

KATARZYNA KASZYCKA

ZRÓŻNICOWANIE PLIO-PLEJSTOCENSKICH *HOMINIDAE*
I. CHARAKTERYSTYKA MORFOLOGICZNA I EKOLOGICZNA

WPROWADZENIE

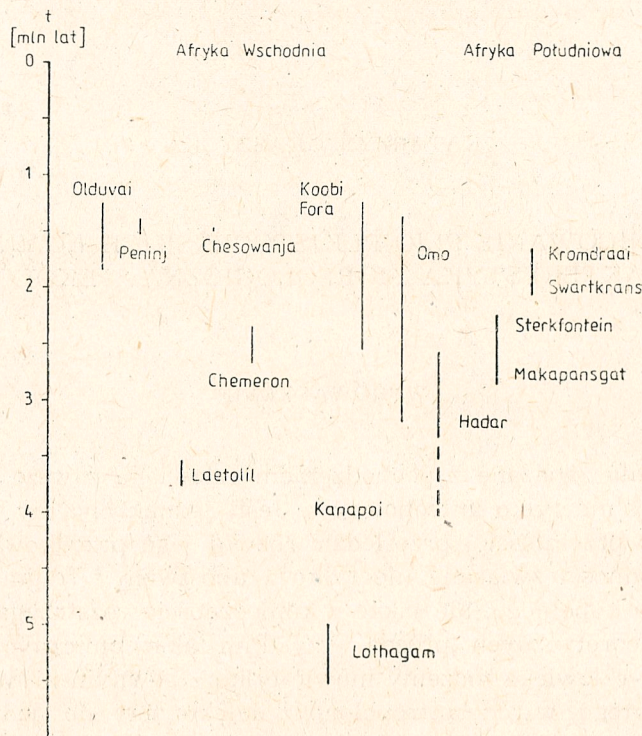
Zagadnienia związane z pochodzeniem człowieka zawsze pasjonowały i intrygowały nie tylko antropologów. Jeśli jednak chcemy bliżej przyrzeć się jego przeszłości i prześledzić rozwój jego przodków, napotkamy ogromne trudności związane nie tylko z ubóstwem i fragmentarycznością materiału kopalnego, ale także z koniecznością rozstrzygania licznych problemów teoretycznych (przede wszystkim taksonomicznych). Na temat powstawania człowieka możemy mówić tylko z pewnym prawdopodobieństwem i dlatego wśród antropologów daleko jest do jednomyślności. Każde nowe znalezisko może, co już się zresztą zdarzało, wywołać duże zamieszanie i częściowo — jeśli nie całkowicie — zmienić dotychczasowe poglądy.

Wyjaśnienie, po pierwsze: które istoty uznać należy za najstarszych przedstawicieli rodziny *Hominidae*, po drugie: w jakim czasie żyły w stosunku do wieku geologicznego Ziemi, po trzecie: gdzie się pojawiły i po czwarte: z jakiej grupy kopalnych naczelnych się wykształciły, uznać należy za jedno z kluczowych zadań antropologii.

Z punktu widzenia dotychczasowych wyników badań, najwcześniejszymi hominidami, które są definitywnie ludzkie w swoich cechach morfologicznych i w tym co można wnioskować na temat ich zachowań, są australopiteki. W systematyce przyjęło się zaliczać je do rodziny *Hominidae*, którą z kolei dzieli się na dwie podrodziny: *Homininae* i *Australopithecinae*.

Nazwa rodzajowa *Australopithecus* została wprowadzona przez R. Darta i znaczy dosłownie „południowa małpa”. Termin ten obecnie ma znaczenie czysto taksonomiczne.

Czas występowania *Australopithecinae* wiąże się z okresem pliocenu (około 5,5 - 2,0 milionów lat temu) i wczesnymi fazami plejstocenu, tak zwanym wstępnym plejstoceniem. Wszelkie datowania materiału kopalnego są oczywiście problematyczne, ale wydaje się, że nie ma żadnych form australopiteków (łącznie z tzw. *Homo habilis*), które byłyby młodsze



Rys. 1. Chronologia plio-plejstocenijskich hominidów Afryki Wschodniej i Południowej (t). Opracowanie własne na podstawie danych z piśmiennictwa [Aronson i in. 1977, Hałaczek 1983, Leakey M. i in. 1976, Maglio 1970, Mc Henry 1982, Taieb i in. 1976, Tobias 1975, Walker, Leakey 1978, White i in. 1983, Wolpoff 1980]

niż około 1,3 mln lat [Wolpoff 1975, 1980]. Chronologię znalezisk przedstawia schemat na rys. 1. Ponadto, podczas gdy szczęki i zęby, które mieszczą się w zakresie zmienności *Australopithecinae*, można znaleźć poza Afryką w późniejszym okresie wstępnego plejstocenu, nie jest jasne, czy reprezentują one właśnie australopiteki. Nie ma przekonującego i wyraźnego materiału kopalnego *Australopithecinae* spoza Afryki [Leakey R., Walker 1976, Wolpoff 1980].

W historii odkryć, która datuje się od 1924 roku, znacznym zmianom podlegało nazewnictwo plio-plejstocenijskich hominidów. Na podstawie drobnych różnic istoty te były bowiem prawie z reguły oznaczane przez swych odkrywców jako nowe gatunki, jeśli nie rodzaje (np. forma ze Sterkfontein — *Plesianthropus transvaalensis*, z Kromdraai — *Paranthropus robustus*, a ze Swartkrans — *Paranthropus crassidens* i *Telanthropus capensis*), obecnie jednak wszystkie zalicza się do rodzajów *Australopithecus* lub *Homo*. Co prawda do dziś problem nazewnictwa nie

jest do końca rozstrzygnięty, niemniej antropolodzy posługują się dość zgodnie następującą nomenklaturą:

- 1) dla form z Afryki Południowej
 - *Australopithecus robustus* (dawniejsze nazwy: *Paranthropus robustus*, *Paranthropus crassidens*)
 - *Australopithecus africanus* (dawniejsze nazwy: *Australopithecus prometheus*, *Plesianthropus transvaalensis*)
- 2) dla form z Afryki Wschodniej
 - *Australopithecus robustus-boisei* (dawniejsza nazwa: *Zinjanthropus boisei*)
 - *Australopithecus afarensis*
 - *Homo habilis*.

POCHODZENIE AUSTRALOPITEKÓW

Niezmiernie interesującym i dyskusyjnym zagadnieniem jest pochodzenie australopiteków. Większość dostępnych dziś dowodów sugeruje, że hominidy musiały pojawić się nie wcześniej niż 16 mln lat, a nie później niż 6 mln lat temu. W tym okresie tylko jeden takson prymatów ma wystarczające podobieństwo do późniejszych hominidów, by być ich możliwym przodkiem. Takson ten, reprezentowany przez bardzo zróżnicowaną serię osobników, znany jest pod ogólnym terminem *ramapiteki*.

Radiację adaptatywną miocénskich ramapiteków reprezentują cztery (różne pod względem wielkości) formy, rozpowszechnione na przestrzeni Starego Świata w okresie między 15 a 8 mln lat temu. Tabela 1 prezentuje różne nazewnictwo w zależności od miejsca znalezienia danej formy.

Materiał szkieletowy należący do ramapiteka, jakim dziś dysponujemy to prawie wyłącznie szczęki, żuchwy i zęby. Na ich podstawie można wyróżnić szereg cech charakterystycznych dla tych form. Są to: prosty przebieg pozakłowego odcinka łuku zębowego; mały prognatyzm; relatywnie małe siekacze; kły stożkowate, nieco wystające poza linię zgryzu i małe w relacji do trzonowców; grube szkliwo na przedtrzonowcach i trzonowcach (cecha bardzo charakterystyczna dla hominidów); łuki jarzmowe szeroko rozstawione, co wiąże się z potężnymi mięśniami skroniowymi; dodatkowe wzmocnienia kostne wewnątrz spojenia żuchwy. Przypuszcza się, że ramapitek zaczął specjalizować się w spożywaniu pokarmu twardego (żucie). Poza tym na wszystkich stanowiskach obserwujemy bardzo silny dymorfizm płciowy.

