

Zróznicowanie plio-plejstocenckich *Hominidae* II. Dymorfizm płciowy

Katarzyna Kaszycka

DIFFERENTIATION OF PLIO-PLEISTOCENE HOMINIDS. II. SEXUAL DIMORPHISM. On the basis of literature the author presented and discussed the problem of morphological variability in the australopithecines. Particular attention was paid to sexual differences in Hominoids and Hominids and the taxonomic consequences of explaining the variability in the australopithecines by sexual dimorphism.

W poprzednim numerze Przeglądu Antropologicznego (t. 50 z. 2, 1984) zostały przedstawione współczesne poglądy na temat charakterystyki morfologicznej i ekologicznej najstarszych przedstawicieli rodziny *Hominidae* — plio-plejstocenckich australopiteków, ich datowania, nazewnictwa i pochodzenia. Chociaż materiały kopalne człowiekowatych z okresu 5,5 - 1,3 mln. lat temu są bardzo fragmentaryczne, niemniej sugerują duże zróżnicowanie form (gatunków), które dotyczy nie tylko morfologii (scharakteryzowanej poprzez narząd ruchu, narząd żucia, wielkość ciała i rozmiary mózgu), ale prawdopodobnie również rozmiarów dymorfizmu płciowego. Przedstawiana obecnie część pracy prezentuje rozważania nad dymorfizmem płciowym australopiteków w nawiązaniu do dymorfizmu naczelnych i człowieka współczesnego.

Terminem dymorfizm płciowy określa się genetycznie uwarunkowane zróżnicowa-

nie organizmów męskich i żeńskich pod względem morfologii, fizjologii i psychologii. Zróznicowanie to potęguje się we wstępującej fazie rozwoju ontogenetycznego, przybiera największą wartość u osobników dorosłych i stopniowo zanika w okresie starości. Zagadnienie dymorfizmu płciowego w morfologii człowieka najlepiej zbadano w odniesieniu do rozmiarów i proporcji ciała oraz budowy tkankowej. Pewne cechy, jak stosunkowo większa szerokość ramion u mężczyzn, a bioder u kobiet czy też silniejsze umięśnienie mężczyzn, są wynikiem działania różnych hormonów wydzielanych w okresie dojrzewania. Przewaga mężczyzn w ogólnej wielkości ciała powstaje m.in. w wyniku dłuższego okresu wzrastania (późniejszego dojrzewania) osobników tej płci. Wymienione zjawiska mają podłoże genetyczne, a więc podstawową rolę w kierowaniu procesami prowadzącymi do różnicowania się płciowego odgrywają dwa chromosomy X kobiet oraz chromosomy X i Y mężczyzn.

Różnice w morfologii kobiet i mężczyzn opisywano wielokrotnie w podręcznikach,

warto jednak przypomnieć, że wynikają one z różnego fizjologicznego przeznaczenia kobiety i mężczyzny w procesie przedłużania gatunku. Dymorfizm płciowy jest zjawiskiem

ogólnobiologicznym, a kierunek różnic w morfologii osobników męskich i żeńskich jest u człowieka taki sam jak u wyższych naczelnych.

Dymorfizm u naczelnych

Szczególne cechy płci, które nie są związane z organami płciowymi, obecne są u większości zwierząt i nazywane bywają drugorzędowymi cechami płciowymi. Główne cechy, w których przejawia się dymorfizm płciowy naczelnych, zestawiać można (za Crookiem [1972]) następująco:

- ogólny ciężar i rozwój mięśni
- rozmiary ciała, takie jak np.: długość głowy, wysokość ciała i długość ogona
- kolor sierści i barwne plamy na skórze (często w rejonie twarzy)
- posiadanie szczególnych anatomicznych cech, takich jak: długie kły, bulwiasty nos (u *Nasalis*), czerwien torebek policzkowych (u orangutana), grzywy na ramionach (u pawiana płaszczowego), charakterystyki czaszki (szczególnie grzebienie strzałkowe i karkowe u osobników męskich), łysina i koloracja skóry (szczególnie na twarzy, czasem na klatce piersiowej i w okolicy kulszowej)
- sezonowe lub cykliczne morfologiczne zmiany bezpośrednio powiązane z reprodukcją.

Badania terenowe małp wskazują, że zachowania prowadzące do hierarchii dominacji są silniejsze i bardziej rozpowszechnione wśród form naziemnych [De Vore 1964]. Silniej wyrażonej hierarchii dominacji towarzyszy zwiększony dymorfizm płciowy, szczególnie w tych morfologicznych cechach, które decydują o wielkości i sile dorosłych samców. Porównując dymorfizm płciowy małp człekokształtnych widzimy wyraźny trend w kierunku zwiększania się go od nadrzewnego gibbona, u którego płcie są pokrojowo

praktycznie nieodróżnialne, a nawet samice mogą być cięższe od samców [Schultz 1964], poprzez szympansa, którego samiec jest znacznie bardziej masywny, aż do goryla, u którego dymorfizm płciowy jest największy. Tylko orangutan (forma zdecydowanie nadrzewna) ze swym dużym dymorfizmem stanowi wyjątek.

Życie naziemne naraża gatunki na daleko więcej niebezpieczeństw ze strony drapieżników niż życie wśród drzew. W koronach drzew nie tylko jest mniej potencjalnych drapieżców, ale również ucieczka przed nimi jest stosunkowo łatwiejsza; nawet żyjące na ziemi pawiany i makaki chronią się na drzewa, kiedy zbliży się drapieżnik [De Vore 1964]. Kiedy pawiany są w odległości większej niż kilometr od bezpiecznego schronienia, na otwartej równinie, ochronę może stanowić jedynie zdolność do walki dorosłych samców stada. Struktura stada pawianów (szczególnie gdy zwierzęta poruszają się na otwartej przestrzeni) jest taka, że słabsze samice i młode są otaczane przez dorosłych samców. Na pojawienie się drapieżnika samce szybko reagują poprzez ustawienie się między stadem a źródłem niebezpieczeństwa. Struktura stada japońskich makaków jest bardzo podobna.

