

Zastosowanie analizy kladystycznej do rekonstrukcji filogenezy hominidów

Katarzyna A. Kaszycka

Abstract

RECONSTRUCTION OF HOMINID PHYLOGENY ON THE BASIS OF CLADISTIC ANALYSIS. Phylogenetic relationships among eight hominid taxa (the Australopithecines and Homo) are examined using cladistic techniques. Data on morphological and morphometric characters of fossil hominid crania, mandibles and dentition were collected from the literature. Cladograms were constructed using the PAUP phylogeny program to find the best fitting (maximum parsimony) hypotheses. Two equally the most parsimonious cladograms were found. The genus *Homo* is confirmed to be monophyletic, while *Australopithecus* is not. Results of this analysis support a close phylogenetic relationship of *A.africanus* to both *Homo* and the "robust" Australopithecine clades. Even though the relationships of *A.aethiopicus* (WT 17000) are ambiguous, the most parsimonious cladograms do not place this species as a sister taxon of both *A.boisei* and *A.robustus*.

Katarzyna A. Kaszycka, 1993; *Polish Anthropological Review*, vol. 56, 1-2, Adam Mickiewicz University Press, Poznań 1993, pp. 139-149, figs. 12. ISBN 83-232-0524-8, ISSN 0033-2003.

Część I. Analiza kladystyczna

W ostatnich latach, wśród badaczy zajmujących się biologią porównawczą, a w szczególności systematyką, coraz większą popularność zyskuje kladystyka. Kladystyczna metoda analizy systematycznej (zwana także systematyką filogenetyczną) po raz pierwszy została zaproponowana przez niemieckiego entomologa W. HENNIGA [1965,1966]. Zgodnie z pomysłem Henniga, miała to być empiryczna metoda wykrywania i weryfikacji filogenetycznych powiązań między grupami organizmów. Każdy gatunek – twierdzi ten autor – jest mozaiką cech

prymitywnych i wyspecjalizowanych, a filogenetyczne relacje w grupie gatunków można wydedukować z rozkładu występujących u nich wspólnych cech wyspecjalizowanych. Proponowana metoda opiera się więc na: 1) określeniu, które z cech występujących w badanej grupie są relatywnie prymitywne, a które relatywnie zaawansowane w rozwoju, 2) pogrupowaniu gatunków zgodnie ze wspólnymi dla nich cechami zaawansowanymi.

Stosowane w biologii podejścia czy metody klasyfikacji, poza wspomnianym wyżej podejściem filogenetycznym, można podzielić na „tradycyjne” i fenetyczne. Tradycyjna systematyka w znacznej mierze bazuje na intuicji badacza, który decyduje o doborze cech istotnych dla analizy – cech „konserwatywnych” z genetyczne-

go punktu widzenia, pozwalających na wyodrębnienie gatunków. Analiza fenetyczna w systematyce jest próbą zastosowania metody empirycznej w określaniu relacji taksonomicznych. Jednak, jak twierdzą WILEY i wsp. [1991], określanie tych relacji z zastosowaniem metod fenetycznych niewiele zmienia w stosunku do systematyki tradycyjnej – wyniki postępowania fenetycznego odzwierciedlają uogólnione podobieństwo badanych organizmów, co nie eliminuje możliwości ustanawiania także „sztucznych” grup.

Kladystyka (lub systematyka filogenetyczna) korzysta z metod empirycznych, z pomocą których dąży do znalezienia genealogicznych powiązań między taksonami raczej niż ich powiązań opartych na wzajemnych ogólnych podobieństwach. Dowodem wspólnego pochodzenia jest współwystępowanie takich samych, rozwojowo wyspecjalizowanych, cech – synapomorfii. W wyniku grupowania powstaje „kladogram” (lub drzewo filogenetyczne), który jest rekonstrukcją związków genealogicznych. Nazwę kladystyka wzięła od greckiego słowa *klados* oznaczającego gałąź.

Aby w pełni zrozumieć koncepcję systematyki filogenetycznej, należałoby zapoznać się z pewnymi terminami i definicjami, którymi jej użytkownicy się posługują. Definicje i objaśnienia pochodzą głównie z prac HENNINGA [1965, 1966], WILEYA [1981] oraz WILEYA i wsp. [1991] (terminologia polska – por. BOROWIEC [1989] oraz MATILE i wsp. [1993]).

Terminologia związana z atrybutami obiektów badań

Podstawowym pojęciem biologii porównawczej jest cecha – właściwość lub atrybut organizmu, wykazująca zmien-

ność i dająca się zarejestrować w formie zmiennej jakościowej lub ilościowej. Można wyróżnić dwa typy przejawiania się podobieństwa cech u organizmów:

Homologia – podobieństwo wynikające ze wspólnoty pochodzenia. Cechy występujące u porównywanych gatunków są homologiczne, jeśli występowały już u wspólnego dla nich gatunku macierzystego, nawet gdy reprezentują różne etapy przemiany ewolucyjnej (rys. 1a).

