

# Zróznicowanie plio-plejstocenckich *Hominidae* III. Konsekwencje taksonomiczne i antropogenetyczne

*Katarzyna Kaszycka*

DIFFERENTIATION OF PLIO-PLEISTOCENE HOMINIDS. III. TAXONOMIC AND ANTHROPOGENETIC CONSEQUENCES. The paper discusses the taxonomic conceptions of Australopithecines existing in the literature. In particular it analyses the justness of multi-species hypothesis versus the single-species one. The author favours the conception of two lineages.

Kiedy już całkiem prawdopodobne wydają się odpowiedzi na pytania: które istoty uznać należy za najstarszych przedstawicieli rodziny *Hominidae*, w jakim czasie żyły, gdzie się pojawiły i z jakiej grupy kopalnych naczelnych się wykształciły, kiedy zostały przedstawione [KASZYCKA 1984, 1985] współczesne poglądy na temat ich charakterystyki, a materiały kopalne świadczą o dużym zróżnicowaniu form, nasuwa się jeszcze jedno podstawowe pytanie - jakie konsekwencje taksonomiczne i antropogenetyczne płyną z takiego zróżnicowania. Na ten temat oczywiście było wiele różnych koncepcji i dlatego w przedstawianej obecnie trzeciej (i ostatniej) części pracy zajęłam się zebraniem poszczególnych interpretacji i przedstawieniem wszelkich argumentów przemawiających za i przeciw nim.

Institut Antropologii UAM  
ul. Fredry 10, 61-701 Poznań

## Koncepcje wielogatunkowości

**Robert Broom: mnożenie nazewnictwa**

W miarę narastania w latach 1936-1950 liczby znalezisk australopiteków, mnożyły się nadawane im przez odkrywców nowe nazwy systematyczne. W rezultacie, w samej tylko Afryce Południowej wyróżniono cztery rodzaje i sześć różnych gatunków plio-plejstocenckich hominidów: *Australopithecus africanus* (Taung), *Australopithecus prometheus* (Makapan-sgat), *Plesianthropus transvaalensis* (Sterkfontein), *Paranthropus robustus* (Kromdraai), *Paranthropus crassidens* (Swartkrans) i *Telanthropus capensis* (Swartkrans). Do tego taksonomicznego rozdrobnienia w obrębie australopiteków przyczynił się w głównej mierze R. Broom.

Na podstawie fragmentów kości pięciu osobników (!), o numerach katalogowych podanych poniżej, wyodrębnił aż trzy nowe rodzaje i cztery gatunki (dane wg MANNA [1975]):

1) Znalezione w 1936 roku fragmenty jednego osobnika o dwóch numerach katalogowych: TM (STS) 1511 (złamana szczęka z prawymi zębami P<sup>4</sup> - M<sup>3</sup> i lewymi P<sup>3</sup> - M<sup>2</sup>, fragment kości potylicznej) i STS 60 (prawie kompletny odlew mózgu) zostały oznaczone jako *Australopithecus transvaalensis*, później przemianowane na *Plesianthropus transvaalensis*.

2) W 1938 roku osobnik TM 1517 (części czaszki z lewymi zębami P<sup>3</sup> - M<sup>2</sup>, żuchwa, fragmenty kości postkranialnych) na podstawie większych trzonowców, dużej żuchwy i bardzo płaskiej części twarzowej czaszki został oznaczony jako *Paranthropus robustus*.

3) W 1948 roku kolejny jeden osobnik, tym razem o czterech numerach katalogowych: SK 2, SK 3, SK 4 (górne zęby) i SK 6 (duży fragment żuchwy z lewymi zębami M<sub>1</sub> - M<sub>3</sub>) na podstawie zębów o 50% większych niż u *Paranthropus robustus*, został oznaczony jako *Paranthropus crassidens*.

4) Znalezione w 1950 roku dwa osobniki, jeden o numerze katalogowym SK 15 (cały trzon żuchwy z zębami M<sub>2</sub> - M<sub>3</sub> po stronie prawej i M<sub>1</sub> - M<sub>3</sub> po stronie lewej), drugi o trzech numerach: SK 45 (fragment prawej części trzonu żuchwy i dwa trzonowce), SK 80 (fragment szczęki) oraz SK 847 (połamana czaszka bez kości skroniowych) na podstawie zębów przypominających zęby *Homo erectus*, zostały oznaczone jako *Telanthropus capensis*.

Jak wskazują T. BIELICKI i A. WANKE [1965], za pomocą odpowiednio drobiazgowej analizy morfologicznej nietrudno jest wykazać, że każde znalezisko ma jakies

cechy swoiste, a jeśli w ślad za stwierdzeniem takich różnic idzie zawsze w parze nadawanie nowej nazwy systematycznej - jest to dowodem niedostrzegania faktu, że istnieją co najmniej cztery kategorie zmienności morfologicznej o charakterze wewnątrzgatunkowym: wiek, dymorfizm płciowy, polimorfizm i politypowość. Każdy z tych rodzajów zmienności może prowadzić do doszukiwania się różnic gatunkowych tam, gdzie w rzeczywistości wcale ich nie było. Poza tym, jak dalej stwierdzają cytowani autorzy, natrafienie na dwie takie czaszki kopalnych przedstawicieli jednego gatunku, które na kilkadziesiąt rozpatrywanych cech wykażą w kilku wyraźne różnice, jest zdarzeniem znacznie bardziej prawdopodobnym, niż trafienie na dwa egzemplarze czaszek nie różniących się od siebie niczym. W świetle powyższych uwag podstawy nazewnictwa Brooma wydają się wątpliwe, a kiedy jeszcze dodamy, że opisane wyżej znaleziska są bardzo niekompletne, z dużą dozą pewności możemy odrzucić proponowaną przez Brooma systematykę jako bezzasadną (patrz tabela 1).

### Louis, Mary i Richard Leakey: pomyłki interpretacyjne i fluktuacja poglądów

Z punktu widzenia chronologii pojawiających się koncepcji, po omówieniu propozycji R. Brooma winniśmy zapoznać się z hipotezą J. Robinsona. Jednak z powodu bezpodstawnego nadawania nowych nazw systematycznych, istotnych pomyłek interpretacyjnych i fluktuacji taksonomicznych poglądów rodziny Leakey, ich właśnie koncepcje zostaną omówione w tym miejscu.

Mary Leakey w 1959 roku znalazła w Afryce Wschodniej (Olduvai) czaszkę kopalnego hominida, która została ozna-

Tabela 1. Oznaczenia wieku [MANN 1975] i płci [WOLPOFF 1976] dla pięciu "diagnostycznych" wg Brooma osobników

| Nr katalogowy           | Wyróżniony przez Brooma gatunek      | Wiek (w latach) | Płeć      |
|-------------------------|--------------------------------------|-----------------|-----------|
| TM (STS) 1511 i STS 60  | <i>Plesianthropus transvaalensis</i> | 22 ± 2          | męska     |
| TM 1517                 | <i>Paranthropus robustus</i>         | 20 ± 1          | żeńską    |
| SK 6, SK 2, SK 3 i SK 4 | <i>Paranthropus crassidens</i>       | 15 ± 1          | —         |
| SK 45, SK 80 i SK 847   | <i>Telanthropus capensis</i>         | 34 ± 3          | żeńską(?) |
| SK 15                   | <i>Telanthropus capensis</i>         | 23 ± 3          | —         |

czona numerem katalogowym OH 5. Jak pisał L. LEAKEY [1959], pod pewnymi względami przypominała ona czaszkę parantropa (na przykład obecność grzebienia strzałkowego, względnie prosta przednia krawędź zębodołów, mała wielkość klów i siekaczy w porównaniu z tylnym uzębieniem, płaskość twarzy), a pod innymi - australopiteka (np. wysokość sklepienia czaszki, głębsze podniebienie, redukcja górnych trzecich trzonowców). W odkrytej czaszce dopatruje się dwudziestu cech specyficznych, które miałyby różnić ją od australopiteka i parantropa znacznie bardziej, niż te dwa rodzaje różnią się między sobą [L. LEAKEY 1959], wyróżnia więc jeszcze jeden nowy rodzaj i gatunek - *Zinjanthropus boisei*. Propozycja taksonomiczna Leakeya okazała się błędna. Zinjanthrop nie tylko został zaliczony do rodzaju *Australopithecus*, ale nawet jego odrębność gatunkowa bywa kwestionowana i część autorów stosuje dlań nazwę *A. boisei*, a część *A. robustus* (spotyka się również zapis: *A. robustus* - *boisei*). W niektórych cechach (np. w większej krzywiznie podniebienia, dłuższych wyrostkach sutkowatych i innym ukształtowaniu kości jarzmowych) Leakey dopatrywał się u zinjanthropo wyraźniejszego niż w przypad-

ku australopiteków nawiązania do morfologii czaszki ludzkiej. W referacie wygłoszonym w listopadzie 1959 roku na sympozjum w Chicago stwierdził, że *Zinjanthropus* stoi w bezpośredniej linii ewolucyjnej wiodącej do współczesnego człowieka (za: [BIELICKI, WANKE 1965]), natomiast południowo-afrykańskie australopiteki stanowią tylko boczne odgałęzienie ewolucji.

W 1960 roku Louis i Mary Leakey znaleźli, w warstwie leżącej około 50 centymetrów poniżej poziomu zinjanthropo, szczątki innej formy hominida (OH 7). Chociaż osobnik ten (12-letni) miał dużo większe kości ciemieniowe niż OH 5, Leakey stwierdził tylko, że reprezentuje on hominida z większą pojemnością czaszki [L. LEAKEY 1961a]. Miał to być bezpośredni przodek zinjanthropo i dlatego odkrywcy nazwali go *pre-Zinjanthropus* [TOBIAS 1964]. Jeszcze w tym samym roku jednak, na podstawie porównania zębów, Leakey dochodzi do wniosku, że jego młody osobnik to nie australopitek, ale bardzo prymitywny przodek *Homo* [L. LEAKEY 1961b]. W 1964 roku, po odkryciu w Olduvai dalszych szczątków podobnego typu hominidów (OH 4, OH 6, OH 8, OH 13), L. LEAKEY, P. TOBIAS i J. NAPIER [1964]

wystąpili z tezą o przynależności ich razem ze szczątkami OH 7 do nowego gatunku - *Homo habilis*. Na podstawie fragmentów kostnych wyżej wymienionych osobników autorzy ci przedstawili zestaw cech charakterystycznych nowego gatunku. Były to między innymi: mały trzon żuchwy (poniżej zakresu australopiteków), mniejsze niż u australopiteków, lecz większe niż u *Homo erectus* zęby, charakterystyczne mezio-dystalne wydłużenie i labio-lingwalne zwężenie zębów trzonowych (P i M), obojczyk podobny do obojczyka *Homo sapiens*, charakterystyczna morfologia kości potylicznej, objętość mózgu większa niż u *A. africanus*, ale mniejsza niż u *H. erectus*. Narzędzia z Olduvai byłyby zatem dziełem *Homo habilis*, a nie zinjantropa (jak pierwotnie sugerował Leakey). W 1966 roku Louis Leakey oznajmił, że morfologiczna struktura czaszki *Homo habilis* dostarcza silnego poparcia dla poglądu, że był on właśnie (a nie *Homo erectus*) przodkiem *Homo sapiens*. Według LEAKEY'A [1966] australopiteki reprezentują przodków *Homo erectus*, który wymarł bezpotomnie.