Duży dymorfizm płciowy naziemnych prymatów stanowi zatem wynik przeżycia stada dzięki zdolnościom samców do walki i obrony. Jednakże selekcja faworyzuje nie tylko duże rozmiary samców, ale również na tyle małe samice, by ich możliwie najmniejsza wielkość pozwalała na spełnianie

roli matki. Przy ograniczonej (szczególnie w środowisku naziemnym) ilości pokarmu małe rozmiary samic pozwalają bowiem na większą ilość osobników przy danej zasobności środowiska. Gdyby na przykład, jak stwierdza De Vore [1964], samce i samice pawianów były jednakowych rozmiarów, ich reprodukcja spadłaby o połowę.

Przystosowanie dorosłych samców do obrony idzie w parze ze wzrostem agonistycznych zachowań wewnątrz grupy, ale zaobserwowano, że wewnątrzgrupowa walka jest rzadka. Agresję pomiędzy dorosłymi osobnikami minimalizuje bowiem stała hierarchia dominacji, a na przeszkodzie konfliktom między samicami i młodymi aktywnie stają samce.

Dymorfizm płciowy, jak wskazuje Campbell [1967], ewoluował nie tylko wraz z męską rolą obrońcy grupy, ale także jako wynik selekcji płciowej wynikającej z dominacji. W klasycznej koncepcji doboru płciowego Darwina cechy selekcyjonowane są przez płć przeciwną. Ponieważ u większości prymatów (i na ogół u człowieka) wybór

partnera należy do osobników męskich, tylko fizyczne cechy osobników żeńskich (szczególnie kształt twarzy i ciała) są obiektem tego rodzaju doboru płciowego. Istnieje jednak jeszcze inny rodzaj doboru płciowego, a mianowicie dobór „genetycznie lepiej wyposażonego samca” [Campbell 1967]. Jeśli taki samiec nie jest wybierany przez samice, to jego dobór jest wynikiem wewnętrznej męskiej rywalizacji, która ustala hierarchię dominacji. Ustalanie dominacji płciowej bazuje raczej na wyglądzie niż na sile fizycznej, w efekcie samce o imponującym wyglądzie (duże zęby, epigamiczne włosy) przekazują więcej genów do następnej generacji niż „gorzej wyposażone”. To, jak pisze Campbell [1967], że męskie drugorzędowe cechy płciowe nie są selekcyjonowane przez samice, ale dzięki męskiej rywalizacji, odzwierciedla wzór współżycia większości naziemnych prymatów. Konieczność walki z drapieżnikami i rywalizację o partnerkę seksualną można więc uznać za czynniki faworyzujące wzrost rozmiarów ciała samców, a tym samym duży dymorfizm płciowy.

Niektóre aspekty ludzkiej płciowości

Powyżej była mowa o tym, że u naziemnych prymatów selekcja faworyzuje zarówno duże samce, jak i małe samice. Z tego powodu można by oczekiwać, że człowiek jako istota naziemna będzie miał znaczny dymorfizm płciowy. Jednakże u współczesnego człowieka międzypłciowe różnice w rozmiarach ciała nie są tak wielkie jak u goryll czy pawianów, a wynoszą tylko około 10%.

Wydaje się, że trzy czynniki zadziałały w redukcji dymorfizmu płciowego człowieka [Campbell 1967].

1. W roli obrońcy człowiek był zdolny do użycia narzędzi. Duże rozmiary ciała mężczyzn nie były konieczne jako warunek

przeżycia — mały, lecz inteligentny równie dobrze mógł pokonać swego wroga jak mężczyzna masywniej zbudowany. Chociaż człowiek ogólnie jest dużym prymatem, nie ma żadnej większej selekcyjnej korzyści z dużych kłów czy dużego aparatu żucia. Rozmiary ciała dały mu siłę konieczną do użycia narzędzi w celu ataku i obrony oraz zdolność do szybkiego biegu podczas polowania.

2. Dowody kopalne sugerują, że w czasie środkowego plejstocenu szczególnie powiększały się kobiety. Ich duże rozmiary prawdopodobnie są spowodowane dwoma czynnikami:

— koniecznością posiadania dużego kanału rodowego dla wielkogłowego noworodka (pojemność czaszki w czasie urodzenia wynosi około 400 cm³),

— bardzo odpowiedzialną rolą kobiety, która musiała być fizycznie zdolna do rodzenia dzieci i opiekowania się swą dużą rodziną, w tym również do zbierania pokarmu.

3. Rozwój monogamicznych związków między mężczyzną a kobietą prawdopodobnie poważnie zredukował rywalizację między mężczyznami. W tych warunkach można założyć redukcję drugorzędowych cech płciowych, wynikają one bowiem z rywalizacji o miejsce w hierarchii dominacji.

Różnice w wysokości i ciężarze ciała u człowieka, tak jak u innych naczelnych, są przejawem dymorfizmu w zakresie drugorzędowych cech płciowych. Obok tych cech dymorfizmu płciowego znajdujemy u współczesnych ludzi i inne różnice, takie jak na przykład: kształt głowy, kształt miednicy, rozkład tkanki tłuszczowej, barwa głosu, owłosienie, tempo wzrostu, różne tempo dojrzewania. Niektóre z nich, takie jak kształt miednicy, są ściśle związane z funkcjami reprodukcji. Wizualne drugorzędowe cechy płciowe we współczesnych społeczeństwach nie są bez znaczenia. Na przykład skrajnie małe lub skrajnie duże osobniki nie są akceptowane społecznie jako seksualnie atrakcyjne (nie mają sukcesów w znalezieniu partnera). Zdolność reprodukcyjną takich osobników redukuje dobór płciowy.

Dyskutując fizjologiczne i anatomiczne aspekty ludzkiej płciowości w porównaniu z płciowością prymatów, należy rozważyć, jak procesy reprodukcyjne mieszczą się w całkowitej długości życia osobników (tabela 1) i w strukturach społecznych, w których żyją.

