

MACIEJ HENNEBERG

REDUKCJE STRUKTURALNE W MIKROEWOLUCJI *HOMO SAPIENS*: APARAT ŻUCIA, GRACYLIZACJA, BRACHYCEFALIZACJA

Istnienie życia w jego licznych formach populacyjnych jest procesem ciągłym. Zmiany jednostek i systemów żywych zachodzą ustawicznie i nieprzerwanie. Jakkolwiek wyróżnianie rodzajów tych przemian jest zawsze obciążone arbitralnością i prowadzi do ujęć przybliżonych, jak każda próba opisu, za pomocą zmiennych o skalach nominalnych (nieciągłych), zjawisk o charakterze ciągłym. Jest to klasyczny problem sprzeczności pomiędzy ujmowaniem jakościowym i ilościowym.

Życia nie da się opisać żadną pojedynczą cechą. Złożoność form i strategii życia narzuca konieczność posługiwania się szerokimi zestawami cech analizowanych równolegle — podejściem wielocechowym. Złożoność ta stwarza także trudności w hierarchizowaniu cech — ustalaniu ich „ważności” dla określonego aspektu życia. Często poświęca się wiele uwagi cechom *de facto* drugorzędnym, ale łatwo rzucającym się w oczy lub dobrze zakorzenionym w literaturze naukowej. Niepowodzenia w sensownym wyjaśnianiu znaczenia takich cech i ich zmian prowadzą do poszukiwania innych, dających się lepiej wyjaśnić. Często jednak takie poszukiwanie odbywa się w mniejszym lub większym stopniu na chybił—trafił prowadząc do, równie jak w przypadku poprzednio badanych cech, niezadowolających rezultatów. Powstaje w ten sposób wielość opisów i częściowo tylko satysfakcjonujących wyjaśnień. Przyczyną jest brak jasnego zhierarchizowania zjawisk życiowych, ich przyczyn i uwarunkowań.

Brak nawet zgodności co do definicji życia. Większość propozycji ma charakter enumeratywny, a więc w istocie swej opisowy. Oczywiście, w miarę gromadzenia faktów i podejmowania prób ich interpretacji, powoli wylaniają się poprawne wyjaśnienia cząstkowe, składające się na konstrukcje coraz bardziej zbliżone do idealnego, łącznego, układającego się w logiczny zhierarchizowany system i operatywnego opisu życia jako zjawiska złożonego.

Metodologowie twierdzą [Łastowski 1976, Nowak 1977], że biologia nie osiągnęła jeszcze takiego poziomu nagromadzenia przystających do siebie wyjaśnień cząstkowych, by można było pokusić się o formalnie poprawne i ontologicznie prawdziwe opisywanie wszelkich zja-

wisk życia za pomocą jednolicie uporządkowanego i opartego na spójnym zbiorze aksjomatów systemu, podobnego do stosowanego w fizyce. Formułowanie charakterystycznych dla takiego systemu twierdzeń idealizacyjnych, opartych na prawidłowo zbudowanych strukturach esencjalnych (hierarchie czynników według ich istotności dla badanego zjawiska) było przedmiotem prób biologów (szczególnie K. Darwina, R. A. Fishera, S. Wrighta), nie doprowadziło jednak, mimo częściowych sukcesów, do zadowalającego i wolnego od zastrzeżeń wyjaśnienia zasadniczych problemów. Mniejszy rozgłos zyskały wyniki osiągnięte przez ekologów, chociaż prowadzą do istotnych wniosków dotyczących ilościowych współzależności pomiędzy światem nieożywionym i ożywionym oraz istot żywych pomiędzy sobą. Słabą stroną ekologii jest zbyt mały nacisk kładziony w niej na strukturalno-informacyjną stronę życia, tak dokładnie badaną przez genetyków—ewolucjonistów. W drugiej połowie XX wieku za najważniejsze osiągnięcia biologii zostały powszechnie uznane wyniki biologii molekularnej prowadzące do wyjaśnienia mechanizmów przekazu informacji o strukturze jednostek żywych oraz cykli przetwarzania materii i energii w organizmach.

Z opisanego wyżej stanu współczesnej biologii wynikają wskazania co do sposobu wyjaśniania zjawisk szczegółowych. Biorąc na warsztat na przykład ewolucję człowieka należy rozpatrzyć jej uwarunkowania i implikacje ekologiczne, opisać fenotypowe zmiany zachodzące w jej toku (budowa ciała, fizjologia, zachowania, struktura populacji) oraz leżące u ich podstaw przemiany zasobu informacji i sposobów jej przekazywania, a w końcu wyjaśnić na poziomie molekularnym jakiego przebiegi fizykochemicznych zmian umożliwiały zachodzenie tych przemian. Takie wyjaśnianie, biologiczne w swej warstwie ekologicznej i strukturalno-informacyjnej, musi uwzględniać całokształt kultury jako zestawu specyficznie ludzkich form kontaktu z otoczeniem oraz „obróbki” informacji.

Choć na obecnym etapie rozwoju biologii skazani jesteśmy na niedoskonałość jej aparatu pojęciowego i nieprecyzyjność metod, możemy jednak podejmować próby doskonalenia teoretycznych wyjaśnień niektórych problemów. Niniejsza praca jest taką właśnie próbą wykorzystania osiągnięć różnych dziedzin biologii dla wyjaśnienia przyczyn niektórych, szeroko omawianych w literaturze antropologicznej, mikroewolucyjnych zmian biegnących w obrębie gatunku *Homo sapiens*.

TEORIA EWOLUCJI — INFORMACJA CZY ENERGIA?

Wstępem do tych rozważań musi być sprecyzowanie podstawowych pojęć, gdyż nawet terminy: mikroewolucja i *Homo sapiens* różnie bywają rozumiane przez poszczególnych badaczy, skutkiem wspomnianego na

wstępie dylematu wynikającego z ludzkiej tendencji do ujmowania w sposób jakościowy zmienności ilościowej. Mikroewolucja to zachodzące na skutek przemian w puli genów zmiany wartości przeciętnych i (lub) rozkładów cech fenotypowych lub ich zespołów, nie przekraczające granicy specjacji (odbywające się w obrębie jednego i tego samego gatunku). *Homo sapiens* jest gatunkiem z rzędu naczelnych posiadającym wyraźnie rozwinięty kulturowy mechanizm przystosowawczy. W jego obręb wchodzi wszystkie istoty posiadające tę cechę, wspólne pochodzenie ewolucyjne, i zdolne w krzyżówkach pomiędzy sobą wydawać płodne potomstwo. Jak chcą niektórzy, gatunek ten składa się z dwóch podgatunków: *H. sapiens neanderthalensis* i *H. sapiens sapiens* [Campbell 1974, 1972, Farb 1978]. Człowiek neandertalski niewątpliwie dysponował dobrze rozwiniętym zestawem przystosowań kulturowych; także jego zdolność do krzyżowania się z osobnikami morfologicznie bardzo podobnymi do dziś żyjących ludzi zdaje się być wystarczająco dobrze potwierdzona, chociażby wynikami badań znalezisk bliskowschodnich [Roginskij 1966]. Istnieją liczne kontrowersje dotyczące statusu gatunkowego najstarszych form neandertalskich i niektórych zaliczanych jeszcze do *H. erectus*, nie będziemy tu jednak zajmować się tymi szczegółowymi kwestiami pozostając przy podanej wyżej definicji. Interesują nas tu bowiem procesy zasadnicze, a nie spory taksonomiczne wokół poszczególnych znalezisk.