Syn Louisa - Richard Leakey do 1972 roku uważał, że w rejonie Jeziora Turkana, gdzie prowadził badania, występował tylko jeden gatunek hominidów. Ponieważ w Koobi Fora, w przeciwieństwie do stanowisk południowo-afrykańskich, masywną czaszkę KNM-ER 406 odkryto w bezpośrednim sąsiedztwie gracjalnych ER 407 i ER 732, R. LEAKEY [1971, 1972] stwierdził, że masywnych hominidów nie należy wyodrębniać gatunkowo od gracjalnych. Osobniki ER 407 i ER 732 to tylko żeńska forma *A. robustus - boisei*. W 1974 roku, po odnalezieniu dobrze zachowanej czaszki KNM-ER 1813, twierdzenie to zrewidował. Czaszka ta za bardzo różniła się od czaszek *A. robustus - boisei*, by stanowić

tylko jego żeńską wersję. Swym ludzkim użębieniem przypominała raczej *Homo habilis*, ale z powodu zbyt małej pojemności czaszki (około 500 cm<sup>3</sup>) R. LEAKEY [1974, 1976] uznał ją za reprezentanta *A. africanus*. Rewizja ta sugerowała, że wspomnianego poprzednio osobnika ER 732 te można uważać za inny gatunek hominidów niż osobnika ER 406. Sumując, od 1974 do 1976 roku Leakey dopuszczał występowanie trzech gatunków wczesnych hominidów w rejonie Jeziora Turkana.

Od 1976 roku Richard Leakey pisze już o dwóch gatunkach [LEAKEY, WALKER 1976; WALKER, LEAKEY 1978; R. LEAKEY 1982]: *A. robustus - boisei* i *Homo habilis* przy czym osobniki poprzednio oznaczone jako *A. africanus* (ER 407 i ER 732) należą do uznanych za osobniki żeńskie *A. robustus - boisei*, a osobnik ER 1813, ze względu na podobieństwo do OH 13, zakwalifikowany został jako *Homo habilis*. Różne również były zdania R. Leakeya na temat posługiwania się i wytwarzania przez australopiteki narzędzi. Najpierw twierdził [WALKER, LEAKEY 1978], że tylko *A. robustus* nie posługiwał się narzędziami, a w 4 lata później pisze już, że żaden gatunek australopiteków nie umiał wytwarzać narzędzi [LEAKEY 1982].

Po odkryciach w latach siedemdziesiątych na stanowisku Hadar (Etiopia) nowego typu australopiteków i z powodu wielkiego ich podobieństwa do znalezisk M. Leakey z Laetoli (Tanzania), D. Johanson wyodrębnił gatunek *Australopithecus afarensis*. Mary i Richard Leakey oraz A. Walker twierdzą [A new history of Man 1979], że nie tylko ich znaleziska nie reprezentują tej samej populacji co osobniki z Hadar, lecz także, że wśród osobników afarskich różnice morfologiczne są zbyt duże, by można było tłumaczyć je wszystkie dymorfizmem płciowym. M.

LEAKEY [1981] raczej sugeruje, że hominidy z Hadar przypuszczalnie należą do dwóch gatunków.

### John Robinson: dwa rodzaje australopiteków

Pierwsze opracowania materiału kopalnego południowo-afrykańskich hominidów mówiły o występowaniu sześciu odrębnych

gatunków (R. Broom). Dopiero w 1954 roku J. Robinson pierwszy przedstawił hipotezę, że zmienność z pięciu stanowisk może uzasadniać istnienie dwu odrębnych grup: pierwszej obejmującej Taung, Sterkfontein i Makapansgat, a drugiej - Kromdraai i Swartkrans. Pierwsza to *Australopithecus africanus*, druga - *Paranthropus robustus* (nazwana od pierwszego znaleziska z Kromdraai).

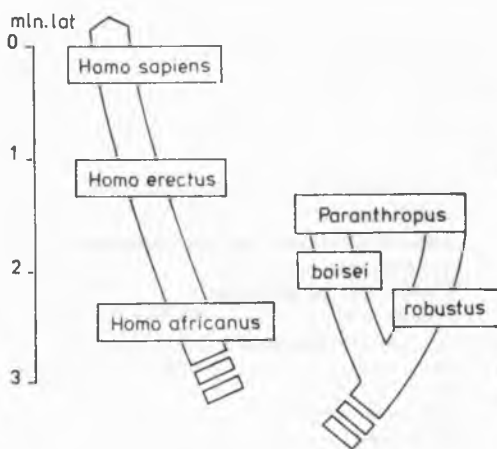
Tabela 2. Wykaz cech, na których oparł się ROBINSON [1963, 1967, 1968] uzasadniając rozdział południowo-afrykańskich australopiteków na dwa (odseparowane na poziomie rodzajowym) taksony

|    | <i>Paranthropus</i>   | <i>Australopithecus</i>  |
|----|---|--|
| 1  | Roślinożerny  | Wszystkożerny  |
| 2  | Pojemność czaszki 450-550 cm <sup>3</sup>   | Pojemność czaszki taka sama (przy mniejszych rozmiarach ciała)   |
| 3  | Brak czoła  | Wyraźne czoło, ale spłaszczone   |
| 4  | Wskaźnik wysokości nadoczołowej = 50  | Wskaźnik = 61  |
| 5  | Twarz płaska, lub wklęsła   | Twarz umiarkowanie płaska  |
| 6  | Dobrze rozwinięta <i>fossa prenasalis</i>   | Słaba <i>fossa prenasalis</i> , raczej ostry brzeg otworu nosowego   |
| 7  | Łuki jarzmowe silnie rozwinięte   | Łuki średnio rozwinięte  |
| 8  | Duży dół skroniowy  | Dół skroniowy umiarkowany  |
| 9  | Podniebienie głębsze z tyłu niż z przodu  | Podniebienie równomierne głębokie  |
| 10 | Boczna blaszka wyrostka skrzydłowego kości klinowej silnie rozwinięta i duża  | Blaszka względnie mała   |
| 11 | Grzebienie strzałkowe obecne u obu płci   | Brak grzebieni chociaż, wyjątkowo zdarzają się   |
| 12 | Wewnętrzny kontur łuku zębowego żuchwy V-kształtny  | Kontur łuku taki sam   |
| 13 | Pionowa i wysoka gałąź żuchwy   | Gałąź zwykle pochylona ku tyłowi i umiarkowanie wysoka   |
| 14 | Zwarty łuk zębowy bez diastemy  | Łuk zębowy taki sam  |
| 15 | Zęby przednie bardzo małe, względem pozakłowego uzębienia   | Przednie i tylne zęby proporcjonalne   |
| 16 | Małe kły  | Kły średniej wielkości   |
| 17 | Całkowita molaryzacja mlecznego M <sub>1</sub> mezialny dołek zlokalizowany centralnie i ograniczony z przodu przez wał brzożny | Niecałkowita molaryzacja mlecznego M <sub>1</sub> , dołek mezialny przesunięty dojęzykowo a wał brzożny słabo rozwinięty |
| 18 | Przednie zębodoły szczęki leżą prawie w prostej linii   | Zębodoły układają się w parabolę   |
| 19 | Słaby rozwój kultury  | Rozwój kultury taki sam  |
| 20 | Ściągną tylnej grupy mięśni uda mają długie ramię siły; większe przystosowanie do siły niż do szybkości                         | Ściągną posiadają krótkie ramię siły; większe przystosowanie do szybkości niż siły                                       |
| 21 | Bardziej wilgotne środowisko życia  | Środowisko życia suchsze   |

Aby wyjaśnić systemowe różnice, które wg Robinsona różniły obydwa taksony, została zaproponowana hipoteza odmiennych diet. Z początku autor ten sądził, że żaden z dwóch taksonów nie daje początku późniejszym hominidom, później stwierdził, że przodkiem *Homo erectus* jest *Australopithecus africanus*, wobec czego zaproponował dla tej formy nazwę *Homo africanus* [WOLPOFF 1971, 1973].

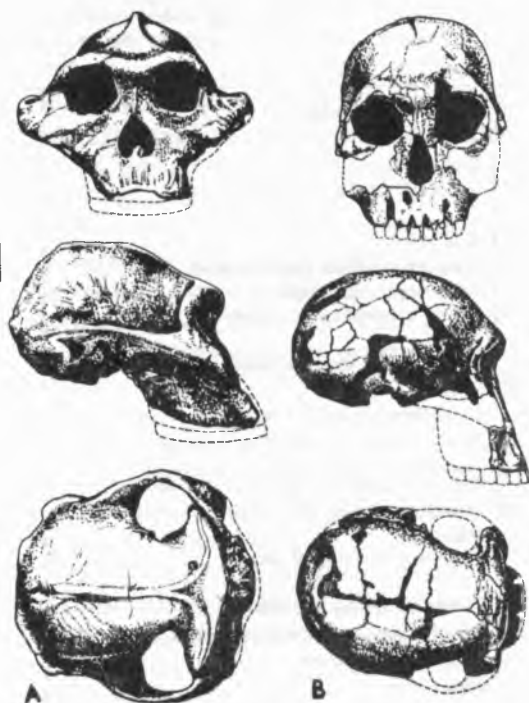
### *Homo habilis*: hipoteza dwóch linii rodowych

Jak już wspomniano, w 1964 roku, po odkryciach w wąwozie Olduvai, L. Leakey, P. Tobias i J. Napier wystąpili z tezą o istnieniu *Homo habilis*. Potwierdzeniem jej słuszności były odkrycia 1972 roku z okolicy Jeziora Turkana, gdzie również w bezpośrednim sąsiedztwie *A. robustus-boisei* znaleziono dalsze szczątki tego samego typu hominidów (patrz rys. 2).



Rys. 1. Schemat ewolucji hominidów przedstawiony przez J. Robinsona w 1972 roku (za: PILBEAM, GOULD [1974])

Niezależnie od tego, czy sugestia Robinsona o odmiennych ekologicznych przystosowaniach dwóch taksonów (masywne wyspecjalizowane w pokarmie roślinnym, gracylne jadły mięso) była akceptowana, czy też odrzucana, zarzucano mu bezpodstawność rodzajowego odseparowania hominidów. Zwolennicy koncepcji jednego gatunku (przede wszystkim WOLPOFF i BRACE [1975]) krytykowali Robinsona twierdząc, że wyjaśnienie różnic australopiteki i parantropa leży w terminach allometrii, a nie wynika z różnych kierunków adaptacji.



