

Adaptacyjne aspekty hominizacji. Część I. Przystosowania morfologiczne i fizjologiczne

Betina Kujawa

Abstract

ADAPTIVE ASPECTS OF HOMINIZATION. PART I. MORPHOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL ADAPTATIONS. Both some geological, climatic and material traces that are used in paleontology let reconstruct the complex of the adaptive traits that were developed in Australopithecines. The environmental conditions of the South-Eastern Africa in late Pliocene and early Pleistocene directed some morphological, physiological and behavioural changes which the first hominids underwent.

Betina Kujawa, 1993; *Polish Anthropological Review*, vol. 56, 1-2, Adam Mickiewicz University Press, Poznań 1993, pp. 115-137, figs. 3, table 1. ISBN 83-232-0524-8, ISSN 0033-2003.

Wprowadzenie

Ani heglowskie stwierdzenie „Wszystko co racjonalne jest realne”, ani buffonowskie „Wszystko co może być – jest” – nie oddaje istoty procesów ewolucyjnych zachodzących na Ziemi. Pomimo że implikowałyby to zupełnie nieoczekiwane i czasem zaskakujące „odpowiedzi adaptacyjne” ewoluujących organizmów, to nawet w tak teoretyzującej dziedzinie nauki, jaką jest antropogeneza, nie ma miejsca na rozwiązania typu „deus ex machina”. Tego rodzaju zagrożenie istnieje szczególnie wtedy, gdy nie uwzględnia się powiązań ze środowiskiem, co stanowi zresztą słabą stronę wielu opracowań antropogenetycznych. Nie wystarcza bowiem określić wczesnych hominidów jako „łowców

i zbieraczy”, czy opisać rozwój ich mózgow na bazie materiału kostnego oraz podzielić drogę ewolucyjną tych form na szereg odcinków. Jeżeli powstanie gatunku *Homo sapiens* było procesem naturalnym (co w zasadzie przyjmuje się już jako aksjomat), to możliwe jest nie tylko ustalenie przebiegu tego procesu, ale także przyczyn, które zdeterminowały taki, a nie inny obraz jego ewolucji. Celem pracy jest próba udowodnienia prawdziwości powyższego założenia, a w zasadzie – w oparciu o materialne ślady, którymi dysponuje paleontologia – zrekonstruowanie całościowej wizji mechanizmów przystosowawczych plio-plejstoceńskich hominidów.

„Żaden organizm nie adaptuje się w sposób abstrakcyjny; zjawisko to zachodzi ściśle w ramach narzuczanych przez specyfikę warunków środowiskowych” [DOBZHANSKY 1968]. Spoglądając na człowieka, czy wcześniejsze formy hominidal-

ne, trudno jest określić ten rodzaj specjalizacji, który reprezentują. Adaptacje charakteryzujące człowiekowate nie stanowią przesłanek, które pozwoliłyby na przyrównywanie ich czy do silnych zwierząt drapieżnych, czy do szybkonożnych kopytnych, czy też do czworonożnych pawianów sawannowych. Jako że formy australopitekoidalne ewoluowały, na równi z wyżej wymienionymi ssakami, w tych samych warunkach środowiskowych (coraz to bardziej ochładzająca się i stepowiejąca sawanna afrykańska), nie mogły pozostać „neutralne” wobec zmieniającego się otoczenia. Stąd niestosowne byłoby określenie tego niespecyficznego typu odpowiedzi adaptacyjnej jako „ucieczkę od specjalizacji” [RYSZKIEWICZ 1987]. Hominidy ulegały przecież licznym przekształceniom w obrębie struktur anatomicznych i funkcji fizjologicznych, czy też szeroko rozumianego behawioru, zmiany te były „testowane” przez środowisko: musiały służyć przeżyciu i zwiększać korzyść adaptacyjną osobnika, aby stać się trwałą dziedzictwem rodziny ludzkiej.

Jednocześnie należy pamiętać, że ewoluujące cechy, które gwarantowały efektywność egzystencji australopiteków, pozostawały we wzajemnych związkach: ukształtowanie ciała wpływało na typ lokomocji, i odwrotnie – oba czynniki decydowały o sposobie odżywiania, który je zwrótnie również modyfikował, a wszystkie modelowały formę życia grupowego [GAUTIER 1982]. Jako że wiele z plio-plejstocenijskich cech hominidalnych właściwych jest ludziom współczesnym (choć niektóre z nich są „przytłoczone” sferą kulturową), warto więc, krok po kroku, przyjrzeć się tym „źródłowym” przystosowaniom, przedstawić ich przypuszczalne interpretacje, osadzić w konkretnych warunkach środowiskowych, których specyfika narzuciła adaptacyjną formę od-

powiedzi. Krótko mówiąc – należy podać za hasłem starożytnych Greków: *Gnothi seauton* lub Rzymian *Nosce te ipsum*, co znaczy: poznaj samego siebie.

Oczywiste jest, że w przypadku form wymarłych nie sposób podać faktycznych i rozstrzygających danych, jednakże dróg pozwalających na wiarygodną rekonstrukcję ewoluowania czy ukształtowania cech ich organizmów jest wiele. Kostne pozostałości plio-plejstocenijskich hominidów świadczą o tym, że australopiteki były niezaprzeczalnie wyprostowanymi, dwunożnymi istotami, raczej „wszystkożernymi”, o pewnych zaawansowanych zdolnościach manipulacyjnych. Pozostałe wiadomości o ich funkcjonowaniu wynikają z porównań współczesnych ludzi z najbliższymi liniami ludzką antropidami, bądź ze specyficznych ludzkich uwarunkowań anatomicznych, fizjologicznych czy behawioralnych.

Aspekt anatomiczny – lokomocja

Sam fakt istnienia dwunożności, a więc i postawy wyprostowanej, u plio-plejstocenijskich hominidów nie budzi zastrzeżeń czy wątpliwości. Punktem spornym pozostaje natomiast przyczyna, dla której bipedia wyewoluowała. Tak jak Darwin, wielu autorów próbuje tłumaczyć dwunożność w kontekście lokomocji i rozważa możliwość pojawienia się bipedii jako konsekwencji, nie zaś przyczyny, zmian dotyczących wykorzystywania kończyn górnych.

Na przykład Kortlandt (patrz przyp. 1) sugeruje, że bipedia mogła rozwinąć się jako następstwo używania kończyn górnych do wymachiwania ciernistymi gałęziami jako przedmiotem odstrasżającym atakujące drapieżniki. Wydaje się jednak wątpliwe, czy działania takie były skute-

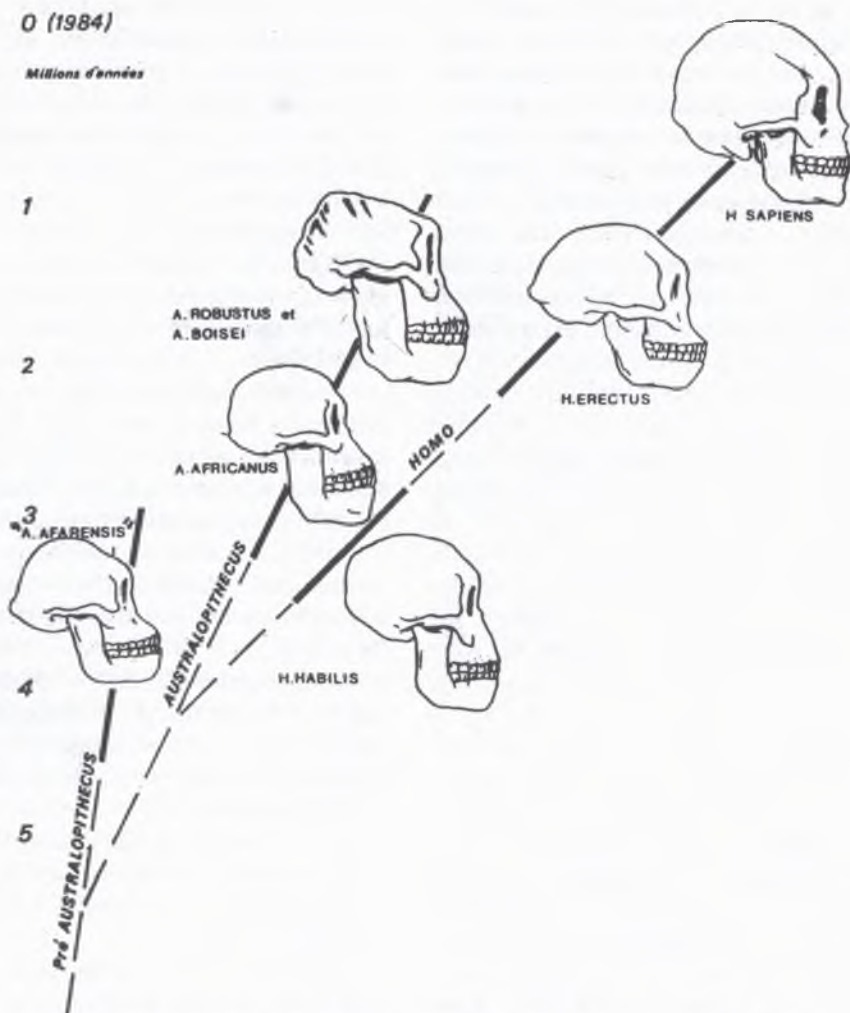
czne w przypadku drapieżnika dużego czy też, stadnie polujących, zwierząt mniejszych. Z kolei Day stwierdza, że ukształtowanie postawy i chodu dwunożnego może być wytłumaczone w terminach podwyższonej przeżywalności, dzięki sprawniejszemu uzyskiwaniu pożywienia z wysokich gałęzi, uciekaniu i wspinaniu się na drzewa przy wcześniejszym spostrzeżeniu zagrożenia, uwolnionym ręką zdolnym do obrony, czy bezpiecznemu przenoszeniu dzieci (uwzględniając ich przedłużoną nieporadność i zależność). Jednakże bardziej prawdopodobne wydaje się, że hominid zagrożony przez drapieżnika mógłby osiągnąć schronienie na drzewie szybciej, jeśli by uciekał w jakikolwiek inny sposób niż dwunożny. Z kolei dziecko w ramionach matki jest poważną przeszkodą i w ucieczce, i podczas wspinania się na drzewo, tak więc osobnik przemieszczający się wraz z potomkiem był raczej bardziej zagrożony niż inni, nawet mniej sprawni, członkowie jego grupy. Odmienny punkt widzenia rozwinęli Washburn i Howell¹ twierdząc, że używanie narzędzi jest zarazem i przyczyną, i efektem bipedii ludzkiej. Ta hipoteza została później rozwinięta – szczególnie przez BIELICKIEGO (1984) – popadła jednak w schemat interpretowania „zachowań narzędziowych jako działań manipulacyjnych i produkcyjnych” [FIFER 1987]. Tymczasem relacje dostarczane o zachowaniach protokulturowych wielu wyższych naczelnych dowiodły, że zwyczajową pozycją w trakcie czynności manipulacyjnych jest pozycja siedząca, co jednocześnie demontuje hipotezę o dużym udziale takich zachowań w wykształceniu się postawy stojącej czy dwunożności.