Teoria ewolucji, sformułowana przez K. Darwina i uzupełniona później przez licznych badaczy do formy tzw. syntetycznej teorii ewolucji, dostarcza środków opisu mechanizmu przemian zachodzących w ewolucji człowieka. Szczegółowy sposób opisu wyjaśniającego drogi przemian zachodzących w pulach genów wypracowany został przez posługujących się aparatem matematycznym genetyków populacyjnych (obecny stan wiedzy szeroko opisany m. in. w: Cavalli-Sforza i Bodmer [1971], Jacquard [1974]). Nie dostarczają one jednak wystarczających wskazówek co do przyczyn tych przemian w sensie zależności pomiędzy konkretnymi zespołami zmiennych środowiskowych i cech populacji oraz osobników. Wystarcza w nich stwierdzenie, że „pewien czynnik powoduje występowanie nacisku selekcyjnego...”, lub że „istnieje bariera o określonej skuteczności wpływu na wymianę genów pomiędzy populacjami”. Kiedy siła nacisku lub stopień izolacji zostaną ilościowo określone, rozważania populacyjno-genetyczne przechodzą w fazę szczegółowego rozpatrywania ich wpływu na skład i strukturę puli genów, pozwalają precyzyjnie określić przebieg zmian w niej zachodzących. Mimo wszystko jest to jednak tylko opis, a nie wyjaśnienie przyczynowo-skutkowe. Teoria ewolucji poprawnie opisuje mechanizm pojawiania się nowych cech w populacjach i ich kumulowania się w różnice szczebla gatunkowego. Wyjaśnia ona jak zmniejszają się częstości

określonych wariantów cech na skutek wypierania ich przez inne, podnoszące sprawność reprodukcyjną (darwinowską *fitness*).

Już sam K. Darwin poświęcił wiele uwagi organom szczątkowym wykorzystując ich istnienie dla poparcia swej teorii. Mniej jednak uwagi poświęcali ewolucjonisci obecności tych organów jako kontrargumentowi wobec podnoszonej skuteczności działania doboru. Powszechnie uznawanym prawidłem ewolucji było powiększanie się rozmiarów ciała w trakcie jej przebiegu, co wiązano ze strukturalną rozbudową organizmu. Powiększanie to zachodzi „na ogół”. Jest to więc twierdzenie faktualne, opierające się na generalizacji danych obserwacyjnych. Nie wyjaśnia ono wszystkiego.

Ewolucyjne zmiany struktury ciała ludzkiego wyraźnie odchylają się od wspomnianej wyżej reguły. Od momentu pojawienia się *H. sapiens* ogólne rozmiary ciała nie ulegają istotnym zmianom, zachodzą natomiast poważne redukcje strukturalne, szczególnie wyraźne w obrębie głowy, obejmujące jednak całe ciało. Odbywa się tu proces, na pierwszy rzut oka, przeciwny „normalnemu” tokowi ewolucji. Nasz gatunek nie jest bynajmniej wyjątkiem — takie procesy obejmują całą grupę małp czelkoksztalnych i człowieka. Najwyraźniejsza jest redukcja ogona, potem, bliżej nieokreślone w czasie, niemniej zupełnie pewne, odwłosienie, redukcja kła, itd. Część z nich można w pewnym stopniu wiązać z normalnym mechanizmem wypierania cechy gorszej przystosowawczo przez lepszą. Trudno jednak o tak proste z punktu widzenia genetyki wyjaśnienie uogólnionej redukcji uzębienia, masywności szkieletu, struktury i rozmiarów puszki mózgowej itp.

Problem strukturalnych redukcji części organizmów postawiony został wyraźnie przez J. Lamarcka. Wyjaśniał on zanik organów lub części ciała brakiem potrzeby używania ich — organ niepotrzebny po prostu zanikał. Teoria K. Darwina i jego następców główny nacisk kładła na powstawanie nowych cech i gatunków, a trzonem jej było wyjaśnianie kompetencyjne, na zasadzie: lepszy przetrwa — gorszy zginie. Przyjmując *prima facie* te twierdzenia trudno wytłumaczyć redukcję organów, bądź części ciała, które nie zostają zastąpione przez żadne inne — „lepsze”.

W przypadku wymienionych redukcji struktur ciała ludzkiego takie rozumowanie da się jeszcze jako tako zastosować do zmniejszania uzębienia i aparatu żucia, których funkcje pokarmowe i narzędziowe zostają zastąpione przez kulturowe przystosowania kulinarne i technologiczne. Wyjaśnia to też, po części, te redukcje w budowie puszki mózgowej, które mają mechaniczny związek ze zmniejszaniem się aparatu żucia. Trudno jednakże uzasadnić w ten sposób zmianę struktury i redukcję rozmiarów puszki mózgowej, które są akurat przeciwbieżne nasuwającemu się logicznie trendowi przystosowywania się do rozwijającej się kultury. Mózg przecie powinien być większy, szczególnie w okolicy czołowej, i lepiej chroniony, a nie odwrotnie. Równie trudno uzasad-

nić, dlaczego osobnicy o delikatniejszej (gracylnej) budowie ciała miałyby być lepsi przystosowawczo od osobników o budowie masywnej. Zastrzeżenie to dotyczy też podanej wyżej skrótowo interpretacji redukcji uzębienia i reszty aparatu żucia. Dlaczego bowiem w środowisku rozwiniętej kultury właśnie osobniki o dużych szczękach i zębach miałyby być upośledzone przystosowawczo w porównaniu z tymi, których aparat żucia jest mały?

Wobec uznania „neutralności” przystosowawczej, zresztą — jak okaże się dalej — pozornej, rozmiarów ciała i jego części, na pewnym etapie ewolucji człowieka (od neandertali wzwyż) należało znaleźć inne niż działanie doboru naturalnego wyjaśnienie. Odpowiednią hipotezę odnoszącą się do redukcji uzębienia przedstawił C. L. Brace [1964]. Autor ten twierdzi, iż za takie zjawiska redukcji, w przypadku braku interpretowalnego nacisku selekcyjnego, odpowiedzialne są mutacje. Hipoteza Brace’a nosi nazwę „prawdopodobnego efektu mutacji” (*Probable Mutation Effect* — PME). Opiera się ona na wynikach badań biologii molekularnej i przedstawia następująco. Ze względu na niestabilność fizykochemiczną cząstek DNA mutacje zachodzą w nich ustawicznie. Mutacje mają charakter całkowicie losowy z punktu widzenia znaczenia cech, które determinują dotknięte zmianami mutacyjnymi odcinki DNA. Wobec tego prawdopodobieństwo, że na określonym odcinku DNA wystąpi mutacja udoskonalająca strukturę bądź funkcję organizmu, w której determinacji ten właśnie odcinek DNA uczestniczy, jest o wiele mniejsze od prawdopodobieństwa, z jakim taka losowa mutacja będzie niekorzystna dla utrzymania struktury lub funkcji. Fakt, że te najbardziej prawdopodobne mutacje nie niszczą wszystkich cech organizmu wynika z działania doboru naturalnego, eliminującego nosicieli mutacji szkodliwych dla cech istotnie wpływających na darwinowską *fitness* ich nosicieli. Natomiast gdy sposób wykształcenia cechy stanie się neutralny selekcyjnie, choćby tylko w pewnym stopniu, to niekorzystne, bardziej prawdopodobne, a więc częściej występujące mutacje „rozbijają” zwartość wyżej uorganizowanych wariantów cechy — prowadzą do jej erozji. Trwa ona tak długo aż stopień redukcji nie sięgnie granicy, poniżej której dalsza erozja nie jest już bez znaczenia dla przystosowania organizmów. W odniesieniu do cech morfologicznych oznacza to, na przykład, że jeśli w pewnym okresie wielkość cechy dająca sprawność przystosowawczą wynosiła x jednostek, a następnie warunki zmieniły się tak, że stało się obojętne czy będzie ona x , czy też mniejsza, dajmy na to y , wówczas przez pewien czas istnieć będą równolegle cechy z całego zakresu zmienności $x - y$, a działające stale prawdopodobne efekty mutacji zmniejszają częstość cech o wielkości x i mniejszej, ale nie schodzącej poniżej y , gdyż te mniejsze warianty są eliminowane przez dobór. W końcu większość osobników w populacji ma wartość cechy w pobliżu y .