Rys. 2. Znalezione nad Jeziorem Turkana czaszki: A - *Australopithecus robustus-boisei* KNM-ER 406 i B - *Homo habilis* KNM-ER 1470

Wywiązała się dyskusja, czy nowy takson rzeczywiście jest innym gatunkiem, a nawet rodzajem, niż australopiteki i gdzie go umieścić w linii rodowej człowieka. Zanim odkryto *H. habilis*, za przodka *Homo*

*erectus* uważano *A. africanus*, natomiast *A. robustus* przedstawiano jako ślepe odgałęzienie drzewa rodowego człowieka. M. WOLPOFF [1976] i C. BRACE [1972] nie zgadzali się z tą opinią twierdząc, że wszystkie plio-plejstocenijskie hominidy należą do jednego gatunku, a ich duża różnorodność jest spowodowana dymorfizmem płciowym i indywidualną zmiennością.

Z pojawieniem się w systematyce człowiekowatych gatunku *Homo habilis* rozgorzała dyskusja również na temat liczby gatunków wczesnych hominidów. Jak wskazują D. PILBEAM i M. ZWELL [1972], z powodu arbitralności granic między czasowo kolejnymi gatunkami, zasadniczy argument obraca się nie wokół liczby gatunków australopiteków, ale liczby rodowodów. Chociaż wyróżnia się cztery gatunki tych hominidów (*A. africanus*, *A. robustus*, *H. habilis*, czwarty wg Pilbeama i Zwella to *A. boisei*; w tej pracy *A. robustus - boisei*), to tylko dwie linie rodowe. Podstawowe pytanie odnosi się więc do tego, ile genetycznie odmiennych gatunków współwystępowało ze sobą.

Jak wskazują wyżej wymienieni autorzy, zanim określi się liczbę linii filetycznych, trzeba rozważyć dwa aspekty problemu: stratyografię (datowanie znalezisk) oraz dymorfizm płciowy. W przypadku modelu dwurodowego, jeśli jeden lub oba gatunki są silnie dymorficzne pod względem rozmiarów, mogą być problemy z grupowaniem okazów (np. samce, tj. większe osobniki mniejszej linii rodowej mogą pokrywać się rozmiarami z samicami, tj. mniejszymi osobnikami większej linii, jak stwierdzono w przypadku dwóch gatunków makaków). Pomimo tych trudności jest możliwe, jak podają Pilbeam i Zwell, stwierdzenie, która z dwu hipotez: jedno-, lub dwurodowa jest prawdziwa. W tym celu autorzy przeanalizowali pomiary zębów żyjących

prymatów i człowieka współczesnego, ze zwróceniem szczególnej uwagi na goryla, u którego dymorfizm płciowy jest największy.

Jak już wspomniano w poprzedniej części pracy [KASZYCKA 1985], u gatunków dymorficznych płciowo (np. goryl, szympan, orangutan, pawian, makak), rozkład wielkości kłów (również  $P^3$ ) jest dwumodalny. Pozostałe zęby mają rozkłady jednomodalne, tak więc nie dają one żadnej informacji czy gatunki są dymorficzne płciowo, czy nie. U wyżej wymienionych gatunków sama wielkość kłów jest zwykle wystarczająca do odróżnienia samic od samców. Jest to spowodowane faktem, że różnica w rozmiarach kłów między samcem a samicą jest dużo większa niż 2 odchylenia standardowe (faktycznie często przewyższa 4). W ten sposób stopień pokrywania się wyników samców i samic jest minimalny, a rozkład jest w najwyższym stopniu dwumodalny.

Różnice płci manifestują się nie tylko przez dwumodalny rozkład, ale również przez miarę zmienności w puli osobników męskich i żeńskich. Podczas gdy współczynnik zmienności zębów, których rozkłady pokrywają się u obu płci, jest tylko nieznacznie większy dla połączonych grup płci niż dla każdej z osobna (tabela 3), kły u gatunków wysoce dymorficznych mają współczynnik zmienności dla całej puli osobników dwa razy większy niż w przypadku samców lub samic oddzielnie (tabela 4).

Powołując się na swoje badania żyjących prymatów, PILBEAM i ZWELL [1972] stwierdzają, że dymorficzne płciowo gatunki kopalne powinny wykazywać następującą kombinację charakterystyk zębowych:

- pozakłowe uzębienie powinno dawać ciągle, w przybliżeniu Gaussowski rozkład,

Tabela 3. Współczynniki zmienności długości  $M^1$  u samców i w całej puli osobników (samce i samice), gatunków wykazujących dymorfizm ciężaru ciała [PILBEAM, ZWELL 1972]

| Gatunek                         | Ciężar ciała samice/samce (%) | Współczynniki zmienności samców | Współczynniki zmienności całej puli osobników ( $\bar{\sigma}$ i $\bar{\sigma}$ ) |
|---------------------------------|-------------------------------|---------------------------------|---|
| <i>Papio cynocephalus</i>       | 50                            | 4,4                             | 5,1   |
| <i>Pongo pygmaeus</i>           | 55                            | 8,0                             | 8,6   |
| <i>Gorilla g. gorilla</i>       | 60                            | 4,0                             | 4,8   |
| <i>Cercopithecus ascanius</i>   | 70                            | 4,9                             | 5,8   |
| <i>Pan troglodytes</i>          | 85                            | 5,8                             | 5,4   |
| <i>Symphalangus syndactylus</i> | 90                            | 4,5                             | 3,9   |
| <i>Homo sapiens</i>             | 90                            |                                 | 12,6  |
| <i>Hylobates agilis</i>         | 95                            | 5,9                             | 5,0   |

Tabela 4. Współczynniki zmienności długości  $\bar{C}$  u poszczególnych płci i w całej puli osobników ( $\bar{\sigma}$  i  $\bar{\sigma}$ ), gatunków wykazujących dymorfizm ciężaru ciała [PILBEAM, ZWELL 1972]

| Gatunek                         | Ciężar ciała samice/samce (%) | Współczynniki zmienności samców | Współczynniki zmienności samic | Współczynniki zmienności całej puli osobników |
|---------------------------------|-------------------------------|---------------------------------|--------------------------------|---|
| <i>Papio cynocephalus</i>       | 50                            | 8,5                             | 6,6                            | 19,2  |
| <i>Pongo pygmaeus</i>           | 55                            | 7,4                             | 8,8                            | 14,5  |
| <i>Gorilla g. gorilla</i>       | 60                            | 7,7                             | 6,9                            | 18,3  |
| <i>Macaca nemestrina</i>        | 65                            | 9,2                             | 8,4                            | 28,0  |
| <i>Pan troglodytes</i>          | 85                            | 9,8                             | 4,8                            | 11,9  |
| <i>Symphalangus syndactylus</i> | 90                            | 8,9                             | 6,8                            | 10,1  |
| <i>Homo sapiens</i>             | 90                            |                                 |                                | 8,8   |
| <i>Hylobates agilis</i>         | 95                            | 4,6                             | 5,1                            | 5,1   |

ze zmiennością niewiele większą niż u niedymorficznych płciowo gatunków;  
- pomiary kłów powinny dawać wyraźne dwumodalny rozkład, z o wiele większą zmiennością.

Jeśli nie są spełnione oba te warunki, nie można udowodnić dymorfizmu płciowego i nie można tym dymorfizmem wyjaśnić dużej zmienności. W przypadku

współczesnego człowieka rozmiary kłów zachodzą na siebie u obu płci, podobnie jak wszystkich innych zębów. Tak więc drugie ze wspomnianych wyżej kryteriów nie jest spełnione i powinniśmy oczekiwać małego stopnia dymorfizmu, co rzeczywiście ma miejsce. Jednak z innych powodów, jak piszą Pilbeam i Zwell, uzębienie *Homo sapiens* wykazuje wysoką zmienność.

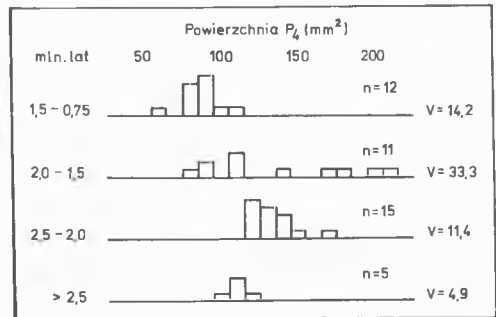


Badajc zmiennoœæ wczesnych hominidów moŸna przechyliæ szalê na korzyœæ hipotezy pojedynczego gatunku, kiedy bœdziemy porównywaæ australopiteki nie z gatunkami dymorficznymi plciowo, ale z takimi, u których zmiennoœæ uŸebienia jest najwiêksza (*H. sapiens*). Wynika z tego, Ÿe wpraw na leŸy ustaliæ najlepsze wzorce do porównania. JeŸeli prawdziwa jest hipoteza dwu rodowodów, nie otrzymamy prawidlowych wyników, jeœli material z obu linii rozwojowych i kilku okresów połączy siê w jednã "próbê". Nie bœdzie ona miała biologicznej waŸnoœci i taka nierozrózniona pula moŸe dobrze wykazywaæ ciãgloœæ i zachodzãcy na siebie wzór zmiennoœci. Tã drogã "próba" moŸe wykazywaæ podobieñstwo (rzekome) do rozkადów u pojedynczych gatunków. Z tych wlaœnie powodów Pilbeam i Zwell podzielili material kopalny na wyraŸne przedziały czasowe z dokladnoœciã do 0,5 mln. lat:

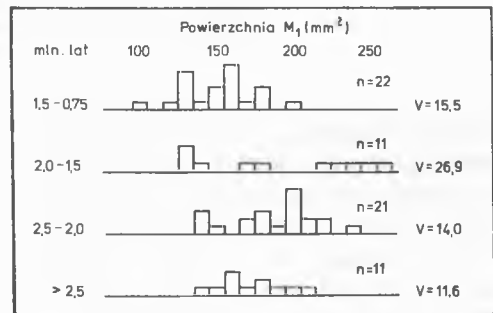
- ponad 2,5 mln. lat: Sterkfontein, Makapansgat, Lothagam, Omo - formacja Usno i Shungura poniŸej tufu C;
- 2,5-2,0 mln. lat: Kromdraai, Swartkrans, Omo - formacja Shungura miêdzy tufami C i F;
- 2,0-1,5 mln. lat: Olduvai, Jezioro Turkana, Omo - formacja Shungura powyŸej tufu F, Peninj;
- 1,5-0,75 mln. lat: przedział ten reprezentuje *Homo erectus*.