Nadal więc zostaje nie rozwiązany problem najistotniejszy – dlaczego pliooplejstocenijskie hominidy stały się dwu-

nożne, a pokrewne im formy pozostały nadrzewnymi, wspinającymi się zwierzętami. Interesującą propozycją rozwiązania tej kwestii, popartą ciekawymi argumentami, jest tzw. „hipoteza rzucania” FIFERA [1987]. Hipoteza ta zakłada, że przednie i tylne kończyny człowieka były, i nadal są, integralnymi częściami jednego mechanizmu czynnościowego, a zatem główną ewolucyjną siłą napędową ludzkiej dwunożności był rozwój sprawnie i efektywnie działającego układu kostno-mięśniowego podczas „miotania pociskami”. Mechanizm ten, aktywujący morfologię i anatomię całego ciała, lepiej tłumaczy wykształcenie się wielu specyficznych cech strukturalnych dolnej połowy układu kostno-mięśniowego niż sam mechanizm lokomocji dwunożnej. Oczywiście człowiek porusza się dwunożnie, lecz – czego Fifer dowodzi – owa dwunożność rozwinęła się w pewnych ramach strukturalnych i funkcjonalnych, nałożonych przez wymagania ewoluującego mechnizmu „rzucania pociskami” – co tłumaczyłoby „wadliwość i niedoskonałość naszej, skądinąd niezwykle korzystnej, wyprostowanej postawy i chodu dwunożnego”, jak – cytując Tobiasa – pisze FIFER [1987].

Stawiając powyższą hipotezę Fifer wołuje się na fakt, że szympan, czy wiele innych naczelnych, jest zdolny do okazjonalnego rzucania różnymi przedmiotami oraz do chodu dwunożnego i niewątpliwie długotrwały trening mógłby podnieść sprawność wykonywania tych czynności. Jednakże na żadnego z tych prymatów, jak się wydaje, nie działała presja w kierunku ulepszania owych zdolności, co oznaczałoby, że korzyści płynące z adaptacji takiego rodzaju zachowań były mniejsze w porównaniu z nieodłącznymi niedogodnościami związanymi z tą postawą.

¹ Koncepcje wymienionych autorów przedstawia FIFER [1987].



Rys. 1. Model ewoluowania form hominidalnych autorstwa Yvesa COPPENSA (1984)

Aby rozwinąć argumentację Fifera, należy odwołać się do sytuacji, w której znalazły się wczesne hominidy czy pre-hominidy, jak chce COPPENS (autor nowego taksonu – pre-australopiteka – od którego wywodzi kolejne formy człowiekowatych (rys. 1) [1991]), przechodząc z dominującego dotychczas nadrzewnego i czworonożnego stylu życia do naziemnego. Był to niewątpliwie późny miocen, wycofywanie się lasów tropikalnych

pozbawiło wczesne formy ludzkie schronienia i zmusiło do plądrowania z rzadka zalesionej sawanny afrykańskiej [TOBIAS 1991]. W ten sposób dołączyły się do współzawodnictwa istniejącego między ssakami roślinożernymi a mięsożernymi, poszerzając skądinąd dietę tych ostatnich. Zastane zależności ekologiczne ewoluowały od wielu milionów lat, czego rezultatem była wielka liczba szybko- nych, czworonożnych roślinożerców

i ściśle przystosowanych do ich chwytania i zabijania drapieżników. Tak więc, owe protohominidy, które dopiero co znalazły się na otwartej sawannie, miały najlepsze szanse przeżycia, w konfrontacji z wyspecjalizowanymi drapieżnikami, poprzez powrót do lokomocji czworonożnej, pozwalającej na błyskawiczną ucieczkę w kierunku pobliskich drzew dających schronienie. Dla będącego nieporadnie chwiejącym się jeszcze nowicjuszem bipedii hominida, próba ucieczki na oddalone drzewa była raczej samobójstwem. Nawet opanowanie dwunożności w takim stopniu, jaki osiągnął współczesny człowiek nie pozwoliłoby na skuteczną ucieczkę przed drapieżnikami sawanny. Dowodem jest sytuacja istniejąca w dzisiejszych Indiach, gdzie pomimo silnie zredukowanej liczebnie populacji tygrysów (do ok. 2000 osobników), ograniczonej do terenów parku narodowego, około 200 mieszkańców (rocznie) zamieszkujących te tereny staje się ofiarą tych drapieżników (Information Office, Indian High Commission in London, 1982). Wynika z tego, że wczesne hominidy nie mogłyby zamieszkiwać terytoriów sawannowych naziemnych drapieżców, jeśli ich przeżycie zależałoby przede wszystkim od szybkości czy to jako czworonogów, czy dwunogów. Fifer proponuje, że przeżycie w czasie pierwszej, „krytycznej fazy zmiany niszy ekologicznej było raczej uzależnione od wcześniej nabytego mechanizmu obrony, który był na tyle skuteczny, iż pozwalał na okazjonalną i ograniczoną penetrację obszarów zagrożenia” [1987]. Mechanizm ten, udoskonalony, mógł pozwolić na ciągłe przeszukiwanie tego terytorium, głównie w celu znalezienia żywności, a później – wprost na współzawodnictwo z drapieżnikami o mięso padłych roślinozerców. Jak się wydaje, w obliczu osuszającego się i pu-

stoszejącego wschodniego regionu Afryki, było to wręcz jedynym rozwiązaniem. Niebezpieczeństwo ze strony drapieżników oraz konieczność zdobywania jedzenia na otwartej sawannie były czynnikami sprawczymi udoskonalania się tego mechanizmu obronnego, a zarazem działały jako wzmocnienie na ewoluującą bipedię i przyspieszały zachodzące zmiany strukturalne i behawioralne. Owym popieranym przez dobór naturalny zachowaniem obronnym miała być, zdaniem Fifera, zdolność do rzucania kamieniami, która osiągnęła określony poziom celności, gwarantując dość poważne uszkodzenia „żywego celu”. Wymagałoby to oczywiście wyższego poziomu koordynacji wzrokowo-ruchowej, a więc stawiałoby na rozwój odpowiednich ośrodków w mózgu. Efektywność takich zachowań wzrastałaby przez powiększenie liczby jednocześnie działających osobników. Można znaleźć liczne przykłady takich działań grupowych wśród szympanów. Antropoidy te, przy spotkaniu z leopardem, odłamują lub podnoszą z ziemi gałęzie i wymachują nimi – grożąc. Potrafią też rzucać kamieniami, lecz na odległość nie większą niż 5 m. Jednakże zachowania takie zdarzają się rzadko [GOODAL 1974].

Być może więc czynnik, który zainicjował rozejście się linii ewolucyjnych hominidów i szympanów ze wspólnego pnia, był czynnikiem behawioralnym: „protohominidy preferowały ziemię do stania i rzut kamieniem podczas obrony czy ataku, a protoszympany wymachiwanie gałęziami (grożenie wsparte nastroszeniem sierści, odsłonięciem kłów) i ucieczką, używając czterech kończyn, na najbliższe drzewo” [FIFER 1987]. Warto jednak w tym miejscu przypomnieć, że – w świetle geologicznych i paleoklimatologicznych danych – regiony wschod-

niej Afryki uległy rozdzieleniu przez kształtujący się system ryftów, izolując dwie populacje hominidów, które ewoluowały odtąd w odmiennych warunkach środowiskowych [ANDEL 1991, COPPENS 1989, FOSTER 1983, KSIĄŻKIEWICZ 1979, OKOŁOWICZ 1969]. Wydaje się więc, że właśnie środowisko stworzyło ową preferencję behawioralną sugerowaną przez Fifiera. Użycie kamieni, będących niejako „pod ręką”, mogło wytworzyć w grupie hominidów, ze względu na skuteczność takiego działania, preferencję owych zachowań oraz „wbudować” je w zakres wzorców behawioralnych tejże grupy. Naturalna selekcja mogła z kolei faworyzować osobniki, które były lepiej przystosowane do czynności rzucania pociskami. Cechy anatomiczno-morfologiczne, które wówczas się ukształtowały, są właściwe także współczesnym ludziom, a ich specyfika i nietypowość wydaje się rozumiała właśnie w świetle „hipotezy rzucania” Fifiera. Sam autor nazywa te cechy ludzkiego ciała „anomaliami” i próbuje uzasadnić ich istnienie ewolucyjną presją udoskonalania mechaniki rzutu w czasach plio-plejstocenijskich australopiteków, co inicjowałyby zwyczajową ortoskelle i bipedię.

W porównaniu z resztą ciała, kończyny dolne są masywne i liczą w przybliżeniu 1/3 całkowitego ciężaru. Podczas biegu ten znaczny ciężar musi ulec przyspieszeniu i wyhamowywaniu w trakcie przemiennej przemieszczania kończyn [WEISS 1981]. Jest to więc rozwiązanie – z punktu widzenia mechaniki – nieefektywne. U innych ssaków problem mechaniki lokomocji został rozwiązany w odmienny sposób. W przeciagu ewolucji, u koni, antylop i żyraf zwiększeniu uległa długość kroków oraz potencjalna szybkość zwierzęcia, dzięki przedłużeniu, nieproporcjonalnie do pozostałej części

kończyny, jej dystalnego odcinka [FIFER 1987, SZARSKI 1990].

Generalnie, noga wzmocniona jest przez mięśnie usytuowane na fragmencie proksymalnym. Szybko biegające ssaki czworonożne charakteryzują się tym dodatkowo, że wydłużony, najdalszy fragment ich kończyn jest słabo umięśniony, zatem posiada mniejszą masę. Jest to istotne ze względu na fakt, że właśnie ta część kończyn zwierzęcia podczas biegu jest poddawana największym przyspieszeniom. W ten sposób skonstruowane nogi najefektywniej wykorzystują dostarczaną im energię, skutkiem czego możliwe jest uzyskanie błyskawicznego przyspieszenia [FIFER 1987]. Takie modyfikacje nie wystąpiły jednak w obrębie kończyny dolnej człowieka. Faktycznie, jeśli pojawił się jakikolwiek nieproporcjonalny wzrost, dotyczył on większej masywności proksymalnego segmentu nogi, co nie wydłużyło jednak kroku. W ten sposób człowiek „skazany” jest na niedoskonałość, wynikającą z nieefektywności jego systemu lokomocyjnego, a wyrażającą się ograniczeniem maksymalnej prędkości, którą może rozwinąć, do 30 km/h, podczas gdy niebezpiecznej wielkości drapieżniki swobodnie osiągają szybkość 50 km/h. Przytaczane tu poglądy Fifiera należałoby jednak uzupełnić wypowiedzią REICHHOLFA [1992], według którego lokomocja dwunożna nie jest tak bardzo niekorzystna w porównaniu z czworonożną, bo choć podeszwy stóp stykają się z ziemią stosunkowo dużą powierzchnią, tarcie kończyn o podłoże jest mniejsze, gdyż kontaktują się z nim tylko dwie kończyny. Dodatkowo, dzięki propulsji (przenoszeniu ciężaru ciała z pięty na palce), która charakteryzowała już australopiteka, pozwalającej zrezygnować z dźwigania całego ciała w górę i opuszczania go przy każdym kroku, co pozwala

łało zaoszczędzić ogromną ilość energii, bipedia dla dwunoga była korzystna i warta „kontynuowania”.