Słabość tej argumentacji polega na tym, że trudno na gruncie teorii ewolucji przyjąć by istniały cechy o „neutralnym” znaczeniu przystosowawczym. W odniesieniu do szeroko omawianych przez twórców teorii niedarwinowskiej ewolucji cech — białek, brak postulowanej neutralności został już wykazany [F. J. Ayala 1975]. Podobnie ma się sprawa z PME. Neutralność przystosowawcza cech jest pozorem wynikającym z przyjęcia nieprawidłowego układu odniesienia — warunków. Warunki te określa się dość wąsko: wobec konkretnego organu układ warunków odniesienia wybiera się jako bezpośrednie funkcje tego organu. Na przykład, w przypadku aparatu żucia będą to: przyjmowanie pokarmów, wymagania co do artykulacji mowy i ewentualnych funkcji narządziowych oraz ich determinant. Prawidłowe postępowanie powinno brać pod uwagę fakt, że organizm stanowi funkcjonalną całość, a poszczególne organizmy są elementami większej całości, jaką tworzy populacja — jednostka przepływu materii, energii i informacji o cechach ponadosobniczej trwałości dynamicznej. Prawidłowa zatem interpretacja musi brać pod uwagę funkcje danej cechy nie tylko w odniesieniu do jej bezpośrednich, zewnętrznych uwarunkowań, ale także jej roli w kontekście całości większej funkcjonalnej jednostki biologicznej.

Zasadniczą relacją pomiędzy jednostką biologiczną a jej otoczeniem jest przepływ materii i energii. Na energetyczny aspekt procesu ewolucyjnego zwracał uwagę jeden ze współtwórców genetyki populacyjnej R. A. Fisher [1930] w kontekście kryteriów doboru naturalnego twierdząc, że najistotniejszą determinantą selekcji nie jest wielkość rodziny (liczba potomstwa), lecz wydatek energetyczny na wyprodukowanie zdolnych do rozrodu osobników następnego pokolenia. Krócej można powiedzieć, że wyższą wartość adaptacyjną (darwinowską *fitness*) mają te cechy, które minimalizują energetyczny koszt reprodukcji. Jest to twierdzenie nie mniej ważne, niż słynny Fiszerowski „Teoremat doboru naturalnego”. Przypomnijmy, że reprodukcja jest zjawiskiem ciągłym, składa się na nią produkcja nowych organizmów i wymieranie już powstałych — trwałość ich życia osobniczego. Różnicowa reprodukcja jest trzonem mechanizmu doboru naturalnego.

Warto przyjrzeć się bliżej materialno-energetycznym kosztom reprodukcji. Koszt produkcji gamety, ze względu na jej znikome rozmiary jest stosunkowo niewielki, jakkolwiek produkcja gamet wywołuje w organizmie wyraźne obciążenie — da się je wymierzyć, na przykład lokalną temperaturą gonad. Bardzo wyraźny i znaczny jest natomiast materialno-energetyczny koszt rozwoju nowego organizmu. Wchodzi weni nie tylko ilość materii użytkowanej bezpośrednio przez rozwijający się organizm potomny, ale także te ilości materii i energii, które są zużywane przez rodziców i innych osobników, bezpośrednio i pośrednio, na sprawowanie opieki nad potomkiem. Znaczna inwestycja materialno-energetyczna na rozwój potomka pozostaje bezwartościowa

dla reprodukcji, zanim potomek ten nie osiągnie dojrzałości płciowej i sam nie zacznie produkować potomstwa. Zwraca się ona w całości, gdy osobnik zakończy już swój okres aktywności rozrodczej i wychowawczej. Wszelkie więc zgony osobników w okresie przedreprodukcyjnym lub przed zakończeniem aktywności reprodukcyjnej stanowią stratę materialno-energetyczną populacji — zmniejszają efektywność wykorzystania wkładu poniesionego przy kształtowaniu i utrzymywaniu przy życiu osobników.

Sposób ilościowego mierzenia straty reprodukcyjnej powodowanej wymieralnością osobników w wieku przedreprodukcyjnym i reprodukcyjnym podany jest w pracach: Henneberg [1975a, 1976a], oraz Henneberg i Piontek [1975]. Opiera się on na rozkładach wymieralności i płodności, z których oblicza się odpowiednie składowe i syntetyczny wskaźnik zwany wskaźnikiem stanu biologicznego — I_{bs} . Wskazuje on prawdopodobieństwo pełnego zreprodukowania się przeciętnego osobnika. Im mniej osobników umiera i im później następują ich zgony, tym mniej wkładu materialno-energetycznego ulega „zmarowaniu”. Wskaźnik I_{bs} mierzy stratę reprodukcyjną ilością osobników, traktując każdego osobnika, niezależnie od jego wieku w chwili śmierci, jako równorzędną jednostkę. Dokładniejsze oszacowanie materialno-energetycznych strat reprodukcyjnych wymaga wzięcia pod uwagę kosztów poniesionych na budowę i funkcjonowanie organizmu do momentu jego zgonu. Odpowiedni miernik powinien mieć następującą postać:

$$I_{el} = \sum_{x=0}^{x=70} d_x s_x w_x$$

gdzie: I_{el} — wskaźnik straty energetycznej (*Index of energetic loss*), d_x — częstość zgonów w wieku x , s_x — stopień straty reprodukcyjnej powodowanej zgonem osobnika w wieku x [Henneberg 1975a, 1976a], w_x — ilość energii (i materii) przeliczonej na energię) zużytkowanej przez osobnika w ciągu x lat jego życia.

Prezyzyjne obliczenie parametru w_x jest zadaniem trudnym i wymaga uwzględnienia bilansu materialno-energetycznego danego organizmu na tle wszystkich członków jego grupy — energii jaka jest zużywana na jego istnienie, minus energia z jakiej korzystają inne osobniki na skutek jego działalności.

W celu zilustrowania strat energetycznych zastosować można uproszczoną metodę określenia wartości w_x . Odpowiednich danych dotyczących zapotrzebowania kalorycznego według wieku dostarczają opracowania licznych autorów oraz FAO; w formie syntetycznej i uproszczonej podaliśmy je w innym artykule [Henneberg i Ostojka-Zagórski 1977] obliczając dzienne zapotrzebowanie kaloryczne. Łatwo można je przeliczyć na zapotrzebowanie roczne, a następnie skumulować do wieku x lat. Jeśli zużycie energii w pierwszym roku życia wynosi

n_1 kalorii, w drugim n_2 , w trzecim n_3 itd., to ogólne zużycie energii przez osobnika, np. pięcioletniego wynosi $n_1 + n_2 + n_3 + n_4 + n_5$. W przypadku dorosłych uwzględnia się tylko część straty odpowiednią do stopnia realizacji przez osobnika jego zdolności reprodukcyjnej — część ta według wieku wymierzana jest wartością s_x . Dla porównania energetycznych strat reprodukcyjnych posłużyłem się danymi o wymieralności epipaleolitycznych mieszkańców Maghrebu [Acsádi i Nemeskéri 1970] i współczesnych mieszkańców Polski [Rocznik Demograficzny 1974]. Dane autorów węgierskich stanowią model wymieralności prehistorycznych łowców i zbieraczy. Otóż u nich strata energetyczna wynosi 275 gigakalorii (1150 gigadzuli) na stuosobową kohortę urodzonych w całym czasie życia jej członków, a u współczesnych Polaków tylko 35 gigakalorii (146 gigadzuli), a więc niemal ośmiokrotnie mniej. Warto, dla uzmysłowienia sobie rozmiarów tych strat dodać, że roczne zużycie energii przez populację 100-osobową typu maghrebskiego, według tych samych standardów wynosi 87 gigakalorii (365 gigadzuli). Dane te są grubym przybliżeniem, niemniej pozwalają stwierdzić, że ewolucja biokulturowa w ciągu kilkunastu tysięcy lat doprowadziła do kilkukrotnego zmniejszenia strat energetycznych w procesie reprodukcji naszego gatunku na skutek podwyższenia trwałości organizmów.