U naczelnych opóźnienie życia reprodukcyjnego samców skorelowane jest z ich dymorfizmem płciowym. Na przykład u pa-

Tabela 1. Prenatalny i postnatalny okres rozwoju osobniczego u różnych rodzajów prymatów. Według Campbella [1967]

Rodzaj	Ciąża (tyg.)	Wiek menarchy (lata)	Zakończenie wzrostu (lata)	Długość życia (lata)
Makak	24	2	7	24
Gibbon	30	8,5	9	30
Orangutan	39	?	11	30
Szympanś	33	8,8	11	35
Goryl	36	9	11	40
Człowiek	38	13,7	20	75

wianów samice kończą swój wzrost oraz są seksualnie i społecznie dojrzałe w wieku około czterech lat, natomiast samce kończą wzrastanie i osiągają społeczną dojrzałość po czterech latach od osiągnięcia dojrzałości płciowej [Campbell 1967]. Powoduje to, że zdolnych do reprodukcji samic jest faktycznie około dwa razy więcej niż samców, chociaż proporcja płci jest 50 : 50. W czasie ostatnich czterech lat wzrastania młode samce żyją peryferycznie wokół grupy, chroniąc ją przed drapieżnikami. Trend taki obserwowany jest również u współczesnego człowieka — chłopcy dłużej niż dziewczęta kontynuują wzrost po osiągnięciu dojrzałości płciowej. W wielu afrykańskich plemionach młodzi mężczyźni muszą spędzać okres owego dojrzewania jako łowcy i wojownicy, podczas gdy inni zostają w wiosce. Wśród współczesnych grup poligamicznych, młodzi mężczyźni muszą czekać wiele lat na żony, podczas gdy starsi mają ich po trzy lub cztery. W takich warunkach może działać selekcja naturalna — tylko taki mężczyzna, który przeżyje długą praktykę zarówno w społeczności, jak i w polowaniu, będzie mógł być ojcem. Jest to maksymalna sposobność do wyeliminowania mniej zdrowych i mniej inteligentnych mężczyzn. Opóźnienie reprodukcji dorosłych osobników żeńskich jest wyjątkową cechą ludzi, związaną z ewolucją kultury (edukacja).

Stare osobniki pełnią inne role socjalne niż reprodukcyjne. Istnieją dwa powody, dla których postreprodukcyjny okres życia można uważać za wynik ewolucji człowieka [Campbell 1967]:

— wolny rozwój dzieci: kobieta rodząca ostatnie dziecko w wieku 45 lat musi mu służyć jako matka co najmniej do wieku 60 lat, by zapewnić mu należytą opiekę;

— ewolucja kultury: zarówno kobiety, jak i mężczyźni służą swym doświadczeniem i wiedzą, której gromadzą tym więcej, im dłużej żyją.

Campbell przedstawia jeszcze kilka uwag na temat natury i ewolucji ludzkiej rodziny, które warto tu przytoczyć. Według niego do powstania rodziny ludzkiej doprowadził wolny rozwój osobniczy oraz zakaz incestu. Trudno jest wykazać, jak ekonomicznie zdeterminowana ludzka rodzina mogła powstać z grupy prymatów. Za model mogłaby posłużyć „rodzina” gibbonów (jeden samiec i jedna samica), jednakże występujące różnice między nią a rodziną ludzką przemawiają przeciwko takiemu modelowi. Nie ma na przykład rozdziału pracy między samicą a samcem gibbonów; każde jest zdolne do zbierania pożywienia samemu w koronach drzew. Rodzina gibbona bazuje na płciowych i terytorialnych uzależnieniach i mogła się wywieść z grupy przez prostą redukcję. Taka redukcja mogła nastąpić, ponieważ gibbon będąc wysoce ruchliwym mieszkańcem koron drzew, bez trudu unika zagrożenia ze strony drapieżników. U naziemnych gatunków z reguły występują zorganizowane

grupy. Obserwacje Halla [Campbell 1967] zawierają dowody formowania się grup rodzinnych u pawianów, w odpowiedzi na specyficzne ekologiczne warunki — w szczególności skąpość pokarmu na otwartej przestrzeni. Obserwacje te wydają się wysoce sugestywne, ponieważ człowiek ewoluował właśnie na otwartej przestrzeni i w takich ekologicznych warunkach, które stwarzały wielkie problemy ze zdobywaniem pokarmu. Zgodnie z hipotezą Kummera i Kurta [Campbell 1967] rodzina ludzka z jednym mężczyzną powstała jako adaptacja do ekstremalnych, naziemnych warunków i otwartej przestrzeni, zanim człowiek rozwinął sztukę zabijania dużych ssaków.

Z rozwojem kooperatywnego łowiectwa w środkowym plejstocenie, jak można przypuszczać, kobiety i dzieci stały się całkowicie zależne od mężczyzn (zaopatrywanie w żywność). Rozwój ten mógł, jak sądzi Campbell, zbiegać się z ewolucją długości życia i większym uzależnieniem ludzkiego dziecka, niezdolnego do trzymania się ciała matki (m.in. ze względu na brak sierści). Wraz z rozwojem wspólnych polowań stabilizuje się związek jednego mężczyzny i jednej kobiety oparty na podziale pracy. Kobiety wychowywały dzieci, a oczekiwały w zamian od mężczyzn mięsa i ochrony. Ze wzrostem konieczności kooperacji dorosłych mężczyzn trwałe związki w parach mężczyzna plus kobieta stały się częścią politycznych powiązań między grupami, koniecznych do stabilizacji społeczeństw.

Rozmiary dymorfizmu płciowego *Australopithecinae*

Płeć jest wyznaczana na podstawie dymorfizmu płciowego, który dotyczy wielu cech czaszkowego i pozaczaszkowego szkieletu. Całkowicie pewne określenie płci osobnika

jest możliwe tylko przy badaniu cytologicznym, natomiast badanie morfologiczne zawsze stwarza możliwość popełnienia błędu.