Na rysunkach 3, 4 i 5 pokazano rozkადy pomiarów zêbów plio-plejstocœnskich hominidów w podanych przedziałach czasu. MoŸna zauwaŸyæ, Ÿe wspólczynnik zmiennoœci ( $V$ ) roœnã z biegiem czasu

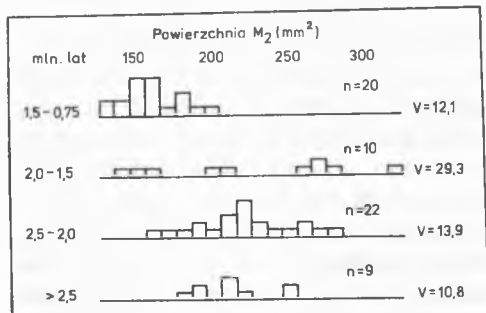
Rys. 5. Histogramy powierzchni  $M_2$  u wczesnych hominidów, w podanych przedziałach czasu. Wspólczynnik zmiennoœci  $V$  dla *Homo sapiens* = 15,7 [PILBEAM, ZWELL 1972]

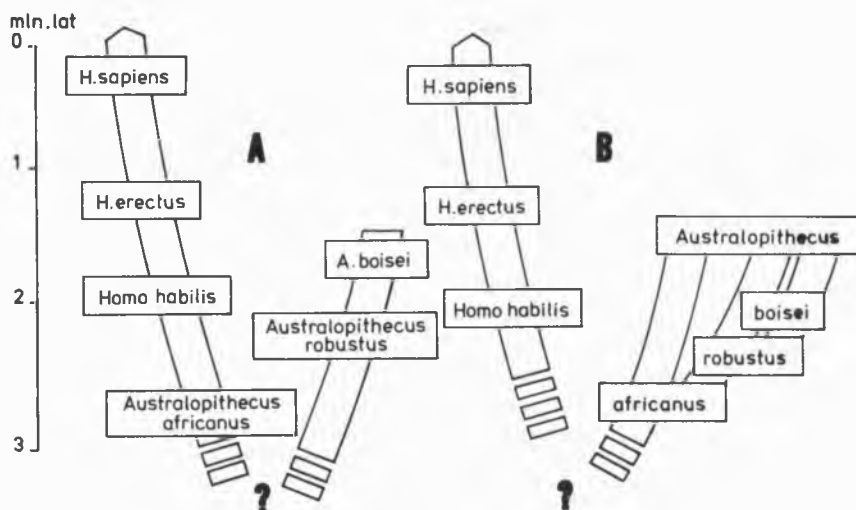


Rys. 3. Histogramy powierzchni  $P_4$  (długość x szerokość) u wczesnych hominidów, w podanych przedziałach czasu. Wspólczynnik zmiennoœci  $V$  dla *Homo Sapiens* = 18,4 [PILBEAM, ZWELL 1972]



Rys. 4. Histogramy powierzchni  $M_1$  u wczesnych hominidów, w podanych przedziałach czasu. Wspólczynnik zmiennoœci  $V$  dla *Homo sapiens* = 12,6 [PILBEAM, ZWELL 1972]





Rys. 6. Dwie wersje ewolucji hominidów przedstawione przez Pilbeama:

A - *A. africanus* - przodek tylko *H. habilis* [PILBEAM, ZWELL 1972]

B - *A. africanus* - przodek australopiteków masywnych, ale przypuszczalnie również wspólny przodek obu linii rozwojowych [PILBEAM, GOULD 1974]

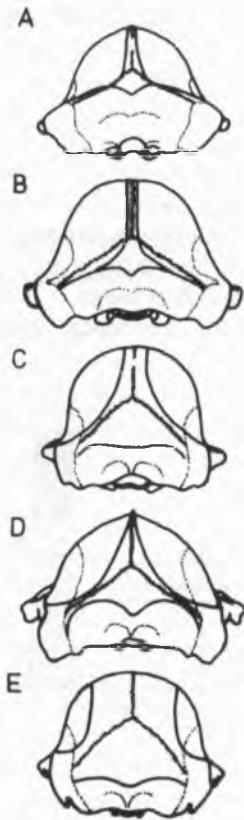
aż do przedziału 2,0 - 1,5 mln. lat, gdzie prawie podwajają wartości charakteryzujące *Homo sapiens*, a potrajają wartości goryla. Testy statystyczne ukazują, że różnice między wczesnymi hominidami a współczesnym człowiekiem są istotne. Do tej uwagi należy jeszcze dodać fakt, że hominidy tego okresu pochodzą tylko z obszaru Afryki Wschodniej. Na tej podstawie PILBEAM i ZWELL [1972] stawiają wniosek, że kopalne hominidy z okresu 2,0 - 1,5 mln. lat reprezentują więcej niż jedną linię rodową, a linie te są reprezentowane we wschodniej Afryce przez gatunki *Homo habilis* i *Australopithecus boisei*. Istnienie dwu linii rozwojowych potwierdza również analiza zmienności innych, niż powierzchnia zębów, cech hominidów z omawianego przedziału czasu: kształt zębów, budowa czaszki, pojemność puszkę mózgową. Jest całkiem możliwe również, że rozmiary ciała i wzór dymorfizmu płciowego różniły

obydwie linie rodowe. Sumując, Pilbeam i Zwell sugerują, że *H. habilis* ewoluował w *H. erectus*, podczas gdy *A. boisei* wymarł (rys. 6).

#### Donald Johanson i Tim White: *Australopithecus afarensis*

Rok 1974 przyniósł paleoantropologii jedno z ciekawszych znalezisk, a mianowicie najbardziej kompletny szkielet osobnika sprzed blisko czterech milionów lat. Jego odkrywcy, D. Johanson, M. Taieb i Y. Coppens, po kilku latach dalszych poszukiwań w tym rejonie (Hadar - Etiopia), znaleźli szczątki kolejnych osobników tego typu. W tym samym czasie na innym stanowisku (Laetoli - Tanzania), prowadzone były prace wykopaliskowe pod kierownictwem M. Leakey. Porównanie szczątków z obu tych stanowisk wykazało wyraźne ich podobieństwo.

Na podstawie wielu cech prymitywniejszych niż u *A. africanus*, a częściowo nawiązujących do morfologii ramapiteków, Johanson i White w 1979 roku wystąpili z propozycją nadania odkryciom z Hadar i Laetoli nowej nazwy gatunkowej - *Australopithecus afarensis*. Nowy gatunek odznacza się prymitywnością czaszki, zębów, żuchwy i szkieletu postkranialnego. JOHANSON i WHITE [1979] oraz WHITE i in. [1983] w swych pracach przedstawili niektóre najważniejsze anatomiczne cechy materiału.



Rys. 7. Czaszki:

A - Szympansa, B - *A. afarensis* AL 333

C - *A. africanus* STS 5, D - *A. robustus-boisei* KNM-ER 406

E - *H. habilis* KNM-ER 1813,

przedstawione w *norma occipitalis*

C z a s z k a (patrz rys. 7): prawie równolegle biegnące - wzdłuż szwu strzałkowego - kresy skroniowe; kresy karkowe i skroniowe łączą się tworząc grzebienie karkowo-skroniowe (prawdopodobnie występują zarówno u osobników męskich, jak i żeńskich); łuska kości potylicznej podzielona na małą część górną (stanowiącą część sklepienia) i dużą dolną - pole karkowe; wyrostek sutkowaty i część bębenkowa kości skroniowej wykazują podobieństwo tychże struktur do szympansa; osobniki dorosłe mają silny prognatyzm zębodołowy; *fossa canina* jest bardzo głęboka i szeroka; łuk zębowy długi, wąski i prosty, a nie paraboliczny; wąskie i płytkie podniebienie.

Z ę b y: względnie duże przednie zęby z masywnymi, zakrzywionymi korzeniami; górne przyśrodkowe siekacze bardzo szerokie, w przeciwieństwie do bardzo wąskich siekaczy bocznych; kły duże, asymetryczne, wystające ponad łuk zębowy; pierwsze górne przedtrzonowce posiadają czasem trzy korzenie; diastemy między zębami: górnymi I<sup>2</sup> i C oraz dolnymi C i P<sub>3</sub>; dolne trzonowce, szczególnie pierwszy i drugi, w ogólnym zarysie kwadratowe, a ich wielkość można zapisać jako  $M_3 > M_2 > M_1$ . W wielu cechach, uzębienie (tak stałe, jak i mleczne) jest pośrednie między *Hominidae* i *Pongidae*, a metryczne i morfologiczne dane zębowe nie wykazują występowania w Hadar i Laetoli więcej niż jednej linii rozwojowej.

S z k i e l e t p o s t k r a n i a l n y: kręgi szyjne mają bardzo długie wyrostki kolczyste; kości palców stopy są silnie wygięte; występuje również wiele różnic w kościach palców ręki.

Na podstawie wyżej wymienionych cech morfologicznych autorzy stawiają wniosek, że hominidy z Hadar i Laetoli to odrębny gatunek, charakteryzujący się silnym dymorfizmem płciowym oraz prymi-

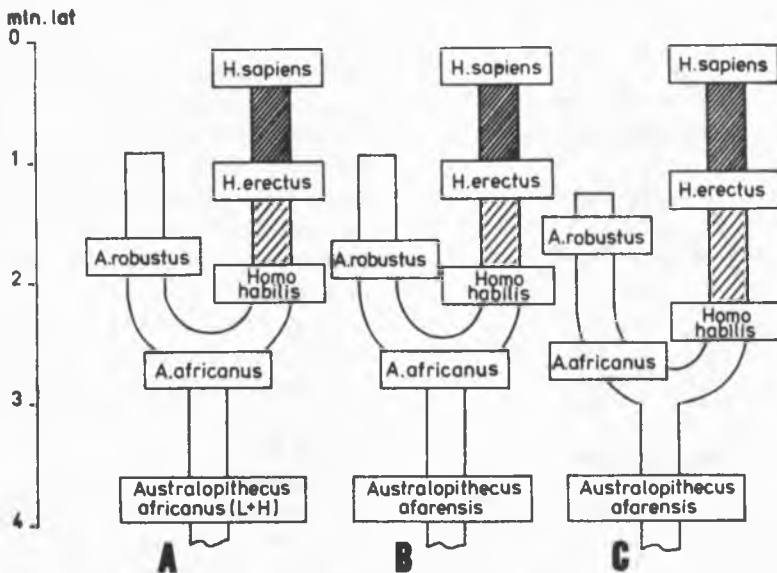
tywną czaszką i zębami. Cały materiał należy do pojedynczej linii rodowej - *Australopithecus afarensis*.