✓ Cechy różniące ramapiteki między sobą to: względna redukcja kła, kształt i molaryzacja pierwszych dolnych przedtrzonowców, obecność *cin-gulum*, głębokość podniebienia i w końcu najmniejsza taksonomiczna

Tabela 1. Różne nazewnictwo miocenich ramapiteków i ich podział według wielkości ciała oraz miejsca znalezienia. Według Wolpoffa [1980]

Formy	Afryka	Bliski Wschód (Turcja)	Południowa i Środkowa Europa	Azja (Indie, Pakistan, Chiny)
Małe	<i>Kenyapithecus wickeri</i> (Fort Ternan)	<i>Sivapithecus Alpani</i> (Çandir)	<i>Rudapithecus hungaricus</i> (Rudabánya)	<i>Ramapithecus punjabicus</i>
Średnie	<i>Sivapithecus africanus</i>	<i>Ramapithecus wickeri</i> (Pasalar)	<i>Bodvapithecus atpalatus</i> (Rudabánya)	<i>Ramapithecus lufengensis</i> <i>Sivapithecus sivalensis</i>
Duże		<i>Sivapithecus darwini</i> (Pasalar) <i>Ankarapithecus metei</i>	<i>Graecopithecus freybergi</i> (Pyrgos) <i>Ouranopithecus macedoniensis</i> ♀ (Ravin de la Pluie)	<i>Sivapithecus indicus</i> <i>Sivapithecus yunnanensis</i>
Bardzo duże			<i>Ouranopithecus macedoniensis</i> ♂ (Ravin de la Pluie)	<i>Gigantopithecus bilaspurensis</i> (Bilaspur)

różnorodność form z Afryki w porównaniu z formami europejskimi i azjatyckimi.

Jeśli jakikolwiek ramapitek jest przodkiem hominidów, to są dwa dowody sugerujące, że przodkiem tym była mała forma afrykańska. Pierwszym jest bliska (jeśli nie rodowa) relacja między jednym z gatunków azjatyckich a współczesnymi orangutanami [Wolpoff 1980]. Biochemiczne i genetyczne dane wskazują, że orangutany nie są tak blisko spokrewnione z hominidami jak współczesne pongidy afrykańskie. To sugeruje wcześniejsze rozszczepienie między linią prowadzącą do *Pongo* a linią prowadzącą do hominidów, co musiało w pewien sposób dotyczyć także innych azjatyckich ramapiteków. Drugi jest dowodem pośrednim. Faktem jest, że najwcześniejsze rozpoznawalne hominidy i najwcześniejsze narzędzia kamienne znajdowane są w Afryce. Innymi słowy dzisiejsze dowody sugerują afrykańskie pochodzenie hominidów, a wyłącznie afrykańskim ramapitekiem jest mała forma z Fort Ternan.

Niektóre cechy charakterystyczne dla ramapiteków, takie jak: większa powierzchnia kontaktu kłów z przedtrzonowcami, zbliżone do sektorialnych pierwsze dolne przedtrzonowce, prosty pozakłowy kształt łuku zębowego, bardziej tylne położenie wcięcia jarzmowego, driopitekoidalne spojenie żuchwy, dłuższe i węższe podniebienie, znaleziono u wczesnych form australopiteków z Hadar, Laetoli i Lothagam, datowanych na około

3,0 - 5,5 mln lat [Greenfield 1979]. Cechy te można traktować jako „zapowiedź” dalszej ewolucji ramapiteków w kierunku *Australopithecinae*.

CHARAKTERYSTYKA MORFOLOGICZNA PLIO-PLEJSTOCENSKICH HOMINIDAE

Narząd ruchu

W 1972 roku J. Robinson opublikował pracę *Early Hominid Posture and Locomotion* [McHenry 1982], w której sugeruje, że australopiteki typu *robustus* były istotami nieefektywnie dwunożnymi, które w swej kończynie dolnej utrzymały adaptacje do wspinania się na drzewa. W odróżnieniu od nich, jak utrzymuje Robinson, południowo-afrykańskie gracylne australopiteki ze Sterkfontein i Makapansgat były w pełni przystosowane do dwunożnego, naziemnego ruchu. O małej efektywności chodu australopiteków pisał też J. Napier [1975], porównując go do chodu kaczego.

Pierwszy niezbity dowód dwunożności *Australopithecinae* przedstawił w 1948 roku R. Broom (kompletna miednica ze Sterkfontein), chociaż przeszło 20 lat wcześniej z taką hipotezą wystąpił R. Dart na podstawie otworu potylicznego dziecka z Taung. Dalsze dowody pochodzą z Olduvai (lewa stopa i miednica), z okolic Jeziora Turkana (mnóstwo materiału postkranialnego i odcisk stopy), z Hadar (szkielet „Lucy”) i wreszcie z Laetoli, gdzie odkryto odciski stóp dwu osobników dorosłych i dziecka.

Współczesne badania wskazują, że plio-plejstoceńskie hominidy były całkowicie dwunożne, a większość morfologicznych cech ich dolnych kończyn leży w zakresie zmienności *Homo sapiens* [Lovejoy 1973, 1975]. Podsumowanie morfologicznych różnic przedstawia tabela 2. Przeważnie różnice te są bardzo drobne, chociaż występują i istotne — szczególnie w obrębie stawu biodrowego. Aby to zinterpretować konieczne jest porównanie australopiteków ze współczesnym człowiekiem, z uwzględnieniem tych morfologicznych cech, które mają znaczenie mechaniczne. Tabela 3 ujmuje mechaniczne różnice ważne dla wzoru chodzenia, które wynikają z uwzględnionych w tabeli 2 różnic morfologicznych. Z tabeli tej wynika tylko jedna istotna różnica między *Homo sapiens* a australopitekami, a mianowicie różne naciski na głowę kości udowej. Podczas gdy głowa kości udowej australopiteków jest trochę mniejsza niż u człowieka współczesnego, dźwignia odwodzicieli jest większa, tak że statyczne naciski na chrząstkę stawu biodrowego stanowiły tylko połowę takich nacisków, które występują u ludzi reprezentujących współczesne grupy zbieraczy i łowców [Lovejoy 1975].

Lovejoy [1973, 1975] wnioskuje, że morfologia kompleksu biodra u australopiteków była równie lub nawet korzystniej przystosowana do

Tabela 2. Morfologiczne różnice w szkielecie kończyny dolnej australopiteka i współczesnego człowieka. Według Lovejoya [1975]

Cechy morfologiczne kości	Różnice
KOŚĆ UDOWA	
– kąt szyjkowo-trzonowy	trochę mniejszy u australopiteków (116°)
– długość szyjki	trochę większa u australopiteków
– kąt międzykłykciowy	trochę większy u australopiteków
– kresa międzykrętarzowa	słabiej wyrażona u australopiteków (?)
– położenie krętarza mniejszego	brak różnic
– dół międzykłykciowy	brak różnic
– kresa chropawa	brak różnic
– powierzchnia rzepekowa	brak różnic
KOŚĆ BIODROWA	
– wielkość powierzchni stawowej	brak różnic (w odniesieniu do ciężaru ciała)
– kolec biodrowy przedni dolny	brak różnic
– boczne rozszerzenie kości biodrowej	większe u australopiteków, ale populacyjnie zachodzące z <i>Homo sapiens</i>
– <i>iliac pillar</i>	położenie bardziej przednie u australopiteków
– kolec biodrowy przedni górny	bardziej wydatny u australopiteków
KOŚĆ KULSZOWA	
– funkcjonalna długość	brak różnic
– morfologia guza kulszowego	brak różnic
KOŚĆ ŁONOWA	
– długość	trochę mniejsza u australopiteków niż u człowieka, ale w zakresie zmienności; (na podstawie jednego osobnika)
KOŚĆ PISZCZELOWA	
– region bliższy i powierzchnia stawowa	brak różnic
– trzon	brak różnic
– region dalszy i powierzchnia stawowa	brak różnic
STRZAŁKA	
– ogólna morfologia	brak różnic
KOŚCI STĘPU	
– kąt szyjki kości skokowej z trzonem	trochę większy u australopiteków, ale w zakresie zmienności <i>Homo sapiens</i>
– względna wzajemna masywność kości śródstopia	brak różnic

dwunożnej lokomocji niż u człowieka współczesnego. Morfologiczne różnice, które oddzielają *Australopithecinae* od *Homo sapiens* są uważane za wynik powiększenia kanału rodowego u tego drugiego, a nie za jakiegokolwiek różnice w sposobie chodzenia.