Charakterystyczne dla płci ukształtowanie elementów kostnych warunkują: wewnątrzwydzielnicza działalność ustroju, aktywność płciowa (na przykład liczba porodów), warunki ekologiczno-kulturowe (zróżnicowana pozycja społeczna i funkcje mężczyzn i kobiet), rasa oraz, pośrednio, wiek osobnika [Strzałko, Henneberg 1975]. Z ich różnorodności jednak wynikają pewne trudności w określaniu płci:

- występowanie form ukształtowanych pośrednio (rozkłady cech dla mężczyzn i kobiet częściowo zachodzą na siebie),
- brak diagnostycznych dla płci cech szkieletu u osobników niedojrzałych płciowo.

Dla człowieka najlepszym kryterium morfologicznym pozwalającym na różnicowanie płci jest budowa miednicy. Miednica jako całość, a także poszczególne jej części wykazują silny dymorfizm płciowy ze względu na przystosowanie tych kości do zróżnicowanej budowy narządów rozrodczych, ciąży i porodu. Leutenegger [Sacher 1975] pokazał, że dymorfizm płciowy rozmiarów miednicy u małp Starego i Nowego Świata wzrasta w miarę powiększania względnej szerokości głowy u noworodka; u człowieka jest on największy.

Ponieważ miednica australopiteków przypomina miednicę ludzką, byłaby ona również najlepszym kryterium różnicującym płęć tych hominidów. Niestety, plio-plejstocenyjskie szczątki kości miednicznych należą do znalezisk rzadkich i tylko dwa szkielety mogą być zaklasyfikowane na tej podstawie. Są to szkielety osobników *STS 14* ze Sterkfontein i *AL 288* z Hadar. W przypadku *STS 14* takie cechy, jak: kształt łuku brzuszno-kości łonowej, szeroki kąt podłonowy, wklęsła dolna powierzchnia gałęzi i wąska część spojeniowa — określają miednicę tego osobnika jako żeńską [Wolpoff 1975b, 1976]. Na podstawie analizy morfologicznej, mied-

nica osobnika *AL 288* została oznaczona również jako żeńska.

Dymorfizm płciowy kości człowieka i innych naczelnych dotyczy szczególnie wyraźnie także i czaszki. Możliwość określenia płci osobnika na podstawie czaszki ma ogromne znaczenie w analizie wykopalisk, gdzie często zachowane są jedynie czaszki albo ich fragmenty. Jednak w ocenie tych fragmentów pierwsze miejsce przypada w praktyce nieostremu i zawodnemu kryterium, jakim jest wielkość i masywność. Jest ono powodem częstych rewizji i wielu przeciwstawnych diagnoz w sprawie przynależności płciowej konkretnych osobników kopalnych [Genovés 1954].

Oprócz wspomnianych wyznaczników płci dla plio-plejstocenyjskich hominidów, jakimi są wielkość i masywność czaszek, a także wielkość przyczepów mięśni, płęć próbuje się oznaczać na podstawie występowania lub braku grzebieni strzałkowych. Wolpoff [1975b] zestawiał takie dane dla wczesnych hominidów, gdzie płęć została określona na podstawie innych możliwych kryteriów.

1. Południowoafrykańskie, masywne (*Australopithecus robustus*): grzebienie strzałkowe występują u wszystkich dorosłych osobników męskich. Spośród dobrze zachowanych czaszek żeńskich grzebieni posiada jedynie czaszka *SK 48*.

2. Południowoafrykańskie, gracylne (*A. africanus*)

♀ <i>STS 5</i>	— brak grzebienia,
♂ <i>STS 71</i>	— linie skroniowe spotykają się w punkcie <i>bregma</i> , ale grzebieni nie tworzy się,
♂ <i>STS 17</i>	— choć brak tego fragmentu czaszki, przypuszczalnie miał grzebieni.

3. Wschodnioafrykańskie, masywne (*A. robustus-boisei*):

♂ *OH 5* — posiada grzebieni,

♀ z Chesowanja — najprawdopodobniej bez grzebienia

♂ ER 406 — posiada grzebień,

♀ ER 732 — brak grzebienia,

? ER 733 — brak grzebienia.

4. Wschodnioafrykański *Homo* (*H. habilis*)

♂ (?) OH 7 — brak grzebienia,

♂ OH 16 — brak grzebienia.

Ponieważ, jak pisze Wolpoff [1975b], wschodnioafrykańskie, nie posiadające grzebieni osobniki mają przeważnie zupełnie nie starte M_3 , a wiek powstawania grzebieni jest u nich nieznan (u pongidów nie rozwijają się zanim nie wykształci się kompletne uzębienie [Schultz 1964]), więc nie można ani potwierdzić, ani zaprzeczyć tezie, że grzebienie strzałkowe u tych osobników są wyznacznikami dymorfizmu płciowego. Ze względu na zupełnie inną budowę czaszki *Homo habilis* (bardziej przypomina czaszkę człowieka współczesnego) oraz fakt, że do tej pory nie znaleziono żadnego osobnika posiadającego grzebień, nasuwa się wniosek, że tę grupę kopalnych hominidów z powodzeniem z powyższej analizy można wyłączyć. W przypadku południowoafrykańskich australopiteków grzebienie występują

znacznie częściej u osobników męskich niż u żeńskich, a ich rozmiary są większe u osobników masywnych niż gracjalnych.