Następną propozycją Johansona i White'a było umieszczenie nowego taksonu u podstawy drzewa rodowego człowieka, jako wspólnego przodka późniejszych hominidów. WHITE, JOHANSON i KIMBEL [1983] przedstawili trzy różne wersje dotyczące ewolucji hominidów (rys. 8). Pierwsza (rys. 8A) zalicza hominidy z Hadar i Laetoli do gatunku *A. africanus*. Jednak morfologiczne różnice między tymi osobnikami a południowo-afrykańskim *A. africanus* przewyższają zróżnicowanie wewnątrzgatunkowe i z tego właśnie powodu schemat ten nie jest możliwy do przyjęcia. Druga wersja (rys. 8B) uznaje gatunkowe wyróżnienie *A. afarensis* i zachowuje *A. africanus* jako wspólnego przodka dwu linii rozwojowych hominidów. Taki schemat mógłby być zaakceptowany, ale za najbardziej prawdopodobny White, Johanson i Kimbel uznają trzeci (rys. 8C).

Wersja trzecia przedstawia *A. africanus* jako przodka *A. robustus* ze względu na ich wzajemne podobieństwo. Jak wskazują zwolennicy tej koncepcji, *A. africanus* pod względem morfologii twarzy, żuchwy i zębów wykazuje podobieństwo zarówno do wcześniejszego *A. afarensis*, jak i do późniejszego *A. robustus*, a znacznie bardziej (pod względem tych cech) różni się od *H. habilis*.

D. Johanson i T. White, chociaż uznają istnienie aż czterech różnych gatunków plio-plejstocenijskich hominidów, to są zwolennikami koncepcji dwu linii rozwojowych. Nowością ich teorii jest uznanie australopiteka typu *afarensis* za przodka późniejszych australopiteków i *Homo*. Zdaniem tych autorów *A. africanus* daje początek linii *A. robustus* i *A. robustus-boisei*, która wymarła bezpotomnie, natomiast linia *Homo habilis*, poprzez *H. erectus*, doprowadza do powstania człowieka współczesnego.

Z krytyką koncepcji Johansona i



Rys. 8. Filogeneza i taksonomia kopalnych hominidów - trzy wersje [WHITE, JOHANSON i KIMBEL 1983]. Komentarz w tekście

White'a wystąpił P. TOBIAS [1980, 1981] twierdząc, że różnice między *A. africanus* (z Afryki Południowej) i *A. afarensis* (z Laetoli i Hadar) są zbyt małe (jeśli nie liczyć datowania i odległości geograficznej) by wyróżnić nowy gatunek. W swej pracy z 1980 roku, podaje w wątpliwość diagnostyczność wszystkich kolejnych kryteriów, które miałyby odróżniać *A. afarensis*, dowodząc, że większość z nich jest charakterystyczna dla *A. africanus*, a niektóre - również dla wszystkich australopiteków. Autor ten proponuje hominidom z Laetoli i Hadar nadać rangę podgatunków gatunku *Australopithecus africanus* (odpowiednio: *A. africanus tanzaniensis* i *A. africanus aethiopicus*).

### Koncepcja jednego gatunku i jej konsekwencje teoretyczne

Zwolennicy koncepcji jednego gatunku to przede wszystkim M. Wolpoff i C. Brace oraz P. Mahler, R. Rosen i J. Wallace. Ich koncepcja opiera się na następujących przesłankach:

1) Duży dymorfizm płciowy plio-plejstocenijskich hominidów, porównywalny ze współczesnymi naziemnymi prymatami. Dotyczy to pomiarów szkieletu i zębów [BRACE 1969, 1971; WOLPOFF 1975a, 1975b, 1976].

2) Rewizja hipotezy Robinsona [BRACE 1972, WOLPOFF 1973, WALLACE 1975], z której wynika, że: wiele proponowanych kryteriów użytych do oddzielenia gracjalnych i masywnych australopiteków jest

nietrafnych; różnice występujące między nimi odpowiadają różnicom rozmiarów ciała; część kryteriów nie może być sprawdzona.

3) Odrzucenie taksonu *Homo habilis*, z którego jedne osobniki mieszczą się w zakresie zmienności australopiteków, a inne - *Homo erectus* [BRACE, MAHLER, ROSEN 1972; WOLPOFF, BRACE 1975].

4) Występowanie dużej indywidualnej zmienności, spowodowanej allometrią [BRACE 1972; WOLPOFF 1970, 1973, 1975a].

Ponieważ rozmiary dymorfizmu płciowego omówione zostały w poprzednich opracowaniach [KASZYCKA 1984, 1985], szerzej przedstawiony zostanie punkt 2. Bardzo szczegółową analizę, obejmującą wszystkie kryteria Robinsona, przedstawił WOLPOFF [1973], który podzielił australopiteki na dwie odrębne grupy.

Różnice w absolutnej i relatywnej wielkości kłów (w stosunku do zębów trzonowych) były wg Robinsona "kardynalnym punktem" hipotezy diet. WOLPOFF zbadał zęby, a wyniki przedstawił w tabelach (tab. 5 i 6).

Tabela 5. Rozkład częstości powierzchni kłów szczęki i żuchwy (mm<sup>2</sup>) *Paranthropus robustus* i *Australopithecus africanus* [WOLPOFF 1973]

| Powierzchnia kłów | Szczeka            |                     | Żuchwa             |                     |
|-------------------|--------------------|---------------------|--------------------|---------------------|
|                   | <i>P. robustus</i> | <i>A. africanus</i> | <i>P. robustus</i> | <i>A. africanus</i> |
| 60 - 69           | -                  | -                   | 4                  | -                   |
| 70 - 79           | 6                  | 1                   | 2                  | 3                   |
| 80 - 89           | 2                  | 3                   | 2                  | 2                   |
| 90 - 99           | 2                  | 2                   | 1                  | -                   |
| 100 - 109         | 2                  | -                   | -                  | 2                   |
| 110 - 119         | 1                  | -                   | -                  | -                   |
| 120 - 129         | -                  | 1                   | -                  | -                   |

Tabela 6. Rozkład częstości wskaźnika powierzchni  $C/P^3$  szczęki i żuchwy *Paranthropus robustus* i *Australopithecus africanus* [WOLPOFF 1973]

| Wskaźnik<br>pow. $C/P^3$ | Szczęka            |                     | Żuchwa             |                     |
|--------------------------|--------------------|---------------------|--------------------|---------------------|
|                          | <i>P. robustus</i> | <i>A. africanus</i> | <i>P. robustus</i> | <i>A. africanus</i> |
| 50 - 54                  | -                  | -                   | 1                  | -                   |
| 55 - 59                  | -                  | -                   | -                  | -                   |
| 60 - 64                  | 2                  | -                   | 3                  | -                   |
| 65 - 69                  | 1                  | -                   | -                  | 1                   |
| 70 - 74                  | 2                  | -                   | -                  | 3                   |
| 75 - 79                  | -                  | 1                   | 1                  | 1                   |
| 80 - 84                  | -                  | -                   | 1                  | 1                   |
| 85 - 89                  | 2                  | 2                   | -                  | -                   |

Z tabeli 5 wynika, że jakkolwiek wartości dla *A. africanus* są trochę większe niż dla *P. robustus*, to zakres pokrywania się wyników jest prawie kompletny. Wolpoff zatem wyciąga wniosek, że hipoteza o statystycznych różnicach w absolutnej wielkości kłów musi być odrzucona (nawiasem mówiąc, w 1971 roku przedstawił on zupełnie przeciwne wyniki - patrz dyskusja). Dla ukazania międzygrupowych różnic we względnej wielkości kłów, Robinson stosował wskaźnik  $C/P^3$ . Tabela 6 wskazuje, że wszystkie gracylne formy mieszczą się w zakresie zmienności masywnych. Nie ma więc powodu, jak pisze Wolpoff, przypuszczać, że wielkość kłów w stosunku do pozakłowego uzębienia (jaki reprezentuje  $P^3$ ) różniła obie grupy.

Robinson uważał, że u form *robustus* zębodoły siekaczy i kłów leżą w prawie prostej linii, u gracylnych natomiast układają się w parabolę. Zdaniem Wolpoffa kształty te u wszystkich osobników pokrywają się, a tylko jeden osobnik masywny odbiega pod tym względem od form gracylnych. Robinson dalej stwierdził istotną różnicę we wskaźniku wysokości nadoczołowej między formami *A. africanus* i *P. robustus* (odpowiednio: 61 i 50). Sugerowa-

wał, że wskaźnik ten odzwierciedla niektóre aspekty morfologii czaszki, a przypuszczalnie również i mózgu [ROBINSON 1967]. Wyniki dla *A. africanus* uzyskał na podstawie pomiarów czaszki STS 5, a dla *P. robustus* - z rekonstrukcji SK 48. Jak twierdzą Wolpoff i Brace, czaszka osobnika o numerze katalogowym SK 48 jest zgnieciona, a dla innej, daleko bardziej kompletnej czaszki *P. robustus* (SK 46), wskaźnik ten wynosi 57. Autorzy podejrzewają, że wysokość STS 5 jest zawyżona.

Wolpoff zaprzecza także możliwości posługiwania się kryterium grzebieni strzałkowych. Podaje przykłady czaszek z grzebieniami u *A. africanus* i bez - u *P. robustus*. Stwierdza, że ukształtowanie tych struktur zależy od relacji dwóch czynników: rozmiarów mięśnia skroniowego i dostępnego obszaru na czaszce dla jego przyczepu. U osobników typu *robustus*, z generalnie większymi rozmiarami ciała, dominuje wpływ allometrii (powiększenie rozmiarów ciała prowadzi do znacznie większego wzrostu aparatu żucia niż rozmiarów czaszki; efektem tego jest zmniejszenie dostępnego obszaru dla przyczepu mięśnia skroniowego) i wydaje się, że to właśnie rozmiary ciała determinują grzebienie. Wolpoff podaje różne wartości kąta nachylenia czoła, które u obu grup okazują się podobne: *A. africanus* STS 5 - 35°, STS 71 - 30°; *P. robustus* KNM-ER 406 - 35°, KNM-ER 732 - 32° i SK 46 - 25°.

Dolny brzeg otworu nosowego był kolejną cechą wymienianą przez Robinsona jako kryterium odróżniające formy "smukłe" od "masywnych". Wolpoff uważa jednak, że co prawda *fossa prenasalis* jest częstsza u form *robustus*, ale cała zmienność form

gracylnych mieści się w zakresie zmienności *robustus*. Podobny zakres zmienności występuje zresztą u *Homo sapiens*, u którego międzypopulacyjna zmienność występowania *fossa prenasalis* wynosi od 5 do 43%.

Jednakowa pojemność czaszek *A. africanus* i *P. robustus*, przy wyraźnej różnicy rozmiarów ciała, miałyby uzasadniać - zdaniem Robinsona - umieszczenie tych istot w dwu różnych taksonach. Wolpoff twierdzi jednak, że z materiałów wynika, iż pojemności te różniły się: u masywnych form 519 cm<sup>3</sup>, u gracylnych - 442 cm<sup>3</sup>.

