaju *Homo*.

Jeszcze niedawno australopiteki otwierały listę naszych dwunożnych przodków, a chronologia antropogenezy nie przekraczała 4 milionów lat. Tymczasem w ostatnim 10-leciu ubiegłego wieku nastąpiła prawdziwa eksplozja nowych odkryć, w tym starszych niż australopiteki afrykańskich istot człowiekowatych – datowanych nawet na schyłek miocenu. Były to etiopskie ardipteiki oraz kenijski orrorin – właśnie ta ostatnia istota wyznacza początek naszej afrykańskiej historii – 6 milionów lat ewolucji hominidów.

Ardipithecus ramidus, po raz pierwszy znaleziony w 1992 r. w Etiopii (szczegółowo opisany w tegorocznym październikowym *Science* – vol. 326) i datowany na blisko 4,5 mln lat, wydaje się klasycznym „brakującym ogniwem”. Zrekonstruowanym środowiskiem życia ardipteika nie była otwarta sawanna, jak zakładało wiele wcześniejszych teorii pochodzenia hominidów, ale las. Ciekawa okazała się też budowa kończyny dolnej *Ardipithecus ramidus* – jego wielki palec stopy był odwiedziony i chwytny jak u szympansa, miednica miała budowę pośrednią między małpią a ludzką, co wskazuje, że jego lokomocja była mieszana – nadrzewno-naziemna (ale poruszał się na drzewach w sposób nie tyle szympansi – brak jest przystosowań do tzw. chodu na pięściach czy brachiacji – lecz wspinał się jak wczesne miocenijskie małpy, prokonsule, wolno i czworonożnie).

HABILIS – „ZRĘCZNY” CZŁOWIEK CZY AUSTRALOPITEK?

Prawie pół wieku temu za najwcześniejszy gatunek naszego rodzaju uznano „człowieka zręcznego” (*Homo habilis*). Pojawił

się on w Afryce wschodniej, występował od ok. 2,5 do 1,5 mln lat temu i – według odkrywców – miał reprezentować stadium



Ryc. 3. Scenka z życia *Homo habilis* znad Jez. Turkana we wschodniej Afryce (rekonstrukcja autorstwa J. Jelinka z wystawy w *Anthropos Muzeum* w Brnie) (fot. K. A. Kaszycka).

wyjściowe trendów charakteryzujących linię ewolucyjną człowieka: powiększanie się mózgu, zmniejszanie się uzębienia i zmiany proporcji twarzy. Ale mózg tego hominida był tylko nieznacznie większy od mózgu australopiteków (średnia pojemność czaszki to jedynie 600 cm³), a – jak się później okazało – pod względem proporcji ciała *H. habilis* był od australopiteków nieodróżnialny (kości kończyny górnej miał relatywnie długie w stosunku do kończyn dolnych, co sugeruje adaptację do wspinania się na drzewa – z tego powodu zresztą osobnik z Olduvai w Tanzanii, u którego taką budowę stwierdzono, został nazwany „córka Lucy”).

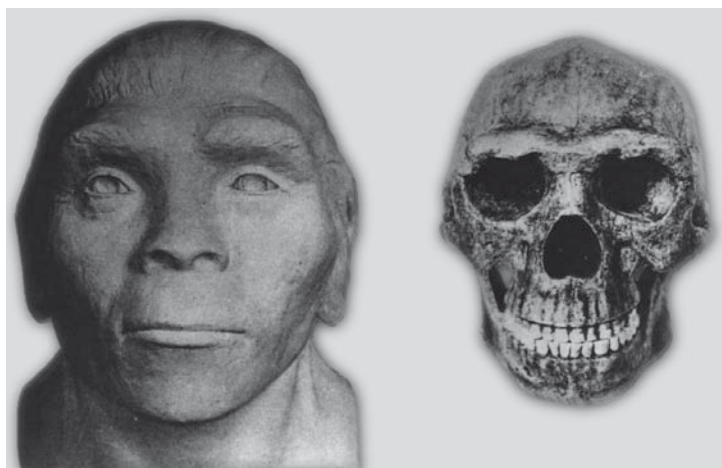
Kiedy za najwcześniejszego reprezentanta człowieka uznano *Homo habilis*, zaproponowano szereg kryteriów przynależności do rodzaju *Homo* (LEAKEY i współaut. 1964, TOBIAS 1991), m.in.: wielkość mózgu co najmniej 600 cm³, zdolność mowy (wydedukowana z wewnątrzczaszkowego odlewu), budowa ręki umożliwiająca stosowanie tzw. chwytu precyzyjnego oraz zdolność wytwarzania narzędzi. Dzisiaj kryteria te nie są satysfakcjonujące – trzy spełniają już australopiteki, a o mowie *habilis* nic nie wiadomo. W związku z tym niektórzy antropolodzy (WOOD i COLLARD 1999, WOLPOFF 1999) już dekadę temu zasugerowali, że *H. habilis* jako *Homo*-podobny australopitek, powinien zostać z naszego rodzaju wyłączony.

Habilis wytwarzał narzędzia kamienne kultury oldowańskiej, był zbieraczem, padlinożercą i – być może – łowcą (Ryc. 3). W latach 60. i 70. XX w. część antropologów była zdania, że nie należy go wyodrębniać jako nowego gatunku, od lat 90. natomiast dopuszcza się pogląd, że formę określaną jako *H. habilis* reprezentują nawet dwa gatunki – *habilis* i *rudolfensis* (WOOD 1991). Pogląd, że *H. habilis* jest pośredni pomiędzy stosunkowo prymitywnymi australopitekami i bardziej zaawansowanym *H. erectus* jest generalnie uznawany za poprawny, ale gatunki te nie stanowiły jednej, progresywnej linii ewolucyjnej – we wczesnym plejstocenie trzy gatunki hominidów (*Australopithecus boisei*, *Homo habilis*, *Homo erectus*) współwystępowały ze sobą na terenie Afryki Wschodniej.