Podwyższenie trwałości życia osobniczego minimalizuje koszt reprodukcji. Równocześnie jednak samo ukształtowanie organizmu wymaga wyraźnych nakładów, a zatem podwyższanie jego trwałości poprzez znaczną rozbudowę strukturalną nie może odbywać się bez ograniczeń. Optymalną strategią ewolucyjną jest zapewnianie trwałości organizmów przy minimalnych nakładach materialno-energetycznych na zbudowanie, utrzymanie i funkcjonowanie ich struktury. W skali populacyjnej wyważone być muszą proporcje pomiędzy kosztami i zyskami z całego procesu reprodukcji, a więc liczbą produkowanych osobników, długością życia już powstałych oraz kosztami ich utrzymania.

Różne gatunki istot żywych posługują się różnymi strategiami optymalizacji reprodukcyjnego bilansu energetycznego. Warianty ekstremalne to: obfita produkcja krótko żyjących osobników o prostej budowie i mała rodność osobników o długotrwałej, bardzo złożonej strukturze. Strategia pierwsza jest bardziej rozrzućna, ale skuteczna, gdy zachodzi konieczność szybkich przemian ewolucyjnych umożliwianych krótkim czasem przemiany pokoleń. Z tego samego jednak powodu stabilność organizacyjna takich populacji jest nieduża, a komplikacja informacyjna pojedynczych osobników mała, toteż tego rodzaju jednostki biologiczne zachowują trwałość na krótką tylko metę. Muszą one zmieniać się ustawicznie w odpowiedzi na wahania warunków środowiska. Sposób ich przystosowywania się jest „pasywny” a kontakt z otoczeniem i jego opanowywanie — ze znaczną przewagą interioryzacji nad ekste-

rioryzacją [Henneberg i Strzałko 1979, Strzałko i in. 1980], a więc przez pochłanianie dużych ilości materii i energii dla przeciwstawienia się naciskom środowiskowym. Strategia druga pozwala na ekonomiczniejsze wykorzystanie wprowadzonej do systemu materii i energii. Zmiany ewolucyjne są jednak powolniejsze, wymagają bowiem przekształceń skomplikowanych struktur bez naruszania ich funkcjonalnej spójności. W związku z tym strategia reagowania na szybkie zmiany środowiska musi być inna. Polega ona na wygaszaniu wahań warunków przez projekcję własnej struktury informacyjnej na otoczenie — kontroli środowiska. Następuje stabilizacja struktury i zawartości energetycznej takich systemów. Optymalizacja ich bilansu energetycznego polega na zmniejszaniu kosztu utrzymania i przekazania jednostki informacji, a więc także nakładów na reprodukcję, konstrukcję i utrzymanie struktur. Człowiek jest gatunkiem, który w największym dotychczas stopniu zbliżył się do tego drugiego modelu strategii przystosowawczej. Zgodnie z logiką powyższego wywodu, w miarę rozwoju kulturowych mechanizmów przystosowawczych, bardziej niż biologiczne pojemnych informacyjnie i „tańszych” energetycznie, następować winny redukcje strukturalne, gdyż osobnicy o strukturach zredukowanych, na skutek mniejszych kosztów energetycznych ich trwałości, uzyskują przewagę reprodukcyjną. Redukcje oczywiście nie mogą iść zbyt daleko — mogą dochodzić tylko do granicy minimum poziomu cechy zapewniającego integralność strukturalną i sprawność funkcjonalną całego organizmu oraz pełnienie przezeń odpowiednich ról w populacji. Dobór działa tu stabilizująco nie dopuszczając do nadmiernej redukcji. Dalsza redukcja może zajść dopiero po odpowiednich przemianach całego systemu.

Ze względu na złożoność struktur i powiązań pomiędzy ich elementami, współbieżność pomiędzy zmianami określonych cech może mieć postać nieprzewidywaną na pierwszy rzut oka. Powiązania zmian środowiska ze zmianami cech mogą wydawać się nielogiczne. Zmiana bowiem środowiska, lub stosunku do niego na skutek rozwoju kultury, pozwala na redukcję generalnego zapotrzebowania materialno-energetycznego organizmów, a w nich z kolei redukują się struktury „najmniej potrzebne” — to co da się usunąć przy minimalnych zakłóceniach integralności funkcjonalno-morfologicznej. Mechanizm biochemiczny powstawania wariantów zredukowanych opisany jest prawidłowo przez PME.

Dysponujemy więc schematem teoretycznym, wyjaśniającym redukcje morfologiczne ciała ludzkiego: w miarę opanowywania środowiska przez przystosowawcze funkcje kultury, zmniejszają się bezpośrednio wymagania stawiane wielu strukturom i funkcjom ciała. Staje się obojętne, czy wielkości cech charakteryzujące te struktury (bądź funkcje) mają taką czy inną wartość w pewnym przedziale, którego górną granicę wyznacza poprzedni poziom wymagań środowiskowych, a dolną nowy,

niższy. Na skutek PME pojawiają się warianty zredukowane i uzyskują przewagę przystosowawczą, ponieważ zmniejszają energetyczny koszt reprodukcji.

Ten ogólny schemat zastosujemy do interpretacji konkretnych zmian zachodzących w obrębie gatunku *Homo sapiens*.

REDUKCJA APARATU ŻUCIA

Zmniejszanie się zębów i całego aparatu żucia oraz związanych z nim struktur czaszki jest trendem występującym w całej rodzinie *Hominidae*. Trwa on w naszym gatunku stając się najwyraźniej zauważalną zmianą morfologiczną w „uwspółcześnieniu człowieka neandertalskiego”.

Teoretyczne wyjaśnienia tego zjawiska obracają się wokół: usprawnienia przygotowywania pokarmów i zmniejszenia potrzeby narzędziowego stosowania zębów, oraz konieczności restrukturyzacji jamy ustnej i gardła dla usprawnienia mowy artykułowanej. Pierwsze z tych wyjaśnień nosi charakter typowo negatywny — cecha nie była potrzebna, więc zanikła. W świetle klasycznego rozumowania ewolucyjnego nie było to zadowalające, trzeba więc było szukać przewagi nowej cechy — potrzeby restrukturyzacji wywołanej bezpośrednią funkcją aparatu żucia. Stąd właśnie drugi typ wyjaśniania. To drugie wyjaśnienie, jakkolwiek może zawierać elementy prawdziwe, nie potwierdza się w całości faktami obserwowanymi.