Powiększenie wielkości czaszki płodu podczas plejstocenu wymagało zmian w budowie miednicy. Powiększenie tylnej części kości biodrowej i części doogonowej kości krzyżowej występowało już u australopiteków, a zwiększenie rozmiarów kanału rodowego nastąpiło dzięki powiększeniu odległości międzypanewkowej. Poszerzenie kanału rodowego pociągnęło za

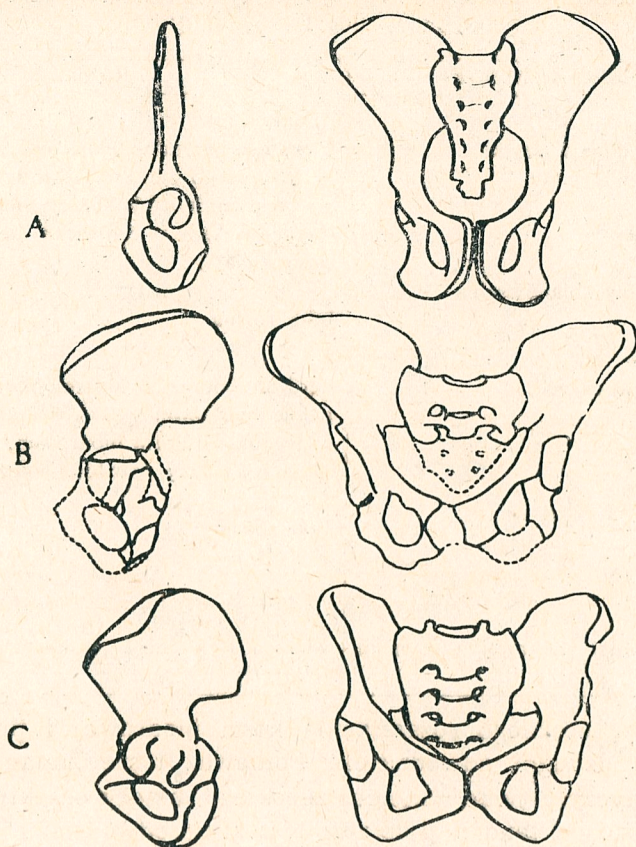
Tabela 3. Biomechaniczne różnice w szkielecie kończyny dolnej australopiteka i współczesnego człowieka. Według Lovejoya [1975]

Cechy morfologiczne kości	Różnice
KOŚĆ UDOWA	
– mechaniczna długość szyjki	większa u australopiteków jako rezultat: – mniejszego kąta szyjkowo-trzonowego – większej morfologicznej długości szyjki
– wielkość głowy	trochę większa u człowieka (w odniesieniu do ciężaru ciała)
– pozycja stawów kolanowych w lokomocji	brak różnic
KOŚĆ BIODROWA	
– położenie odwodzieli	bardziej boczne u australopiteków (proporcjonalnie do dłuższej szyjki kości udowej). Powoduje to wypukłość kolca biodrowego przedniego górnego i bardziej przednie położenie <i>iliac pillar</i>
KOŚĆ KULSZOWA	brak różnic
KOŚĆ ŁONOWA	„
KOŚĆ PISZCZELOWA	„
STRZAŁKA	„
KOŚCI STEPU	„
– kąt szyjki kości skokowej z trzonem	większa frekwencja płaskostopia u australopiteków (?)

sobą redukcję bocznego rozszerzenia kości biodrowej i proporcjonalne zmniejszenie dźwigni odwodzieli. Ponieważ takie zmiany w obrębie miednicy dotyczyły tylko szkieletu żeńskiego, należy oczekiwać u współczesnych mężczyzn tendencji do rozmieszczenia odwodzieli jak u australopiteków. Powinni oni zatem wykazywać większe boczne rozszerzenie kości biodrowych niż kobiety oraz, co się z tym wiąże, większą wypukłość *spina iliaca anterior superior*. Porównanie mężczyzn i kobiet spośród współczesnych zbieraczy i łowców potwierdziło te oczekiwania [Lovejoy 1975].

W porównaniu ze współczesnymi miednicami o wyraźnie zaznaczonym dymorfizmie, miednica australopiteka (osobnik STS 14 ze Sterkfontein) zawiera cechy zarówno męskie jak i kobiece. Stwierdza się wyraźne podobieństwo wzoru australopiteków ze wzorem męskim pod względem bocznego rozszerzenia, podczas gdy z drugiej strony kąt podłonowy przypomina ten kąt u współczesnych kobiet (patrz rys. 2).

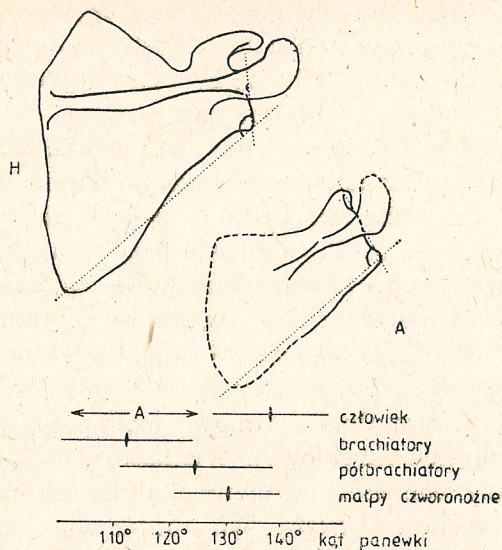
W literaturze zauważyć można tendencję do uznawania ludzkiej dwunożności za szczytowe osiągnięcie lokomocyjne. Jest to tendencja błędna, ponieważ wszystkie adaptacje charakterystyczne dla *Homo sapiens*, to znaczy: pozycja kolan, mechanizm zapobiegający bocznym dyslokacjom rzepki, powiększenie chrząstkowego kontaktu w stawach kolanowych, dobrze rozwinięte więzadło biodrowo-udowe, długa dźwignia odwodzieli oraz tylne położenie mięśnia pośladkowego wielkiego były już obecne u *Australopithecinae*.