ERECTUS – POCZĄTEK CZŁOWIECZEŃSTWA?

Niecałe dwa miliony lat temu pojawił się gatunek nazywany *Homo erectus* (dawny *Pithecanthropus erectus*) uznawany za pierwsze-

go hominida, który opuścił Afrykę, zasiedlając inne kontynenty Starego Świata. Pierwsze znaleziska *H. erectus* pochodzą z Azji – m.in.



Ryc. 4. Rekonstrukcja czaszki i wyglądu osobnika (przypuszczalnie kobiety) *Homo erectus* z Zhoukoudian w Chinach (WIEDENREICH 1943; Fig. 175).

z Trinil na Jawie i jaskiń Zhoukoudian w Chinach, ale najbogatszym źródłem materiałów kopalnych tych istot okazały się stanowiska afrykańskie, najpierw z wąwozu Olduvai z Tanzanii, potem z Kenii. Ze stanowisk nad Jeziorem Turkana w Kenii pochodzą najstarsze okazy *H. erectus*. Sławę zyskał znaleziony tam, a datowany na 1,5 mln lat, kompletny szkielet 12-letniego chłopca, który charakteryzuje się wysokim wzrostem (160 cm).

Czaszka *Homo erectus* miała jeszcze cechy prymitywne (Ryc. 4): grube kości sklepienia, długą i niską mózgową czaszkę, spłaszczone czoło, nad oczodołami tzw. wał nadoczodołowy, załamana potylicę, w poprzek której przebiegał wał kostny (tzw. wał potyliczny), a szkielet twarzy masywny i w swej dolnej części wysunięty do przodu (tzw. prognatyzm żębołowy). Do typowo „ludzkich” cech *H. erectus* należą z kolei: powiększona pojemność puszki mózgowej (średnio 1000 cm³; jest to wartość w zakresie zmienności współczesnego *H. sapiens*), proporcje kończyn (skrótowe kończyny górne), kształt klatki piersiowej (beczkowaty, nie stożkowaty jak u australopiteków), budowa nosa (profil nosa podobny do tego u współczesnych ludzi) i istotne powiększenie rozmiarów ciała.

Homo erectus był zbieraczem, padlinożercą, ale również łowcą, wytwarzającym narzędzia kamienne (tzw. kultury aszelskiej) i umiejącym posługiwać się ogniem. Ta umiejętność z pewnością pomogła mu przesunąć zasięg występowania do stref chłodniejszego klimatu.

Z *Homo erectus* wyewoluował *Homo sapiens*; nie ma jednak jednomyślności co do modelu tej zmiany – czy odbywało się to

stopniowo, we wszystkich regionach geograficznych, czy stosunkowo szybko, w jednym regionie (a początek miał postać kladogenezy). Wielotorowość przebiegu procesu ewolucji naszych przodków w ogóle jest dyskusyjnym zagadnieniem antropogenezy. Antropolodzy na ogół zgadzają się, że w okresie plio-plejstoceniście da się wyróżnić wiele gatunków wczesnych hominidów, jednak począwszy od oddzielenia się *Homo erectus*, ewolucja człowieka mogła mieć już przebieg jednotorowy. W połowie lat 70. zaproponowano co prawda i w obrębie *Homo erectus* utworzenie dodatkowego taksonu, dla odróżnienia azjatyckich i afrykańskich osobników (podział na *erectus* i *ergaster*), ale według WOLPOFFA (1999) nie ma uzasadnionych podstaw do tego podziału – wręcz należałoby oczekiwać zmienności u gatunku tak szeroko rozprzestrzenionego w czasie (przedział czasu, w jakim występował *H. erectus* określić można na ok. 1,9–0,3 mln lat) i przestrzeni (*H. erectus* występował na trzech kontynentach Starego Świata).

Faktem jest, że pomiędzy populacjami *Homo erectus* i *Homo sapiens* trudno jest wyznaczyć granice i przestrzenne i czasowe – istnieją trudności w klasyfikowaniu „osobników przejściowych” z późnego środkowego plejstocenu. WOLPOFF i współaut. (1994a) uważają zatem, że wiele wskazuje na to, że *H. sapiens* nie powstał w wyniku procesu specjacji (kladogenezy), jest on tylko kontynuacją populacji *H. erectus* (proces anagenezy²). W związku z tym postulują włączenie *Homo erectus* do ewolucyjnego gatunku *Homo sapiens*.

²Anageneza, lub inaczej „specjacja filetyczna” – odnosi się do przemian, jakim podlega gatunek w czasie, przekształcając się w inny. W przeciwieństwie do kladogenezy nie prowadzi do wzrostu liczby gatunków.

ARCHAICZNI LUDZIE

W drugiej połowie środkowego plejstoenu, od ok. 400 do 100 tys. lat temu w Afryce, Europie i Azji występują formy posiadające cechy zarówno *Homo erectus*, jak i nowoczesnego *Homo sapiens*. Nazywa się je ogólnym terminem „archaiczny człowiek” (archaiczny *H. sapiens*). Duże wały nadoczodołowe i niskie czoła nadają czaszkom tej grupy ludzi archaiczny wygląd; ich cecha nowoczesna to m.in. powiększona pojemność puszkii mózgowej.