Złożone systemy komunikacji symbolicznej między osobnikami musiały istnieć już u wcześniejszych hominidów. Konieczność rozwoju mowy jest zatem znacznie starsza niż nasz gatunek. Trudno, wobec toczącej się dyskusji (por. np. *Current Anthropology* nr 21/6, 1980, s. 773 - 792), przesądzać czy te systemy komunikacyjne dawnych hominidów opierały się w swej zasadniczej części na artykulacji głosowej, czy na innym nośniku sygnałów (np. gestykulacji), niemniej elementy sygnalizacji akustycznej z pewnością były ich częścią i podlegały doskonaleniu. Ponadto, na długo po dobrym wykształceniu się złożonych, odpowiadających poziomem rozwoju współczesnym językom, języków artykułowanych, co musiało stać się co najmniej kilkanaście tysięcy lat temu, nadal trwały trendy zmniejszania uzębienia i reszty aparatu żucia [Brace i Hinton 1981, Kriesel 1981]. O wiele bardziej przekonujące jest tu wyjaśnienie optymalizacyjno-energetyczne [Henneberg 1980]. Warto przytoczyć jego zasadnicze elementy.

U człowieka aparat żucia, wraz z jamą ustną i gardłem, pełni dwie rozłączne, by nie powiedzieć konfliktowe, funkcje. Jedną z nich to wstępna faza przyswajania pokarmów, drugą to artykulacja mowy. Pierwsza, co oczywiste, polega na przyswajaniu materii służącej budo-

wie struktur organizmu i przetwarzanej na energię potrzebną do jego funkcjonowania, druga na nadawaniu z organizmu informacji adresowanej do innych osobników. Większą sprawność rozdrabniania pokarmów zapewnia duży i silny aparat żucia, który jednak tak wpływa na strukturę przyległych organów, w tym gardła, że utrudnia artykulację mowy. Według G. S. K r a n t z a [1980] lepsza artykulacja wymaga powiększenia i pionowego ustawienia gardła oraz skrócenia twarzy, a więc zmniejszenia łuków zębowych szczęki i żuchwy. Chodzi tu jednak o artykulację dźwięków właściwą obecnie używanym językom. Argumentacja ta nie jest w pełni przekonująca, gdyż można sobie wyobrazić system symbolicznej komunikacji głosowej opartej na innych zestawach dźwięków i uzasadnić jego istnienie. Wspomniany autor twierdzi, że dobór naturalny miałby bezpośrednio preferować osobniki o mniejszych twarzach, gdyż te mówiły precyzyjniej, lepiej. Cechą, która dawać miała przewagę reprodukcyjną jest tu „lepsza” mowa. Ulepszanie mowy może dawać przewagę przystosowawczą tylko grupom osobników. Pojedyncze osobniki tej przewagi nie mają, gdyż komunikowanie się jest aktem zbiorowym, a nie jednostkowym. Musielibyśmy więc przyjąć wyjaśnienie w terminach doboru grupowego, co do którego, jako zjawiska ewolucyjnego, istnieją poważne wątpliwości. Ulepszanie mowy nie może być kryterium selekcji wewnątrzgrupowej; pojedynczy osobnik posługujący się lepszym językiem nie ma przewagi nad innymi. Bardziej przekonujące jest uzasadnienie redukcji aparatu żucia i pochodnych przemian struktury czaszki, w tym umożliwiających zmianę kształtu, ustawienia i rozmiarów gardła, w następujący sposób. Zarówno przy wstępnej obróbce pokarmów (przygotowanie kęsów do przełknięcia), jak i przy wypowiedzaniu komunikatów językowych, konieczne jest poruszanie żuchwą, językiem, gardłem, krtanią i wargami oraz licznymi mięśniami twarzy. Jednakże przy każdej z tych czynności rodzaj ruchów i sposób ich koordynacji jest inny, wyraźnie różne są też siły działania mięśni, a co za tym idzie, wymagany nakład energetyczny. Jest on bardzo znaczny przy żuciu, szczególnie twardych pokarmów, w porównaniu z wypowiedzaniem komunikatów.

Jak już mówiliśmy, jedną z wyraźnie rysujących się prawidłowości ewolucji jest zmniejszanie się w trakcie jej przebiegu kosztu przekazania jednostki biologicznie użytecznej informacji. Już sam system komunikacji głosowej stanowi znaczne usprawnienie przekazu informacji — obniżenie kosztu energetycznego, w porównaniu z np. gestykulacją. Ma on przy tym zalety dodatkowe. Komunikat rozchodzi się równomiernie wokół mówiącego, odbiorcy w czasie przyjmowania komunikatu mogą mieć wzrok zajęty czym innym — nie muszą patrzeć na nadawcę śledząc jego ruchy, komunikaty można nadawać w każdej pozycji ciała, zarówno w spoczynku jak i w ruchu, podczas wykonywania skomplikowanych

nawet czynności. Koszt energetyczny przyjęcia komunikatu jest minimalny, komunikat może być odbierany przez wielu osobników na raz. Koszt nadania jest nieco większy, zależy od zamierzonej siły głosu i długości komunikatu oraz wielkości układu jaki musi być wprawiany w ruch: płuca-krtani-gardło-szczęki-język-wargi-twarz. Oszczędności energetyczne, pochodzące z doskonalenia komunikatów głosowych, polegają więc nie tylko na tym, że nie cały organizm jest zaangażowany w porozumiewanie się, ale także na zmniejszaniu mechanicznego obciążenia układu oddechowego i aparatu żucia w czasie mówienia.

Przedstawiony tu obraz jest wyidealizowany. Człowiek nie osiągnął jeszcze stanu „czystej” komunikacji głosowej. Mimika i gestykulacja nadal odgrywają znaczną rolę w komunikacji międzyosobniczej. Lepiej rozumiemy wypowiedź, gdy patrzymy na mówiącego; chcąc uważnie słuchać przerywamy inne czynności, gdy zapalamy się w dyskusji czynymy gestykulować itp.

Doskonalenie komunikacji głosowej człowieka polega na optymalizacji struktury języka — kondensacji ilości informacji w mniejszą liczbę jednostek głosowych, oraz na zmniejszaniu kosztów energetycznych wypowiedzianych komunikatów.

Zmniejszenie, na skutek lepszej kulinarnej obróbki pokarmów, wymagań mechanicznych stawianych aparatowi żucia odbywało się wraz z rozwojem kultury stanowiąc jeden z jej elementów, powiązany z innymi siecią sprzężeń zwrotnych. Innym elementem tej samej sieci była sprawność porozumiewania się. Ogólny kierunek sprzężenia jest tu, jak pomiędzy większością elementów kultury, dodatni — im lepsza komunikacja, tym lepsze przygotowywanie pokarmów, a co za tym idzie, mniejsze wymagania stawiane aparatowi żucia jako układowi mechanicznemu. Dla nas jednak istotniejszy jest aktywny odwrotny kierunek sprzężenia. Przy znacznych wymaganiach stawianych przez pokarmy i czynności narzędziowe aparatowi żucia, musiał on być okazałych rozmiarów, co powodowało znaczny wydatek energetyczny na poruszanie jego części przy mówieniu. Z punktu widzenia potrzeb wygłaszania komunikatów był on nadmierny, gdyż równie dobrze można mówić przy mniejszej żuchwie, szczękach, zębach, mięśniach żwaczowych itd. Część więc wydatku energetycznego na mówienie była „nadmiarowa”, z punktu widzenia sprawności komunikacji nieuzasadniona. Rozwój kultury, znoszący część wymagań mechanicznych stawianych aparatowi żucia przez doskonalenie sztuki kulinarnej i wytwarzanie narzędzi zastępujących narzędziowe funkcje zębów (przytrzymywanie, przecinanie, rozcieranie itp.), spowodował zanik potrzeby istnienia dużego aparatu żucia, a wówczas przewagę selekcyjną uzyskały osobniki ponoszące mniejsze nakłady energii na wysyłanie komunikatów głosowych oraz mniej zużywające materii na budowę aparatu żucia i towarzyszących mu struktur.