Rys. 2. Miednica szympansa (A) w porównaniu z miednicą *Australopithecus africanus* (B) i miednicą Buszmena (C). Według Campbell'a [1967]

Podczas gdy kończyna dolna i pas miedniczny australopiteków są już typowo ludzkie, to budowa kończyny górnej i pasa barkowego wykazuje wiele różnic w stosunku do *Homo sapiens*. Badania łopatki, łokcia, nadgarstka i kości śródrezcza australopiteków, ukazują jak prymitywną bądź unikalną miały te hominidy kończynę górną [McHenry 1982]. Ostatnio zrekonstruowana łopatka *Australopithecus africanus* ze Sterkfontein ma prymitywny kąt panewki stawu barkowego, który mieści się w granicach analogicznego kąta występującego u współczesnych brachiatorów (patrz rys. 3). Część dystalna kości ramiennej *Australopithecus robustus* ma również wiele wspólnych cech z małpami, a nie z *Homo*. Szczegóły nadgarstka, takie jak: tylne położenie powierzchni styku kości główkowatej (*os capitatum*) z kością czworoboczną mniejszą (*os trapezoideum*), lub brak wyrostka rylcowatego na trzeciej kości śródrezcza u *Australopithecus africanus*, są prymitywne (znajdowane u *Catarrhina*, ale nie u *Homo*). Kość śródrezcza kciuka u *Australopithecus robustus* jest silnie wy-

Rys. 3. Kąt panewki stawu barkowego (między grzbietem a brzegiem pachowym) *Homo sapiens* (H) i *Australopithecus africanus* (A). Według C a m p b e l l a [1967].



gięta, masywna i niepodobna do ludzkiej. Kość łokciowa jest silnie wykrzywiona i ma szympansopodobne cechy, generalnie nie spotykane u człowieka. Górne kończyny australopiteków są trochę dłuższe względem dolnych niż u współczesnych ludzi. Odstępstwem od opisanych wyżej stosunków jest kość ramienna z Kanapoi, we wszystkich szczegółach bardzo współczesna. Materiał postkranialny z Olduvai wykazuje zmienność: niektóre elementy są jak współczesne, inne zachowują wiele cech prymitywnych.

Na podstawie powyższych uwag można więc zadać pytanie, czy opisane cechy kończyny górnej australopiteków wskazują na inną niż dwunożność lokomocję. Odpowiedź jest oczywiście negatywna, bowiem wszystkie cechy kończyny dolnej i odciski stóp wskazują na pełną dwunożność, natomiast w budowie kończyn górnych nie stwierdza się przystosowań do czworonożnego chodu lub do *knuckle-walking*. Poza tym budowa miednicy australopiteków jest całkiem niezgodna z czworonożnością. Należałoby więc wyjaśnić obecność „prymitywnych” cech w szkielecie kończyn górnych. Jedną z możliwych interpretacji jest taka, że wczesne hominidy były bardziej nadrzewne niż *Homo* i często wspinały się w celu zdobycia pokarmu; inna, że dwunożność spowodowała gwałtowną reorganizację kończyny dolnej, ale wolniejsze zmiany kończyny górnej [M c H e n r y 1982].

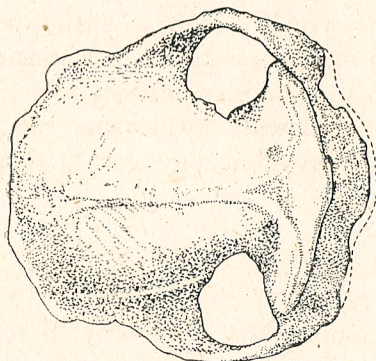
Narząd żucia

Podczas gdy cechy narządu ruchu australopiteków stanowiły przesłanki do rozważań ekologicznych, cechy narządu żucia, obok umożliwienia wyciągania wniosków ekologicznych, pozwalały na próby klasyfikacji.

Wczesne hominidy miały część twarzową czaszki niezwykle dużą (szczególnie widać to u australopiteków typu *robustus*, najmniej u *Homo habilis*). Cecha ta była konsekwencją olbrzymich zębów policzkowych i potężnych mięśni żwaczowych. Wielkość dołu skroniowego (patrz rys. 4) i występujące — szczególnie u form *robustus* — grzebień strzałkowe wskazują na ogromny mięsień skroniowy (*musculus temporalis*). Rozmiarów żwacza (*m. masseter*) można się domyślać z pofałdowanej powierzchni i długości jego przyczepu wzdłuż dolnego brzegu łuku jarzmowego. Bardzo duże blaszki skrzydłowe świadczą o znacznych rozmiarach mięśnia skrzydłowego wewnętrznego (*m. pterygoideus*) [Wolpoff 1975]. Duża szerokość twarzy australopiteków jest wynikiem dwóch czynników: szerokości szczęk i łuków jarzmowych, związanych z mięśniem żwaczem (łuki jarzmowe muszą być również dlatego szerokie by objąć mięsień skroniowy). Wielkość dołu skroniowego może być powiększona (by pomieścić ogromny mięsień skroniowy) dwoma drogami: albo łuki jarzmowe muszą być rozszerzone, albo część czołowa czaszki musi być zwężona. U australopiteków obydwie te możliwości występują i są charakterystyczne dla tego stadium ewolucji hominidów (rys. 4).

Wszystkie twarze australopiteków są prognatyczne [Wolpoff 1975], jakkolwiek Wallace [1975] podaje, że twarze osobników gracylnych mają tę cechę silniej, a masywnych — słabiej wyrażoną (najbardziej płaską twarz ma zinjantrop — OH5).

Wielkość i budowa twarzy wczesnych hominidów jest w dużym stopniu wynikiem rozmiarów uzębienia i jego funkcji. Uzębienie australopiteków jest jednym z najbardziej interesujących obiektów badań tych istot. Ze wszystkich cech, zęby są najlepiej poznane, ponieważ najlepiej się zachowują i są bardzo licznie reprezentowane w materiale kopalnym. Ogólnie mówiąc, pod wieloma względami są one podobne do zębów współczesnych ludzi, a tylko pod kilkoma wykazują różnice. Te różniące cechy kształtu zębów australopiteków to: stożkowate kły, czasem nieco wystające ponad łuk zębowy, molaryzacja pierwszego dolnego mlecznego



Rys. 4. Czaszka australopiteka (*A. robustus-boisei* KNM-ER 406), widok z góry

trzonowca i molaryzacja górnego oraz dolnego drugiego przedtrzonowca [Wolpoff 1975].

Bardzo charakterystyczn¹, ale nieoczekiwan¹ cech¹ wszystkich australopiteków, która róni je od *Homo sapiens*, jest pozakłowa megadontia [Wolpoff 1975, Mc Henry 1982]. Tabela 4 porównuje rozmiary wszystkich zębów australopiteków (łącznie) z afrykańskimi małpami człokkształtnymi i współczesnym człowiekiem. Jeśli chodzi o zęby przednie (siekacze — I i kły — C) można zauważyć, że u małp są one ekstremalnie duże, dwa razy większe niż u człowieka. Przednie zęby australopiteków są znacznie mniejsze niż u małp, chociaż nie tak małe jak człowieka. Mówiąc o wielkości zębów przednich wczesnych hominidów nie sposób pomin¹ć ich wielkiej rónnorodności, szczególnie miêdzy takimi formami jak *A. robustus* i *A. robustus-boisei* z jednej strony, a *A. africanus*, *A. afarensis* i *H. habilis* z drugiej. Formy *robustus* bowiem mają znacznie mniejsze przednie zęby, zarówno wzglêdem tylnych, jak

Tabela 4. Powierzchnie zębów żuchwy (mm²) australopiteków, afrykańskich małp człokkształtnych i człowieka współczesnego. Według Wolpoffa [1975]

Zęby	Australopiteki	Goryle	Szympansy	Człowiek współczesny
I ₁	37	67	71	33
I ₂	50	91	81	41
C	80	221	130	58
P ₃	118	192	85	59
P ₄	142	148	71	65
M ₁	191	209	108	127
M ₂	230	262	115	120
M ₃	242	253	99	116

i wzglêdem ciêżaru ciała. U pozostałych form stosunek ten jest bardziej „harmonijny”. W przypadku zębów tylnych sytuacja wygl¹da odmiennie. Zauważamy, że zęby szympansów i człowieka są podobnego rzêdu wielkości. Średnie rozmiary ciała szympansa i człowieka są równie podobne. Zęby tylne goryla są znacznie większe, ale jego ciêżar jest czterokrotnie większy niż szympansa [Wolpoff 1975], więc i rozmiary zębów nie są tak zaskakujące. Zdziwiając¹ rzeczą jest natomiast to, że tylne zęby australopiteków są okołò dwa razy większe niż u współczesnych ludzi i szympansów. Zęby te u wczesnych hominidów są prawie tak duże jak u goryli, choć ciêżar ciała tych istot nie był większy niż człowieka, a dla większości osobników nie większy niż Pigmejów. Innymi słowy tylne zęby australopiteków są relatywnie bardzo duże.