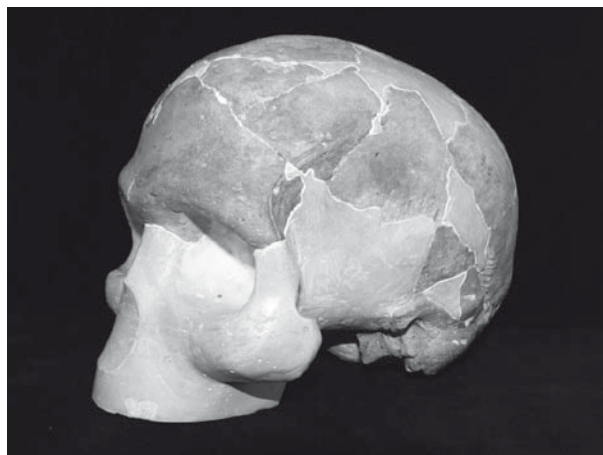
W przeszłości istniała tendencja do tworzenia nowych gatunków rodzaju *Homo* na podstawie rozmaitych odkrywanych fragmentów ich szkieletów, mimo że nie wykazywały one istotnych różnic w stosunku do innych form kopalnego człowieka. Ta tendencja wynikała albo z przekonania o starożytności odkrywanych szczątków, albo braku orientacji w zmienności niektórych cech współczesnego człowieka. Niektórzy antropolodzy także dziś doszukują się wśród znalezisk archaicznego człowieka nowych gatunków (np. *Homo antecessor*, *Homo heidelbergensis*, *Homo neanderthalensis*, by wymienić te najbardziej znane).

Najpóźniejszym reprezentantem archaicznego człowieka jest neandertalczyk – forma wzbudzająca kontrowersje od momentu odkrycia, do dziś (np. SHREEVE 1998). Neandertalczyk występował w okresie lodowcowym – datowany jest na ok. 130–28 tys. lat i znany z terenów Europy i Bliskiego Wschodu. Neandertalczyka wyodrębnia się na podstawie pewnej kombinacji cech morfologicznych uważanych za specyficzne. Charakteryzuje się on m.in.: dużą pojemnością czaszki (śr. 1500 cm³), która jest niska, ale długa, z łukowatymi wałami nadoczodołowymi, dużym i wydatnym nosem, zuchwą pozbawioną wyniosłości bródowej i krępą budową ciała.

Choć neandertalczyk (Ryc. 5) różnił się od tzw. anatomicznie nowoczesnych ludzi (Ryc. 6) pewnymi szczegółami morfologii czaszki i budowy ciała (co m.in. wynikało z przystosowania do życia w warunkach zlodowaceń), zasadniczo nie różnił się w sferze zachowań. Byli łowcami i zbieraczami wytwarzającymi narzędzia tzw. kultury mustierskiej, zamieszkiwali zarówno jaskinie jak i otwarte tereny, nosili odzież, rozpalali ogniska, polowali na dużą zwierzynę. Posiadali zdolność artykułowanej mowy, mieli zwyczaj grzebania zmarłych (co świadczy o posiadaniu systemu wierzeń) oraz opiekowali się niepełnospraw-



Ryc. 5. Czaszka „klasycznego” neandertalczyka (z czasów ostatniego zlodowacenia Würm) z Gibraltaru (*British Museum of Natural History* w Londynie) (fot. K. A. Kaszycka).



Ryc. 6. Czaszka wczesnego anatomicznie nowoczesnego człowieka z Border Cave, RPA (*University of the Witwatersrand* w Johannesburgu) (fot. K. A. Kaszycka).

ny (jest to świadectwem zaawansowanej organizacji społecznej). Istnieją też dowody, że neandertalczyk uprawiali sztukę – są znaleziska przedmiotów o wyłącznie symbolicznym znaczeniu, jak na przykład przedziurawione zęby zwierząt (które mogły służyć jako naszyjniki, czy amulety).

W propozycjach taksonomicznych neandertalczyk albo włączany jest do *Homo sapiens*, jako jego kopalna forma (podgatunek), albo jest uważany za odrębny gatunek – *Homo neanderthalensis*, boczną linię ewolucyjną, która wymarła bezpotomnie. Zazwyczaj przyjmuje się, że neandertalczyk zniknął dość nagle z zapisu kopalnego Europy kiedy pojawił się anatomicznie nowoczesny człowiek

– tzw. kromanieńczyk. Nie wiadomo jednak czy rzeczywiście tak było. Neandertalczyki zamieszkiwali Europę jeszcze niecałe 30 tys. lat temu. Ich późne populacje, na przykład z St. Cesaire we Francji czy Vindija w Chorwacji charakteryzują się bardziej „nowoczesną” morfologią. Natomiast wczesne populacje nowoczesnego człowieka, na przykład z Mladeč na Morawach czy z Lapedo w Portugalii mają pewne cechy „archaiczne” (neandertalskie).

Być może neandertalczyki krzyżowali się z anatomicznie nowoczesnym człowiekiem, a znikli z powodu przewagi liczebnej przybyszów. Krzyżowanie się małej populacji neandertalskiej z dużą napływową, mogło doprowadzić do „rozmycia się” charakterystycznych neandertalskich cech. Zatem ich zniknięcie, w sensie anatomicznym, można by wyjaśnić „wchłonięciem” ich cech, co oznaczałoby pewien udział ich genów w puli genów dzisiejszego człowieka.