Warto zauważyć, że omawiany trend miał znaczne tempo dawno temu, na przełomie fazy neandertalskiej i *H. sapiens sapiens*, a w czasach nam bliższych jest znacznie wolniejszy. Na to przyhamowanie mogło mieć wpływ przejście, wraz z wynalezieniem i rozwojem rolnictwa, od diety składającej się głównie ze stosunkowo dobrze przyrządzonego mięsa na twarde pokarmy z ziaren. Powtórnego zmniejszenia się aparatu żucia można domyślać się w nowożytności przy dalszym doskonaleniu techniki kulinarnej czy wprowadzaniu (po odkryciu Ameryki) znacznych ilości miękkich pokarmów (np. ziemniaki). Są to już jednak zmiany niewielkie.

Tempo trendu wykazuje lokalne zróżnicowanie, współbieżne z tempem rozwoju kulturowego. Jest ono większe w północnych strefach ekumeny, mniejsze w południowych. Główny gradient wielkości uzębienia przebiega z północnego zachodu (Europa — redukcja najdalej posunięta) na południowy wschód (Australia, Melanezja — redukcja najpowolniejsza).

GRACYLIZACJA SZKIELETU

Zjawisko wskazane w tytule tego rozdziału jest dobrze znane antropologom. Występuje ono najwyraźniej na przestrzeni od neolitu do nowożytności.

Tryb życia stawia określone wymagania co do mechanicznych właściwości ciała ludzkiego z jednej strony, z drugiej zaś ogranicza rozmiar organizmu przez ilość pozyskiwanej ze środowiska materii i sposób zabezpieczania energetycznej stabilności organizmu. Zarówno więc rozmiary ciała, jak i jego struktura są wynikiem ścierania się dwóch tendencji: rozbudowy celem większej operatywności i możliwości przeciwstawiania się niekorzystnym naciskom środowiska z jednej strony, oraz redukcji dla zmniejszania materialno-energetycznych kosztów rozwoju i utrzymania organizmu — z drugiej. W „prymitywnych” warunkach życia, wymagających dla utrzymania się znacznego i częstego wysiłku fizycznego, sprawność i siła aparatu ruchu jest bardzo istotna. Dotyczy to zarówno jego części czynnej, jak i biernej. Sukces reprodukcyjny w znacznej mierze zależy od sprawności fizycznej. Wraz z postępowaniem technologiczno-organizacyjnym, w populacjach pojawia się coraz więcej indywidualnych nisz ekologicznych, w których o sukcesie reprodukcyjnym nie decyduje sprawność fizyczna, a inne cechy osobnika (np. sprawność intelektualna, rysy twarzy, itp.). Obniża się zatem w populacjach próg sprawności fizycznej wymaganej dla skutecznego reprodukcji — kryterium staje się łagodniejsze. Wówczas przeciętny sukces reprodukcyjny osobników zużywających mniej materii na budowę swej struktury i mniej energii na utrzymywanie jej funkcjonowania staje się

większy niż osobników o „kosztownej” strukturze. Delikatniejsza budowa ciała zaczyna się upowszechniać, chociaż, ze względu na zróżnicowanie indywidualnych nisz, jej zmienność ma nadal poważne rozmiary.

Wydawać by się mogło, że opisywany trend uległ w ostatnim stuleciu odwróceniu — wystąpił trend sekularny prowadzący konsekwentnie do powiększania rozmiarów ciała. Ogromna większość autorów zajmujących się tym zagadnieniem twierdzi jednak, że jest to zjawisko odbywające się w granicach zmienności adaptabilnej, bez przemian w pulach genów podlegających mu populacji. Przyczyną tego trendu w przyjętym tu schemacie wyjaśniania jest wzrost dostępności materii przyswajanej przez osobniki i zmniejszanie ich wydatku energii. W takiej sytuacji kryterium oszczędności materialno-energetycznej organizmu wyraźnie traci na znaczeniu. Warto jednak zauważyć, że w przebiegu omawianego trendu sekularnego powiększają się równomiernie rozmiary ciała, natomiast jego proporcje nie ulegają zmianom [Bieliński, Charzewski 1977]. Nie zmienia się więc względna masywność kośćca. W przeszłości, nim doszło do rozwinięcia się europejskiego, nowoczesnego systemu technologiczno-organizacyjnego, charakteryzującego się znaczną dostępnością stosunkowo tanich środków utrzymania dla praktycznie wszystkich osobników i małymi przeciętnie wymaganiami co do ich wysiłku fizycznego, rozwój ludzi przebiegał na ogół wprawdzie w granicach tego samego, genetycznie zdeterminowanego zakresu zmienności adaptabilnej (normy reakcji), ale przeciętnie w pobliżu jego dolnej, a nie górnej, jak dziś to się dzieje, granicy.

Interesują nas tutaj właściwe zmiany mikroewolucyjne, a te odbywają się w pulach genów. Ponieważ trend sekularny nie jest związany z takimi zmianami, prawdziwe pozostaje twierdzenie, że gracylizacja jest jednokierunkową przemianą mikroewolucyjną, polegającą na redukcji ilości tkanki kostnej, a prawdopodobnie także mięśniowej. Ściślej mówiąc chodzi tu o zmiany dotyczące genetycznej determinacji ilości i rozmieszczenia tych tkanek. Co najwyżej możemy powiedzieć, że trend ten zakończył się wraz z rozpoczęciem trendu sekularnego, gdy kryterium oszczędności materialno-energetycznej straciło na znaczeniu. Był on wyraźny w warunkach niezbyt dużej dostępności żywności, kiedy mniejsze zapotrzebowanie organizmów na materię i energię stanowiło cechę wyraźnie kompetycyjną przystosowawczą.

Wraz ze zmniejszaniem wymagań wobec sprawności fizycznej, przewagę przystosowawczą uzyskiwały te linie osobników, które miały mniejsze wymagania materialno-energetyczne optymalizujące energetyczny koszt ich reprodukcji. Proces ten trwał nieprzerwanie od neolitu do nowożytności nasilając się lub słabnąc przy istotnych zmianach technologiczno-organizacyjnych. Jego tempo było lokalnie zróżnicowane w zależności od rytmu przemian kulturowych.