Homoplazja – w odróżnieniu od homologii, oznacza podobieństwo cech, które w dwu różnych taksonach wyewoluowały niezależnie, a gatunek macierzysty tych taksonów cechy takiej nie posiadał. Rozróżnia się trzy rodzaje homoplazji:

– paralelizm, gdy cecha jest taka sama w dwu taksonach na skutek niezależnej ewolucji, przy czym u gatunku macierzystego występowała w odmiennej formie (rys. 1b);

– konwergencja, gdy u porównywanych gatunków obserwujemy podobne cechy, lecz wyewoluowały one z dwu różnych cech gatunków macierzystych (rys. 1c);

– rewersja, kiedy w serii przemian cecha powraca wtórnie do stanu morfologicznego podobnego do stanu wyjściowego, utrzymującego się w innym taksonie (rys. 1d).

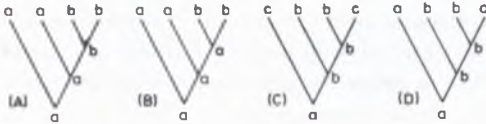
W trakcie ewolucji gatunków ich cechy ulegają przemianom. Sekwencja takich przemian nosi nazwę serii spolaryzowanej. Warianty cech, występujące w początkowych stadiach rozważanego ciągu genealogicznego nazywają się cechami plejomorficznymi (prymitywnymi), w stadiach późniejszych – apomorficznymi (zaawansowanymi rozwojowo). Porównując gatunki możemy stwierdzić występowanie u nich cech: autapomorficznych – nowych, charakterystycznych

tylko dla danego gatunku; symplezjomorficznych – wspólnych prymitywnych; synapomorficznych – wspólnych zaawansowanych.

Terminologia dotycząca grup organizmów (taksonów)

Wyodrębnia się trzy zasadnicze kategorie systematyczne grup.

Grupa monofiletyczna (rys. 2a), to grupa gatunków zawierająca gatunek macierzysty (wspólnego przodka) i wszystkie gatunki potomne. Członkowie grupy monofiletycznej dysponują zestawem, wspólnych przez pochodzenie, właściwości nie dzielonych z żadnym gatunkiem umieszczonym poza tą grupą. Grupa monofiletyczna jest jednostką historii ewolucyjnej, zdefiniowaną na podstawie synapomorfii. Przykładem grupy monofiletycznej są ssaki (*Mammalia*). Dla takiej grupy stosuje się też nazwę kład (gałąź, ang. *clade*).



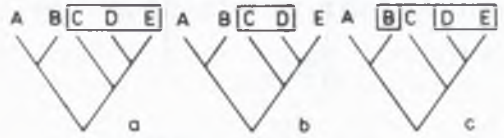
Rys. 1. Przykłady homologii (A) i homoplazji: paralelizmu (B), konwergencji (C) i rewersji (D)

Grupa parafyletyczna (rys. 2b) to grupa sztuczna – zawiera gatunek macierzysty, ale nie wszystkie gatunki potomne. Jest ona zdefiniowana na podstawie symplezjomorfii. Taksony parafyletyczne nie mają przodka właściwego tylko dla siebie, dlatego też nie da się im przypisać indywidualnej historii. Przykłady grup parafyletycznych to *Pongidae* lub *Reptilia*.

Grupa polifyletyczna (rys. 2c) jest również grupą sztuczną. Składające się

na nią gatunki wywodzą się z różnych gatunków macierzystych. Jest ona zdefiniowana na podstawie podobieństw wynikających z konwergencji. Przykładem mogą być „stałocieplne”.

Grupa siostrzana (rys. 3) to takson genealogicznie najbliższy spokrewniony z grupą rozważaną. Mówiąc o grupach, że są siostrzane stwierdzamy, że wywodzą się one bezpośrednio z tego samego gatunku macierzystego, nie będącego przodkiem dla żadnego innego taksonu.



Rys. 2. Przykłady grup: monofiletycznej (a), parafyletycznej (b) i polifyletycznej (c)

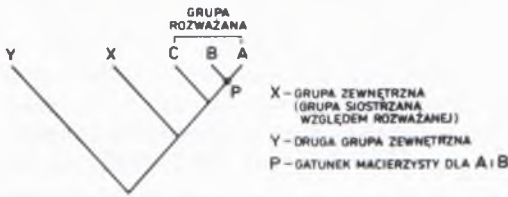
Grupa zewnętrzna (rys. 3 – każdy genealogicznie spokrewniony takson nie należący do grupy rozważanej. Grupy zewnętrzne wykorzystuje się dla celów porównawczych, by wykazać polaryzację cech. Najistotniejsze porównania grupy rozważanej z grupami zewnętrznymi dotyczą grup siostrzanych badanych taksonów.

Wspólny gatunek macierzysty (rys. 3), który inaczej można określić jako bezpośredniego wspólnego przodka. Aby jakiś gatunek (P) uznać za macierzysty dla dwu gatunków (A i B) w powyższym sensie, musi on:

- posiadać wszystkie apomorfie charakteryzujące grupę złożoną z gatunków A i B;
- nie może dzielić apomorfii z jednym tylko z gatunków (A lub B);
- nie może mieć apomorfii właściwej tylko sobie (autapomorfii);
- musi być starszy od każdego z gatunków grupy A i B.