Analiza mitochondrialnego DNA (mtDNA) wyizolowanego ze skamieniałych kości kil-

ku neandertalczyków wykazała bliskie pokrewieństwo tych osobników. Sekwencje mtDNA znalezione u neandertalczyków nie zostały zidentyfikowane u nowoczesnych ludzi (SERRE i współaut. 2004). Rezultaty tych badań nie rozwiązują jednak kwestii wkładu neandertalczyków do puli genów nowoczesnego *Homo sapiens*. Autorzy sami przyznają, że wkład taki mógł zostać wymazany przez dryf genetyczny, albo na skutek stałego dopływu DNA nowoczesnych ludzi do puli genów neandertalczyka. Na obecnym etapie badań można zatem stwierdzić jedynie, że neandertalczyk nie wpłynął znacząco na skład puli genów anatomicznie nowoczesnego człowieka, co nie wyklucza, że w ogóle wpływał. W laboratorium Svante Pääbo w Lipsku, od pewnego czasu trwa mapowanie całego genomu neandertalczyka, a naukowcy twierdzą, że do tej pory zdołali rozszyfrować jego sześćdziesiąt parę procent.

„EWA” I POCHODZENIE NOWOCZESNEGO CZŁOWIEKA

Od ponad pół wieku antropolodzy spierają się o prawdziwość któregoś z dwóch przeciwstawnych modeli pochodzenia anatomicznie nowoczesnego człowieka. Pierwszy z nich to model „ewolucji multiregionalnej”, którego podstawowe założenia sformułował już w latach 40. XX w. niemiecki anatom Franz Weidenreich. W modelu tym zakłada się, że nowoczesny *Homo sapiens* jest efektem stopniowej ewolucji w różnych rejonach świata (mającej charakter anagenezy). Populacje na różnych kontynentach przechodziły własną drogę rozwoju³, a dzięki przepływowi genów, utrzymywała się jedność gatunku, podobnie jak dzieje się to z dzisiejszymi populacjami. Zwolennicy modelu multiregionalnego – WOLPOFF i współaut. (1988, 1994b, 2000) twierdzą, że lokalne populacje geograficzne charakteryzują się cechami anatomicznymi, które można prześledzić na materiałach kopalnych z głębokiej przeszłości danego regionu: na przykład współcześni Chińczycy pod względem pewnych cech przypominają dawnych mieszkańców Zhoukoudian, a współcześni Australijczycy – dawne ludy Australazji (z Sangiran i Ngandong).

Model drugi, nazwany przez amerykańskiego paleontologa W.W. Howellsa modelem „arki Noego”, znany też jako „pożegnanie z Afryką” (ang. *Out-of-Africa*) lub model „afrykańskiego zastąpienia” (ang. *African replacement*), jest zasadniczo odmienny. Pojawienie się nowoczesnego *Homo sapiens* przedstawiane jest w nim jako bardzo niedawne wydarzenie o charakterze specjacji. Zgodnie z tym modelem (np. STRINGER i ANDREWS 1988, STRINGER i MCKEE 1999), około 100 tys. lat temu populacja nowoczesnych ludzi wyemigrowała z miejsca swego powstania (Afryka) do innych części świata (Eurazja), zastępując żyjące tam populacje archaiczne (w tym neandertalczyka). Implikacją tego modelu jest brak regionalnej kontynuacji cech morfologicznych i brak genetycznego wkładu ludzi archaicznych do naszej puli genowej (z założenia – ponieważ były to odrębne gatunki).

Najwcześniejsze materiały kopalne, które miałyby stanowić dowód na to, że przemiana form archaicznych w anatomicznie nowoczesnego człowieka nastąpiła w Afryce, pochodzą z Etiopii oraz RPA. Osobniki z tych sta-

³Przeciwnie do wielokrotnie powielanego, a błędnego wyobrażenia, model multiregionalny nie zakłada, że pojawienie się nowoczesnych ludzi było skutkiem niezależnej czy równoległej ewolucji na różnych kontynentach; modelu tego nie należy zatem utożsamiać z modelem „kandelabru” (np. COON 1962).

nowisk, m.in. Omo (Kibish) i Border Cave, datowane na ponad 100 tys. lat, charakteryzują się nowoczesną morfologią: wysokim i zaokrąglonym czołem, małymi łukami brwiowymi, obecnością wyniosłości bródkowej na zuchwie.

Dowody genetyczne wynikające z badań mtDNA (tzw. koncepcja mitochondrialnej Ewy), przedstawione w latach 80. przez badaczy z Berkeley – Allana Wilsona i współpracowników (CANN i współaut. 1987, WILSON i CANN 1992), zdawały się przemawiać na korzyść modelu afrykańskiego zastąpienia, a autorzy sugerowali, że jeden z problemów od dawna intrygujący antropologów, został być może ostatecznie rozwiązany. Koncepcja mitochondrialnej Ewy, która dotyczy czasu i miejsca pochodzenia anatomicznie nowoczesnego *Homo sapiens*, stała się przyczyną sporu i burzliwych dyskusji zarówno wśród antropologów, jak i genetyków. I choć już na początku lat 90. wykryto poważne błędy metodologiczne tych badań, coraz więcej naukowców zaczęło odtwarzać dzieje naszego gatunku posługując się DNA.