Oczywiście masywność nóg człowieka można by argumentować tym, że była ona potrzebna dla zapewnienia większej stabilności w momencie przyjęcia wyprostowanej postawy ciała (niższe położenie środka ciężkości niż w przypadku czworonogów). Taki sposób zminimalizowania niebezpieczeństwa upadku nie wydaje się jednak obowiązujący – wystarczy odwołać się chociażby do przykładu dwunożności strusia. Ten szybkobiegacz może osiągnąć prędkość wykraczającą ponad 50 km/h, bez obawy rozplaszczenia się na dziobie. Jego długie nogi, z wyjątkiem krótkiego fragmentu proksymalnego, są skonstruowane niemal jedynie z kości, ścięgien i skóry, a przy tym centrum ciężkości położone jest dość wysoko w obrębie ciała. Jak z tego wynika, dwunóg z długimi, cienkimi nogami i wysoko umieszczonym punktem ciężkości jest lepszym ewolucyjnym rozwiązaniem pod względem utrzymania, a raczej łatwego przywracania, zewnętrznej równowagi i szybkiego biegu, niż dwunóg o masywnych nogach i nisko położonym punkcie ciężkości, który wymaga poza tym długiego czasu dla uzyskania dużej prędkości.

Inną „anomalią”, którą omawia Fifer, jest stosunkowo długi i labilny tułów. Siły inercyjne, powstające podczas biegu, a pochodzące z ruchu masywnych nóg, kładą główny nacisk na obręcz miedniczą i lędźwiowy odcinek kręgosłupa. Owym napięciom przeciwstawiają się antyśily, generowane przez energiczne wymachy ramion w górnej części ciała. W takiej sytuacji pożądane jest ściśle i mocne połączenie niższych i wyższych partii tułowia. Jest to osiągnięte przez aktywnie działające liczne grupy mięśni, łączących

miednicę z żebrami oraz lędźwiowy odcinek kręgosłupa z miednicą i żebrami [AIELLO 1990, BOCHENEK 1992]. Taka kompensacyjna aktywność mięśni wymaga oczywiście zużycia nadwyżki energii ponad tę jej ilość, która przeznaczona jest wprost na napęd. Efektywność systemu byłaby więc znacznie lepsza, gdyby wyższe i niższe segmenty tułowia były nieruchomo ze sobą zestawione – tak jak u strusia. Jednakże obecność „pudełkowatego” korpusu u strusia jest pozostałością adaptacji do lotu jego przodków, czy – cofając się w głąb mezozoiku – reliktem przystosowań dwunożnych naziemnych dinozaurów, przeto nie może być rozpatrywana jako pierwotna adaptacja dla, skądinąd wcześniej nadrzewnych, początkujących dwunogów. Jeśli, dla powyższej racji, tak krańcowe rozwiązanie nie mogło wystąpić, to przynajmniej powinien zostać poważnie ograniczony stopień ruchomości pomiędzy dwoma segmentami tułowia, choćby przez redukcję liczby kręgów lędźwiowych oraz mobilności dzięki licznym i silnym więzadłom i ścięgom. Tymczasem talia człowieka jest proporcjonalnie dłuższa w porównaniu z małpami, a giętkość i całkowity zakres ruchów kręgosłupa (w przód, w tył, na boki czy rotacyjnych), osiągnięty przez sportowców czy tancerzy, jest prawdopodobnie nieosiągalny przez żadnego innego prymata (zdumiewający zakres możliwości ruchowych kończyn dolnych pongidów, szczególnie orangutana, nie jest oczywiście brany pod uwagę, gdyż wynika raczej z wysokiej mobilności stawów biodrowych niż ruchliwości kręgosłupa). Taka labilność wydaje się więc nie tylko niepotrzebna, lecz niekorzystna dla istoty, która stała się naziemnym dwunogiem, i dodatkowo „miała aspiracje” związane z wykształceniem szybkiego biegu.

Kolejną „anomalię” stanowi mięsień pośladowy większy (*m. gluteus maximus*). Mimo że ten parzysty mięsień występuje również u innych naczelnych, tylko u człowieka jest tak dobrze rozwinięty [AIELLO 1990]. Mięsień pośladowy większy jest przyczepiony i rozbudowany, w dużej mierze, w tylnym regionie kości biodrowej oraz w części krzyżowej kręgosłupa, skąd biegnie skośnie w dół (na zewnątrz) pod kątem 45° . Około 75% masy tego mięśnia łączy się z mięśniem naprzeczącym powięzi szerokiej (*m. tensor fasciae latae*), którego ścięgno przyczepia się do kolca biodrowego górnego przedniego i na koniec oba mięśnie wspólnie przechodzą w pojedyncze, silne ścięgno, schodzące na przednią powierzchnię bocznego kłykcia kości goleniowej. Mięśnie te działają najefektywniej (ulegają silnemu skróceniu), gdy staw kolanowy jest poddany całkowitemu wyprostowaniu – wtedy umacniają wyprostowaną pozycję kończyny w tym stawie, utrzymując cały ciężar ciała [BOCHENEK 1992]. Owa rola „stabilizująca” nadaje tym mięśniom charakter raczej „przeciwważni” niż napędu lokomocyjnego [FIFER 1987].

Czwarta część masy mięśnia pośladowego większego przechodzi na tylną powierzchnię kości udowej; jej zadaniem jest prostowanie biodra [BOCHENEK 1992]. Następuje to jednak tylko w takim ułożeniu uda (zgięciu stawu biodrowego), w jakim znajduje się ono podczas wchodzenia na schody, wstawania z pozycji siedzącej, czy odwrotnie – w momencie siadania. W trakcie realizacji tych czynności występuje jednocześnie odwiedzenie i rotacja na zewnątrz uda [BOCHENEK 1992, FIFER 1987]. Tymczasem, w czasie biegu, mięsień ten bierze udział jedynie w momencie startu, zapewniając napęd, kiedy staw biodrowy jest silnie zgięty, oraz, działając jako mięsień przeciw-

grawitacyjny, odrywa nogę od ziemi. W trakcie chodzenia po terenie płaskim mięsień pośladowy większy odgrywa rolę nie- wielką lub żadną [FIFER 1987], co tłumaczyłoby fakt, że w przypadku paraliżu czy niedowładu tego mięśnia chód jest niezakłócony. Mimo zaangażowania mięśnia pośladowego większego podczas biegu dwunożnego (co jest bezsporne), pojawia się pewna niejasność funkcjonalna w trakcie tej czynności, a mianowicie: kurczenie się tego mięśnia powoduje nie tylko prostowanie uda, lecz jednocześnie odwiedzenie i obrót, i właśnie te dwa ostatnie zjawiska wydają się zupełnie niepożądane [FIFER 1987].

Za anomalię Fifer uznał także krótsze ramię dźwigni mięśni prostujących kończyny dolnej (w porównaniu z małpami człekokształtnymi). Takie rozwiązanie strukturalne powoduje utratę siły – z korzyścią dla szybkości ruchu. Istniejąca różnica między ludźmi i pongidami jest powszechnie przypisywana potrzebom siłowym tych ostatnich podczas wspinań się, a wymaganiami stawianym przez szybki bieg w przypadku człowieka. Interpretacja ta jest jednak o tyle słaba, że człowiek, „rezygnując” z siły na rzecz rozwijanej prędkości, uzyskał jedynie połowę prędkości osiąganą przez ssaki drapieżne.

Ostatnia anomalia jest związana nie tyle z lokomocją, co postawą dwunożną – mianowicie z mechanizmem „zamykania kolana” [FIFER 1987]. W momencie, gdy staw kolanowy jest maksymalnie wyprostowany, powierzchnie stawowe nasady dalszej uda wchodzi w pełny kontakt z powierzchniami stawowymi goleni, niejako ulegając zaklinowaniu. To udogodnienie mechaniczne powszechnie jest opisywane jako mechanizm energooszczędny [FIFER 1987], popierający ortoskelię. Zapomina się jednak o mięśniach, które

zużywają ogromne ilości energii w celu utrzymania wyprostowanej postawy. Jeśli zatem zaoszczędzenie energii miałyby być pierwszoplanowym czynnikiem w trakcie ewolucji hominidów, korzystniejsza od wyprostowanej postawy dwunożnej byłaby pozycja kuczna lub siedząca. Z kolei trudno sobie wyobrazić sytuację w okresie plio-plejstocenijskim, w której mechanizm „zamykania kolana” miałby realną wartość. Przy polowaniu, kiedy czasem pojawia się konieczność stania w bezruchu dłuższy czas, stawy kolanowe są raczej lekko ugięte, gotowe do natychmiastowej akcji, nie zaś wyprostowane [FIFER 1987].

Jak wynika z powyżej przytoczonej analizy, niektórych cech anatomiczno-funkcjonalnych człowieka nie da się wyjaśnić rozwojem dwunożnej lokomocji w warunkach plio-plejstocenijskiej Afryki sawannowej. Zdaniem Fifera odpowiedzi dostarcza hipoteza „rzucania pociskami”.

W procesie rzucania istotną kwestią jest uzyskanie przez rękę dużej prędkości na krótkim dystansie, a także precyzyjne kontrolowanie kierunku, w którym ręka się porusza [FIFER 1987]. Czynność, jaką jest rzut do celu, dla człowieka praworecznego rozpoczyna się od silnego nastąpienia i odepchnięcia prawej nogi od podłoża, co produkuje gwałtowne przyspieszenie kątowe prawej części miednicy, która samorzutnie obraca się, opierając na lewej nodze. Owo przyspieszenie narasta wzdłuż kolejnych odcinków górnej części ciała, prawego barku, ramienia i ręki. Przyspieszenie kątowe jest przekształcane w liniowe przez rozciągnięte, wyprostowane ramię, tak że pocisk może być precyzyjnie wyrzucany w wybranym kierunku.

Jednym z ważniejszych problemów, z którym zetknął się ów rzucający hominid, było zapewnienie sprawnego i sku-

mulowanego przepływu energii kinetycznej poprzez ciało – ze stopy do ręki – i zminimalizowanie strat energetycznych podczas tej drogi [FIFER 1987].

Zgodnie z zasadą zachowania pędu, kiedy dwa poruszające się ciała o niejednakowej masie zderzają się, to ciało o mniejszej masie ulegnie większej zmianie prędkości niż ciało o masie większej. W procesie rzucania, kiedy każda część ciała (od tułowia w górę) wnosi sukcesywnie swój wkład energetyczny do całkowitej energii kinetycznej, przepływającej przez system, wtedy, zgodnie z III prawem Newtona², jest rozwijana siła działająca w odwrotnym kierunku – w dół. Jeżeli w tym procesie górne segmenty ciała miałyby zyskać na szybkości, muszą cechować się mniejszą masą niż dolne. Jak się okazuje, tym właśnie charakteryzuje sylwetka człowieka, toteż, wobec powyższych eksplikacji, masywność ludzkich nóg przestaje być anomalią, a raczej wydaje się niezbędną.

Należy też zwrócić uwagę na fakt, że podczas biegania czy chodzenia każda noga, kolejno, przenosi ciężar całego ciała, co obniża wartość potencjalnego przyspieszenia. Z kolei w trakcie rzucania wysunięta noga, rozwijając przyspieszenie, jest obciążona tylko połową masy ciała (wyłączając krótki moment inicjujący ten proces). W tej sytuacji występowanie krótkiego ramienia dźwigni głównych mięśni prostowników kończyny dolnej człowieka wydaje się uzasadnione, gdyż pozwala na uzyskanie znacznego przyspieszenia [FIFER 1987].