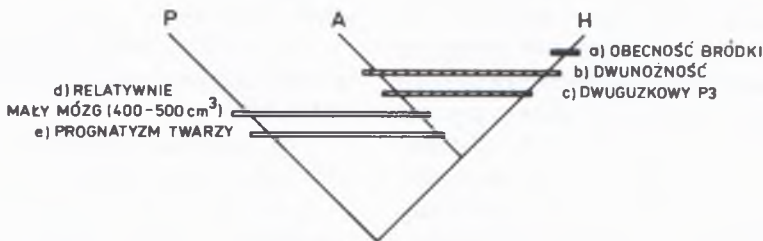
Terminy związane z procedurą i metodologią

Zależności pomiędzy taksonami nie da się ustanowić na podstawie cech unikatowych – autapomorfii, podobnie jak nie są przydatne dla tego celu wspólne cechy prymitywne – symplezjomorfie. Te ostatnie mogą pozostawać niezmienione mimo wielu kolejnych specjacji i ich obecność w różnych taksonach nie może być dowodem bliskiego pokrewieństwa. Dla celów klasyfikacyjnych są więc one bez wartości. Jedynymi, potencjalnie użytecz-



Rys. 3. Kladogram dla grupy ABC (grupa rozważana) i grup zewnętrznych X i Y. X – grupa zewnętrzna – siostrzana względem rozważanej; P – gatunek macierzysty dla A i B

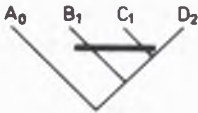
nymi dla analizy kladystycznej cechami są synapomorfie – cechy wspólne, rozwojowo zaawansowane. Jednakże, aby dokonać rozróżnienia między cechami prymitywnymi i wyspecjalizowanymi, niezbędne jest porównanie z grupami zewnętrznymi, przy założeniu, że występują w nich cechy w prymitywnej formie.



Rys. 4. Kladogram przedstawiający przykład postępowania klasyfikacyjnego; a – cecha antapomorficzna; b, c – synapomorfie; d, e – symplezjomorfie

Rysunek 4 przedstawia przykład postępowania klasyfikacyjnego. Przedstawiony na nim takson H posiada unikatową cechę *a* (autapomorfia), nieobecna w taksonach P i A. Taksony A i H mają wspólne zaawansowane rozwojowo cechy *b* i *c* (synapomorfie), których brak w taksonie P. Taksony P i A wykazują podobieństwo ze względu na obecne u nich prymitywne cechy *d* i *e* (symplezjomorfie), nieobecne w taksonie H. Wspólne, zaawansowane cechy obecne w taksonach A i H stanowią dowód, że taksony te są bliżej ze sobą spokrewnione niż każdy z nich z taksonem P. Wspólne prymitywne cechy, jakie występują w taksonach A i P, nie określają żadnego szczególnego pokrewieństwa między nimi. Zarówno symplezjomorfia jak i synapomorfia, to terminy relatywne. Wszystkie plezjomorfie były kiedyś apomorfiami. Ilustruje to przykład (rys. 5) „uporządkowanej”, wielostadialnej cechy, której stadia 0, 1 i 2 tworzą szereg 0 → 1 → 2. Taksony B i C posiadają wspólną cechę w stadium zaawansowanym „1” (takson A reprezentuje stadium prymitywne „0”). Jednakże to samo stadium „1” można również uważać za symplezjomorfię, ponieważ takson D dysponuje autapomorficznym stadium „2” rozważanej cechy.

W systematyce filogenetycznej przyjmuje się założenie, że każdy nowy gatunek pochodzi od innego gatunku, a proces powstawania gatunku – kladogeneza



Rys. 5. Przykład „uporządkowanej”, wielostadialnej cechy o stadiach 0, 1, 2, obecnych w taksonach A, B, C i D (interpretacja w tekście)

– polega na rozszczepieniu jednej linii rozwojowej na dwie potomne. W procesie tym jeden gatunek macierzysty daje dwa (lub więcej) gatunków potomnych (rys. 6). **Kladogram** jest graficznym



Rys. 6. Kladogeneza – gatunek macierzysty C daje początek dwu gatunkom potomnym: A i B

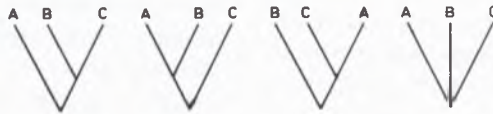
przedstawieniem stosunków pokrewieństwa, rozgałęzionym diagramem zbudowanym na podstawie synapomorfii. Jest on „pozczasową” reprezentacją pokrewieństw. W sytuacji najprostszej, dla 3 taksonów, istnieją cztery możliwe kladogramy (rys. 7).

Ważnym elementem postępowania kladystycznego jest ustalanie **polaryzacji** cech, to jest określanie, które z badanych homologii mają charakter plezjomorficzny, a które apomorficzny. Istotność polaryzacji dla wyodrębniania grup siostrzanych ilustruje rysunek 8. Przy ustalaniu polaryzacji cech stosuje się cztery zasadnicze kryteria: paleontologiczne, powszechności, ontogenetyczne i porównania pozagrupowego.