Koncepcja mitochondrialnej Ewy faktycznie jest zastawem czterech hipotez: (1) całą obecną zmienność mtDNA populacji ludzkich można wywieść od jednego wspólnego przodka, pojedynczej kobiety – „Ewy”⁴, (2) Ewa pochodziła z Afryki, (3) żyła ok. 200 tys. lat temu, (4) jej potomkowie wyemigrowali z Afryki i – jako nowy gatunek – drogą inwazji zastąpili miejscowych, archaicznych ludzi (nie krzyżując się z nimi) na całym ówczesnie zaludnionym świecie (Europie i Azji). Zarzuty podnoszone przeciwko oryginalnej koncepcji mitochondrialnej Ewy (np. TEMPLETON 1993) dotyczyły aż trzech spośród czterech hipotez (najmniej kontrowersyjna była tylko pierwsza z nich). I tak: dowody na afrykańskie pochodzenie okazały się niejednoznaczne, stopień niepewności dotyczący daty pojawienia się Ewy – ogromny, a hipoteza zastąpienia – bardzo mało prawdopodobna (THORNE i WOLPOFF 1992).

Debata nad pochodzeniem anatomicznie nowoczesnych ludzi trwa. W ostatnich latach nastąpił gwałtowny wzrost wykorzystania danych genetycznych do prób rozstrzygnięcia wspomnianego wyżej sporu,

pojawiały się „pośrednie” warianty wykorzystujące elementy obu modeli (np. SMITH i współaut. 2005), a adwersarze sugerowali, że rezultaty ich badań świadczą o błędności modelu przeciwników. Część antropologów i większość genetyków opowiada się za odrzuceniem modelu multiregionalnego, choć już tak bezwzględnie nie przekreślają tej jego wersji, którą nazywano modelem „asymilacji” (RELETHFORD 2001, 2008). Amerykański genetyk – Alan TEMPLETON (2005, 2007) przeciwnie – twierdzi, że genetyczne dowody na wcześniejsze ekspansje spoza Afryki (te sprzed pojawienia się „Ewy”) wykluczają hipotezę afrykańskiego zastąpienia. Wyniki jego badań dowodzą, że populacje migrantów z Afryki krzyżowały się z ludnością, do której docierały, a nie zastępowały tej ludności.

WOLPOFF i współaut. (2000) analizują powody opowiadania się przeciwko modelowi ewolucji multiregionalnej twierdząc, że po części wynika to z niezrozumienia idei tego modelu. TEMPLETON (2007) z kolei przedstawia krytykę dotychczasowych wyników genetycznych. Uważa, że fascynacja pomysłem „Ewy” i możliwościami badań molekularnych skutkowałą również bezkrytycyzmem. Według Templetona, znaczna część literatury genetycznej wspierającej model afrykańskiego zastąpienia obarczona jest różnorodnymi defektami: źle stawianymi hipotezami, lekceważeniem hipotez alternatywnych, skupianiem się na zgodności hipotez zamiast ich testowaniu, wykorzystywaniem nieinformacyjnych zestawów danych i stosowaniem tautologicznego dowodzenia. TEMPLETON (2007, str. 1517) konkluduje: „...Niemniej jednak, gdy danych genetycznych używa się do testowania hipotez zerowych, a nie do „dowodzenia”, że faworyzowana hipoteza jest „prawdziwa”, wgląd w problemy ewolucji człowieka i ich rozwiązywanie staje się możliwy”.

Genetyka znacznie poszerza możliwości zrozumienia ewolucji człowieka, ale niezbędna jest integracja danych genetycznych z danymi paleoantropologicznymi i archeologicznymi. Dzisiaj istnieją dwa punkty zgodne tych badań: wszyscy ludzie są blisko spokrewnieni, a Afryka jest kolebką ludzkości.

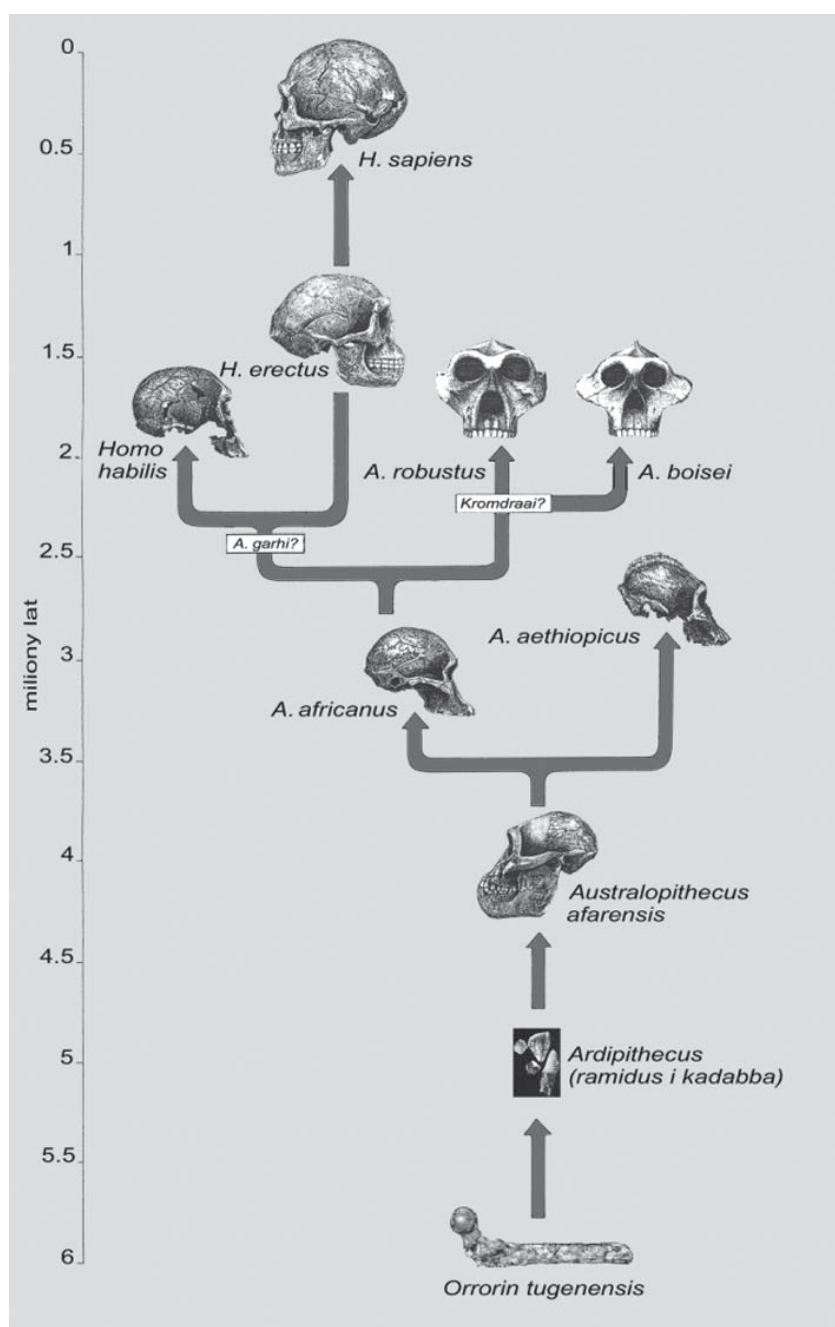
⁴Pochodzenie mtDNA od jednej kobiety nie oznacza, że cała populacja kiedykolwiek była zredukowana do jednego żeńskiego osobnika (biblijnej Ewy). W populacji zawsze żyło wiele kobiet, ale ponieważ mtDNA dziedziczy się jedynie po matce, inne kopie mtDNA „wypadały” z niej z przyczyn losowych (kiedy matki miały wyłącznie synów).