Wyjaśnienie „nietykowości” innych, wymienionych wcześniej cech wymaga głębszego wnikięcia w mechanikę rzutu.

² III prawo Newtona stwierdza, że jeżeli ciało A działa na ciało B z pewną siłą, to ciało B działa na ciało A z taką samą siłą co do wielkości i kierunku, lecz o zwrocie przeciwnym.

Przypuszczalnie, w początkowych etapach ewoluowania tej czynności, hominid musiał stać bokiem do celu, który sobie obrał, aby osiągnąć maksymalną stabilność. W takiej sytuacji główny ciężar ciała, u praworecznego osobnika, jest przenoszony na nogę prawa, ugiętą w stawie skokowym, kolanowym i biodrowym. W tym samym czasie kręgosłup lędźwiowy jest wygięty w przód i w bok, a górna część tułowia i barki skrecają się tak daleko w prawo, na ile pozwalają więzadła, które w następnej fazie, jak i mięśnie brzucha, są odpowiedzialne za powrót do pozycji naturalnej. Wiadomo, że mięśnie rozciągnięte skurczą się silniej od mięśni wcześniej rozluźnionych, a z kolei napięte więzadła, podobnie do sprężyny, ze względu na ich elastyczność, wyzwalają dużo energii (wykorzystanej do rozciągania) w momencie powrotu tułowia do pozycji spoczynkowej. Oba zjawiska podwyższają efektywność i siłę wyrzutu. Dodatkowo, „podwójne, spiralne ułożenie” muskulatury ludzkiego ciała, opisane przez Darta [FIFER 1987], wydaje się szczególnie przydatne w rozważanej aktywności.

Wróćmy jednak do opisu mechanizmu rzutu: prawe ramię jest zgięte, lewe uniesione, aby kontrolować równowagę, głowa skrecona w lewo, wzrok skierowany na cel ponad lewą ręką. Eksplozywnie, mięśnie prostowniki stawu skokowego, kolanowego i biodrowego włączają się do akcji wyprostowując prawą nogę, a gwałtowne przerzucenie ciężaru ciała na lewą nogę i obrót wokół jej osi umożliwia rozwinięcie błyskawicznego kąтового przyspieszenia. Ponieważ początkowo prawy staw biodrowy jest zgięty, ważne jest więc wyprostowanie, a także jednoczesne odwiedzenie i rotacja uda oraz przewyciężenie początkowej inercji (bezwładności) ciała. Wszystkie te czyn-

ności realizuje mięsień pośladowy większy. Podczas wyrzutu górna część tułowia, ze względu na działające na nią siły bezwładności, pociąga za sobą prawe biodro, dodatkowo napinając mięśnie brzucha. Te z kolei kurczą się, działając przeciwko ruszającej się masie (tj. pędowi prawej części miednicy i tejsze nogi) i wywołują kątowe przyspieszenie górnej części korpusu i prawego ramienia. Ciężar ciała jest teraz całkowicie utrzymywany na wyprostowanej lewej nodze, a więc ważne jest, aby lewy staw kolanowy nie był zgięty. Ponieważ środek ciężkości przemieszcza się ponad i przed lewą nogę, jej staw kolanowy łatwo przechodzi w unieruchomioną pozycję, zapewniając dużą stabilność systemowi do czasu, gdy kamień zostanie wyrzucony. Przed upadkiem wywołanym wypchnięciem ciała do przodu zabezpiecza oparcie się na dużym paluchu wysuniętej prawej stopy – przemieszczonej po rzucie. Aby lepiej wyhamować impet, prawa noga zgina się, wobec czego mięsień pośladowy większy jest znów w akcji, tym razem jako mięsień antygravitacyjny.

Tak przedstawione cechy ludzkiego ciała, wcześniej nazwane anomaliami, ponieważ nie znajdowały wytłumaczenia w koncepcji dwunożnego biegu, okazują się świadectwem ewoluowania mechanizmu obronnego, jakim był rzut kamieniem, zdaniem Fifera – czynnika decydującego w ewolucji wyprostowanej postawy i dwunożnego chodu.

Jednakże, jak zresztą często zdarza się przy tego rodzaju hipotezach, dowodzenie nie objęło innych, ważnych cech anatomiczno-funkcjonalnych ludzkiego ciała, których obecność w sposób oczywisty sugeruje silną selekcję faworyzującą osobniki lepiej przystosowane do chodu dwunożnego.

Która z hipotez dotąd wysuniętych jest bardziej wiarygodna, nie sposób rozstrzygnąć, możliwe zresztą, że mechanizmy selekcyjne przebiegały równolegle na wielu poziomach egzystencji australopiteków, a więc doszukiwanie się pierwszeństwa ewolucji któregoś zachowania adaptacyjnego wydaje się działaniem chybionym.

Powyższe rozważania dowodzą, że australopiteki posługiwały się zwyczajowo dużymi kamieniami, chociażby w celu obrony czy ataku. Jednakże zebranie roślinnego pożywienia czy jego obróbka, a także rozczwartowanie znalezione go lub schwytanego zwierzęcia wymagało od australopiteka, z uwagi na redukcję kłów, zdolności precyzyjnego posługiwania się nimi jako narzędziem.

Jak wiadomo, zwyczajowe posługiwanie się i wytwarzanie narzędzi stanowi istotne kryterium hominidalności, toteż ważne jest ustalenie momentu, od którego taka aktywność charakteryzowała formy człowiekowate.

Aspekt anatomiczny – manipulacja

Dowodów na poparcie twierdzenia, że plio-plejstocenske australopiteki posługiwały się narzędziami kamiennymi (i ewentualnie je wytwarzały) można poszukiwać w anatomii tych istot, która przecież (obok odpowiednich ośrodków nerwowych) determinuje możliwości manipulacyjne ręki.

Okazuje się, że struktura dystalnych paliczków ręki jest wśród naczelných jedynym z najważniejszych czynników warunkujących chwyt precyzyjny. Zdaniem SHREWSBURY'EGO [1986], chwyt precyzyjny to „połączenie proksymalnego lub dystalnego fragmentu opuszki kciuka,

lub jego nieopuszkowej powierzchni, z proksymalną lub dystalną częścią opuszki innego palca (lub palców), czy też jego nieopuszkowej części, z zamiarem wykonania zamierzonego chwytu”.

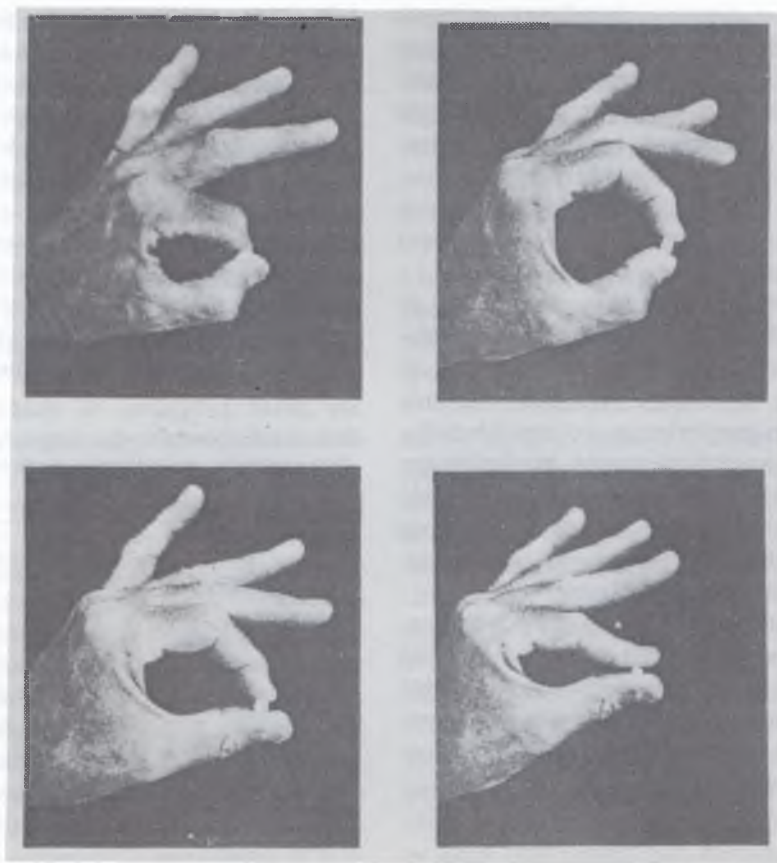
Jak podaje Johnson [SHREWSBURY 1986], wśród naczelných, jedynie u człowieka występuje zróżnicowanie opuszki palca w jej bliższym i dalszym regionie. To zróżnicowanie strukturalne determinuje pewne odmienne właściwości funkcjonalne obu regionów, co przedstawia tabela 1.

Tabela 1. Porównanie właściwości funkcjonalnych dwu regionów opuszki palca u człowieka [SHREWSBURY 1986]

Właściwość	Część proksymalna	Część dystalna
Powierzchnia czucia (sensory area)	większa	mniejsza
Rozeznawanie dotyku (tactile discrimination)	większe	mniejsze
Listewki „tarciove” (friction ridges)	podłużne	poprzeczne
Ruchliwość (mobility)	większa	mniejsza
Powierzchnia zablokowania (surface interlocking)	większa	mniejsza

Dysponowanie zróżnicowanymi strukturalnie i funkcjonalnie regionami opuszek umożliwia wykonanie kilku wyraźnie odróżnialnych rodzajów precyzyjnego chwytu, które nazwano typami i ponumerowano – od I do IV (rys. 2). Oto ich krótka charakterystyka.

Typ I – jest złożeniem dystalnego lub proksymalnego fragmentu opuszki jednego palca (łącznie z kciukiem) z fragmentem nieopuszkowym innego (rys. 2a). Przedstawiony na rysunku przykład można określić jako „ściśnięcie klucza” czy „poduszka do boku”. W tym typie dystalny paliczek kciuka naciska na niepodatną na deformację powierzchnię nieopuszkową innego palca. Zdeformowana opuszka naciskającego paliczka zwiększa



Rys. 2. Cztery typy chwytu precyzyjnego u człowieka

stabilizację ściskanego obiektu. Dystalna lub proksymalna pozycja nacisku zapewnia szeroki zakres precyzji i uchwytu.

Typ II – jest złożeniem dystalnych fragmentów opuszek: kciuka i innego palca (lub kilku) (rys. 2b). Takie zestawienie palców pozwala na ustawienie pionowo płaskiego przedmiotu i utrzymanie go w takiej pozycji lub przeniesienie czegoś w sposób „obcęgowy”. Zaznacza się przy tych czynnościach lekkie odkształcenie opuszek. Uchwyt stabilizujący ma miejsce tylko w przypadku przedmiotów małych. Ze względu na limitowaną wówczas strefę kontaktu z drobnym obiektem – stabilizacja może być uzyskana tylko dzięki ograniczonej ruchliwości dystalnej-

go fragmentu opuszki – co, oprócz struktur wewnętrznych (promieniście biegnące więzadła, przyczepiające się do tzw. guzowatości paznokciowej), jest zapewniane przez leżący z tyłu paznokieć. Dodatkowo, poprzecznie biegnące listewki skórne zabezpieczają przed dłoniowo-grzbietowymi przesunięciami.