Podstawą działania **kryterium paleontologicznego** jest założenie, że stadia rozwojowe cech, obserwowane na starszych materiałach kopalnych, są bardziej prymitywne (plezjomorficzne) od tych, które spotyka się na materiałach młodszych.

Kryterium powszechności funkcjonuje na zasadzie porównania wewnątrzgrupowego. Zakłada się, że stadium rozwojowe cechy, najbardziej rozpowszechnione wśród członków rozważanego (istniejącego aktualnie) taksonu, jest stadium prymitywnym – plezjomorfia.

Kryterium ontogenetyczne stosuje się na dwa sposoby. Pierwszy wynika z przyjęcia założenia, że warianty cechy pojawiające się we wcześniejszych fazach rozwoju są plezjomorficzne (odwołujemy się tu do sekwencji ontogenetycznej, jak

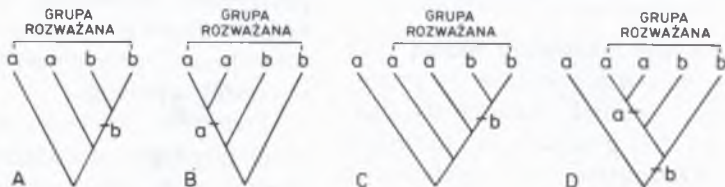


Rys. 7. Cztery teoretycznie możliwe kladogramy ilustrujące pokrewieństwa trzech gatunków: A, B i C

Takson	cecha	jeżeli 0→1 to (A)BC	jeżeli 1→0 to A(BC)
A	1 1		
B	1 0		
C	0 0		

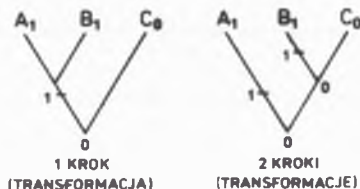
Rys. 8. Wpływ polaryzacji cechy na wyodrębnienie grup siostrzanych

w prawie biogenetycznym Haeckela). Sposób drugi bazuje na założeniu, że wariant cechy, pojawiający się częściej w ontogenezie różnych członków grupy, jest bardziej prymitywny – plezjomorficzny niż ten, który występuje tylko w jednej z grup (prawo von Baera).



Rys. 9. Kladogram A okazuje się bardziej „oszczędny” niż B, gdy weźmie się pod uwagę grupę zewnętrzną (kladogramy C i D) [za MADDISON i wsp. 1984]

Kryterium porównania pozagrupowego, ostatnie z czterech zasadniczych kryteriów oceny ewolucyjnej polaryzacji, mówi, że jeżeli w rozważanej grupie cecha występuje w dwu (lub więcej) stadiach rozwojowych, to stadium spotykane w spokrewnionym taksonie (grupie zewnętrznej) uznaje się za plezjomorficzne (rys. 9). Kryterium porównania zewnątrzgrupowego zapewnia rozstrzygnięcia zgodnie z „zasadą oszczędności” (ogólnie, najoszczędniejszy wewnątrzgrupowy kladogram to taki, którego konstrukcja wymaga najmniejszej liczby hipotez o paralelizmie i rewersji wewnątrz rozważanej grupy oraz w grupach zewnętrznych) i to jest jeden z powodów, dla których jest ono preferowane



Rys. 10. Przykład różnych liczb transformacji uzasadniających połączenia w kladogramie (0, 1 – podstawie cechy)

ponad inne kryteria polaryzacji. Kryterium to jest, co więcej, w pełni ewolucyjne.

Kodowanie cech jest nadawaniem cechom wartości numerycznych. Jeśli dana cecha występuje tylko w dwu wersjach, to przyjęto wartość 1 przypisywać

wersji apomorficznej (zaawansowanej), a wartość – 0 plezjomorficznej (prymitywnej).

Jednym z parametrów kladogramu jest „długość drzewa”, czyli – jak przyjmuje się najczęściej – liczba transformacji ewolucyjnych niezbędnych dla wyjaśnienia konfiguracji połączeń danego kladogramu.

Analiza oszczędnościowa (ang. – *parsimony*) polega na minimalizacji rozstrzygnięć przy ustanawianiu grup siostrzanych (jeśli możliwe są rozstrzygnięcia alternatywne). Minimalizując liczbę kroków (transformacji) przy tworzeniu hipotetycznego drzewa filogenetycznego, maksymalizuje się jego moc wyjaśniającą (rys. 10). Postulat homologii wyjaśnia podobieństwa pomiędzy taksonami jako wynik dziedzictwa, podczas gdy stwierdzenie homoplazji wymaga pominięcia podobieństw i uznanie ich za skutki koincydencji.

Jak twierdzą FARRIS [1989] oraz FARRIS i KLUGE [1985], uzasadnieniem dla stosowania „analizy oszczędnościowej” w rozumowaniu filogenetycznym jest fakt, że najprostszy kladogram ma największą moc wyjaśniającą.