P. V. Tobias [1975] przedstawił kilka uwag na temat dymorfizmu płciowego pojemności czaszek kopalnych hominidów. Píše on, że w przypadku grup kopalnych bardzo ryzykowne byłoby użycie nie popartych w inny sposób dowodów dotyczących samej pojemności czaszki do stwierdzenia, czy dany osobnik należy do jednej, czy drugiej płci. Taka procedura jest szczególnie wątpliwa, kiedy, po pierwsze, jest bardzo mała liczebność prób, po drugie — nie ma dostatecznych dowodów stwierdzających, czy dany okaz reprezentował wysoko, czy niskodymorficzny takson. W świetle tej uwagi nieuzasadnione byłoby zaliczenie na przykład osobnika STS 5 („Mrs. Ples”) do płci męskiej z powodu większej pojemności jego czaszki spośród czterech osobników *A. africanus* ze Sterkfontein, niemniej (jak sugeruje Tobias [1975]) inne dowody, takie jak masywność, wielkość przyczepów mięśni i rozmiary korzeni zębów wskazują potrzebę takiego przemianowania. Podobnie nie usprawiedliwione byłoby zaliczenie osobnika

Tabela 2. Rozkład częstości szerokości kłów (mm) u goryli (*Gorilla gorilla*). Według Wolpoffa [1976]

Szerokości kłów	Szczeka			Żuchwa		
	Samice	Samce	Razem	Samice	Samce	Razem
8,0 - 8,9	—	—	—	1	—	1
9,0 - 9,9	1	—	1	14	—	14
10,0 - 10,9	15	—	15	27	—	27
11,0 - 11,9	21	—	21	7	—	7
12,0 - 12,9	11	—	11	1	3	4
13,0 - 13,9	2	1	3	—	13	13
14,0 - 14,9	—	8	8	—	17	17
15,0 - 15,9	—	12	12	—	12	12
16,0 - 16,9	—	15	15	—	3	3
17,0 - 17,9	—	8	8	—	1	1
18,0 - 18,9	—	4	4	—	1	1
19,0 - 19,9	—	1	1	—	—	—
20,0 - 20,9	—	1	1	—	—	—
Łącznie:			100			100

Tabela 3. Rozkład częstości szerokości kłów (mm) u szympansov (*Pan troglodytes*). Według Wolpoffa [1976]

Szerokości kłów	Szczeka			Żuchwa		
	Samice	Samce	Razem	Samice	Samce	Razem
7,0 - 7,9	1	—	1	2	—	2
8,0 - 8,9	20	—	20	21	—	21
9,0 - 9,9	20	4	24	19	3	22
10,0 - 10,9	8	11	19	6	11	17
11,0 - 11,9	1	16	17	2	21	23
12,0 - 12,9	—	9	9	—	6	6
13,0 - 13,9	—	9	9	—	4	4
14,0 - 14,9	—	1	1	—	3	3
15,0 - 15,9	—	—	—	—	1	1
16,0 - 16,9	—	—	—	—	—	—
17,0 - 17,9	—	—	—	—	1	1
Łącznie:			100			100

Tabela 4. Rozkład częstości szerokości kłów (mm) u człowieka (*Homo sapiens*). Według Wolpoffa [1976]

Szerokości kłów	Szczeka			Żuchwa		
	Kobie-ty	Męż-czyźni	Razem	Kobie-ty	Męż-czyźni	Razem
6,5 - 6,9	—	—	—	2	—	2
7,0 - 7,4	1	—	1	8	2	10
7,5 - 7,9	10	1	11	10	6	16
8,0 - 8,4	13	6	19	3	12	15
8,5 - 8,9	8	19	27	—	5	5
9,0 - 9,4	1	12	13	—	5	5
9,5 - 9,9	—	4	4	—	1	1
10,0 - 10,4	—	1	1	—	—	—
Łącznie:			76			54

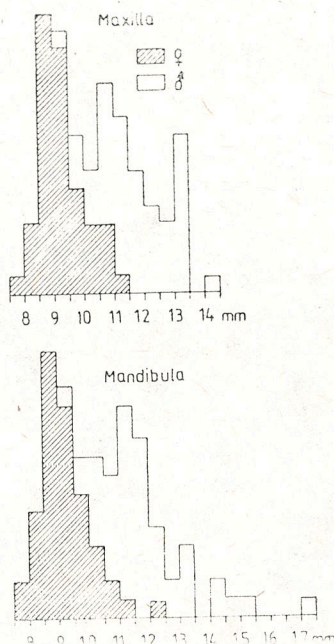
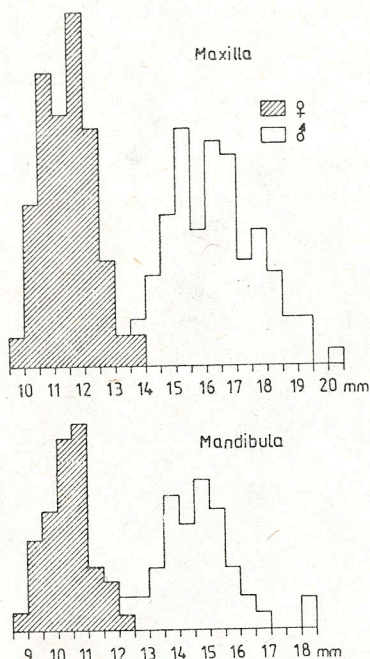
KNM - ER 406 do płci żeńskiej dlatego, że charakteryzuje się on drugą najmniejszą pojemnością (510 cm³) spośród czterech czaszek osobników *A. robustus* i *A. robustus-boisei*. Wszystkie bowiem morfologiczne dowody, jak ślady przyczepów mięśni i grzebień strzałkowy, wskazują, że *ER 406* to osobnik męski. Tobiasz zatem wyciąga wniosek, że użycie dymorfizmu płciowego pojemności czaszki w odniesieniu do kopalnych hominidów wymaga szczególnej ostrożności.