JAK WYGLĄDA DRZEWO RODOWE CZŁOWIEKA

Kopalne i molekularne dowody pozwalają obecnie na uzgodnienie poglądu, że 6–8 milionów lat temu, populacja wspólnego przodka rozdzieliła się na dwie linie ewolucyjne, z których jedna doprowadziła do człowieka, a druga – do szympansa. Paleoantropology różnie jednak postrzegają różnorodność gatunkową istot człowiekowatych żyjących niegdyś na świecie. Gdybyśmy popatrzyli na dwie skrajne wersje drzew rodowych hominidów, okazałoby się, że według jednych antropologów, w prezentowanych rekonstrukcjach ciągle brakuje gałęzi (mimo, że

wyróżnianych taksonów jest już ponad 20), według innych, opisanych gatunków jest zdecydowanie za dużo (ci wyróżniają ich znacznie mniej; patrz Ryc. 7). Rozstrzygnięcie, jak wyglądało drzewo rodowe człowieka i jego przodków, zależy bowiem nie tylko od liczby znalezisk i precyzji ich datowania, ale także od uzgodnienia poglądów na to, czym jest gatunek (ERESHEFSKY 1992, KASZYCKA 1996) – tak oczywista, zdawałoby się, kategoria systematyczna.

Powoływanie niektórych taksonów wczesnych hominidów może budzić wątpliwości



Ryc. 7. Jedno z możliwych drzew rodowych hominidów zamieszkujących niegdyś naszą planetę, w wersji proponowanej w tym artykule (ryc. K. A. Kaszycka).

– tylko w ciągu ostatnich kilkunastu lat ogłoszono, że odkryto aż pięć nowych gatunków istot człowiekowatych: trzy późnomioceniczne, jeden plioceniczny i jeden późnoplejstoceniczny. Wczesne gatunki hominidów, te sprzed pojawienia się *Homo*, na ogół (wątpliwymi taksonami są tu *Australopithecus bahrelghazali*, *Australopithecus anamensis* i *Kenyanthropus platyops*) wykazują szereg cech, które pozwalają wyróżnić je jako odrębne, czasem synchroniczne taksony. Wydaje się natomiast, że zdecydowanie za daleko poszło mnożenie nazw gatunkowych w obrębie samego rodzaju *Homo*. Zwolennicy powoływania nowych taksonów nie wyjaśniają, jakie to przyczyny powodować by miały tak częste specjacje w obrębie szeroko rozprzestrzenionego i obdarzonego kulturą rodzaju ludzkiego.

WOLPOFF i współaut. (1994a) twierdzą, że począwszy od oddzielenia się stadium naszego gatunku tradycyjnie nazywanego *Homo erectus*, ewolucja człowieka miała przebieg jednotorowy, tzn. w każdym momencie czasowym człowiekowate tworzyły już tylko jeden gatunek. Inni antropolodzy (np. TATTERSALL 2000) sugerują wielotorowość ewolucji, i to nie tylko na poziomie *Homo habilis* (z podziałem na *H./A. habilis* i *H./A. rudolfensis*), czy *Homo erectus* (dzieląc go na *H. erectus* i *H. ergaster*), ale również na poziomie *Homo sapiens* (dodatkowo wyodrębniając m.in. *H. antecessor*, *H. heidelbergensis*, *H. helmei*, *H. rhodesiensis*, *H. neanderthalensis*, czy – ostatnio – *H. floresiensis*), z czym trudno się zgodzić.