BRACHYCEFALIZACJA

Przemiany struktury i proporcji puszeki mózgowej trwają przez cały czas istnienia gatunku *Homo sapiens* i generalnie mają ten sam kierunek: skracanie, poszerzanie, podwyższanie i gracylizacja rzeźby puszeki mózgowej. Jednak najwyraźniejsza i najszybsza zmiana nastąpiła dopiero w ostatnich tysiącleciach. Polega ona na skróceniu i jednoczesnym poszerzeniu puszeki mózgowej. Wskaźnik wyrażający stosunek szerokości puszeki mózgowej do jej długości $\left(\frac{eu - eu}{g - op} \cdot 100\right)$ ma w populacjach europejskich rozkłady o odchyleniu standardowym około trzech jednostek. Na terenie Europy Środkowej w ciągu ostatniego tysiąclecia średnia wartość wskaźnika zmieniła się o około 10 jednostek, a więc o ponad trzy odchylenia standardowe [Bielicki i Welon 1962, Henneberg 1975b, 1976b, Piontek 1976]. Podobnie ma się rzecz w całej Eurazji [Wierciński 1974]. Zmiana ta jest regularna, przebiega wzdłuż krzywej logistycznej i jest najprawdopodobniej wynikiem działania doboru naturalnego, dającego przewagę przystosowawczą osobnikom o głowach bardziej zaokrąglonych, co da się wykazać ilościowo przy analizie różnicowej płodności i wymieralności [Bielicki i Welon 1962, Henneberg 1975b, 1976b]. Jakkolwiek mechanizm przemiany da się opisać zgodnie z twierdzeniami genetyki populacyjnej, a nacisk selekcyjny można wymierzyć ilościowo, pomimo licznych prób wyjaśnienia przyczyna wystąpienia tego trendu pozostała nieznaną. Towarzyszy mu osłabienie zewnętrznej rzeźby puszeki mózgowej i wyraźny, choć niewielki spadek sumarycznej wielkości puszeki mózgowej (moduł: $g - op + eu - eu + ba - b$ — Henneberg i Strzałko, niepubl.). Generalnie jest to więc redukcja strukturalna. Ponieważ jednak fakt ten nie jest tak oczywisty na pierwszy rzut oka, warto poświęcić nieco miejsca jego opisowi. Czaszki form wcześniejszych dadzą się geometrycznie ująć jako czaszki elipsoidalne — wycinki elipsoidy obrotowej z nieregularnościami łuków nadoczodołowych, guzowatości potylicznej i rzeźby zewnętrznej oraz wewnętrznej. Zanikanie tych nieregularności jest elementem wcześniej opisanych procesów zmniejszania aparatu żucia i gracylizacji. Nawet jednak czaszka całkiem współczesnego długogłowca bliska jest w swym kształcie wycinkowi elipsoidy obrotowej. Krótkogłowienie natomiast zbliża kształt puszeki mózgowej do geometrycznej formy czaszki kulistej.

Elementarnym twierdzeniem geometrii jest, że spośród wszystkich brył obrotowych o tej samej objętości kula ma najmniejszą powierzchnię. Przy tej samej więc objętości puszeki mózgowej i grubości kości sklepienia czaszki, mniej tkanki kostnej zużywa się na budowę puszeki ku-

listej, niż elipsoidalnej. Tak właśnie jest w naszym gatunku. Od fazy neandertalskiej praktycznie nie zmienia się pojemność puszeki mózgowej, co najwyżej można domniemywać niewielki jej spadek na podstawie zmniejszania się modułu. Ponadto zmniejsza się ogólna grubość kości sklepienia. Zmniejszenie to pojawia się wcześniej i częściowo wiąże się z gracylizacją; w okresie wyraźnego przebiegu brachycefalizacji zmiana ta nie jest już wyraźna. Redukcja strukturalna, jaką stanowi brachycefalizacja, polega zatem na zmniejszeniu ilości tkanki kostnej budującej puszkę mózgową na skutek zmiany jej geometrii, bez wyraźnej redukcji grubości.

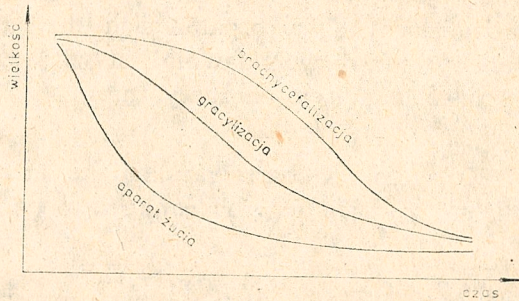
Opisywanej redukcji strukturalnej towarzyszy interesujący proces redukcji informacyjnej — upraszczania budowy*. Próbując opisać geometrycznie zarys sklepienia czaszki w rzucie boczny, w przypadku czaszki długogłowca trzeba podać długość co najmniej pięciu promieni łuków stanowiących poszczególne odcinki zarysu, by otrzymać zadowalające przybliżenie. Natomiast w przypadku czaszki krótkogłowca, takie przybliżenie otrzymuje się za pomocą tylko trzech promieni odpowiednich łuków. Jeszcze wyraźniej właściwość ta występuje w rzucie poziomym. Dla prostoty wyводу weźmy tylko dwa ekstremalne przypadki wyidealizowane: elipsy długogłowca i koła krótkogłowca. Dla przekazania wyczerpującej informacji o elipsie konieczne jest podanie wielkości dwóch jej średnic. Natomiast wystarczającą informacją o okręgu jest długość jednego tylko promienia. Uproszczenie struktury w trakcie brachycefalizacji jest więc wyraźne. Więcej informacji lub inaczej — większa jej różnorodność potrzebna jest do zbudowania czaszki długogłowca, niż czaszki krótkogłowca. Koszt przekazania jednostki informacji genetycznej jest u danego gatunku stały (biosynteza odpowiedniego białka), a więc im prostsza informacja o danej strukturze, tym mniejszy koszt jej zbudowania. Podobne rozważania, chociaż wymagające dłuższych wywodów można by odnieść i do poprzednio omawianych dwóch procesów.

PODSUMOWANIE

Wszystkie trzy opisane zmiany ewolucyjne są w zasadzie przejawami jednego, obszerniejszego procesu — redukcji strukturalnej ciała ludzkiego na skutek zmniejszających się wymagań stawianych mu wraz z rozwojem kultury. W systemie, jaki tworzy populacja ludzka wraz ze swym wyposażeniem technologiczno-organizacyjnym, coraz większa część materii i energii przepływa poza organizmami osobników. Osobnicy minimalizujący koszt energetyczny reprodukcji zyskują przewagę selek-

* Na zjawisko to zwrócił mi uwagę mgr inż. Marek J a x

cyjną. Procesy te tóczą się równolegle, ale w różnym czasie następuje przyspieszenie ich tempa. Najpierw szybko biegnie redukcja aparatu żucia, później gracylizacja, a najpóźniej brachycefalizacja. Ilustruje to, w sposób przybliżony rys. 1.



Rys. 1. Redukcje strukturalne w gatunku *Homo sapiens*

Oczywiście, wszystkie cechy podlegające opisanym trendom są cechami poligenicznymi. Liczne geny uczestniczące w ich determinacji mają zapewne działanie plejotropowe lub podlegają efektom epistatycznym. „Typowy” dobór naturalny, oparty na wyraźnej kompetycji „lepszego” wariantu cechy z „gorszym” w ich bezpośrednich funkcjach (np. odporności na określone choroby lub wytrzymałości mechanicznej), może więc mieć także pewien udział w przebiegu opisywanych trendów. Zasadniczym jednak, jak w przypadku wszystkich innych cech, kryterium przemiany ewolucyjnej jest minimalizacja kosztów reprodukcji. Redukcje strukturalne zatem nie są wcale uwstecznieniem, a wprost przeciwnie, kontynuacją drogi ewolucyjnej człowieka rozpoczętej przez najwcześniejsze hominidy. Prowadziła ona poprzez rozbudowę struktury organizmu, przy wolnym tempie rozwoju przystosowań kulturowych (*Ramapithecinae* — *Australopithecinae* — *H. erectus* — neandertal) do towarzyszącej szybkiemu rozwojowi kulturowych mechanizmów przystosowawczych redukcji struktury (meandertal — człowiek współczesny). W toku całej tej drogi ewolucyjnej spadał energetyczny koszt reprodukcji. Ponieważ coraz więcej przepływającej przez systemy, jakie tworzą populacje ludzkie, i wykorzystywanej przez nie materii i energii omija wnętrza organizmów zasilając bezpośrednio układy technologiczno-organizacyjne, spada bezpośrednia konsumpcja materii i energii przez organizmy członków populacji. Prawdopodobnie spadałaby dalej, gdyby nie spowodowany ostatnim, od mniej więcej stulecia dopiero trwającym, etapem rozwoju przystosowań kulturowych, bardzo znaczny spadek sposobności do selekcji [Henneberg 1980]. Jego rezultatem jest zanik znacznej części możliwości działania doboru, pociągający za sobą stabilizację przeciętnych wartości cech i wzrost ich zmienności. Wiele energii i materii potrzebnej na rozwój dziś żyjących ludzi podlega utracie, gdyż nie ma funkcjonalno-strukturalnego uzasadnienia dla jej użytkowania.