Ponieważ zęby australopiteków przewyższają liczebnie całą resztę szczątków razem wziętych, próbuje się ustalać płeć tylko na ich podstawie. Jako pierwszy próbę tę

podjął J. Robinson w 1956 r. w odniesieniu do zębów południowoafrykańskich australopiteków. Zauważył on wyraźnie dwumodalny rozkład szerokości kłów szczęki oraz pierwszych molarów żuchwy osobników ze Swartkrans i uzasadnił to dymorfizmem płciowym. W nowszej literaturze tylko prace M. H. Wolpoffa [1975b, 1976] poświęcone są bezpośrednio omawianemu tematowi. Wolpoff, wychodząc z porównawczych zestawów uzębienia człowieka współczesnego oraz współczesnych małp człekokształtnych (o znanej płci), dochodzi do wniosku, że najlepszym wskaźnikiem dymorfizmu płciowego jest wargowo-językowa (labio-lingwal-

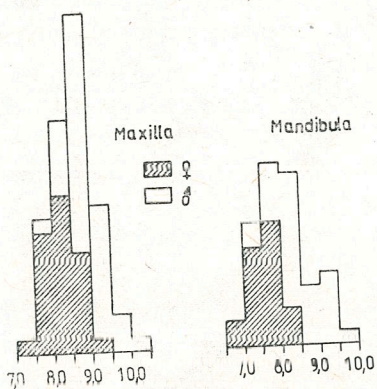
na) szerokość kłów. Wood [1976] zajmował się też tym problemem i stwierdził, że pomiary kłów są najbardziej dymorficznymi cechami. Grupując indywidualne pomiary szerokości (dotyczy to zarówno kłów

szczęki, jak i żuchwy) w pewne zakresy, otrzymuje się dla pongidów (goryl, szympan) dwa maksima, natomiast dla człowieka tylko jedno (patrz tabele 2 - 4 i rys. 1 - 3). Dwumodalny rozkład szerokości kłów małą

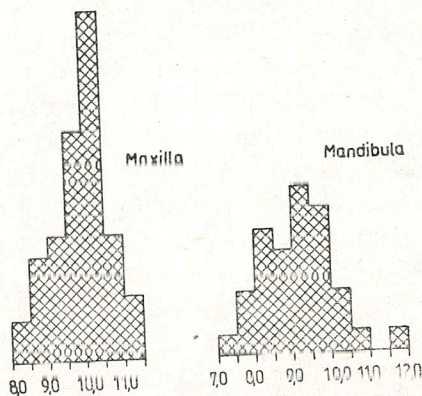


Rys. 1. Rozkład częstości szerokości kłów (mm) szczęki (maxilla) i żuchwy (mandibula) samic i samców goryli. Według Wolpoffa [1976]

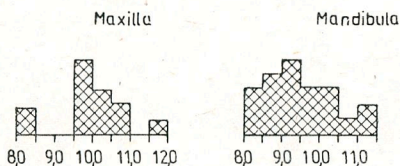
Rys. 2. Rozkład częstości szerokości kłów (mm) szczęki i żuchwy samic i samców szympanów. Według Wolpoffa [1976]



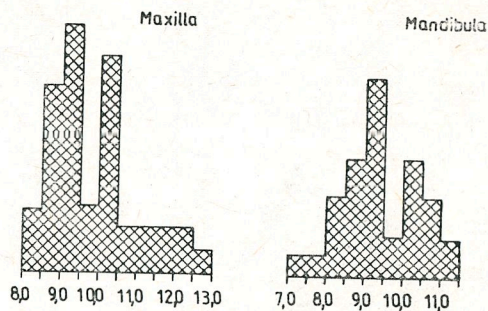
Rys. 3. Rozkład częstości szerokości kłów (mm) szczęki i żuchwy osobników żeńskich i męskich *Homo sapiens*. Według Wolpoffa [1976]



Rys. 4. Rozkład częstości szerokości kłów (mm) szczęki i żuchwy neandertalczyków. Według Wolpoffa [1976]



Rys. 5. Rozkład częstości szerokości kłów (mm) szczęki i żuchwy *Homo erectus*. Według Wolpoffa [1976]



Rys. 6. Rozkład częstości szerokości kłów (mm) szczęki i żuchwy australopiteków. Według Wolpoffa [1976]

człekokształtnych jest wynikiem silnego ich dymorfizmu (mniejsze kły występują u samic, większe u samców). Identyczną procedurę badawczą Wolpoff [1975b, 1976] zastosował dla kłów pozostałych grup kopalnych człowiekowatych (australopiteki, *Homo erectus* i neandertalczyk). Otrzymane wyniki (patrz tabela 5 i rys. 4 - 6) ukazują jednomodalność kłów *Homo erectus* i neandertalczyków, natomiast dwumodalność kłów *Australopithecinae*, które — jak wnioskuje Wolpoff — charakteryzowały się większym dymorfizmem płciowym. Stopień dymorfizmu u tych plio-plejstocenijskich hominidów nie był wprawdzie tak duży jak u goryla, ale większy niż u szympansa (porównaj rys. 1, 2 i 6).

Na podstawie labio-lingwalnej szerokości kłów australopiteków można zatem ustalać płeć poszczególnych osobników. Takie oznaczenia (łącznie z określonym prawdopodobieństwem i zwykle podawaną w literaturze płcią) przedstawia tabela 6.

W 1956 roku Robinson [Wolpoff 1976] sugerował dwumodalny rozkład szerokości M_1 osobników ze Swartkrans. Dostępne dane dla południowoafrykańskich australopiteków takiej dwumodalności jednak nie wykazują [Wolpoff 1975b, 1976]. Również rozkład M_2 , który jest najbardziej

dymorficznym (po kłe) zębem u człowieka u australopiteków jest całkowicie jednomodalny. Połączony rozkład szerokości wszystkich trzech molarów szczęki i żuchwy wykazuje niewyraźną dwumodalność. Nasuwa się więc wniosek, że nie można określić płci na podstawie innych zębów niż kły.