Część II. Filogeneza hominidów

Problem filogenezy hominidów jest dyskutowany intensywnie od wielu lat i choć stale przybywa znalezisk, ciągle wydaje się daleki od ostatecznego rozstrzygnięcia. Większość badaczy zgadza się, że dzisiejszy rodzaj *Homo* wyewoluował z któregoś z gatunków rodzaju *Australopithecus*, nadal jednak niejasne pozostają filogenetyczne powiązania pomiędzy poszczególnymi gatunkami.

Aktualnie, w plio-plejstocenijskich materiałach kopalnych z Afryki wyróżnia się co najmniej sześć gatunków wczesnych hominidów: *Australopithecus afarensis*, *A. africanus*, *A. robustus*, *A. boisei*, *A. aethiopicus* i *Homo habilis*, a relacje pomiędzy nimi są różnie przedstawiane przez różnych autorów. Do niedawna uważano na ogół, że *A. africanus* był prymitywniejszą formą hominida w stosunku do form późniejszych, takich jak *H. habilis* i „masywne” australopiteki. W latach osiemdziesiątych zaproponowano istnienie nowego gatunku – *A. afarensis*, co zmusiło antropologów do zmiany poglądów na temat ewolucyjnych powiązań pomiędzy hominidami. Kolejne istotne zmiany nastąpiły w wyniku odkrycia (w 1985 r.) następnego wczesnego gatunku australopiteka – *A. aethiopicus*. Jego bardzo masywna czaszka, znana obecnie jako tzw. „czarna czaszka” (*black skull*), ze względu na kolor znaleziska, stworzyła nowe, liczne problemy w interpretacji ewolucji australopiteków.

Zanim odkryto „czarną czaszkę” (KNM-WT 17000 – *A. aethiopicus*), spory dotyczyły głównie dwu zagadnień. Pierwsze z nich to filogenetyczna pozycja *Australopithecus africanus*. Wysuwano trzy różne hipotezy. SKELETON i wsp. [1986] uważał *A. africanus* za wspólnego przod-

ka zarówno *H. habilis*, jak i „masywnych” australopiteków; BOAZ [1983] sugerował, że tylko *Homo* wywodzi się z *A. africanus*, wreszcie zdaniem WHITE'A i wsp. [1981] *A. africanus* był przodkiem jedynie „masywnych” australopiteków. Drugie ze spornych zagadnień to pytanie, czy „masywne” australopiteki można podzielić na dwa gatunki, umieszczając je nawet w odrębnym rodzaju – *A.* (lub *Paranthropus*) *robustus* oraz *A. (P.) boisei*. Przegląd tego zagadnienia przedstawili WOOD i CHAMBERLAIN [1987]. Obecnie przeważa przekonanie, że *A. afarensis* jest najbardziej zgeneralizowanym (prymitywnym) gatunkiem australopiteka i najlepszym kandydatem na ostatniego wspólnego przodka wszystkich późniejszych hominidów.

Wielu autorów dyskutowało systematykę hominidów z perspektywy kładystycznej. Na przykład WHITE i wsp. [1981], SKELTON i wsp. [1986], ale tylko nieliczne analizy kładystyczne zostały przeprowadzone z zachowaniem odpowiedniej procedury i na oryginalnych danych (np. WOOD i CHAMBERLAIN [1986], CHAMBERLAIN i WOOD [1987]). Celem przedstawianej pracy jest rekonstrukcja filogenezy hominidów (z uwzględnieniem gatunku *A. aethiopicus*), wykorzystująca metodę kładystyczną.

Material i metody

Związki filogenetyczne pomiędzy ośmioma taksonami hominidów (australopiteki i *Homo*) zbadano z użyciem analizy kładystycznej. Dane dotyczące 255 morfologicznych i morfometrycznych cech kopalnych czaszek, żuchw i uzębienia hominidów pochodzą z literatury. Badana próba obejmuje lepiej zachowane czaszki i żuchwy, nie zawiera natomiast materiału postkranialnego. Okazy należą

do wymienionych niżej, konwencjonalnie zdefiniowanych taksonów (datowania głównie za JOHANSONEM [1989]).