Wprowadza się wręcz „sztuczne” sposoby jej użytkowania — *jogging*, ćwiczenia fizyczne, sport masowy itp. Są i będą one konieczne, gdyż dobór nie może w obecnych warunkach szybko zmieniać cech organizmów dostosowując je do aktualnych wymagań środowiskowych. Takie cechy, jakie mamy obecnie wymagają zużytkowania nadmiarowej energii gromadzącej się w organizmach strukturalnie przystosowanych do warunków panujących dawniej, stawiających ciałom ludzi większe wymagania mechaniczno-energetyczne.

Kolegom z Gębarzewa składam serdeczne podziękowania za wyrozumiałość i stworzenie warunków umożliwiających powstanie tej pracy.

PIŚMIENNICTWO

- Acsádi G., J. Nemeskéri, 1970, *History of Human Life Span and Mortality*, Akademiai Kiado, Budapeszt.
- Ayala F. J., 1975, *Scientific hypotheses, natural selection and the neutrality theory of protein evolution*, [w:] *The Role of Natural Selection in Human Evolution* (red. F. M. Salzano), North Holland, New York—Amsterdam.
- Bielicki T., Z. Welon, 1962, *Działanie doboru naturalnego na kształt głowy*, *Mat. i Prace Antrop.*, 59, 39.
- Bielicki T., J. Charzewski, 1977, *Sex differences in magnitude of statural gains of offspring over parents*. *Hum. Biol.*, 49, 265.
- Brace C. L., 1964, *The probable mutation effect*, *American Naturalist*, 98, 453.
- Brace C. L., R. J. Hinton, 1981, *Oceanic tooth-size variation as a reflection of biological and cultural mixing*, *Current Anthropology*, 22, 549.
- Campbell B. G., 1974, *Human Evolution*, Aldine, Chicago.
- Campbell B. G., 1972, *Sexual selection and the descent of man*, Aldine, Chicago.
- Cavalli-Sforza L. L., W. F. Bodmer, 1971, *The Genetics of Human Populations*, Freeman and Comp., San Francisco.
- Farb P., 1978, *Humankind*, Houghton Mifflin Comp., Boston.
- Fisher R. A., 1930, *The Genetical Theory of Natural Selection*, Oxford University Press, Oxford.
- Henneberg M., 1975a, *Notes on the reproduction possibilities of human pre-historical populations*, *Przegl. Antrop.*, 41, 75.
- Henneberg M., 1975b, *Delovanje prirodnog odabiranja u procesu brahikefalizacije u Poljskoj*, *Glasnik Antropološkog Društva Jugoslavije*, 12, 43.
- Henneberg M., 1976a, *Reproductive possibilities and estimations of the biological dynamics of Earlier human populations*, *Journ. of Human Evolution*, 5, 41.
- Henneberg M., 1976b, *The influence of natural selection on brachycephalization in Poland*, *Studies in Physical Anthrop.*, 2, 3.
- Henneberg M., 1980, *Intensywność działania doboru naturalnego przez różnicową płodność w populacjach ludzkich — ocena ilościowa*, *Przegl. Antrop.*, 46, 21.
- Henneberg M., 1980, *Comment on G. S. Krantz's „Sapientization and Speech”*, *Current Anthropology* 21, 781.
- Henneberg M., J. Ostojca-Zagórski, 1977, *Próba modelowej rekonstruk-*

- cji gospodarki mieszkańców halszackich grodów typu biskupińskiego*, Kw. Hist. Kult. Mater., 3/77, 319.
- Henneberg M., J. Piontek, 1975, *Biological state index of human groups*, Przgl. Antrop., 41, 191.
- Henneberg M., J. Strzałko, 1979, *Trwałość systemów żywych: pochodzenie i rola kultury*, Poznańskie Studia z Filozofii Nauki, z. 4, 215.
- Jacquard A., 1974, *The Genetic Structure of Populations*, Springer, Berlin.
- Krantz G. S., 1980, *Sapientization and speech*, Current Anthropology 21, 773.
- Kriesel G., 1981, *Zróźnicowanie uzębienia policzkowego wczesnośredniowiecznej ludności Gruczna w grupach płci i wieku*, Przgl. Antrop., 47, 31.
- Łastowski K., 1976, *Konstrukcja praw idealizacyjnych w biologii*, Poznańskie Studia z Filozofii Nauki, 1, 53.
- Nowak L., 1977, *Wstęp do idealizacyjnej teorii nauki*, PWN, Warszawa.
- Piontek J., 1976, *Efekty działania doboru naturalnego na cechy głowy w populacjach lokalnych [w:] Badania populacji ludzkich na materiałach współczesnych i historycznych*, UAM, Poznań.
- Rocznik Demograficzny*, 1974, GUS, Warszawa.
- Roginskij J. J., 1966, *Palestinskie i blizkie im formy gominid. Iskopaemye gominidy i proischozdenije čeloveka*, Trudy Inst. Etnografii AN SSSR, 92.
- Strzałko J., M. Henneberg, J. Piontek, 1980, *Populacje ludzkie jako systemy biologiczne*, PWN, Warszawa.
- Wierciński A., 1974, *Brachycephalization. Definition and statistical facts*, Bevölkerungsbologie, Fisher, Stuttgart, 503.

ul. Polna 31 m. 5a
60-535 Poznań

STRUCTURAL REDUCTIONS IN HOMO SAPIENS MICROEVOLUTION: JAWS, GRACILIZATION, BRACHYCEPHALIZATION

by MACIEJ HENNEBERG

The author discusses evolutionary significance of structural reductions on the background of the competitive mechanism of natural selection constituting the core of darwinian theory. The classical explanation of evolutionary change based on the mechanism of prevalence of a "favourable" (in relation to actual environmental conditions) trait over the unfavourable one seems to be incapable of explaining certain changes occurring in the recent evolution of man. Under conditions of well developed cultural means of adaptation fitness-increasing significance of reduced masticatory apparatus, less robust skeleton or more rounded head is unclear. Morphological form of human body seems to be rather "neutral" with respect to fitness. However assumption of neutrality of any trait seems to be unfounded from theoretical viewpoint since the organism is an integrated unit and organisms form a higher-degree integrated biological unit — a population and functions of every part of an organism and all organisms in a population are interrelated between themselves and related to an environment. Therefore if one is unable to point to a direct link between a character and its function he would not assume neutrality of the character but should accept its indirect relation to some function.

The most general statement concerning evolutionary significance of every trait is that increase in fitness is obtained by reduction of energetic cost of reproduction. This reduction may be obtained either by minimizing cost of pro-

duction and rearing of offspring or by reducing matter and energy input for development and maintenance of organisms already produced. Since development of human most powerful adaptive mechanism — culture has reduced direct energetic requirements of human organisms it may be hypothesized that during recent stages of evolution (*H. sapiens neanderthalensis* and up) reduction of body mass has been favoured by natural selection. Modern occurrence of secular trend does not contradict this hypothesis since it is an ecosensitive phenomenon occurring without changes in gene pools.