Typ III – jest złożeniem dystalnego fragmentu opuszki palca wskazującego (lub pozostałych) do proksymalnego regionu opuszki kciuka (lub odwrotnie) (rys. 2c). Można inaczej określić go jako „szczyt do poduszki”. Ten typ chwytu zapewnia większą stabilność trzymanego obiektu niż opisany wcześniej. Wykorzystanie dystalnego fragmentu opuszki

w połączeniu z proksymalnym pozwala „zagnieździć” płaski lub mały, okrągły przedmiot w zdeformowanej części proksymalnej (ponieważ przyłożona siła działa w poprzek opuszki – stabilność jest łatwo uzyskiwana).

Typ IV – jest złożeniem proksymalnego fragmentu opuszki kciuka i proksymalnej części opuszki innego palca (rys. 2d), nazywany inaczej „przeciwstawieniem opuszki do opuszki”. Zestawienie obu fragmentów proksymalnych wzmacnia utrzymanie przedmiotów stosunkowo szerokich, o nierównych krawędziach oraz umożliwia zwiększenie strefy kontaktu palców z przedmiotem – w celu silniejszego ustabilizowania.

Analiza porównawcza ukształtowania dystalnych paliczków wśród naczelnych wykazała, że za zróżnicowanie funkcjonalne (kompartamentację) opuszki palca człowieka jest odpowiedzialne odmienne uformowanie paliczka. W przypadku człowieka dystalny paliczek ręki jest zakończony silnie poszerzonym, o chropowatej powierzchni dłoniowej, czubem paznokciowym [SHREWSBURY 1986], inaczej mówiąc guzowatością paznokciową [BOCHENEK 1992]. Małpy tę część paliczka mają uformowaną na kształt tępego stożka, o gładko wykształ-

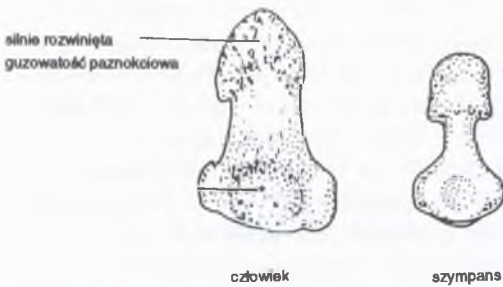
czonej powierzchni dłoniowej. Tym tłumaczy się u nich nieobecność promieniście biegnących więzadeł, u człowieka przyczepionych właśnie do owej szorstkiej guzowatości (rys. 3) [AIELLO 1990]. Ponadto, na dystalnym paliczku człowieka można zaobserwować kolcowate struktury kostne, do których przyczepiają się, z boków, więzadła śródkostne, ograniczające i podtrzymujące proksymalną część opuszki palca. Podobnych struktur nie spotyka się na paliczkach pozostałych naczelnych. Z wyżej wymienionych względów opuszka palca małp nie wykazuje zróżnicowanej (regionalnej) ruchliwości i odkształcalności.

Mimo że opuszki palców naczelnych (oprócz człowieka) nie wykazują kompartmentacji, co nie pozwala na wyraźne rozróżnienie typów chwytów precyzyjnych, można postawić, choćby przybliżoną, diagnozę preferowanych rodzajów uchwytu wśród małp i małpiatek.

Obserwacje Bishopa [SHREWSBURY 1986] wykazały, że możliwości manipulacyjne małpiatek w zasadzie ograniczają się do tzw. „uchwytu siłowego”. Jednakże morfologia kciuka tych naczelnych dopuszcza ponadto użycie I, II i III typu ludzkiego chwytu precyzyjnego. Shrewsbury stwierdził, że rzeczywiście małpie odpowiedniki wymienionych chwytów występują u tych naczelnych, a dominujący jest typ I.

Wśród małp szerokonosych tylko płaskowate wykazują, i to okazjonalną, zdolność wykorzystania typu I; pazurkowce do takich umiejętności nie są morfologicznie predysponowane.

Wąskonose małpy zwierzkształtne są zdolne do używania wielu typów ludzkiego chwytu precyzyjnego, najczęściej wykorzystywany jest jednak wzór I (kilka rodzajów z tej nadrodziny wykazuje jednak specyficzne preferencje typu II lub



Rys. 3. Porównanie dystalnego paliczka u człowieka i szympansa

III). Często kwestionowany jest IV typ chwytu [NAPIER 1975].

Wśród nadrodziny *Hominoidea*, gibonowate i orangowate charakteryzują się dużym podobieństwem do cerkopitekoidów pod względem używalności I, II i III typu. Typ IV chwytu precyzyjnego dla tych małp jest nieosiągalny ze względu na zbyt krótki kciuk [NAPIER 1975].

Typy chwytów precyzyjnych wykorzystywane przez żyjące naczelne mogą posłużyć jako modele (funkcjonalne i behawioralne) dla oszacowania możliwości manipulacyjnych wczesnych hominidów. W badaniach porównawczych wykorzystano dobrze zachowane dystalne paliczki plio-plejstocenijskich hominidów – dwu osobników z Hadar, reprezentujących gatunek *Australopithecus afarensis*, jednego osobnika z Kromdraai z gatunku *A. robustus*, dwu z Olduvai – przypisywanych gatunkowi *Homo habilis*.

Warto przypomnieć, że jedną z ważniejszych cech ludzkiej dłoni jest, unikalna wśród pozostałych naczelnych, obecność szerokiej, chropowatej guzowatości paznokciowej. Na dystalnych paliczkach plio-plejstocenijskich australopiteków okazuje się ona rozwinięta w różnym stopniu. Wczesne hadarskie formy (datowane na 2,9-3,3 mln lat) charakteryzowały się – jak stwierdza SHREWSBURY [1986], cytując dane Sterna i Susmana (1983) – jedynie lekkim bocznym rozszerzeniem dystalnego odcinka paliczka, porównywalnym z gładkim, stożkowatym zakończeniem paliczka pongidów. Z kolei guzowatość paznokciowa form z Olduvai, datowanych na 1,8 mln lat, jest już definitywnie rozwinięta i porównywalna z występującą u *Homo sapiens*. Na tej podstawie Marzke [SHREWSBURY 1986] stwierdził, że hadarskie hominidy były już zdolne do typu I chwytu precyzyjnego

(uzasadnieniem przypuszczenia jest szerokie rozpowszechnienie tego wzorca wśród współczesnych naczelnych) oraz zmodyfikowanego typu IV (modyfikacja polega na złożeniu więcej niż dwu opuszek jednocześnie).

Zdaniem Shrewsbury'ego wykorzystywanie tego ostatniego wzorca jest podważalne. Palce osobników z Hadar charakteryzują się bowiem wklęsłością paliczków po stronie dłoniowej oraz wyraźnymi wyrostkami bocznymi na paliczkach środkowych (miejsce przyczepu ścięgien mięśni zginaczy), co sugerowałoby – jak twierdzi Susman [SHREWSBURY 1986] – że dysponowały one tzw. „chwyttem zatraskowym”. Chwyt ten nie wykluczałby wykorzystania I, II i III typu ludzkiego chwytu precyzyjnego, lecz wyraźnie ograniczałby możliwość silnego rozprostowania palców (aż do lekkiego wygięcia w tył), co z kolei uniemożliwiałoby zetknięcie się proksymalnych fragmentów opuszek palców, które warunkuje wystąpienie IV typu ludzkiego chwytu precyzyjnego. Co więcej, wskazywałoby, że ruchy samego kciuka były w pewnym stopniu ograniczone. Ponadto, niekompletnie uformowana guzowatość paznokciowa, która przecież determinuje funkcjonalną kompartmentację opuszki palca, implikuje słabą stabilizację trzymanyh przedmiotów.

Materiały kostne hominidów z Olduvai są niestety niekompletne, więc niemożliwe jest określenie długości kciuka, choć występowanie stawów siodłkowych przy jego podstawie pozwala twierdzić, że bez trudu uzyskiwane były silne odchylenia tego palca. Z kolei istnienie grzebieni kostnych na środkowych paliczkach sugeruje wykorzystywanie „chwytu zatraskowego” przez te hominidy – co ograniczałoby wykonywanie IV typu chwytu precyzyjnego. Jednakże

obecność definitywnie rozwiniętych guzowatości paznokciowych wyraźnie implikuje wyższy poziom zdolności manipulacyjnych. Stwierdzenie natomiast braku dodatkowych struktur kostnych na obrzeżach guzowatości wskazywałoby na niecałkowitą kompartmentację opuszki, czyli ich chwyt precyzyjny, mimo że porównywalny już z ludzkim, nie był tak doskonały.

Morfologia paliczków plio-plejstocenских hominidów nie jest więc identyczna z żadną formą występującą u dzisiejszych prymatów. Stanowi raczej „formę przejściową”. Szczególnie wczesne, plioceńskie, hominidy, mimo że już dwunożne, wykazywały częściowo cechy istot nadrzewnych, czyli ich kończyny przednie nie zostały jeszcze zupełnie zwolnione z funkcji lokomocyjnych, toteż i zdolności manipulacyjne nie mogły rozwinąć się w takim stopniu jak u form późniejszych.

Należy przypuszczać, że pojawienie się pierwszych narzędzi kamiennych oraz wykształcenie guzowatości paznokciowej nastąpiło jednocześnie. Potwierdzałoby to wczesną aktywność wytwórczą australopiteków, której rozwój mógł nastąpić z powodzeniem jedynie w określonych warunkach terenowych, a to dlatego, że materiał wykorzystywany jako narzędzie, lub jego prototyp, na obszarach afrykańskich nie występuje z jednakowym natężeniem. Kamienie o ostrych krawędziach spotyka się najczęściej w środkowych i górnych odcinkach wartkich rzek, albo na terenach wulkanicznych. Bazalt i krzemień, obficie występujące na tych ostatnich obszarach (a stanowiące zresztą najstarszy materiał narzędziowy), najlepiej nadają się – ze względu na ich strukturę – do wtórnej obróbki. Toteż nie jest dziwne, że populacje australopiteków tak chętnie skupiały się na wyżynie wulkanicznej Afryki Wschodniej.

Aspekt fizjologiczny – termoregulacja

Wschodnioafrykańska wyżyna jeszcze pod jednym względem była wyjątkowo korzystna dla australopiteków. Jej przyrównnikowe położenie wiąże się z intensywnym promieniowaniem słonecznym, w wyniku którego wysychało niewątpliwie wiele płytkich jezior, pozostawiając na dnie silnie zasoloną wodę. Dodatkowo, dzięki silnemu wulkanizmowi region ten obfitował w bogate, pod względem składników mineralnych, popioły wulkaniczne, a sama aktywność tektoniczna, związana z kształtowaniem się Wielkiego Rowu Afrykańskiego, stwarzała dogodną sytuację powstawania słonych, płytkich jezior. Dostępność wody nie była również na tych terenach ograniczona. Pora deszczowa zapewniała nawet jej nadmiar, a w porze suchej przynajmniej kilka rzek spływających z gór dostarczało jej odpowiednią ilość. Oczywiście te źródła wody nie były (i nie są nadal) rozmieszczone regularnie na całym obszarze Wyżyny Wschodnioafrykańskiej, jednakże były na tyle blisko siebie, że umożliwiały częste korzystanie z nich w okresie suszy [NEWMAN 1970, WEISS 1981, TOBIAS 1991].