A. afarensis: Hadar, Laetoli (4,0 - 3,0 mln lat)

A. aethiopicus: Lake Turkana (2,6 - 2,5 mln lat)

A. africanus: Sterkfontein, Makapansgat, Taung (2,9 - 2,3 mln lat)

A. robustus: Swartkrans, Kromdraai (1,9 - 1,6 mln lat)

A. boisei: Lake Turkana, Olduvai, Peninj, Omo, Chesowanja (2,2 - 1,3 mln lat)

H. habilis: Lake Turkana, Olduvai, Omo, Swartkrans, Sterkfontein (2,0 - 1,3 mln lat)

H. erectus: materiały z Chin, Indonezji i Afryki (1,6 - 0,3 mln lat)

Dane wykorzystane w tej analizie pochodzą z pięciu różnych źródeł. Pierwszy zestaw danych pochodzi z pracy KIMBELA i wsp. [1988]. Jest to jedyny zestaw danych zawierający informacje o cechach nowego gatunku – *A. aethiopicus*, w szczególności jest to opis pojedynczej, prawie kompletnej czaszki oznaczonej numerem katalogowym KNM-WT 17 000, znanej jako „black skull”. Spośród 32 cech wymienianych w pracy, 12 określono jako prymitywne, nawiązujące do *A. afarensis*, 6 zaawansowanych, wspólnych z *A. africanus*, *A. robustus* i *A. boisei* (a do pewnego stopnia także z *Homo*), 12 zaawansowanych cech wspólnych z *A. robustus* i *A. boisei* i dwie zaawansowane, wspólne jedynie z *A. boisei*. Jednakże cytowana praca nie jest analizą kladystyczną – autorzy po prostu przedstawiają listę powiązań czaszki WT 17 000 i proponują 4 alternatywne filogenezy *Hominidae* z uwzględnieniem *A. aethiopicus*. Wszystkie cechy wymienione przez KIMBELA i wsp. [1988] zostały wykorzystane w analizie.

Drugi zestaw danych pochodzi z pracy WOODA i CHAMBERLAINA [1986]. Cho-

ciaż autorzy wymieniają 39 cech, do analizy wykorzystanych zostało jedynie 8 – pozostałe były wartościami wskaźnikowymi i nie odpowiadały warunkom analizy.

Trzeci zestaw danych zaczerpnięto z pracy CHAMBERLAINA i WOODA [1987], w której autorzy zastosowali metodę wyznaczania stadiów rozwojowych cech na podstawie wartości pomiarów liniowych. Przedstawili oni 90 cech – wszystkie zostały wykorzystane w analizie.

Czwartym źródłem danych była praca TOBIASA [1988]. Autor ten nie wyróżnił gatunku *A. afarensis*, ponieważ jego zdaniem gatunek ten jest w rzeczywistości tylko podgatunkiem *A. africanus* [TOBIAS 1980]. W analizie nie wykorzystano 30 z prezentowanych 73 cech, ponieważ zawierały one wartości wskaźnikowe bądź były uwzględnione w innych zestawach.

Ostatni, piąty zestaw cech pochodzi z pracy SKELTONA i wsp. [1986]. Pewien problem stwarzał fakt, że autorzy nie rozróżniali dwu „masywnych” gatunków australopiteków, wobec czego te same stadia rozwojowe cech zostały przypisane zarówno *A. robustus*, jak i *A. boisei*. Większość cech podanych przez SKELTONA i wsp. [1986] pochodzi z pracy WHITE'A i wsp. [1981] (cech takich było 66). Stadia rozwojowe tych cech zostały „uporządkowane”, to jest ułożone w odpowiedniej kolejności.

W celu dokonania polaryzacji cech (określenia, które ich warianty należy uznać za prymitywne, a które za wyspecjalizowane), wykorzystano metodę porównania pozagrupowego (hipotetyczny przodek). W tej analizie założono, że cechy zostały prawidłowo spolaryzowane przez wszystkich autorów, których dane uwzględniono. Niektórzy z tych autorów posługiwali się małpami człekokształtnymi jako grupami zewnętrznymi, inni stosowali kryterium powszechności, biorąc

pod uwagę współczesne małpy i kopalne hominoidy, inni wreszcie zastosowali kryterium paleontologiczne.

Zasadnicza analiza została wykonana z użyciem komputerowego programu kladystycznego PAUP (*Phylogenetic Analysis Using Parsimony*), w wersji 3.0k [SWOFFORD 1990]. Zbiór danych był wystarczająco mały, by zbudować wszystkie możliwe drzewa. W celu optymalizacji zastosowano metodę ACCTRAN (*accelerated transformation*), która faworyzuje rewersję wobec paralelizmu, gdy wybór dotyczy dwu tak samo oszczędnych rozwiązań. Niektóre wielostadialne cechy zostały uporządkowane. Zmienne cechy były kodowane dwukrotnie, raz jako „0”, a drugi raz jako „1”. Przyjęto równoważność wszystkich cech. Gatunki były traktowane jako taksony końcowe

Wyniki i dyskusja

W wyniku opisanego wyżej postępowania powstało ponad 100 000 drzew, o długości od 583 do 847, w tym dwa kladogramy „najoszczędniejsze”, o takiej samej długości (583) (rys. 11). Zbiór wyników statystyk przedstawia się następująco:

Długość drzewa = 583

Wskaźnik konsystencji = 0,756

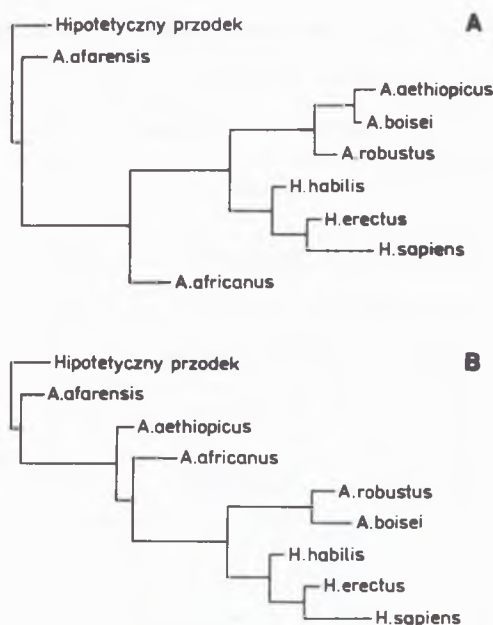
Wskaźnik homoplazji = 0,244

Wskaźnik konsystencji po wyłączeniu cech nieinformatywnych = 0,738

Wskaźnik retencji = 0,664

Przeskalowany wskaźnik konsystencji = 0,502

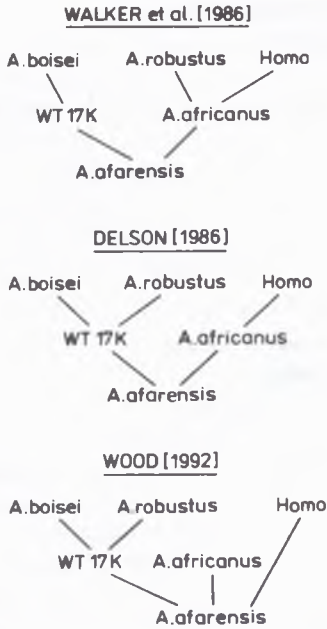
Analiza kladystyczna potwierdziła monofiletizm rodzaju *Homo*, czego nie można powiedzieć o rodzaju *Australopithecus*. Relacja *A. aethiopicus* do innych taksonów nie jest jasna. Główną przyczyną tej niejasności są brakujące dane – tylko



Rys. 11. Najoszczędniejsze kladogramy uzyskane w wyniku analizy

41 (spośród 255) cech dotyczyło „czarnej czaszki”.

Na kladogramie A (rys. 11a) *A. aethiopicus* umieszczony jest w pozycji taksonu siostrzanego w stosunku do *A. boisei*. Na równie „oszczędnym” kladogramie B (rys. 11b) gatunek ten jest taksonem siostrzanym grupy [*A. africanus* [*A. robustus*, *A. boisei*] [*H. habilis* [*H. erectus*, *H. sapiens*]]], podczas gdy pozycje pozostałych taksonów pozostały niezmienione. Uwzględnienie dodatkowych informacji (datowanie gatunków) nie ułatwia wyboru pomiędzy tymi kladogramami, choć kladogram B wydaje się bardziej prawdopodobny niż kladogram A. Jest rzeczą ogólnie znaną, że – z powodu braku datowań bezwzględnych – chronologia południowoafrykańskich stanowisk pozostaje problematyczna. Wątpliwości dotyczą dwu spraw. Po pierwsze, jak szerokie są przedziały czasowe, po drugie, jaki jest



Rys. 12. Powiązania filogenetyczne wczesnych hominidów

wiek stanowisk. Wschodnioafrykański *A. aethiopicus*, z datowaniem na 2,6-2,5 mln lat, wydaje się młodszy od najwcześniejszych ze znanych przedstawicieli *A. africanus* z Afryki Południowej, choć jednocześnie wydaje się również starszy niż najpóźniejsze znane okazy tego gatunku. Z drugiej strony, *A. aethiopicus* – jak wszystko wskazuje – jest najstarszy wśród tak zwanych „masywnych” gatunków australopiteków. Z tych powodów prawdopodobieństwo prawdziwości kladogramu A wydaje się mniejsze niż kladogramu B.

W obu opisanych przypadkach pozycja *A. aethiopicus* jest niezgodna z obrazem filogenezy, przyjmowanym na podstawie badań metodami konwencjonalnymi. Na przykład KIMBEL i wsp. [1988] stwierdzają, że odkrycie „czarnej czaszki” nie wyjaśniło wiele w filogenetycznej pozycji *A. africanus* – nadal pozostaje ona

zagadkowa. Zdaniem tych autorów *A. aethiopicus* nadaje się znakomicie (pod względem morfologii) na ewolucyjne ogniwo między *A. afarensis* i późniejszymi masywnymi formami – *A. robustus* i *A. boisei*.

Poniżej przedstawione zostały trzy spośród ostatnio publikowanych schematów filogenezy wczesnych hominidów (rys. 12). Zdaniem WALKERA i wsp. [1986] *A. africanus* należy uważać za przodka *A. robustus*, a *A. aethiopicus* za przodka *A. boisei*, co sugeruje istnienie dwu niezależnych linii rozwojowych „masywnych” australopiteków – we wschodniej i południowej Afryce. DELSON [1986] włącza *A. africanus* do gałęzi *Homo*. „Czarna czaszka” reprezentuje, jego zdaniem, wspólnego przodka *A. robustus* i *A. boisei*. WOOD [1992] także przedstawia WT 17 000 jako wspólnego przodka obu „masywnych” gatunków australopiteków, jednak, na podstawie własnych danych, dochodzi do wniosku, że *A. africanus* ani nie wykazuje silniejszego związku z *Homo*, ani nie pasuje do gałęzi „masywnych” australopiteków.