Jak już wspomniano w części pracy dotyczącej charakterystyki ekologicznej australopiteków [KASZYCKA 1984], Wolpoff, Wallace i Brace stwierdzili, że czaszkowe i zębowe różnice nie podtrzymują argumentów o zróżnicowaniu diety wczesnych hominidów. Jeżeli różnice takie nawet występowały, to nie odzwierciedlają się one w budowie osobników poszczególnych grup. Różnice w molaryzacji mlecznych M<sub>1</sub> oraz w morfologii mezialnego dolka i mezialnego wału brzeżnego, zdaniem Wolpoffa, nie są możliwe do ustalenia (wszystkie zęby są pięcioguzkowe, ze wzorem Y-5). Poza tym dane o typach wzorów opierają się na niewielkiej liczbie osobników - dwa zęby *A. africanus* i osiem *P. robustus*. U człowieka współczesnego spotyka się obydwa typy ukształtowania korony. Jeśli chodzi o pomiary wysokości gałęzi żuchwy, Wolpoff przyznaje, że średnia jest rzeczywiście większa dla form *robustus*, ale jest to różnica związana z rozmiarami ciała. Pomiary kąta żuchwy są prawie identyczne dla obu grup - minimalny kąt u *P. robustus* i *A. africanus* wynosi 90°, a średnie odpowiednio - 98° i 101°. Wklęsłość twarzowa, rozwój łuków jarzmowych, dół skroniowy i boczna blaszka wyrostka skrzydłowego kości klinowej, według zwolenników koncepcji jed-

nogatunkowości są cechami związanymi z rozmiarami ciała.

Argumentację WOLPOFFA [1973] przeciwko hipotezie wielogatunkowości australopiteków można streścić następująco. Autor ten stara się wykazać, że przedstawiane przez Robinsona kryteria służące odróżnianiu form masywnych od gracylnych (patrz tabela 2) dzielą się na:

a) nietrafne (relatywna i absolutna wielkość kłów, głębokość podniebienia, obecność popekania szkliva zębów, położenie przednich zębodołów szczęki, wskaźnik wysokości nadoczołowej i kąt gałęzi żuchwy),

b) niesprawdzalne (różnice w diecie i zaawansowaniu kultury),

c) dotyczące cech, których zmienność w dużym stopniu lub całkowicie pokrywa się (grzebienie strzałkowe, kąt i spłaszczenie czoła, rozmiary tylnego uzębienia, morfologia dolnego brzegu otworu nosowego i wysokość gałęzi żuchwy),

d) akceptowalne (pojemność czaszki, morfologia pierwszych dolnych mlecznych trzonowców, ukształtowanie łuków jarzmowych, wielkość dołu skroniowego i rozmiary bocznej blaszki wyrostka skrzydłowego kości klinowej). Kryteria tej grupy jednak nie są wystarczające do podziału australopiteków na dwa rodzaje, czy nawet gatunki.

Zwolennicy koncepcji zaliczania wszystkich plio-plejstocenijskich hominidów do jednego gatunku odrzucają takson *Homo habilis*, jako że według nich niczym istotnym się on nie wyróżnia. BRACE, MAHLER i ROSEN [1972] piszą, że:

1) OH 7, OH 16 i OH 24 należą do zakresu zmienności *Australopithecus africanus*;

2) najbardziej kompletny paratyp *Homo habilis* - OH 13 nie może być odróżniony od *Homo erectus*;

3) fragmenty OH 4, OH 6, OH 8, OH 14, OH 21, OH 27, KNM-ER 730, KNM-ER 731 i KNM-ER 737 nie są wystarczające dla dokonywania rozstrzygnięć taksonomicznych.

Wymienieni autorzy sugerują, że skoro takson *Homo habilis* jest pozbawiony typowego osobnika, to powinien formalnie zniknąć. WOLPOFF i BRACE [1975] omawiając pracę PILBEAMA i GOULDA [1974], zajmują takie samo stanowisko (choć znana im była już wtedy czaszka KNM-ER 1470). Przyczyną tak dużej zmienności wczesnych hominidów są według tych autorów również reakcje kości na obciążenia, uzasadniające obecność na czaszkach grzebieni i innych wyniosłości. Wał podniebienny np. jest wypukłością odpowiadającą szczytowym siłom żucia, a boczne rozszerzenie łuku jarzmowego i duża *fossa temporalis* odpowiadają działaniu mięśni: żwacza i skroniowego. Nawet większe rozmiary wałów nadoczodołowych mogą wynikać ze zwiększenia naprężeń w tym rejonie (B. ENDO, za: WOLPOFF [1973]).

Podsumowując poglądy zwolenników koncepcji jednego gatunku można stwierdzić, że uważają oni wszystkie plio-plejstoceńskie hominidy za reprezentantów linii prowadzącej do *Homo erectus*. Jeśli uwzględnimy również, że istoty te wykorzystywały kulturę jako mechanizm adaptacyjny, usprawiedliwione staje się włączenie ich do rodzaju *Homo*. Natomiast tak duża zmienność wczesnych hominidów całkowicie wyjaśnia dymorfizm płciowy i allometria.

## Dyskusja

Dwie poprzednie części tej pracy omawiają przeciwstawne koncepcje dotyczące wczesnych hominidów (nazwanych

australopitekami) i ich związek z pochodzeniem człowieka współczesnego. Warto więc zastanowić się nad możliwością wyboru najbardziej przekonującej.

Koncepcja Roberta Brooma zakładała specjację hominidów na szeroką skalę (każde stanowisko - inny gatunek). Jest to najstarsza koncepcja, dziś w zasadzie zarzucona.

Z licznych hipotez Louisa, Mary i Richarda Leakeyów, potwierdziła się jedynie hipoteza dotycząca odrębności *Homo habilis* i jego bezpośredniego związku z powstawaniem *Homo sapiens*; reszta przedstawia fluktuację taksonomicznych poglądów.

John Robinson, na podstawie różnic między hominidami masywnymi i gracylnymi, dzieli je na dwa rodzaje (*A. africanus* i *P. robustus*) i przedstawia hipotezę różnych przystosowań ekologicznych. Główne założenia Robinsona nie potwierdziły się; współcześnie nie uznaje się rodzajowego odseparowania południowo-afrykańskich hominidów, chociaż koncepcja ta ma i dziś pojedynczych zwolenników (np. S. ROSEN i T. MC KERN [1971]).

Koncepcje Brooma i Robinsona uznajemy więc za nieaktualne; ich słabe punkty zostały przedstawione wcześniej. Zajmijmy się zatem szerzej koncepcją jednego gatunku. Przede wszystkim jej słabym punktem jest całkowita dowolność w operowaniu danymi metrycznymi. Potwierdzeniem tej uwagi są różne dane dla tych samych hominidów podane przez Wolpoffa w 1971 i 1973 roku (patrz tabela 7). Dane z tych lat przedstawiają zupełnie przeciwne wyniki. Podane przez Wolpoffa w 1971 r. zakresy rozkładu częstości powierzchni klów dla *A. africanus* i *P. robustus* nie pokrywają się (49,7 - 75,6 *P. robustus* i 75,6 - 127,0



Tabela 7. Rozklad czêstoœci powierzchni klów Źuchwy (mm<sup>2</sup>)  
*A. robustus* i *A. africanus*, podany przez Wolpoffa  
w 1971 i 1973 roku

| Powierzchnia<br>klów Źuchwy | 1971 rok           |                     | 1973 rok           |                     |
|-----------------------------|--------------------|---------------------|--------------------|---------------------|
|                             | <i>A. robustus</i> | <i>A. africanus</i> | <i>A. robustus</i> | <i>A. africanus</i> |
| 50 - 59                     | 4                  | -                   | -                  | -                   |
| 60 - 69                     | 5                  | -                   | 4                  | -                   |
| 70 - 79                     | 2                  | 3                   | 2                  | 3                   |
| 80 - 89                     | -                  | -                   | 2                  | 2                   |
| 90 - 99                     | -                  | 4                   | 1                  | -                   |
| 100 - 109                   | -                  | 2                   | -                  | 2                   |
| 110 - 119                   | -                  | -                   | -                  | -                   |
| 120 - 129                   | -                  | 1                   | -                  | -                   |

Tabela 8. Zakresy pomiarów rŹnych zębów (mm) *A. robustus*  
i *A. africanus* [WOLPOFF 1971]

|                          | <i>A. robustus</i> | N  | <i>A. africanus</i> | N  |
|--------------------------|--------------------|----|---------------------|----|
| szerokoœç I <sub>1</sub> | 5,5 - 6,9          | 9  | 6,0 - 8,1           | 4  |
| szerokoœç I <sup>1</sup> | 7,3 - 8,1          | 8  | 8,2 - 8,3           | 2  |
| długoœç C                | 6,9 - 8,5          | 11 | 8,3 - 10,2          | 12 |
| szerokoœç C              | 7,2 - 9,2          | 11 | 9,0 - 12,1          | 12 |
| szerokoœç P <sup>3</sup> | 13,1 - 17,0        | 22 | 10,7 - 13,9         | 15 |
| szerokoœç P <sup>4</sup> | 13,7 - 18,0        | 23 | 12,2 - 13,9         | 15 |

dla *A. africanus*), natomiast zakresy podane w 1973 r. prawie całkowicie zachodzą na siebie (!). Oczywiœcie moŹna siê zgodziç z poszerzeniem tych zakresów w wyniku kolejnych znalezisk, nie wyjaœnia to jednak pomijania skrajnych wartoœci w rozkladach. Podobnie rzecz siê ma w przypadku pomiarów innych zębów *A. africanus* i *P. robustus*, których zakresy tylko czêœciowo pokrywaj¹ siê, lub nie pokrywaj¹ siê wcale (patrz tabela 8).

Inn¹ slab¹ stron¹ koncepcji jednego gatunku jest to, Źe morfologiczne rŹnice miêdzy współczesnymi sobie *Homo habilis* i *Australopithecus robustus-boisei* s¹ tak duŹe (patrz rys. 2), Źe nie moŹna ich

wyjaœniç ani dymorfizmem płciowym, ani duŹ¹ indywidualn¹ zmiennoœci¹, ani nawet allometri¹.