Opisane wyżej warunki środowiskowe okazały się niezbędne dla wyewoluowania pewnych mechanizmów fizjologicznych u wczesnych hominidów, które umożliwiły im przeżycie w sawannowym środowisku tropikalnej Afryki. Jak się wydaje, największym problemem, z którym spotykają się ssaki zamieszkujące tropiki, jest oddawanie nadmiaru ciepła z organizmu, gdyż jego przegrzanie nieuchronnie powoduje śmierć [SZARSKI 1990]. Sposobów radzenia sobie z nadmiarem wyprodukowanego czy pochłoniętego z otoczenia ciepła jest wiele [SCHMIDT-NIELSEN 1992]. Może to być

zwiększony przepływ krwi przez słabo owłosioną skórę na małżowinach usznych, czy porożach, lub chłodzenie krwi żyłnej przez odparowywanie wody na błonie śluzowej jamy nosowej i zatok, wypełniających niektóre kości czaszki (w ten sposób krew ulega ochłodzeniu nim wniknie do czaszki, co pozwala utrzymać temperaturę mózgu na poziomie niższym o kilka stopni niż temperatura krwi tętnic szyjnych czy tułowiowych), lub chłodzenie jamy nosowej, gardzieli i języka oparte na szybkich, płytkich wdechach [SZARSKI 1990] – jako kolejny sposób ochładzania przez odparowywanie wody.

W przypadku rodziny *Hominidae* wydaje się, że odpowiedź adaptacyjna na niekorzystne dla ustroju warunki tropikalnej sawanny objęła jednocześnie kilka aspektów morfologiczno-fizjologicznych organizmu, tworzących zintegrowany kompleks funkcjonalny. Kompleks ten, obejmujący zredukowanie owłosienia, występowanie ekrynowych gruczołów potowych oraz ciemno pigmentowanej skóry, prawdopodobnie ewoluował wspólnie z lokomocją dwunożną [ZIHLMAN 1988].

Te adaptacje morfologiczno-fizjologiczne znajdują wytłumaczenie w kontekście konkretnych warunków ekologicznych plio-plejstocenijskiej Afryki Wschodniej. W ciągu dnia intensywna insolacja otwartych terenów przyrównikowych stwarzała zupełnie inne warunki klimatyczne niż te, które panują w wilgotnym lesie tropikalnym. Wyłączywszy okresy wielkich deszczów, las tropikalny w strefie przygruntowej utrzymuje temperaturę około 28-32°C, przy bardzo małym ruchu powietrza, dużej wilgotności i słabym nasłonecznieniu są to warunki, w których usuwanie ciepła z organizmu nie sprawia większych trudności. Na otwartej sawannie osobnik pozostaje narażony na bezpośrednie promieniowanie słoneczne, do-

datkowo absorbując ciepło promieniujące od ziemi oraz pobliskich przedmiotów (łącznie przyjmowana ilość energii cieplnej wynosi ok. 100 kcal/m²/h) [NEWMAN 1970]. Podejmowanie jakiegokolwiek aktywności fizycznej (a prawdopodobnie była ona nasiloną u australopiteków, ze względu na rozproszenie źródeł wody czy pożywienia) wymaga dodatkowego nakładu energii, a zatem wzrasta ilość ciepła w organizmie, tym razem generowanego przez pracujące mięśnie. Już umiarkowany wysiłek fizyczny podnosi ponad dwukrotnie spoczynkową przemianę materii [ZIHLMAN 1988]. Taka kombinacja ciepła pochodzącego z zewnątrz i z wewnątrz ustroju, jeśli nie została rozproszona, niebezpiecznie podwyższyłaby temperaturę mózgu. Doprowadziłoby to do śmierci osobnika. Nie wydaje się jednak słuszne, by wyewoluowanie pionowej postawy i dwunożnej lokomocji tłumaczyć mniejszą powierzchnią ciała wystawioną na promieniowanie słoneczne oraz ułatwioną utratą ciepła w porównaniu z pozioomo zorientowaną postawą czworonożów [MORGAN 1982]. Koszt energetyczny utrzymania takiej postawy był i tak wysoki, a nie oferował w zamian rozwiązania problemów związanych z nadwyżką ustrojowego ciepła.

Jak się okazało, analogicznie do innych sawannowych zwierząt (szczególnie kopytnych), również ludzki system drenażu krwi żyłnej w czaszce „został zaprojektowany” na ochładzanie mózgu w warunkach hipertermii. Zmiany temperatury powietrza indukują zmiany w napięciu mięśni gładkich naczyń żylnych twarzy, a to z kolei prowadzi do odmiennego kierunku drenażu krwi żyłnej w czaszce. Krew żylna z twarzy przepływa wówczas żyłami ocznymi i ich anastomozami w głąb czaszki, aby w zatokach jamistych mogło nastąpić odpromieniowanie ciepła z krwi tętniczej,

która podąża – ochłodzona – do mózgu [SCHMIDT-NIELSEN 1992, BEALS 1986]. Bardzo istotna w tym mechanizmie ochładzającym jest również rola jamy nosowej, w której mieści się kompleks tętniczko-żylnych spłotów naczyniowych, umożliwiających wydajną wymianę ciepłą i wilgotnością. Jak sugeruje BEALS [1986] – cytując za Girgsem – ewolucja tego termoregulacyjnego mechanizmu naczyniowego mogła przynieść zmiany w kształcie podstawy czaszki. Conroy [BEALS 1986] zaobserwował związek wzorców przebiegu żył mózgowych z rozmiarami i kształtem otworów w podstawie czaszki. Jest to ważne, gdyż istnieją liczne dowody na to, że wielkość i kształt podstawy czaszki determinuje ukształtowanie sklepienia czaszki i twarzy [BEALS 1986]. Być może kolejne badania dowiodłyby, że powiększenie się przestrzeni zatok jamistych i ilości płynu czaszkowego, które spowodowały wzrost objętości czaszek i ich przekształcenia, były „preludium” do ekspansji mózgow w kolejnym etapie ewolucji. Bliska takiemu rozwiązaniu jest hipoteza FIAŁKOWSKIEGO [1978, BIELICKI 1987] – powiększania się objętości mózgow hominidów plio-plejstocenijskich jako dostosowania się tego organu do niezawodnego funkcjonowania w warunkach przegrzania organizmu, na skutek intensywnego wysiłku fizycznego związanego z „polowaniem na wytrzymałość”. Silny stres cieplny groził zakłóceniem pracy neuronów korowych, co musiałoby być zgubne dla osobnika. Adaptacja hominidów do tego stresu, jak twierdzi Fiałkowski, miała polegać na tworzeniu dodatkowych neuronów korowych i liczby połączeń między nimi – wtedy mózg jako całość pracowałby bez zakłóceń, nawet jeśli część neuronów ulegałaby chwilowemu „zablokowaniu”. Takie rozwiązanie wydaje się wątpliwe uwzględniając fakt, że mózg jest

organem metabolicznie bardzo kosztownym. Jak podaje Armstrong (1983) – reprezentując około 2% całkowitej masy ciała, zużywa on, bezustannie, blisko 20% energii ustroju [BEALS 1986]. Trudno jest więc sądzić, że narząd pochłaniający tak olbrzymie ilości energii mógłby się biernie powiększyć drogą doboru naturalnego.

Należy zaznaczyć, że pierwsze i wyraźne zmiany unaczynienia wewnątrzczaszkowego pojawiają się właśnie na odlewach czaszek plio-plejstocenijskich australopiteków [COPPENS 1991, ZIHLMAN 1988].

Czaszkowy mechanizm termoregulacyjny nie wystarczał jednak do odprowadzania znacznych nadwyżek ciepła ustrojowego. Jak wspomniano wcześniej, ewoluował cały kompleks cech przystosowawczych skóry, który umożliwił przeżycie, a także sprawne funkcjonowanie hominidów zdanych na stresogenne warunki cieplne sawanny.

U ludzi skóra jest organem biorącym udział w mechanizmach odprowadzających nadmiar ciepła, toteż niewątpliwie odgrywała znaczną rolę i u wczesnych hominidów. Jednym ze sposobów ustabilizowania odpływu ciepła z organizmu było uruchomienie powierzchniowego przepływu krwi. Kiedy naczynia krwionośne w skórze rozszerzają się, cieplejsza krew z wnętrza ciała wędruje tuż pod powierzchnię skóry, podnosząc jej temperaturę, a więc umożliwiając utratę ciepła przez kondukcję (przewodzenie), konwekcję (przemieszczanie się ciepła zgodnie z fizycznym zjawiskiem wędrowki cieplejszych mas powietrza w górę, a zimniejszych w dół) oraz promieniowanie. W tym kontekście ważny staje się fakt, że duże mięśnie obsługujące ciało w ruchu znajdują się nie na korpuse, lecz na nogach (udzie i podudziu), skutkiem czego ciepło wytwarzane przez te mięśnie

tylko w niewielkim stopniu trafia do układu krwionośnego. Takie „rozwiązanie konstrukcyjne” oczywiście zapobiega nadmiernemu, a niebezpiecznemu przegrzaniu ciała [REICHHOLF 1992].

Jednakże wysoka wydajność procesów termoregulacyjnych jest możliwa tylko dzięki występowaniu wielkiej liczby ekrynowych gruczołów potowych (ok. 2 mln), rozmieszczonych na całej powierzchni ciała. Produkują one pot wyprowadzany kanalikami otwierającymi się w porach skórnych. Przez ewaporację (parowanie) w podwyższonych temperaturach może dojść do utraty nawet 2 litrów wody w czasie godziny, przy czym każdy gram odparowanej wody powoduje rozproszenie energii cieplnej w wysokości 0,56 cal [ZIHLMAN 1988].

Taki mechanizm regulacji ciepła wymaga jednak dostarczenia dostatecznej ilości wody i soli w celu zrekompensowania strat powstałych przy poceniu się. Jak wynika z opisu topograficznego Wyżyny Afrykańskiej, warunek ten w trakcie ewoluowania skórnych mechanizmów termoregulacyjnych został spełniony. Jednocześnie wyewoluowały wewnętrzne mechanizmy hormonalne, ograniczające utratę cennych dla organizmu składników: hormon antydiuretyczny (ADH), powodujący zwrotne wchłanianie wody z powstającego moczu pierwotnego, czy aldosteron, zwiększający reabsorbcję jonów sodowych w nerkach i gruczołach ekrynowych.

W ontogenezie człowieka gruczoły ekrynowe nie pojawiają się jednocześnie: wcześniejsze ich występowanie stwierdzono na powierzchniach dłoniowych i podeszwowych (ok. 3 miesiąca życia płodowego), natomiast na pozostałym obszarze skóry – dopiero około 5 miesiąca życia płodowego [ZIHLMAN 1988]. Z kolei gruczoły apokrynowe, towarzy-

szące pochwkom włosowym (szeroko rozpowszechnione wśród ssaków), rozwijają się między 5 i 6 miesiącem życia płodowego na całej powierzchni skóry, z wyjątkiem dwu okolic ciała: pachowej i odbytowo-płciowej, a pod koniec ciąży zanikają³. Gruczoły te występują natomiast bardzo obficie u pozostałych naczelnych (jednak nie wszystkich), lecz nie biorą udziału w regulacji termicznej. Również gruczoły ekrynowe występujące na stronach dłoniowych i podeszwowych u prymatów (i na brzusznych powierzchniach chwytnych ogonów pewnych małp Nowego Świata), nie pośredniczą w usuwaniu nadmiaru ciepła, lecz umożliwiają zwiększenie giętkości tych powierzchni, co jest korzystne w trakcie wspinania, czy manipulacji przedmiotami.