Stwierdzenie, że mniejsze gatunki plio-plejstocœnskich *Hominidae*

(*A. africanus*, *A. afarensis* i *H. habilis*) miały relatywnie mniejsze zęby trzonowe jest prawdziwe tylko względem przednich zębów, a nie względem ciężaru ciała. Każda z czterech wymienionych w tabeli 4 grup prymatów ma inny wzór wielkości zębów przednich i tylnych, co można zestawić następująco:

przednie zęby duże, tylne duże — goryl

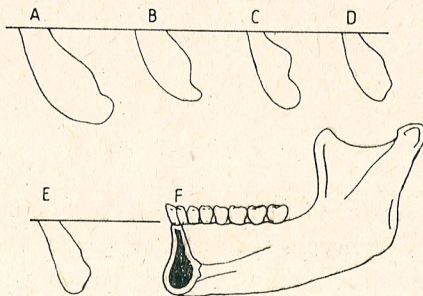
przednie zęby duże, tylne małe — szympanś

przednie zęby małe, tylne duże — australopitek

przednie zęby małe, tylne małe — człowiek.

Małe przednie uzębienie australopiteków tłumaczy się zaprzestaniem używania go do celów manipulacyjnych, jak czynią to współczesne małpy, a w zamian korzystanie z narzędzi; duże rozmiary zębów tylnych wyjaśnia się typem wykorzystywanego pokarmu.

Jeśli chodzi o żuchwy wczesnych hominidów, to są przeważnie duże i masywne, szczególnie u osobników typu *robustus*. Żuchwa australopitka nie jest po prostu powiększoną ludzką żuchwą. Niektóre rozmiary są znacznie większe, podczas gdy inne takie same jak u człowieka współczesnego [Wolpoff 1975]. Cechy charakterystyczne dla australopiteków można zestawić następująco. Trzon żuchwy jest masywny, co związane jest z rozmiarami pozakłowego uzębienia i jego korzeni. Jest on tylko trochę wyższy niż u *Homo sapiens*, natomiast znacznie grubszy. Bardzo grube jest spojenie. Po jego stronie wewnętrznej występują dwa wały — górny i dolny — oddzielone dołkiem bródkowym (patrz rys. 5).



Rys. 5. Przecięcie przez spojenie żuchwy goryla (A), szympanśa (B), *Australopithecus africanus* (C), *Homo erectus* z Heidelbergu (D), *Homo sapiens* z Krapiny (E), i współczesnego *Homo sapiens* (F). Zaznaczone różne wzmocnienia: małpia półka (B), wał (C), bródka (F). Według Campbella [1967]

Wały te służą do wzmocnienia rejonu spojenia [Wolpoff 1975]. Dolny wał jest analogią do „małpiej półki” pongidów. Przednia powierzchnia spojenia jest bardziej pionowa niż pochyłona ku tyłowi jak ma to miejsce u pongidów. Brak na żuchwach australopiteków bródki, chociaż jeden osobnik, o numerze katalogowym SK 74 (ze Swartkrans), ma zaznaczoną wyniosłość, która bródkę przypomina. Gałąź żuchwy jest wysoka i pionowa, z kątem zbliżonym do 90° , a zaczyna się zwykle na poziomie drugich trzonowców. Takie ukształtowanie gałęzi żuchwy jest częścią adaptacji australopiteków do diety, która wymagała intensywnego żucia i miażdżenia pokarmu.

Wielkość ciała a rozmiary mózgu

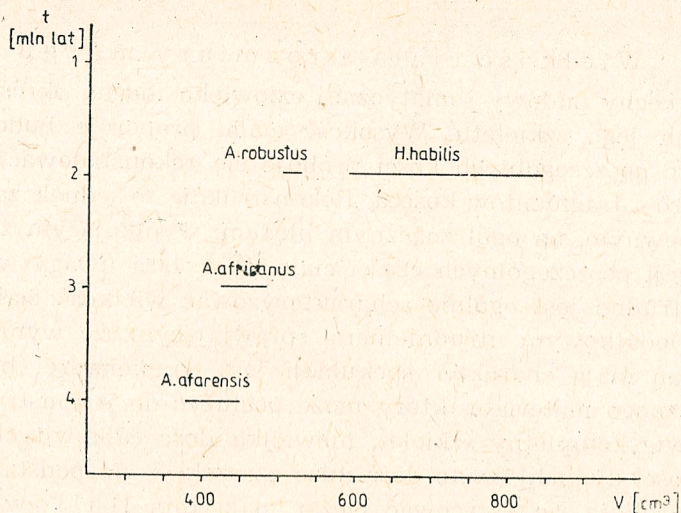
Pewne cechy budowy somatycznej człowieka można określić na podstawie cech jego szkieletu. Wysokość ciała, proporcje budowy, ciężar czy długość poszczególnych kości próbuje się rekonstruować na podstawie pomiarów fragmentów kości. Rekonstrukcje te jednak zawsze obarczone są pewnym, na ogół znacznym błędem, wynikającym z braku ścisłej korelacji poszczególnych części ciała. Powyższa uwaga wskazuje, że ogromnie trudno jest ogólnie scharakteryzować wielkość ciała australopiteków. Dodatkowym utrudnieniem, sprawiającym, że wyniki tego rodzaju badań mają charakter spekulacji jest po pierwsze: bardzo mało diagnostycznego materiału, który może posłużyć do rekonstrukcji (tylko jeden prawie kompletny szkielet, niewielka ilość całkowitych lub fragmentów kości długich), za to dość dużo czaszek — na podstawie ich pojemności próbuje się oszacować ciężar ciała (np. Holloway [1975]), szczęk, zuchw i zębów, które są raczej nieprzydatne w tego rodzaju analizach; po drugie: poszczególne formy różnią się międzygatunkowo i wewnątrzgatunkowo.

Literatura podaje różne oszacowania wielkości ciała australopiteków. Na podstawie szkieletu *A. afarensis* (AL 288) i dużej kości ramiennej z okolic Jeziora Turkana, należącej do *A. robustus-boisei* [Wolpoff 1973, 1975], zakres wysokości ciała dla tych hominidów wynosi 1,05 - 1,80 m. Wolpoff [1973] podał ponadto własne oszacowanie wysokości ciała najmniejszego osobnika ze Sterkfontein (STS 14 — fragmenty szkieletu, w tym kość udowa), należącego do *A. africanus*, która wynosi 1,22 m oraz średnią wzrostu wszystkich australopiteków — 1,25 m, wydaje się jednak, że jest to wynik zaniżony. Według Robinsona [Wolpoff 1973] *A. robustus* miał nieco powyżej 1,50 m. Wysokość ciała osobników żeńskich *A. africanus* autor ten szacuje na 1,22 m.