Wolpoff [1975a] zajmował się również zagadnieniem dymorfizmu płciowego w cechach żuchwy. Jak wskazuje tabela 7, pewne jej cechy wykazują wysoki stopień dymorfizmu, podczas gdy inne — żadnego. Pomiarzy przedniego uzębienia (z wyjątkiem szerokości kłów) i gałęzi żuchwy wykazują mały lub brak dymorfizmu. W przeciwieństwie do tych cech, pomiary policzkowego uzębienia i trzonu żuchwy ukazują bardzo wysoki stopień dymorfizmu. Faktycznie dymorfizm wysokości i szerokości trzonu oraz wysokości i szerokości spojenia osiąga 74 - 79%. Tak znacznego zróżnicowania rozmiarów osobników męskich i żeńskich (w wartościach średnich) nie spotyka się w żadnej populacji żyjących ludzi. Raczej jest on podobny do stosunków u pongidów, a nawet przewyższa średni dymorfizm u szympansów [Wolpoff 1975a].

Znaczny dymorfizm płciowy jest więc jedną z wyjątkowych cech australopiteków (szczególnie wyraźny w trzonie żuchwy).

Nawet u goryli szerokość (grubość) trzonu osobników męskich i żeńskich jest mniej więcej taka sama (B. Wood [1976] podaje 86,5%), podczas gdy u tych wczesnych hominidów średnia szerokość dla osobników żeńskich stanowi 75% średniej dla osobników męskich. Dane te sugerują, że dymorfizm

Tabela 5. Rozkład częstości szerokości kłów (mm) australopiteków, *Homo erectus*, neandertalczyków i *Homo sapiens*. Według Wolpoffa [1976]

Szerokości kłów	Australopiteki*	<i>H. erectus</i>	Neandertalczyk	<i>H. sapiens</i>
Szczeka				
6,5 - 6,9	—	—	—	1
7,0 - 7,4	—	—	—	3
7,5 - 7,9	—	—	—	33
8,0 - 8,4	3	2	2	84
8,5 - 8,9	9	—	5	81
9,0 - 9,4	12	—	6	49
9,5 - 9,9	3	5	11	27
10,0 - 10,4	10	3	17	5
10,5 - 10,9	2	2	6	5
11,0 - 11,4	2	—	3	—
11,5 - 11,9	2	1	—	—
12,0 - 12,4	2	—	—	—
12,5 - 12,9	1	—	—	—
Łącznie:	46	13	50	288
Żuchwa				
6,0 - 6,4	—	—	—	2
6,5 - 6,9	—	—	—	18
7,0 - 7,4	1	—	1	66
7,5 - 7,9	1	—	3	88
8,0 - 8,4	4	3	6	87
8,5 - 8,9	6	4	5	53
9,0 - 9,4	10	5	8	24
9,5 - 9,9	2	3	7	10
10,0 - 10,4	6	3	3	1
10,5 - 10,9	4	1	1	—
11,0 - 11,4	2	2	—	—
11,5 - 11,9	—	—	1	—
Łącznie:	36	21	35	349

* Ponieważ zakresy wyników dla 4 grup australopiteków (południowoafrykańskie gracylne, południowoafrykańskie masywne, wschodnioafrykański Homo i wschodnioafrykańskie masywne) pokrywają się, Wolpoff przedstawia je łącznie. Dwumodalny rozkład wynika zatem z dużego dymorfizmu płciowego, a nie z różnic międzygatunkowych.

Tabela 6. Porównanie płci poszczególnych osobników określonej na podstawie kłów z płcią zwykle podawaną w literaturze. Według Wolpoffa [1976]

Osobniki	Płeć określona na podstawie kłów	Prawdopodobieństwo właściwego określenia	Płeć podawana w literaturze
<i>TM(STS) 1511</i>	męska	1,00	męska
<i>TM(STS) 1512</i>	żeńska	0,84	żeńska
<i>TM(STS) 1514</i>	męska	0,90	męska
<i>TM(STS) 1527</i>	żeńska	1,00	żeńska
<i>STS 3</i>	męska	1,00	męska
<i>STS 5</i>	żeńska	1,00	żeńska
<i>STS 7</i>	męska	1,00	męska
<i>STS 17</i>	„	0,90	żeńska
<i>STS 36</i>	„	1,00	męska
<i>STS 50</i>	„	0,82	„
<i>STS 51</i>	żeńska	0,69	żeńska
<i>STS 52</i>	męska?	0,82	„
<i>STS 71</i>	męska	0,82	„
<i>MLD 6</i>	żeńska	1,00	„
<i>MLD 9</i>	„	0,84	„
<i>MLD 18</i>	„	0,85	„
<i>MLD 22</i>	„	0,85	męska
<i>MLD 40</i>	„	0,85	„
<i>SK 12</i>	męska	1,00	„
<i>SK 13</i>	żeńska	1,00	żeńska
<i>SK 23</i>	„	1,00	„
<i>SK 27</i>	męska	1,00	męska
<i>SK 34</i>	żeńska	0,85	„
<i>SK 46</i>	męska	0,82	żeńska
<i>SK 47</i>	żeńska	1,00	„
<i>SK 48</i>	„	0,77	„
<i>SK 55</i>	„	0,77	męska
<i>SK 74</i>	„	0,69	żeńska
<i>SK 85/93</i>	„	0,77	„
<i>TM 1517</i>	„	0,77	męska

Wyjaśnienie numerów katalogowych australopiteków *TM(STS)* i *STS* — Sterkfontein, *MLD* — Makapansgat, *SK* — Swartkrans, *TM* — Kromdraai.

płciowy żuchwy australopiteków może przewyższać dymorfizm każdej z żyjących małp. Ponieważ takie cechy żuchwy jak wysokość trzonu są skorelowane z rozmiarami ciała, wskazuje to na możliwość, że osobniki męskie i żeńskie australopiteków mogły

Tabela 7. Dymorfizm płciowy ($\bar{x}\text{♀}/\bar{x}\text{♂}$ w %) w ewolucji zuchwy hominidów. Płeć australopiteków określono na podstawie kłów, *Homo erectus* na zuchwach, neandertalczyków na szkielecie postkranialnym, a współczesnego człowieka na podstawie pomiarów miednicy. Według Wolpoffa [1975a]