Wbrew wcześniejszym wynikom uzyskanym przez Montagna [ZIHLMAN 1988], przeprowadzone przez Johnsona w końcu lat siedemdziesiątych badania nad poceniem się prymatów wykazały, że u pewnych gatunków spośród pawianów, rebusów i makaków występują, choć na poziomie o wiele niższym niż u człowieka, oznaki wydzielania ciepła w procesie ewaporacji. Zaangażowane były wówczas gruczoły ekrynowe, które u tych prymatów przeważają nad apokrynowymi. Najbardziej zbliżone do człowieka pod względem ilości wydzielanego potu są sawannowe koczodany rude (*Erythrocebus patas*). Pocą się szczególnie po intensywnym biegu, w wysokich temperaturach, choć również w czasie

³ Gruczoły apokrynowe i ekrynowe (w podobnych stosunkach ilościowych), wraz z pochwkami włosowymi i gruczołami łojowymi, tworzą tzw. „organ pachowy”, występujący – co ciekawe – jedynie, poza człowiekiem, u goryli i szympanсів. Organ ten produkuje i wydziela specyficzny zapach, prawdopodobnie indywidualnie zróżnicowany [ZIHLMAN 1988].

spoczynku, co tłumaczy ich zwiększoną tolerancję cieplną w porównaniu z prymatami leśnymi. W porównaniu z rezsami pocą się one 2 do 6 razy intensywniej, również ich gruczoły ekrynowe są wyraźnie większe [ZIHLMAN 1988]. Zaznacza się także silniejsza zależność od źródeł wody u naczelnych zamieszkujących obszary sawannowe [NEWMAN 1970].

Z powyższych informacji wynika, że wykształcenie sprawnego mechanizmu termoregulacyjnego decydowało o przeżyciu i sprawnym funkcjonowaniu w warunkach tropikalnej sawanny. Podobieństwo procesu ewaporacyjnego, przy udziale licznych gruczołów ekrynowych, u hominidów i sawannowych koczokodników jeszcze silniej podkreśla rolę oddziaływającego środowiska na wykształcenie odpowiednich mechanizmów przystosowawczych. Jednakże, w przypadku wczesnych hominidów, funkcjonowanie potowych gruczołów ekrynowych zostało dodatkowo wzmocnione przez utratę owłosienia (w sensie redukcji grubości i długości włosa). Włosy pełniły rozliczne, ważne dla hominida funkcje: utrzymywanie ciepła w niskich temperaturach nocy, ochrona przed szkodliwym promieniowaniem słonecznym, amortyzacja upadków czy uderzeń, ochrona przed ostrymi kłami czy pazurami atakujących zwierząt, ustalanie hierarchii – stroszenie sierści, powierzchnia przyczepu dla noworodków i podrastających dzieci [AMARAL 1989]. Straty spowodowane ich redukcją musiały być jednak mniejsze od uzyskanych korzyści. Jedynym wytłumaczeniem dla wystąpienia tego zjawiska jest zwiększenie efektywności ludzkiej regulacji cieplnej przez utratę ciepła podczas parowania potu. Naga skóra pozwala bowiem przegrzanemu ciału szybko oddawać ciepło, które w przypadku gęstego futra jest zatrzymywane przez zawartą w nim

warstwę izolacyjną powietrza. Łącznie z licznymi gruczołami potowymi organizm mógł lepiej „wykorzystać” fizyczną zasadę energochłonności procesu parowania wody [ZIHLMAN 1988], gdyż w przypadku owłosionych zwierząt pot parując z sierści pobiera ciepło potrzebne do ewaporacji z otaczającego powietrza, nie ze skóry [WHEELER 1984].

Parowanie wody ze skóry jest najbardziej efektywnym sposobem odprowadzania ciepła, dodatkowo, ze względu na bezpośredni kontakt receptorów termicznych z ośrodkami podwzgórzowymi, jest to system, który niejako „sam” się włącza (bez udziału woli), gdy temperatura otoczenia jest prawie równa temperaturze ciała. Hominidy wykształciły więc sprawni mechanizmy termoregulacyjny, co było możliwe, o czym warto pamiętać, jedynie dzięki dostatecznym ilościom wody i soli w ich otoczeniu.

Między różnymi populacjami ludzkimi istnieje zróżnicowanie obfitości owłosienia ciała, jednakże u wszystkich ludzi powierzchnia skóry jest na tyle odkryta, że pozwala na wydajne odprowadzanie ciepła w procesie pocenia się. Pozostały jednak włosy na głowie, w rejonach pachowych i w okolicach zewnętrznych narządów płciowych. Zachowanie włosów na głowie jest prawdopodobnie ważne ze względu na ochronę tej części ciała (kryjącej mózg) przed krótkofalowym promieniowaniem ultrafioletowym oraz udział w stabilizowaniu temperatury tego organu (czy to w porze słonecznego dnia, czy zimnej nocy), co jest konieczne z uwagi na brak warstwy ochronnej mięśni czy podskórnej wyściółki tłuszczowej. Owłosienie tonowe i pachowe u ludzi jest po pierwsze oznaką dojrzałości płciowej osobnika (uwarunkowanej zresztą hormonami), po drugie – miejscem utrzymywania płciowych (wabiących?) substancji

spoczynku, co tłumaczy ich zwiększoną tolerancję cieplną w porównaniu z prymatami leśnymi. W porównaniu z rezsami pocą się one 2 do 6 razy intensywniej, również ich gruczoły ekrynowe są wyraźnie większe [ZIHLMAN 1988]. Zaznacza się także silniejsza zależność od źródeł wody u naczelnych zamieszkujących obszary sawannowe [NEWMAN 1970].

Z powyższych informacji wynika, że wykształcenie sprawnego mechanizmu termoregulacyjnego decydowało o przeżyciu i sprawnym funkcjonowaniu w warunkach tropikalnej sawanny. Podobieństwo procesu ewaporacyjnego, przy udziale licznych gruczołów ekrynowych, u hominidów i sawannowych koczowniczych jeszcze silniej podkreśla rolę oddziaływającego środowiska na wykształcenie odpowiednich mechanizmów przystosowawczych. Jednakże, w przypadku wczesnych hominidów, funkcjonowanie potowych gruczołów ekrynowych zostało dodatkowo wzmocnione przez utratę owłosienia (w sensie redukcji grubości i długości włosa). Włosy pełniły rozliczne, ważne dla hominida funkcje: utrzymywanie ciepła w niskich temperaturach nocy, ochrona przed szkodliwym promieniowaniem słonecznym, amortyzacja upadków czy uderzeń, ochrona przed ostrymi kłami czy pazurami atakujących zwierząt, ustalanie hierarchii – stroszenie sierści, powierzchnia przyczepu dla noworodków i podrastających dzieci [AMARAL 1989]. Straty spowodowane ich redukcją musiały być jednak mniejsze od uzyskanych korzyści. Jedynym wytłumaczeniem dla wystąpienia tego zjawiska jest zwiększenie efektywności ludzkiej regulacji cieplnej przez utratę ciepła podczas parowania potu. Naga skóra pozwala bowiem przegrzanemu ciału szybko oddawać ciepło, które w przypadku gęstego futra jest zatrzymywane przez zawartą w nim

warstwę izolacyjną powietrza. Łącznie z licznymi gruczołami potowymi organizm mógł lepiej „wykorzystać” fizyczną zasadę energochłonności procesu parowania wody [ZIHLMAN 1988], gdyż w przypadku owłosionych zwierząt pot parując z sierści pobiera ciepło potrzebne do ewaporacji z otaczającego powietrza, nie ze skóry [WHEELER 1984].

Parowanie wody ze skóry jest najbardziej efektywnym sposobem odprowadzania ciepła, dodatkowo, ze względu na bezpośredni kontakt receptorów termicznych z ośrodkami podwzgórzowymi, jest to system, który niejako „sam” się włącza (bez udziału woli), gdy temperatura otoczenia jest prawie równa temperaturze ciała. Hominidy wykształciły więc sprawny mechanizm termoregulacyjny, co było możliwe, o czym warto pamiętać, jedynie dzięki dostatecznym ilościom wody i soli w ich otoczeniu.

Między różnymi populacjami ludzkimi istnieje zróżnicowanie obfitości owłosienia ciała, jednakże u wszystkich ludzi powierzchnia skóry jest na tyle odkryta, że pozwala na wydajne odprowadzanie ciepła w procesie pocenia się. Pozostały jednak włosy na głowie, w rejonach pachowych i w okolicach zewnętrznych narządów płciowych. Zachowanie włosów na głowie jest prawdopodobnie ważne ze względu na ochronę tej części ciała (kryjącej mózg) przed krótkofalowym promieniowaniem ultrafioletowym oraz udział w stabilizowaniu temperatury tego organu (czy to w porze słonecznego dnia, czy zimnej nocy), co jest konieczne z uwagi na brak warstwy ochronnej mięśni czy podskórnej wyściółki tłuszczowej. Owłosienie łonowe i pachowe u ludzi jest po pierwsze oznaką dojrzałości płciowej osobnika (uwarunkowanej zresztą hormonami), po drugie – miejscem utrzymywania płciowych (wabiących?) substancji

zapachowych (zjawisko rozpowszechnione nie tylko u wyższych kręgowców, lecz również u bezkręgowców (feromony płciowe).

W skład promieniowania słonecznego, oprócz długości fal światła widzialnego i długofalowych promieni ciepłych (podczerwonych), wchodzi krótkofalowe promieniowanie ultrafioletowe. Opisany dotąd mechanizm pocenia się nie chroni organizmu przed szkodliwymi skutkami tego ostatniego, które jest zresztą szczególnie intensywne na obszarach przyrównikowych, i to w rozrzedzonym powietrzu Wyżyny Wschodnioafrykańskiej. Szkody wywołane promieniowaniem UV są rozliczne – począwszy od powstania oparzeń skórnych z pęcherzami, co może doprowadzić do różnego typu infekcji, przez działanie immunosupresyjne, do nowotworów skórnych czy indukcji melanomatozy (czerniakowatości), która z reguły prowadzi do zgonu [ZIHLMAN 1988]. Dopóki skórę chroniło gęste owłosienie, jak u pozostałych małp afrykańskich, czy to leśnych, czy sawannowych, zagrożenie ze strony pośrednio działającego promieniowania ultrafioletowego było niewielkie. Jednakże w trakcie redukcji włosów musiała zaistnieć sytuacja konfliktowa, powstały naciski hamujące ten proces, chyba że pojawiło się wówczas kolejne przystosowanie redukujące niekorzystny wpływ tej części promieniowania słonecznego. Wydaje się, że owym mechanizmem obronnym było wykształcenie ciemnego pigmentu skóry.