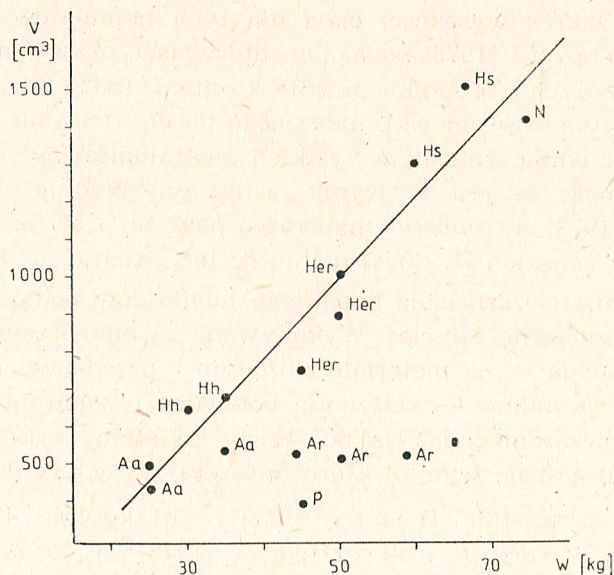
Oszacowania ciężaru ciała kopalnych hominidów podawane są w piśmiennictwie znacznie częściej. Wykonywane są one przeważnie na podstawie ustalonych — na materiale złożonym z przedstawicieli współcześnie żyjących gatunków — zależności pomiędzy rozmiarami i masywnością kości a ciężarem ciała. Na podstawie szkieletu postkranialnego podaje się bardzo różne wyniki, które mieszczą się w zakresach:

- A. afarensis* 23 kg [Mc Henry 1982] — 51 kg [Mc Henry 1982]
- A. africanus* 22,5 kg [Leutenegger 1972] — 37 kg [Wolpoff 1973]
- A. robustus* 36 kg [Mc Henry 1982] — 80 kg Robinson [Mc Henry 1982]
- H. habilis* 22,5 kg [Pilbeam, Zwell 1972] — 48 kg [Mc Henry 1982]

Ostatnio K. Steudel [1980] oszacował ciężar ciała wczesnych hominidów opierając się na analizie czterech zmiennych (szerokość podnie-



Rys. 6. Wielkości mózgow plio-plejstocenijskich hominidów (V), w odniesieniu do przybliżonego czasu ich występowania (t). Opracowanie na podstawie danych z tabeli 5



Rys. 7. Zależność pomiędzy wielkością puszeki mózgowej (V) i ciężarem ciała (W) człowiekowatych i szympansa. Oznaczenia: Hs — *Homo sapiens*, N — Neandertalczyk, Her — *Homo erectus*, Hh — *Homo habilis*, Aa — *Australopithecus africanus*, Ar — *Australopithecus robustus*, P — szympansa. Opracowanie na podstawie danych z piśmiennictwa (Henneberg 1984, Mc Henry 1982, Steudel 1980, Tobias 1971]

bienia, szerokość bitygomatyczna, rozpiętość oczodołów i obwód kości udowej), wykazujących wysoką korelację z ciężarem ciała u współczesnych prymatów. Dla osobników gracjalnych (ze Sterkfontein i Jeziora Turkana) średni ciężar obliczany tą metodą wyniósł około 36 kg, a dla masywnych (z Kromdraai, Swartkrans, Jeziora Turkana i Olduvai) — około 59 kg. Zakres zmienności między osobnikami każdego taksonu sugeruje wyraźnie większy dymorfizm płciowy wśród osobników masywnych niż gracjalnych. Poziom dymorfizmu płciowego u *A. robustus* podobny jest do dymorfizmu dzisiejszych orangutanów (osobniki męskie 69 kg, żeńskie — 37 kg), a australopiteków gracjalnych — do dzisiejszych szympanów (osobniki męskie 49 kg, żeńskie — 41 kg).

W literaturze panuje przekonanie, że wielkim osiągnięciem ewolucji człowieka było potrojenie masy mózgu, a potrojenie to nastąpiło tylko w ciągu dwóch milionów lat. Według tego przekonania dwunożne hominidy żyły na Ziemi już od przynajmniej dwóch mln lat zanim zaczęła się gwałtowna encefalizacja, czego dowodem miała być czaszka *Homo habilis* (KNM-ER 1470), o istotnie większej pojemności niż pozostałych wczesnych hominidów (np. Mc Henry [1982]).

Dane kopalne potwierdzają fakt, że od 4 do 2 mln lat temu absolutne rozmiary mózgu zmieniały się nieistotnie (np. pojemność czaszki *A. afarensis* tylko nieznacznie przewyższa poziom szympana, który wynosi 395 cm³) (patrz tab. 5 i rys. 6).

Tabela 5. Pojemności czaszek wczesnych hominidów (V cm³)

Gatunek	Nr kat.	V	Średnia	Dane według:
<i>A. afarensis</i>	AL 288	380	415	Mc Henry 1982
	AL 333-3	450		Mc Henry 1982
<i>A. africanus</i>	STS 60	428	442	Tobias 1975, Holloway 1975
	STS 71	428		Tobias 1975, Holloway 1975
	STS 19	436		Tobias 1975, Holloway 1975
	STS 5	485		Holloway 1975
	MLD 37/38	435		Tobias 1975, Holloway 1975
<i>A. robustus</i>	SK 1585	530	519	Tobias 1975, Holloway 1975
	OH 5	530		Tobias 1975, Holloway 1975
	ER 406	510		Tobias 1975, Holloway 1975
	ER 732	506		Tobias 1975, Holloway 1975
<i>H. habilis</i>	OH 7	684	702	Tobias 1975
	OH 13	562		Tobias 1975
	OH 24	593		Tobias 1975
	OH 12	727		Holloway 1975
	OH 16	633		Tobias 1975
	ER 1470	775		Wolpoff; Brace 1975
	FR 3733	850		Walker, Leakey 1978

Wyjaśnienia numerów katalogowych plio-plejstocenijskich hominidów: AL — Hadar, STS — Sterkfontein, MLD — Makapansgat, SK — Swartkrans, OH — Olduvai, ER — Jezioro Turkana.

Gromadzony od lat materiał kopalny hominidów wskazuje na liczne zmiany morfologiczne, wśród nich nie tylko powiększenie rozmiarów mózgu, ale także ogólne powiększenie wielkości ciała. Badając zagadnienie relacji pomiędzy wielkością ciała a rozmiarami mózgu stwierdzono, że wielkość mózgu kręgowców, a w szczególności ssaków wzrasta w toku ewolucji wolniej niż rozmiary ciała (zjawisko nierównomiernego tempa przemian poszczególnych cech jest zwane allometrią).

Jerison [Henneberg 1984] podał dla wszystkich ssaków — niezależnie od ich przynależności do rzędów i rodzin w obrębie gromady — zależność masy mózgu (E) od masy ciała (P):

$$E = 0,12 \times P^{0,67}$$

Na podstawie stwierdzonych przeciętnych zależności pomiędzy rozmiarami ciała a rozmiarami mózgu, wyprowadza się tak zwane współczynniki umóżgowienia (E.Q.). Jak pisze Henneberg [1984], ogólną zasadą konstrukcji tych współczynników jest stwierdzenie, o ile wielkość mózgu danego gatunku odbiega od przewidzianej dla niego wartości, wprowadzonej na podstawie masy ciała z generalnej zależności allometrycznej. Nie bierze się przy takim postępowaniu pod uwagę specyfiki budowy ciała poszczególnych jednostek taksonomicznych ssaków ani ich wymagań behawioralnych, a to są właśnie czynniki warunkujące stosunek wielkości mózgu do rozmiarów całego ciała. Stosowanie reguł allometrii uogólnionych dla wszystkich ssaków daje współczynnik umóżgowienia człowieka znacznie wyższy niż innych gatunków ssaków. Współczynnik ten rośnie dla kolejnych form ewolucyjnych rodziny człowiekowatych. Wartość współczynników umóżgowienia to tak zwana względna wielkość mózgu, która jak wykazują badania (np. Mc Henry [1982]) podwoiła się od poziomu australopiteków.