Należałoby zapewne przyznać rację BIELICKIEMU (2000), że ten nadmierny „splitting” wynika z pragnienia uwiecznienia się w piśmiennictwie, uzyskania rozgłosu w mediach, z chęci pozyskania sponsorów, nadużywania teorii specjacji, czy wreszcie lekceważenia zjawiska zmienności wewnątrzgatunkowej. Tak to już jest w paleontologii – medialnie znacznie lepiej się „sprzedaje” nowy gatu-

nek, niż kolejny osobnik znanego wcześniej gatunku, a stosunkowo łatwo jest wyróżnić inną kombinację cech morfologicznych w nowo znalezionym osobniku.

Na naszą historię rodową składają się przystosowawcze innowacje oraz migracje i, z całą pewnością, jest ona wynikiem szeregu rozgałęzień – specjacji. Fizyczne zmiany, które mogły oddziaływać jako czynniki ewolucji pochodzą z różnych źródeł. Mogły to być zmiany wynikające z tektoniki, jak na przykład powstanie Wielkiego Rowu Afrykańskiego – naturalnej bariery geograficznej (COPPENS 1994) oraz zmiany klimatyczne. Na poziomie australopiteków częste specjacje mogły być uzasadnione. W pliocenie (ok. 2,5 mln lat temu) udokumentowana jest zmiana pola magnetycznego Ziemi z biegunowości normalnej (Gauss) na odwróconą (Matuyama) oraz globalne ochłodzenie. Klimat z cieplejszego i wilgotnego zmieniał się na zimniejszy i suchszy, czego rezultatem była zmiana środowiska: ustępowanie lasów, tworzenie się bardziej otwartego środowiska (typu sawanny) i rozprzestrzenienie się traw. Analogicznie do flory, zmieniała się też fauna. Można zatem połączyć ewolucyjne wydarzenia u hominidów ze zmianami klimatycznymi – gdy zmienia się klimat, tempo specjacji i wymierania zwiększa się.

Nie widać natomiast uzasadnienia dla częstych specjacji na poziomie rodzaju *Homo*. Zmiany w obrębie *Homo* wynikają raczej z rozwoju ludzkiej kultury. Centralną wyróżniającą cechą ludzkiego zachowania jest unikatowa natura biokulturowa jako mechanizm kierujący naszym uczeniem, adaptacją i organizacją społeczną. Zmienność morfologiczna w linii *Homo erectus* – *Homo sapiens* jest duża, ale zmiany mogły zachodzić w obrębie pojedynczej linii ewolucyjnej; nie są to więc specjacje (kladogeneza), dla których uzasadnienia nikt nie potrafi podać, a jedynie zmiany anagenetyczne.

HUMAN ORIGINS AND EVOLUTION

Summary

Fossil and genetic evidence show that the history of bipedal primates (hominids) began approximately six million years ago. At that time in Africa lived a common ancestor, from which two evolutionary lineages arose and then diverged – one of these lineages led to us – *Homo sapiens*, and the other – to our most recent living relative – the chimpanzee. In this paper a review of the hominid fossils is presented – paleontological proofs of evolution, which were

lacking then to Darwin. Beginning with the earliest known hominids (including the Plio-Pleistocene australopithecines and *Ardipithecus*), I discuss the fossil record of the early representatives of the genus *Homo*, through archaic forms of humans (and their most recent representatives – the Neandertals), up to early anatomically modern *Homo sapiens*.

Paleoanthropologists differ in their perception and interpretation of hominid history – the phy-

logenetic tree, and the number of hominid species that should be included there. Some scholars distinguish as many as 23 hominid taxa; others only 10. Although anthropologists generally agree that in the Pliocene and early Pleistocene many species of early hominids can be distinguished, the nomenclature for the genus *Homo* has been a matter of consider-

able controversy. This paper favours the view that beginning with the origin of *Homo erectus*, human evolution proceeded along a single lineage, and that *Homo sapiens* appeared not as a result of speciation (cladogenesis), but as a continuation of *H. erectus* populations.