Wśród żyjących populacji ludzkich występuje zróżnicowanie pod względem koloru skóry, uwarunkowane różną ilością barwnika (melaniny) w epidermie. Komórki, które produkują pigment (melanocyty) leżą w głębszych warstwach naskórka. One to zawierają ziarenkowate struktury – melanosomy, w których powstaje i jest gromadzona melanina. W jas-

nej skórze melanocyty są skupione jedynie w najniższych warstwach epidermy, podczas gdy w ciemnej są rozproszone w niemal całej grubości naskórka. Kolor skóry nie jest jednak zdeterminowany różnicami w liczbie melanocytów. Ciemniejszy kolor skóry jest uwarunkowany obecnością większej liczby większych i ciemniejszych melanosomów, które są szeroko rozpowszechnione w naskórku i są degradowane (pochłaniane przez hematocyty) o wiele wolniej [ZIHLMAN 1988]. Same melanocyty są zresztą chemicznie bardziej aktywne i produkują więcej pigmentu niż te, które występują w skórze jaśniejszej. Wytwarzanie melaniny jest stymulowane przez promieniowanie słoneczne, z kolei powstały barwnik pochłania krótkofalowy ultrafiolet, neutralizując w ten sposób jego szkodliwe działanie.

Warto w tym momencie wspomnieć, że owłosiona skóra pozostałych naczelnych jest silnie zróżnicowana kolorystycznie – nawet jeden osobnik może mieć ciało różnie, nieregularnie ubarwione (nie chodzi oczywiście o kontrastowe wybarwienie gołej skóry niektórych małp zwierzo- czy człekokształtnych), więc niemożliwe jest, by miało znaczącą dla przeżycia wartość. Przeciwnie zaś, jak twierdzi ZIHLMAN [1988], „ciemno wybarwiona skóra odgrywała istotną, wręcz decydującą rolę dla przeżycia, stała się więc powszechną cechą wśród wczesnych hominidów”. Skoro pigmentacja skóry wśród małp afrykańskich jest wysoce zróżnicowana (zarówno wśród pojedynczych osobników, jak i klas wiekowych w każdym gatunku), pojawiające się w pliocenie populacje hominidów prawdopodobnie również były zróżnicowane pod względem tej cechy. Przypuszczalnie więc, w trakcie redukcji owłosienia ciała rozpoczęła się selekcja ciemno pigmentowanej skóry. Jej ochronna funkcja w śro-

dowisku, gdzie promieniowanie ultrafioletowe jest szczególnie intensywne i długotrwałe, musiała mieć udział w zróżnicowanej przeżywalności hominidów oraz ich sukcesie reprodukcyjnym [ZIHLMAN 1988].

Pozostaje jednak pytanie dotyczące wspomnianej, różnej ilości melaniny w skórze ludzi zamieszkujących współcześnie cały obszar kuli ziemskiej. Jedyną przewagą jasnej skóry nad ciemną jest to, że osobnik o karnacji jaśniejszej jest zdolny wytworzyć więcej witaminy D (kalcyferolu) z danej ilości promieniowania⁴. Uwzględniając tę zależność, można by zastanawiać się nad potencjalnym wyhamowaniem selekcji ciemno pigmentowanej skóry tym bardziej, że w plio-plejstocenijskim środowisku sawannowej Afryki źródła pokarmowe obfitujące w kalcyferol nie były prawdopodobnie zbyt bogate (ryby, żółtka jaj, mleko), toteż wczesne hominidy mogłyby odczuwać brak tej witaminy (prowadzący do demineralizacji kości). Przyjmując jednak, że były wyeksponowane na długotrwałe promieniowanie ultrafioletowe, przypuszczalnie mogły wyprodukować dostateczną jej ilość, nawet gdy miały skórę ciemniejszą. Z kolei jasna skóra współcześnie charakteryzuje głównie populacje zamieszkujące obszary wysokich szerokości geograficznych, kompensowałyby więc i niższe natężenie promieni ultrafioletowych, i ewentualne niedobory witaminowe w diecie.

Przedstawione rozwiązania, dotyczące ewolucji fizjologiczno-morfologicznych

⁴ Organizm w kalcyferol zaopatruje się bezpośrednio w dostarczonym pokarmie lub pośrednio przez naświetlenie skóry, które wzbudza reakcję syntezy. Promieniowanie UV stymuluje przemianę 7-dehydrocholesterolu w prowitaminę D₃, która z kolei, w reakcji termicznej, przechodzi w witaminę D₃. Ten związek chemiczny, przekształcony w wątrobie i nerkach, staje się w końcu aktywną witaminą D [ZIHLMAN 1988].

adaptacji hominidów, niewątpliwie popierają tezę Zihlmana o jednoczesności zachodzenia tych procesów, zarazem obszernie tłumaczą, w kontekście środowiskowym, wykształcenie się cech właściwych jedynie człowiekowi. Podkreślają również znany fakt, że powstanie specyficznych adaptacji, obojętnie jak silna byłaby selekcja, jest ograniczone zawsze możliwościami, które niejako „tkwią” w osobniku. Sytuacja jest tym korzystniejsza, im większa jest plastyczność (szeroko rozumiana) organizmu. Przy zbyt małej plastyczności (czyli nie nadążaniu za zmianami środowiska, chociażby ze względu na zbyt dalece posuniętą specjalizację) populacja osobników wymiera. Jak się sądzi, właśnie owa „głębokość” czy plastyczność adaptacyjna charakteryzowała, choć z różnym natężeniem, formy naszej linii rozwojowej.

Omówienie aspektów morfologii, anatomii i fizjologii dostarcza coraz więcej informacji pozwalających zrekonstruować niemal całościowy wizerunek plio-plejstocenijskich hominidów: o powiększonych mózgowcach (i prawdopodobnie mózgach, gdyż umożliwiły rozwój zdolności manipulacyjnych), poruszających się przede wszystkim dwunożnie, niemal nagiej, lecz ciemno pigmentowanej skórze, zamieszkujących sawannowe obszary Wyżyny Wschodnioafrykańskiej.

Pod względem wielkości i masy ciała gatunki australopiteków były zróżnicowane. Formy o delikatniejszej budowie ciała, jak wynika z rekonstrukcji kostnych, mogły osiągać około 30 kg – przy wzroście 1,25 m, zaś masywniejsze około 60 kg i 1,5 m wzrostu. Przy takich parametrach ciało ma, w stosunku do masy, dużą powierzchnię. Wykształcenie, korzystniejszej pod tym względem, masywnej budowy ciała nie mogło być jednak

faworyzowane, gdyż byłaby ona szkodliwa przy aktywnym, sawannowym trybie życia australopiteków i groziłaby, niemożliwym do zredukowania, przegrzaniem organizmu. Drobną sylwetką australopiteka oznaczała zatem, z punktu widzenia fizjologii, utratę dużych ilości ciepła, tym więcej zresztą, im delikatniejsza była budowa. Konsekwentnie – potrzeby energetyczne wczesnych hominidów mógł zaspokoić jedynie wysoce kaloryczny pokarm.

Piśmiennictwo

- AMARAL DE L.O., 1989, *Early hominid physical evolution*, J. Hum. Evol., 4/1, 33-44
- AIELLO L., CH. DEAN, 1990, *An introduction to human evolutionary anatomy*, Academic Press, London
- ANDEL VAN T.H., 1991, *Historia ziemi i dryf kontynentów*. PWN, Warszawa
- BEALS K.L., 1986, *Brain size, cranial capacity, climat and time machines*, Curr. Anthropol., 25/3, 301-330
- BIELICKI T., 1987, *Ewolucja mózgu hominidów*, Kosmos, 36/3, 545-562
- BOCHENEK A., 1992, *Anatomia człowieka*, t. 1, PZWL, Warszawa
- COPPENS Y., 1989, *Les Hominides du Pliocene et du Pleistocene d'Afrique Oriental et leur environnement*. La vie de Sciences, 5/4, 156-168
- COPPENS Y., 1991, *L'évolution de hominides, de leur locomotion et de leurs environnements*. Cahiers de Paleoanthropologie, CNRS Paris, 296-299
- COPPENS Y., 1991, *L'origine et l'évolution de l'Homme*. Diogene, 155, 111-136
- DOBZHANSKY T., 1968, *Essais sur l'évolution*. Masson, Paris, 182
- FIALKOWSKI K., 1978, *Evolution of hominid brain*. Stud. in Phis. Anthropol., 4.
- FIFER F.C., 1987, *Adoption of bipedalism by hominids – a new hypothesis*. J. Hum. Evol., 2/2, 135-147
- FOSTER R.F., 1983, *General geology*. Columbus, Toronto
- GAUTIER J.Y., 1982, *Socio-ecologie*. Toulouse
- GOODAL J. VAN, 1974, *W cieniu człowieka*. PWN, Warszawa
- KSIĄŻKIEWICZ M., 1979, *Geologia dynamiczna*. PWN, Warszawa
- MORGAN E., 1982, *The aquatic ape. A theory of human evolution*. Stain And Day, New York
- NAPIER J., 1975, *Prapoczątki człowieka*. PWN, Warszawa
- NEWMAN W., 1970, *Why Man is sweaty and thirsty naked animal?* Hum. Biol., 42/2
- OKOŁOWICZ W., 1969, *Klimatologia ogólna*. PWN, Warszawa
- REICHHOLF J.H., 1992, *Zagadka rodowodu człowieka*. PWN, Warszawa
- RYSZKIEWICZ M., 1987, *Mieszkańcy światów alternatywnych, czyli historia naturalna rozumu*. WP, Warszawa
- SCHMIDT-NIELSEN K., 1992, *Fizjologia zwierząt – adaptacje do środowiska*. PWN, Warszawa
- SHREWSBURY M.M., 1986, *Precision holding in humans, non-humans primates and Plio-Pleistocen hominids*. J. Hum. Evol., 1/3, 233-242
- SZARSKI H., 1980, *Mechanizmy ewolucji*. PWN, Warszawa
- SZARSKI H., 1990, *Historia zwierząt kręgowych*. PWN, Warszawa
- TOBIAS P.V., 1991, *The environmental background of hominid emergence and the appearance of the genus Homo*. J. Hum. Evol., 6/7, 129-141
- WEISS M.L., 1981, *Human biology and behavior on anthropological perspective*, Academic Press, Boston
- WHEELER P., 1984, *The evolution of bipedality and loss of functional body hair in hominids*. J. Hum. Evol., 13, 91-98
- ZIHLMAN A.W., 1988, *The adaptive respons of human skin to the sawanna*. J. Hum. Evol., 3/5, 397-409

Summary

The evolution of the family of Hominidae is connected with the great geological and climatic events that happened in the late Miocene. Reactivating of The East African Rift and its consequences as for instance the cooling of climate and the drying of the south-eastern parts in Africa where the adaptive radiation of Australopithecines took place, determined the direction of the changes that affected the earliest human forms. The changes were of two kinds: morphological-physiological and behavioural.

The sudden retreat of tropical forests and the expansion of open savannah made the conditions that required the specific adaptation. Australopithecines made many attempts to face the conditions and realize the process of adaptation. Undoubtedly, the most advantageous appeared: bipedality (the upright position of the body), manipulatory skills (precise grip), the effective thermoregulatory system (eccrine sweat glands, reduction of body hair, dark skin pigmentation), omnivorous diet including scavenging and also the particular type of social bounds.

Probably the evolving adaptive traits were strictly connected with one another. That kind of connection is called the positive feedback loop.

The appearance of these traits could be inferred from: the bone remains of the beings, the comparison between the modern people and phylogenetically closest anthropoids and morphological, physiological and behavioural properties that are specific only for the modern man.