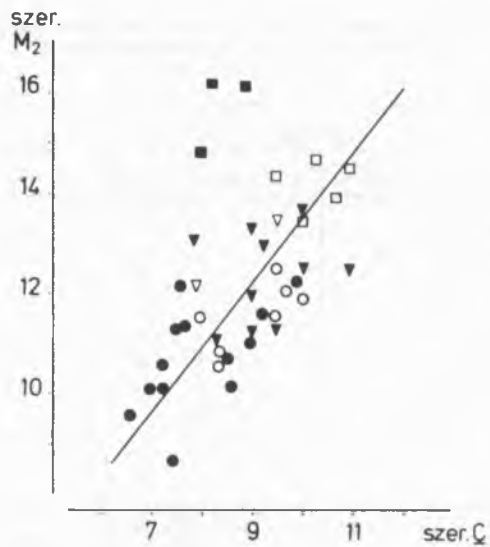
Jak wskazuj¹ WOOD i STACK [1980] oraz CORRUCINI i CIOCHON [1979], nie wszystkie rŹnice miêdzy *A. africanus* i *A. robustus* dadz¹ siê wytłumaczyç allometri¹. Wood i Stack badali allometryczne zaleŹnoœci miêdzy: powierzchn¹ podstawy kła, pierwszym molarrem i sum¹ powierzchni koron wszystkich trzonowców a odlegoœci¹ *glabella-opistocranium* oraz zaleŹnoœç miêdzy rozmiarami klów a rozmiarami molarów w piêciu taksonach Źyj¹cych prymatów (*Homo*, *Gorilla*, *Pan*, *Papio*, *Colobus*). Uzyskane wyniki, autorzy ci nastêpnie porównali z dostêpnymi danymi dla australopiteków gracjalnych (*A. africanus*) i masywnych (*A. robustus* i *A. robustus-boisei*). Analizy dotycz¹ce prymatów wskazuj¹, Źe

dla kaŹdego wzrostu długoœci *glabella-opistocranium*, wskaźnik powiêkszenia rozmiarów klów przewyŹsza wskaźnik powiêkszenia powierzchni trzonowców. Ponadto, powierzchnia podstawy kła jest pozytywnie allometryczna kiedy odniesie siê j¹ bezpoœrednio do powierzchni koron trzonowców. Jak wykazali WOOD i STACK [1980], rŹnice w wielkoœci klów i molarów miêdzy kopalnymi taksonami nie odpowiadaj¹ Źadnym trendom w porównawczych modelach allometrycznych (taksony masywne maj¹ wiêksze trzonowce, ale mniejsze kły niŹ takson gracjalny). Dane o długoœci *g-op* wskazuj¹, Źe podczas gdy proporcjonalny wzrost powierzchni koron molarów

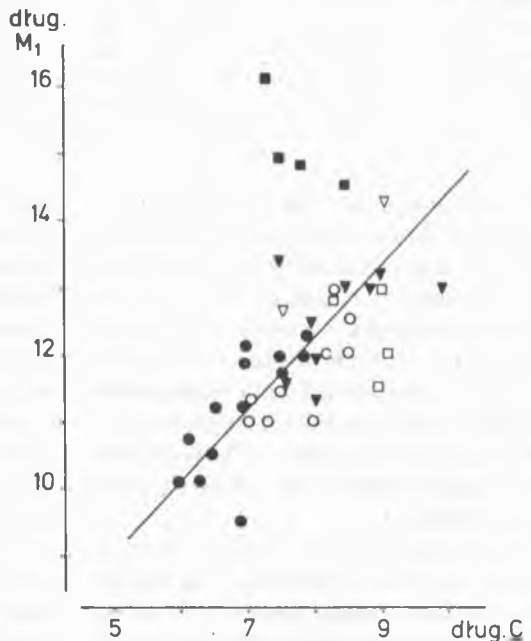
między taksonami odpowiada porównawczym modelom allometrycznym, to zredukowanie rozmiarów kłów w taksonie *robustus* przeczy takim trendom. Podsumowując, redukcja powierzchni podstawy kła w połączeniu ze wzrostem odległości *g-op* u australopiteków masywnych nie może być wyjaśniona na podstawie allometrii. CORRUCINI, CIOCHON [1979], badając współczynniki allometrii *A. africanus* i *A. robustus* w porównaniu z prymatami (dotyczy czaszki bez zębów), dochodzą do wniosku, że w większości przypadków kierunek różnic między osobnikami OH 5 (tzw. zinjantrop) i STS 5 (*A. africanus*) odpowiada trendom allometrycznym (szczególnie w budowie twarzy i między twarzo- a mózgowczaszką). Jednakże autorzy ci wskazują, że kilka cech wyraźnie odbiega od współczynników allometrii prymatów; są to: kształt otworu nosowego, długość i szerokość kości nosowych, prognatyzm i powierzchnia *foramen magnum*.

Z wymienionych wyżej doniesień (a szczególnie z pracy Wooda i Stacka) wynika, że nie tylko *Homo habilis* i *Australopithecus robustus* to rzeczywiście inne gatunki, ale również rodzaj *Australopithecus* wykazuje zróżnicowanie gatunkowe (*A. robustus* i *A. africanus*).

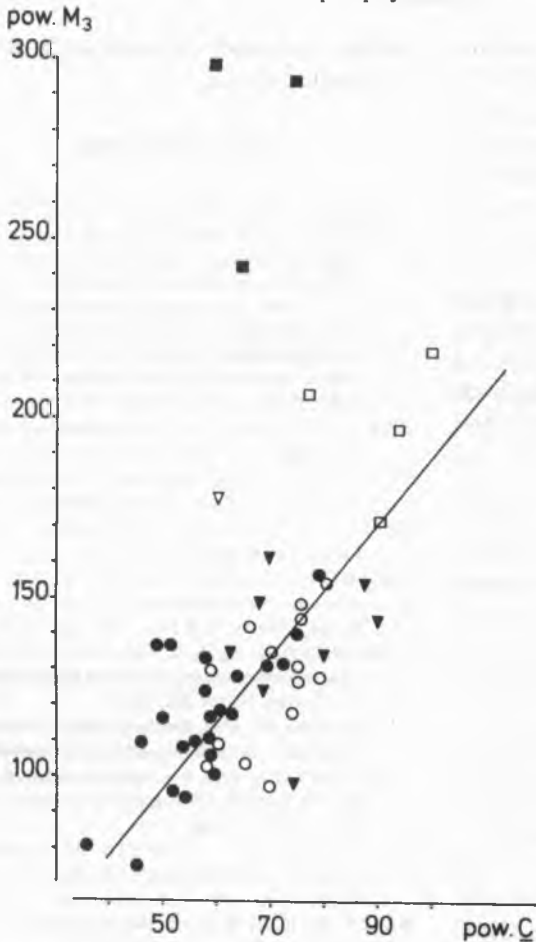
Wzoruując się na pracy HENNEBERGA [1984], można



Rys. 9. Zależność pomiędzy szerokością  $M_2$  (mm) a szerokością  $C$  (mm) człowiekowatych. Oznaczenia: ■ *A. robustus*, □ *A. africanus*, ▽ *H. habilis*, ▾ *H. erectus*, ○ Neandertalcyk, ● *Homo sapiens*. Opracowanie własne na podstawie danych z piśmiennictwa [WOLPOFF 1971]



Rys. 10. Zależność pomiędzy długością  $M_1$  (mm) i długością  $C$  (mm) człowiekowatych. Oznaczenia jak na rys. 9. Opracowanie na podstawie danych z piśmiennictwa [WOLPOFF 1971]



Rys. 11. Zależność pomiędzy powierzchnią  $M_3$  ( $\text{mm}^2$ ) i powierzchnią  $C$  ( $\text{mm}^2$ ) człowiekowatych. Oznaczenia jak na rysunku 9. Opracowanie na podstawie danych z piśmiennictwa [WOLPOFF 1971]

sporządzić schematy obrazujące stosunki wielkości kłów do molarów u *A. africanus*, *A. robustus*, *H. habilis*, *H. erectus*, *H. sapiens neandertalensis* i *H. sapiens*. Jak wskazują rys. 9 - 11, podczas gdy wartości dla *A. africanus*, *H. habilis*, *H. erectus*, neandertalczyka i *H. sapiens* leżą wzdłuż jednej linii, z trendem w kierunku zmniejszania rozmiarów tych zębów w ewolucji, to wartości dla *A. robustus* leżą poza tą linią. Schematy te potwierdzałyby hipotezę Pilbeama i Zwella (i innych zwolenników

koncepcji dwu linii rozwojowych), że australopiteki typu *robustus* nie należą do naszych bezpośrednich przodków. Warto dodać, że LEUTENEGGER [1972, 1973] na podstawie oszacowanego ciężaru ciała i rozmiarów miednicy mniejszej (w porównaniu ze współczesnymi prymatami i człowiekiem), rozróżnia *A. africanus* i *A. robustus* nie tylko na podstawie morfologii, ale także różnic w długości ciąży i ciężarze noworodków.

Koncepcja jednego gatunku posiada sporo wad, ale główną jej zaletą było zwrócenie uwagi na fakt, że różnice morfologiczne niekoniecznie muszą uzasadniać odrębność gatunkową (jak sugerował Broom), mogą bowiem wynikać z dużego zróżnicowania wewnątrzgatunkowego.

Najbardziej wiarygodna wydaje się koncepcja dwu linii rozwojowych, którą reprezentuje np. PILBEAM i ZWELL [1972] (*A. afarensis* nie był jeszcze znany), ale i ona ma słaby punkt. Słabym punktem tej koncepcji jest podział masywnych australopiteków na dwa gatunki: *A. robustus* i *A. boisei*. Ten sam zresztą błąd popełnia TOBIAS [1980, 1981], a w jego przypadku jest to tym bardziej dziwne, że uznaje dwa gatunki australopiteków masywnych, natomiast nie uznaje taksonu *A. afarensis*

twierdząc, że to tylko podgatunki gatunku *A. africanus*. Jak wskazują SIMONS [1967] - na podstawie morfologii i HOLLOWAY [1972] - na podstawie odlewów endokranium, takie odseparowanie jest nieprawdziwe. Holloway stwierdza, że różnice między *A. robustus* i *A. boisei* są mniejsze niż między współczesnym człowiekiem i neandertalczykiem. Istotne różnice występują natomiast między masywnymi i gracylnymi australopitekami. Różnice te przekraczają możliwy dymorfizm płciowy. Jak dalej pisze Holloway, samce i samice goryli (również szympansów), które mają tak wysoki stopień dymorfizmu płciowego, ciągle zachowują morfologiczną identyczność odlewów endokranium. Jeżeli skonfrontuje się takie odlewy samca goryla i samca szympansa, można rozpoznać różnice w kształcie i rozmiarze, przynajmniej tego samego rzędu co między masywnymi i gracylnymi australopitekami.

Na zakończenie wypada wspomnieć jeszcze jedną koncepcję, a mianowicie koncepcję JOHANSONA i WHITE'a [1979]. Zakłada ona również istnienie dwu linii rozwojowych hominidów, z tym, że u podstawy drzewa genealogicznego człowieka autorzy ci umieszczają gatunek *A. afarensis*, reprezentowany osobnikami z Laetoli i Hadar.