LITERATURA

- BIELICKI T., 2000. *Bardzo stronniczy pogląd na paleoantropologię*. Kosmos 49, 375–384.
- BRAIN C. K., 1981. *The Hunters or the Hunted? An Introduction to African Cave Taphonomy*. University of Chicago Press, Chicago.
- BRUNET M., GUY F., PILBEAM D., TAISSO MACKAYE H., LIKIUS A. i współaut., 2002. *A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa*. Nature 418, 145–152.
- CANN R. L., STONEKING M., WILSON A. C., 1987. *Mitochondrial DNA and human evolution*. Nature 325, 31–36.
- COON C. S., 1962. *The origin of races*. Knopf, New York.
- COPPENS Y., 1994. *East Side Story: początki rodzaju ludzkiego*. Świat Nauki 7, 62–69.
- DART R. A., 1925. *Australopithecus africanus: The man-ape of South Africa*. Nature 115, 195–199.
- DARWIN C., 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life* (pol. tłum. O powstawaniu gatunków drogą doboru naturalnego czyli o utrzymywaniu się doskonalszych ras w walce o byt).
- DARWIN C., 1871. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex* (pol. tłum. O pochodzeniu człowieka, 1959, PWRiL, Warszawa).
- ERESHEFSKY M. (red.), 1992. *The Units of Evolution. Essays on the Nature of Species*. Bradford Book, Cambridge, Mass.
- HAECKEL E., 1868. *Natürliche Schöpfungsgeschichte* (pol. tłum. Dzieje utworzenia przyrody, 1871, Lwów, nakładem Jana Czarneckiego).
- KASZYCKA K. A., 1996. *Koncepcje gatunku: Przegląd i ocena stosowalności do badań materiałów kopalnych*. Przegląd Antropologiczny 59, 19–29.
- KASZYCKA K. A., 2001. *A new graphic reconstruction of the type specimen of Australopithecus robustus from Kromdraai, South Africa – TM 1517*. S. Afr. J. Sci. 97, 404–409.
- KASZYCKA K. A., 2009. *Dymorfizm płciowy południowoafrykańskich australopiteków*. Wyd. Naukowe UAM, Poznań.
- LEAKEY L. S. B., TOBIAS P. V., NAPIER J. R., 1964. *A new species of the genus Homo from Olduvai Gorge*. Nature 202, 7–9.
- LOCKWOOD C. A., MENTER C. G., MOGGI-CECCHI J., KEYSER A. W., 2007. *Extended male growth in a fossil hominin species*. Science 318, 1443–1446.
- RELETHFORD J. H., 2001. *Absence of regional affinities of Neandertal DNA with living humans does not reject multiregional evolution*. Am. J. Phys. Anthropol. 115, 95–98.
- RELETHFORD J. H., 2008. *Genetic evidence and the modern human origins debate*. Heredity 100, 555–563.
- ROBINSON J. T., 1954. *The genera and species of the Australopithecinae*. Am. J. Phys. Anthropol. 12, 181–200.
- ROBINSON J. T., 1964. *Adaptive radiation in the Australopithecines and the origin of man*. [W] *African Ecology and Human Evolution*. HOWELL F. C., BOURLIÈRE F. (red.). Methuen, London, 385–416.
- Science, 2 October 2009, vol. 326, www.sciencemag.org/ardipithecus/
- SENUB B., PICKFORD M., GOMMERY D., MEIN P., CHEBOI K., COPPENS Y., 2001. *First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya)*. C. R. Acad. Sci. 332, 137–144.
- SERRE D., LANGANEY A., CHECH M., TESCHLER-NICOLA M., PAUNOVIC M., MENNECIER P., HOFREITER M., POSSNERT G., PÄÄBO S., 2004. *No evidence of Neandertal mtDNA contribution to early modern humans*. PLOS Biology 2, 313–317.
- SHREEVE J., 1998. *Zagadka neandertalczyka. W poszukiwaniu rodowodu współczesnego człowieka*. Prószyński i S-ka, Warszawa.
- SMITH F. H., JANKOVIĆ I., KARAVANIĆ I., 2005. *The assimilation model, modern human origins in Europe, and the extinction of the Neandertals*. Quarterly Intern. 137, 7–19.
- STRINGER C. B., ANDREWS P., 1988. *The origin of modern humans*. Science 239, 1263–1268.
- STRINGER C. B., MCKIE R., 1999. *Afrykański exodus. Pochodzenie człowieka współczesnego*. Prószyński i S-ka, Warszawa.
- TATTERSALL I., 2000. *Nie zawsze byliśmy sami*. Świat Nauki 4, 26–32.
- TEMPLETON A. R., 1993. *The “Eve” hypothesis: A genetic critique and reanalysis*. Am. Anthropol. 95, 51–72.
- TEMPLETON A. R., 2005. *Haplotype trees and modern human origins*. Yearb. Phys. Anthropol. 48, 33–59.
- TEMPLETON A. R., 2007. *Genetics and recent human evolution*. Evolution 61, 1507–1519.
- THORNE A. G., WOLPOFF M. H., 1992. *Policentryczna ewolucja człowieka*. Świat Nauki 6, 31–37.
- TOBIAS P. V., 1991. *The Skulls, Endocasts and Teeth of Homo habilis. Olduvai Gorge, Volume IV*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- WIEDENREICH F., 1943. *The skull of Sinanthropus pekinensis: A comparative study on a primitive hominid skull*. Palaeontol. Sinica, New Series D, no. 10, Geological Survey of China.
- WHITE T. D., SUWA G., ASFAW B., 1996. *Ardipithecus ramidus, a root species for Australopithecus*. Proc. Colloq. XIII Intern. Congress of Prehistoric and Protohistoric Sci., Forlì, Italy, 15–23.
- WILSON A. C., CANN R. L., 1992. *Afrykański rodowód ludzkości*. Świat Nauki 6, 24–30.
- WOLPOFF M. H., 1999. *Paleoanthropology* (Wyd. II). McGraw-Hill, Boston.
- WOLPOFF M. H., SPUHLER J. N., SMITH F. H., RADOVICIC J., POPE G., FRAYER D. W., ECKHART R., CLARK G., 1988. *Modern human origins*. Science 241, 772–773.
- WOLPOFF M. H., THORNE A. G., JELINEK J., YINYUN Z., 1994a. *The case for sinking Homo erectus. 100 years of Pithecanthropus is enough!* Cour. Forsch.-Institut Senckenberg 171, 341–361.
- WOLPOFF M. H., THORNE A. G., SMITH F. H., FRAYER D. W., POPE G. G., 1994b. *Multiregional evolution: A world-wide source for modern human populations*. [W] *Origins of Anatomically Modern*

- Humans*. NITECKI M. H., NITECKI D. V. (red.), Plenum Press, New York, 175-199.
- WOLPOFF M. H., HAWKS J., CASPARI R., 2000. *Multiregional, not multiple origins*. Am. J. Phys. Anthropol. 112, 129-136.
- WOLPOFF M. H., SENUT B., PICKFORD M., HAWKS J., 2002. *Sahelanthropus or 'Sahelpithecus'?* Nature 419, 581-582.
- WOOD B. A., 1991. *Hominid cranial remains from Koobi Fora. Koobi Fora Research Project, Volume IV*. Clarendon Press, Oxford.
- WOOD B. A., COLLARD M., 1999. *The human genus*. Science 284, 65-71.