Henneberg [1984] poddaje w wątpliwość tezę, że wielkość mózgu *Homo sapiens* jest szczytowym osiągnięciem człowieka, wyraźnie oddzielającym go od reszty hominidów. Posługując się uśrednionymi danymi z piśmiennictwa autor ten określił charakter związku pojemności puszki mózgowej z ciężarem ciała dla rodziny człowiekowatych (patrz rys. 7). Okazało się, wbrew oczekiwaniom, że zależność ma tutaj charakter prostoliniowy i jest, mimo małej liczby punktów obserwacyjnych, bardzo wyraźna (współczynnik korelacji $r = 0,97$). Ta sama zależność dotyczy wysokości ciała. Henneberg zatem wyciąga (zmieniający poglądy na ewolucję człowieka) wniosek, że pojemność puszki mózgowej człowiekowatych jest wprost proporcjonalna do rozmiarów ich ciał.

Jednak nie w całej rodzinie człowiekowatych zachowane są te same proporcje pomiędzy wielkością ciała i wielkością mózgu. Naniesione na rys. 7 wartości ciężaru ciała i pojemności puszki mózgowej australopiteka typu *robustus* (według: Mc Henry [1982], Tobias [1971], Steudel [1980]) wyraźnie odbiegają od prostoliniowego charakteru zmian po-

zostałych hominidów. Wydaje się zatem prawdopodobne, że *Australopithecus robustus* nie należał do linii naszych bezpośrednich przodków, a był (jak się ogólnie przyjmuje) tylko ślepym odgałęzieniem ewolucji.

WYMAGANIA EKOLOGICZNE

Australopiteki żyły w różnorodnych środowiskach, rozciągniętych na znacznych obszarach Afryki. Ekologiczna interpretacja stanowisk, z których pochodzą wskazuje na różne ekostrefy: od lasów parkowych, poprzez sawannę, do łąk. Stwierdzono, że Olduvai Gorge przypominał dzisiejszą równinę Serengeti z płytkimi, słonawymi lub słonymi jeziorami, natomiast w okolicy Jeziora Czad rozciągała się sawanna przeciętna lasami galeriowymi i połaciami lasów wiecznie zielonych [Clark 1978]. Australopiteki zajmowały te same tereny, na których dziś żyją pawiany, a w okresie plio-plejstocenijskim oba te rodzaje występowały równolegle.

Wymagania temperaturowe wczesnych hominidów nie wiążą się jedynie z tropikiem, np. Wysoki Veld Transwalu (wyzynne obszary pokryte roślinnością stepową i półstepową) znajduje się dość daleko na południe od równika i jest położony na wysokości około 1500 - 2000 m n.p.m. Klimat tego obszaru jest umiarkowanie ciepły. W zimie zdarzają się mrozy i częste nocne przymrozki. Lata są dość upalne z silnymi ochłodzeniami nocnymi, opady dość skąpe występują przeważnie w lecie [Czeppe, Flis, Mochnecki 1966, Wolpoff 1980].

Wszystkie stanowiska gdzie zlokalizowano wczesne hominidy znajdują się w pobliżu zbiorników wodnych (rzeki lub jeziora) — na przykład system rowów tektonicznych Afryki Wschodniej.

Wydaje się prawdopodobne, że australopiteki żyły w dużych grupach, których członkowie wzajemnie troszczyli się o siebie. Wniosek ten potwierdza kość udowa osobnika z okolic Jeziora Turkana, która została złamana, a potem zrosła się. Takie złamanie nogi jest znacznie bardziej poważne w skutkach dla istoty dwunożnej, niż czworonożnej i gdyby nie pomoc innych, skończyłoby się to prawdopodobnie dla danego osobnika śmiercią. Można przypuszczać, że populacje *Australopithecinae* miały już zaczątki organizacji społecznej, charakterystycznej dla pierwotnych społeczeństw ludzkich uprawiających gospodarkę zbieracko-łowiecką. Populacje te prawdopodobnie przenosiły się z miejsca na miejsce w celu zdobycia pożywienia.

Jeśli chodzi o rodzaj pożywienia australopiteków, to w 1954 roku J. Robinson zaproponował hipotezę diet, aby wyjaśnić systemowe różnice, które według niego były powodem wyróżnienia dwóch taksonów (pierwszy, obejmujący Taung, Sterkfontein i Makapansgat — *A. afri-*

canus, a drugi Swartkrans i Kromdraai — *Paranthropus robustus*). Hipoteza zróżnicowania diet Robinsona opiera się na trzech przesłankach:

- stosunkowo większego przedniego uzębienia u form gracylnych,
- większego rozwoju aparatu żucia u form *robustus*,
- popekania szkliwa zębów u form *robustus*.

Stosunkowo większe rozmiary przednich zębów przemawiają według Robinsona za udziałem mięsa w diecie, podczas gdy większy aparat żucia i pęknięcia szkliwa korespondują z dietą roślinną z dodatkiem piasku.

Dokładne badania zębów [Wolpoff 1973, Wallace 1975] nie potwierdziły jednak tej hipotezy. Donoszą oni, że pęknięcia szkliwa występują również u osobników ze Sterkfontein (a więc gracylnych). Wallace przeprowadził analizę możliwej adaptacji pokarmowej australopiteków na podstawie starcia zębów. Stwierdza w niej, że ponieważ kontakty zębów podczas żucia powodują starcie szkliwa, powinniśmy oczekiwać, że osobniki zwykle żujące miękki pokarm będą miały zęby bardziej starte, niż te, które zwykle żują pokarm twardszy (potwierdzone u dwóch współczesnych populacji z różną dietą). Porównanie zębów hominidów ze Swartkrans i Sterkfontein (w tym samym wieku) potwierdziło, że nie ma takich różnic. Dlatego wydaje się nieprawdopodobne, że masywne australopiteki ze Swartkrans jadły więcej twardych nasion niż gracylne ze Sterkfontein; sądzić należy, że wykorzystywały pokarm o podobnej konsystencji. To jednak, jak twierdzi Wallace [1975] nie oznacza, że australopiteki typu *robustus* nie jadły nasion. Oczywiście nie można tego wykluczyć, a raczej wydaje się dość prawdopodobne, że jadły — ale tylko wówczas, kiedy był na nie sezon. Dziś nasiona traw są dostępne przez 2 - 3 miesiące w roku. Jeśli warunki w południowej Afryce dzisiaj są podobne do tych z przeszłości, nasiona prawdopodobnie nie były dostępne przez okrągły rok.

Z list dostępnego na sawannie pożywienia, które mogło wchodzić w skład diety australopiteków, wymienia się jeszcze: kłącza i nieoczyszczone korzenie [Coursey 1973], kości, umiarkowaną ilość liści, mięso w stanie surowym (australopiteki nie umiały posługiwać się ogniem), a najprawdopodobniej, jak twierdzą Walker [1981] i Kay [1985], owoce.

Wydaje się, że aparat żucia plio-plejstocenijskich *Hominidae* jest cechą przystosowawczą naczelnych sawanny, które wykorzystują wszelkie dostępne źródła pokarmu, i które przerabiają pożywienie w ustach. Mogły wprawdzie występować pewne różnice w dietach między gatunkami tych hominidów [McHenry 1982], jednak na razie nie sposób ich wykazać [Wallace 1975].

Przez dłuższy czas przedmiotem sporu była kwestia używania przez australopiteki celowo obrobionych narzędzi. Na południowo-afrykań-

skich stanowiskach, odległych od siebie o prawie 320 km w rozmaitych kierunkach jeden od drugiego (Taung, Sterkfontein i Makapansgat), w warstwach zawierających szczątki australopiteków znajdowano wiele kości zwierzęcych, między innymi około 40, uszkodzonych od ciosów, czaszek pawianów i mnóstwo kości antylop (głównie żuchwy i zakończone podwójnymi guzkami dolne części kości ramiennych). Zakończenia wielu z tych kości nie tylko doskonale przylegały do wgniecionych na czaszkach uszkodzeń, lecz także były połamane zanim skamieniały. Na tej podstawie R. Dart wysunął hipotezę, że australopiteki systematycznie posługiwały się kośćmi zwierzęcymi jako maczugami przy polowaniu na pawiany, a kulturę tę nazwał osteodontokeratyczną (kości, zębów i rogów). Przez dłuższy czas nie zgadzano się z Dartem, ponieważ mylnie sądzono, że kości te mogły być nagromadzone przez hieny. Dopiero po odnalezieniu pierwszych odłupków z dolomitu, kwarcu i kwarcytu w Sterkfontein i Makapansgat (1955 rok) i w świetle odkrycia 1959 roku w Wąwozie Olduvai prymitywnych narzędzi kamiennych towarzyszących zinjantropowi, ostatecznie potwierdzono hipotezę Darta o posiadaniu przez australopiteki umiejętności celowej ich obróbki.