Dyskusje na temat systematycznych powiązań plio-plejstocenских hominidów nie są zakończone. Nie można jeszcze rozstrzygnąć gdzie umieścić *A. africanus*: czy jako wspólnego przodka *H. habilis* i *A. robustus* (np. PILBEAM, GOULD [1974], TOBIAS [1980], SKELTON i in. [1986]), czy tylko *H. habilis* (np. PILBEAM, ZWELL [1972], BOAZ [1983]), czy wreszcie jako przodka tylko *A. robustus* (np. WHITE i in. [1983]). Wydaje się jednak, że najbardziej przekonująca jest koncepcja dwu linii rozwojowych, według której linia *A. robustus* stanowi boczny tor ewolucji, a linia *H.*

*habilis* doprowadza do powstania człowieka współczesnego.

## Piśmiennictwo

- A new history of man*, 1979, New Scientist 81, 319
- BIELICKI T., A. WANKE, 1965, Wczesnoplejstocenские hominidy z Olduvai i zagadnienie "bocznych odgałęzień" w ewolucji człowieka, Kosmos 14 A, 31-43.
- BOAZ N. T., 1983, *Morphological trends and phylogenetic relationships from Middle Miocene hominoids to Late Pliocene hominids*, [w:] *New Interpretations of Ape and Human Ancestry*, R. L. Ciochon, R. S. Corruccini (eds.), Plenum, New York, 705-720.
- BRACE C.L., 1969, *The Australopithecine range of variation*, Am. J. Phys. Anthrop. 31, 255.
- BRACE C. L., 1971, *Sex, inadequacy and Australopithecine identity conflicts*, Am. J. Phys. Anthrop. 35, 274.
- BRACE C. L., 1972, *Sexual Dimorphism in Human Evolution*, Yearbook of Phys. Anthrop. 16, 31-49.
- BRACE C. L., P. E. MAHLER, R. B. ROSEN, 1972, *Tooth Measurements and the Rejection of the Taxon "Homo habilis"*, Yearbook of Phys. Anthrop. 16, 50-68.
- CORRUCCINI R. S., R. L. CIOCHON, 1979, *Primate facial allometry and interpretations of Australopithecine variation*, Nature 281, 62-64.
- HENNEBERG M., 1984, *Ewolucja mózgu a inteligencja: przekonania, uprzedzenia, fakty*, (maszynopis).
- HOLLOWAY R. L., 1972, *New Australopithecine Endocast*, SK 1585, from Swartkrans, South Africa, Am. J. Phys. Anthrop. 37, 173-185.
- JOHANSON D. C., T. D. WHITE, 1979, *A Systematic Assessment of Early African Hominids*, Science 203, 321-330.
- KASZYCKA K., 1984, *Zróżnicowanie plio-plejstocenских Hominidae. I. Charakterystyka morfologiczna i ekologiczna*, Przegląd Antrop. 50, 277-297.
- KASZYCKA K., 1985, *Zróżnicowanie plio-plejstocenских Hominidae. II. Dymorfizm płciowy*, Przegląd Antrop. 51, 65-77
- LEAKEY L. S. B., 1959, *A New Fossil Skull from Olduvai*, Nature 184, 491-493.
- LEAKEY L. S. B., 1961a, *New Finds at Olduvai Gorge*, Nature 189, 649-650.
- LEAKEY L. S. B., 1961b, *The Juvenile Mandible from Olduvai*, Nature 191, 417-418.
- LEAKEY L. S. B., 1966, *Homo habilis, Homo erectus and the Australopithecines*, Nature 209, 1279-1281.
- LEAKEY L.S.B., P.V. TOBIAS, J. R. NAPIER, 1964, *A New Species of the Genus Homo from Olduvai Gorge*, Nature 202, 7-9.
- LEAKEY M. D., 1981, *Tracks and tools*, [w:] *The Emergence of Man*, R. Soc., London, 95-102
- LEAKEY R. E., 1971, *Further Evidence of Lower*

- Pleistocene Hominids from East Rudolf, North Kenya*, Nature 231, 241-245.
- LEAKEY R. E., 1972, *New Fossil Evidence for the Evolution of Man*, Social Biology 19, 99-114.
- LEAKEY R. E., 1974, *Further evidence of Lower Pleistocene hominids from East Rudolf, North Kenya*, 1973, Nature 248, 653-657.
- LEAKEY R. E., 1976, *Hominids in Africa*, American Scientist 64, 174-178.
- LEAKEY R. E., 1982, *Human Origins*, Lodestar Books, New York.
- LEAKEY R. E., A. C. WALKER, 1976, *The Australopithecus, Homo erectus and single species hypothesis*, Nature 261, 572-574.
- LEUTENEGGER W., 1972, *Newborn Size and Pelvic Dimensions of Australopithecus*, Nature 240, 568-569.
- LEUTENEGGER W., 1973, *Gestation Period and Birth Weight of Australopithecus*, Nature 243, 548.
- MANN A. E., 1975, *Some Paleodemographic Aspects of the South African Australopithecines*, Univ. of Pennsylvania Publ. in Anthropol. 1.
- PILBEAM D., S. J. GOULD, 1974, *Size and Scaling in Human Evolution*, Science 186, 892-901.
- PILBEAM D., M. ZWELL, 1972, *The Single Species Hypothesis, Sexual Dimorphism, and Variability in Early Hominids*, Yearbook of Phys. Anthropol. 16, 69-79.
- ROBINSON J.T., 1963, *Australopithecines, Culture and Phylogeny*, Am. J. Phys. Anthropol. 21, 595-605.
- ROBINSON J. T., 1967, *Variation and the Taxonomy of the Early Hominids*, [w:] *Evolutionary Biology* 1, T. Dobzhansky, M. Hecht, W. Steere (eds.), New York, 69-100.
- ROBINSON J. T., 1968, *Skull of Early Hominid. The Cranium and Maxillary Dentition of Australopithecus (Zinjanthropus) boisei*, Nature 219, 981-982.
- ROSEN S. I., T. W. MC KERN, 1971, *Several Cranial Indices and Their Relevance to Fossil Man*, Am. J. Phys. Anthropol. 35, 69-73.
- SIMONS E. L., 1967, *The Significance of Primate Paleontology for Anthropological Studies*, Am. J. Phys. Anthropol. 27, 307-332.
- SKELTON R. R., H. M. MC HENRY, G. M. DRAWHORN, 1986, *Phylogenetic Analysis of Early Hominids*, Current Anthropol., 27, 21-43.
- TOBIAS P. V., 1964, *The Olduvai Bed I Hominine with Special Reference to Its Cranial Capacity*, Nature 202, 3-4.
- TOBIAS P. V., 1980, *"Australopithecus afarensis" and A. africanus: critique and an alternative hypothesis*, Palaeont. afr., 23, 1-17.
- TOBIAS P. V., 1981, *The emergence of man in Africa and beyond*, [w:] *The Emergence of Man*, R. Soc., London, 43-56.
- WALKER A., R. E. LEAKEY, 1978, *The Hominids of East Turkana*, Scientific American 239, 44-56.
- WALLACE J. A., 1975, *Dietary Adaptations of Australopithecus and Early Homo*, [w:] *Paleoanthropology. Morphology and Paleoecology*, R. H. Tuttle (ed.), Mouton, Chicago.
- WHITET.D., D.C. JOHANSON, W. H. KIMBEL, 1983, *Australopithecus africanus. Its Phyletic Position Reconsidered*, [w:] *New Interpretations of Ape and Human Ancestry*, R. L. Ciochon and R. S. Corruccini (eds.), Plenum Publ. Corpor., New York, 721-780.
- WOLPOFF M. H., 1970, *The Evidence for Multiple Hominid Taxa at Swartkrans*, American Anthropologist 72, 576-607.
- WOLPOFF M.H., 1971, *Metric Trends in Hominid Dental Evolution*, Case Western Reserve Studies in Anthropol. 2.
- WOLPOFF M.H., 1973, *The Evidence for Two Australopithecine Lineages in South Africa*, Yearbook of Phys. Anthropol. 17, 113-139.
- WOLPOFF M.H., 1975a, *Some Aspects of Human Mandibular Evolution*, [w:] *Determinants of Mandibular Form and Growth*, J. Mc Namara Jr. (ed.), Center for Human Growth and Development, Ann Arbor, Michigan.
- WOLPOFF M. H., 1975b, *Sexual Dimorphism in the Australopithecines*, [w:] *Paleoanthropology. Morphology and Paleoecology*, R. H. Tuttle (ed.), Mouton, Chicago.
- WOLPOFF M. H., 1976, *Some Aspects of the Evolution of Early Hominid Sexual Dimorphism*, Current Anthropology 17, 579-606.
- WOLPOFF M. H., C. L. BRACE, 1975, *Allometry and Early Hominids*, Science 189, 61-63.
- WOODB. A., C. G. STACK, 1980, *Does Allometry Explain the Differences Between "Gracile" and "Robust" Australopithecines?*, Am. J. Phys. Anthropol. 52, 55-62.

Maszynopis nadeslano w lipcu 1985 r.

## S u m m a r y

This work presents the final part of a cycle of articles among which the two latter ones discussed the morphology, ecology and sexual dimorphism of early hominids called Australopithecines. The present part evaluates two different interpretations of hominid phylogeny: multi-species hypothesis and the single species one.

The proposals of R. Broom; Louis, Mary and Richard Leakey; J. Robinson, D. Pilbeam and M. Zwell; and D. Johanson and T. White have been discussed. Attention has been concentrated on cases of unjustified multiplication of terminology (Table 1), essential erroneous interpretations (e.g. *Zinjanthropus*), and fluctuations of taxonomic views, the dietary hypothesis (Table 2, Fig. 1), conceptions following from the discovery of *Homo habilis* (Fig.6), and the discoveries from Hadar and Laetoli (Fig.7, 8). The above hypotheses are opposed by the proposal of M. Wolpoff and C. Brace basing mainly on the data about sexual dimorphism of Plio-Pleistocene hominids, a high allometric variability, reevaluation of J. Robinson's hypothesis and on the rejection of the taxon *Homo habilis*.

In the discussion the author deals more extensively with the single species hypothesis, indicating its weak points (option in the use of metric data - Table 7, and interpretation through allometry) but pointing out its merits as well. In the conclusion the author states that the discussion concerning the phylogenetic systematics of Plio-Pleistocene hominids has not been terminated yet. In the present state of studies the most convincing seems to be the hypothesis of two lineages proposed among others by Pilbeam and Zwell, and Johanson and White. According to them the direct ancestor of the modern man is the form of *Homo habilis*, while *Australopithecus robustus* represents a sidebranch of the phylogenetic tree. The problem which of the Plio-Pleistocene forms was the common ancestor of the mentioned lineages requires a solution.