Wyniki przedstawionej analizy potwierdzają bliski filogenetyczny związek *A. africanus*, zarówno z *Homo* jak i z „masywnymi” australopitekami (w sensie kladystycznym). Jakkolwiek powiązania *A. aethiopicus* są niejasne, w najoszczędniejszych kladogramach gatunek ten nie stał się taksonem siostrzanym dla grupy złożonej z *A. robustus* i *A. boisei* łącznie. Same dane przedstawione przez KIMBELA i wsp. [1988] odrzucają możliwość uznania *A. aethiopicus* za wspólnego przodka obu „masywnych” gatunków australopiteków, bowiem *A. aethiopicus* ma dwie wspólne, zaawansowane cechy dzielone tylko z *A. boisei*. Jest to sprzeczne z założeniem, że aby dany gatunek mógł być uznany za ostatniego wspólnego przodka dwu innych gatunków, nie może dzielić apomorfii tylko z jednym z nich.

Piśmiennictwo

- BOAZ N.T., 1983, *Morphological Trends and Phylogenetic Relationships from Middle Miocene Hominoids to Late Pliocene Hominoids*, [w:] *New Interpretations of Ape and Human Ancestry*, R.L. Ciochon, R.S. Corruccini (Eds), Plenum Publ. Corpor., New York, 705-720
- BOROWIEC L., 1989, *Teoria i praktyka taksonomii kladystycznej*, *Przegl. Zool.*, 33, 531-536
- CHAMBERLAIN A.T., B.A. WOOD, 1987, *Early hominid phylogeny*, *J. Hum. Evol.*, 16, 119-133
- DELSON E., 1986, *Human phylogeny revised again*, *Nature*, 322, 496-497
- FARRIS J.S., 1989, *Entropy and fruit flies*, *Cladistics*, 5, 103-108
- FARRIS J.S., A.G. KLUGE, 1985, *Parsimony, synapomorphy, and explanatory power: a reply to Duncan*, *Taxon*, 34, 130-135
- HENNIG W., 1965, *Phylogenetic systematics*, *Ann. Rev. Entomol.*, 10, 97-116
- HENNIG W., 1966, *Phylogenetic Systematics*, Univ. of Illinois Press, Urbana
- JOHANSON D.C., 1989, *The current status of Australopithecus*, [w:] *Hominoida. Proceeding of the 2nd International Congress of Human Paleontology*, Milan, 77-96
- KIMBEL W.H., T.D. WHITE, D.C. JOHANSON, 1988, *Implications of KNM-WT 17 000 for the Evolution of „robust” Australopithecus*, [w:] *Evolutionary History of the „Robust” Australopithecines*, F. E. Grine (Ed.), Aldine, Chicago, 259-268
- MADDISON W.P., M.J. DONOGHUE, D.R. MADDISON, 1984, *Outgroup analysis and parsimony*, *Syst. Zool.*, 33, 83-103
- MATILE L., P. TASSY, D. GOUJET, 1993, *Wstęp do systematyki zoologicznej*, Warszawa
- SKELTON R.R., H. MCHENRY, G.M. DRAWHORN, 1986, *Phylogenetic analysis of early hominids*, *Curt. Anthropol.*, 27, 21-43
- SWOFFORD D.L., 1990, *PAUP: phylogenetic analysis using parsimony, Version 3.0*, May 1990, Illinois. Nat. Hist. Surv., Champaign
- TOBIAS P.V., 1980, *„Australopithecus afarensis” and A. africanus: critique and an alternative hypothesis*, *Palaent. Afr.* 23, 1-17
- TOBIAS P.V., 1988, *Numerous apparently synapomorphic features in Australopithecus robustus, Australopithecus boisei and Homo habilis: support for the Skeleton-McHenry-Drawhorn hypothesis*, [w:] *Evolutionary History of the „Robust” Australopithecines*, F.E. Grine ed., Aldine, Chicago, 293-308
- WALKER A., R.E. LEAKEY, J. M.HARRIS, F.H. BROWN, 1986, *2.5-Myr Australopithecus boisei from west of Lake Turkana, Kenya*, *Nature*, 322, 517-522
- WHITE T.D., D.C. JOHANSON, W.H. KIMBEL, 1981, *Australopithecus africanus: its phyletic position reconsidered*, *South Afr. J. Sci.*, 77, 445-470
- WILEY E.O., 1981, *Phylogenetics: The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*, New York
- WILEY E.O., D.SIEGEL-CAUSEY, D.R. BROOKS, V.A. FUNK, 1991, *The Compleat Cladist: A Primer of Phylogenetic Procedures*, Univ. of Kansas, Lawrence
- WOOD B.A., A.T. CHAMBERLAIN, 1986, *Australopithecus: grade or clade?*, [w:] *Major Topics in Primate and Human Evolution*, B.Wood, L. Martin, P. Andrews (Eds), Cambridge, Univ. Press, 220-248
- WOOD B.A., A.T. CHAMBERLAIN, 1987, *The nature and affinities of the „robust” Australopithecines: a review*, *J. Hum. Evol.*, 16, 625-641