W świetle tych uwag plio-plejstocenijskie hominidy można uważać za ostatnie ogniwo w łańcuchu troficznym. Co prawda mogły ulegać drapieżnikom, ale raczej zdarzało się to przypadkowo.

PISMIENICTWO

- Aronson J. L., T. J. Schmitt, R. C. Walter, M. Taieb, J. J. Tiercelin, D. C. Johanson, C. W. Naeser, A. E. M. Nairn, 1977, *New geochronologic and palaeomagnetic data for the hominid — bearing Hadar Formation of Ethiopia*, *Nature*, 267, 323 — 327.
- Campbell B. G., 1967, *Human Evolution. An Introduction to Man's Adaptations*, Heinemann Educational Books LTD, London.
- Clark J. D., 1978, *Prahistoria Afryki*, PWN, Warszawa.
- Coursey D. C., 1973, *Hominid evolution and hypogeous plant foods*, *Man*, 8, 634 — 635.
- Czeppe Z., J. Flis, R. Mochnecki, 1966, *Geografia fizyczna świata*, PWN, Warszawa.
- Greenfield L. O., 1979, *On the Adaptive Pattern of „Ramapithecus”*, *Ann. J. Phys. Anthropol.*, 50, 527 — 548.
- Hałaczek B., 1983, *Australopitekalna koncepcja antropogenezy*, ATK, Warszawa.
- Henneberg M., 1984, *Ewolucja mózgu a inteligencja: przekonania, uprzedzenia, fakty*, maszynopis.
- Holloway R. L., 1975, *Early Hominid Endocasts: Volumes, Morphology and Significance for Hominid Evolution*, [w:] *Primate Functional Morphology and Evolution*, R. H. Tuttle ed., Mouton, 393 — 415.
- Kay R. F., 1985, *Dental evidence for the diet of Australopithecus*, *Ann. Rev. Anthropol.*, 14, 315 — 341.

- Leakey M. D., R. L. Hay, G. H. Curtis, R. E. Drake, M. K. Jackes, T. D. White, 1976, *Fossil hominids from the Laetoli Beds*, *Nature*, 262, 460 - 466.
- Leakey R. E. F., A. C. Walker, 1976, *The Australopithecus, Homo erectus and single species hypothesis*, *Nature*, 261, 572 - 574.
- Leutenegger W., 1972, *Newborn Size and Pelvic Dimensions of Australopithecus*, *Nature*, 240, 568 - 569.
- Lovejoy C. Owen, 1973, *The Gait of Australopithecines*, *Yearbook of Phys. Anthropol.*, 17, 147 - 161.
- Lovejoy C. Owen, 1975, *Biomechanical Perspectives on the Lower Limb of Early Hominids*, [w:] *Primate Functional Morphology and Evolution*, R. H. Tuttle ed., Mouton, 271 - 326.
- Maglio V. J., 1970, *Early Elephantidae of Africa and a Tentative Correlation of African Plio-Pleistocene Deposits*, *Nature*, 225, 328 - 332.
- Mc Henry H. M., 1982, *The Pattern of Human Evolution: Studies on Bipedalism, Mastication, and Encephalization*, *Annual Review of Anthropology*, 11, 151 - 173.
- Napier J. R., 1975, *Prapoczątki człowieka*, PWN, Warszawa.
- Pilbeam D. R., M. Zwell, 1972, *The Single Species Hypothesis, Sexual Dimorphism, and Variability in Early Hominids*, *Yearbook of Phys. Anthropol.*, 16, 69 - 79.
- Studel K., 1980, *New Estimates of Early Hominid Body Size*, *Am. J. Phys. Anthropol.*, 52, 63 - 70.
- Taieb M., D. C. Johanson, Y. Coppens, J. L. Aronson, 1976, *Geological and palaeontological background of Hadar hominid site, Afar, Ethiopia*, *Nature*, 260, 289 - 293.
- Tobias P. V., 1971, *The Brain in Hominid Evolution*, Columbia University Press, New York.
- Tobias P. V., 1975, *Brain Evolution in the Hominoidea*, [w:] *Primate Functional Morphology and Evolution*, R. H. Tuttle ed., Mouton, 353 - 392.
- Walker A. C., 1981, *Dietary hypotheses and human evolution*, [w:] *The Emergence of Man*, London, 57 - 64.
- Walker A. C., R. E. F. Leakey, 1978, *The Hominids of East Turkana*, *Scientific American*, 239, 44 - 56.
- Wallace J. A., 1975, *Dietary Adaptations of Australopithecus and Early Homo*, [w:] *Paleoanthropology. Morphology and Paleoecology*, R. H. Tuttle ed., Mouton.
- White T. D., D. C. Johanson, W. H. Kimbel, 1983, *Australopithecus africanus. Its Phyletic Position Reconsidered*, [w:] *New Interpretations of Ape and Human Ancestry*, R. L. Ciochon, R. S. Corruccini ed., Plenum Publishing Corporation, 721 - 780.
- Wolpoff M. H., 1973, *The Evidence for Two Australopithecine Lineages in South Africa*, *Yearbook of Phys. Anthropol.*, 17, 113 - 139.
- Wolpoff M. H., 1975, *Some Aspects of Human Mandibular Evolution*, [w:] *Determinants of Mandibular Form and Growth*, J. A. Mc Namara Jr. ed., Center for Human Growth and Development, Ann Arbor, Michigan.
- Wolpoff M. H., 1980, *Paleoanthropology*, New York.
- Wolpoff M. H., C. L. Brace, 1975, *Allometry and Early Hominids*, *Science*, 189, 61 - 63.

DIFFERENTIATION OF PLIO-PLEISTOCENE HOMINIDS
I. MORPHOLOGICAL AND ECOLOGICAL CHARACTERISTICS

by KATARZYNA KASZYCKA

The work presents contemporary views concerning the morphological and ecological characteristics of the oldest representatives of *Hominidae* family, the Plio-Pleistocene australopithecine, their dating, taxonomy, and origin. The morphology of these early hominids is characterized by the locomotor system, the masticatory apparatus, body size and brain size. Whereas the traits of the locomotor system of australopithecines indicate that the forms (species) of Plio-Pleistocene hominids were completely bipedal, and the majority of morphological traits of their lower limbs were within the variability of *Homo sapiens* (tables 2 and 3), the remaining traits differ the particular species among each other. In the traits of the masticatory apparatus, aside of the characteristic postcanine megadontia, noteworthy is the different proportion of the anterior teeth size to the posterior teeth size in the gracile and robust forms. The evaluation of the body height and weight, except for quantitative differences, suggest a distinctly greater sexual dimorphism among robust individuals, than among the gracile ones. On the other hand, the character of the proportion of the cranial capacity and the body weight for *Hominidae* family (fig. 7) determined by Henneberg [1984] places the *Australopithecus robustus* beyond the line of our immediate ancestors.

Numerous morphological traits, excavation sites, and purposefully shaped tools accompanying the skeletal remains supply premises for ecological considerations. Thus, it is likely that australopithecine populations lived in fairly large groups and already had some primitive social organization characteristic of the primitive hunter-gatherers.