Hominidy	Szerokość kłów	Suma pow. molarów	Długość segmentów zębów		Spojenie		Trzon na wys. M ₁	
		M ₁ -M ₃	I ₁ -C	P ₃ -M ₃	Wysokość	Szerokość	Wysokość	Szerokość
Australopiteki	84	86	105	89	78	74	79	75
<i>H. erectus</i> (Choukoutien)	85		90	86	79	93	77	84
Neandertalczyk (Bliski Wschód)	93	93	107	95	77	78	81	83
<i>H. sapiens</i> (zbieracze i łowcy z Libben)	94	87	100	96	92	94	86	96

być przynajmniej tak dymorficzne w rozmiarach ciała, jak samce i samice goryli, u których waga samicy stanowi około 50% wagi samca [Wolpoff 1975a]. Ze względu na to, że Wolpoff nie dzielił plio-plejstocenijskich hominidów na gatunki, tylko traktował je łącznie, jako jeden gatunek, a także, na podstawie badań innych autorów (np. K. Steudel [1980], H. Mc Henry, [1982], R. Leakey [1982]), wnioski jego nie muszą być prawdziwe dla wszystkich australopiteków. Raczej wydaje się, że tak duży dy-

morfizm charakteryzował *A. afarensis* i *A. robustus*, a nie *A. africanus* i *H. habilis*.

W świetle przytoczonych uwag o dużym dymorfizmie płciowym plio-plejstocenijskich hominidów i przez analogię z wyższymi naczelnymi o naziemnym typie lokomocji, wydaje się prawdopodobne, że hominidy te (wszystkie lub tylko niektóre gatunki) tworzyły raczej duże, zorganizowane grupy, o wyraźnej strukturze hierarchicznej niż coś przypominającego rodzinę monogamiczną.

Piśmiennictwo

- Campbell B. G., 1967, *Human Evolution. An Introduction to Man's Adaptations*, Heinemann Educational Books LTD, London.
- Crook J. H., 1972, *Sexual Selection, Dimorphism, and Social Organization in the Primates*, [w:] *Sexual Selection and the Descent of Man*, B. Campbell ed., Aldine Publishing Comp., Chicago, 231 - 281.
- De Vore I., 1964, *A comparison of the ecology and behavior of monkeys and apes*, [w:] *Classification and Human Evolution*, S. L. Washburn ed. London, Methuen, 301 - 319.
- Genovés S., 1954, *The Problem of the Sex of Certain Fossil Hominids with Special Reference to the Neandertal Skeletons from Spy*, Journal of the Royal Anthropol. Institute 84, 131 - 145.
- Leakey R. E., 1982, *Human Origins*, Lodestar Books, New York.
- Mc Henry H. M., 1982, *The Pattern of Human Evolution: Studies on Bipedalism, Mastication, and Encephalization*, Annual Review of Anthropology, 11, 151 - 173.
- Sacher G. A., 1975, *Maturation and Longevity in Relation to Cranial Capacity in Hominid Evolution*, [w:] *Primate Functional Morphology and Evolution*, R. H. Tuttle ed., Mouton, 417 - 441.

- Schultz A. H., 1964, *Age changes, sex differences, and variability as factors in the classification of primates*, [w:] *Classification and Human Evolution*, S. L. Washburn ed., London, Methuen, 85 - 115.
- Studel K., 1980, *New Estimates of Early Hominid Body Size*, *Am. J. Phys. Anthropol.*, 52, 63 - 70.
- Strzałko J., M. Henneberg, 1975, *Określanie płci na podstawie morfologii szkieletu*, *Przegl. Antropol.*, 41, 105 - 126.
- Tobias P. V., 1975, *Brain Evolution in the Hominoidea*, [w:] *Primate Functional Morphology and Evolution*, R. H. Tuttle ed., Mouton, 353 - 392.
- Wolpoff M. H., 1975a, *Some Aspects of Human Mandibular Evolution*, [w:] *Determinants of Mandibular Form and Growth*, J. A. McNamara Jr. ed., Center for Human Growth and Development, Ann Arbor, Michigan.
- Wolpoff M. H., 1975b, *Sexual Dimorphism in the Australopithecines*, [w:] *Paleoanthropology. Morphology and Paleoecology*, R. H. Tuttle ed., Mouton and Co., Chicago.
- Wolpoff M. H., 1976, *Some Aspects of the Evolution of Early Hominid Sexual Dimorphism*, *Current Anthropol.*, 17, 579 - 606.
- Wood B. A., 1976, *The Nature and Basis of Sexual Dimorphism in the Primate Skeleton*, *Journal of Zoology*, 180, 15 - 34.

Maszynopis nadesłano w styczniu 1985 r.

Summary

The paper presents considerations on sexual dimorphism in the australopithecines in reference to dimorphism of the Primates and the contemporary man. The departing point for these considerations is the analogy with the higher Primates with the terrestrial type of locomotion in which sexual dimorphism is the highest.

In the chapter: "Some aspects of human sexuality" the author refers to the work of B. Campbell [1967] and presents among others some factors which probably were responsible for the decrease of the extent of sexual dimorphism of man, and the factors leading to the creation of human family.

In sex determination of Plio-Pleistocene Hominids, besides the pelvis the following traits are helpful: the size and massiveness of cranium, the size of the muscle insertions, the occurrence or lack of sagittal crests, and recently also the labio-lingual canine breadth (fig. 1 - 6, table 2 - 5) and such traits of mandible as the height and breadth of the symphysis and the height and breadth of the corpus (table 7). These traits according to M. Wolpoff [1975a, 1975b, 1976] indicate that males and females in the australopithecine samples could be as dimorphic in the body sizes as the males and females of gorillas where the female has about 50% of the male's weight.

Due to the fact that Wolpoff did not divide the Plio-Pleistocene Hominids into species but treated them together as one species, as well as basing on the investigations of other authors, Wolpoff's conclusions do not have to be true for all australopithecines. It seems rather that such great dimorphism was characteristic of *A. afarensis* and *A. robustus*, and not of *A. africanus* and *H. habilis*.