

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO-MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

RAZVITAK BIPEDALIZMA U AUSTRALOPITEKA

THE EVOLUTION OF BIPEDALISM IN AUSTRALOPITHECINES

SEMINARSKI RAD

Ivan Čoli

Preddiplomski studij Biologije

(Undergraduate Study of Biology)

Mentor: doc. dr. sc. Goran Kovačević

Zagreb, 2012. godina

SADRŽAJ

1. UVOD.....	2
2. BIPEDALIZAM.....	3
2.1. Teorije razvoja bipedalnog hoda	4
2.2. Prednosti i nedostaci bipedalnog hoda.....	5
3. ANATOMSKE PRILAGODBE BIPEDALIZMU.....	6
4. DOKAZI BIPEDALNOG HODA KOD AUSTRALOPITECINA	9
4.1. Gracilni australopitecini	10
4.1.1. <i>Australopithecus anamensis</i>	10
4.1.2. <i>Australopithecus afarensis</i>	11
4.2. Robustni australopitecini	13
4.3. <i>Australopithecus africanus</i>	13
4.4. <i>Australopithecus garhi</i>	14
4.5. <i>Australopithecus sediba</i>	14
5. ZAKLJUČAK.....	15
6. LITERATURA	16
7. SAŽETAK.....	17
8. SUMMARY	18

1. UVOD

Od svih osobina koje opisuju ljude, jedna od glavnih i najstarijih koja se koristi u interpretaciji razvitka prema današnjem životu je bipedalizam. Bipedalizam je prva prepoznatljiva osobina u fosilnim dokazima hominizacije koja nas evolucijski dijeli od naših predaka. Sve odlike koje se u literaturi često navode kao glavne razlike, kako od naših najbližih rođaka, afričkih dvonožnih majmuna (*Pan* i *Gorilla*), tako i od ostalih primata (posebice veliki mozak, izrada i uporaba oružja, promjene u morfologiji zuba i smanjenje veličine nokata i sl.) događaju se kasnije, nakon što je dvonožno kretanje već sasvim razvijeno i predstavlja osnovni način kretanja unutar razvojne linije hominida (JANKOVIĆ 2005). Budući da je upravo bipedalizam prva osobina koja nas evolucijski odvaja od naših predaka, proučavanje anatomskih promjena koje su pratile razvitak bipedalizma može nam pomoći i u shvaćanju same evolucije životinja. Iako bipedalizam nije svojstven samo za životinje već i za neke dvonožne majmune, kao što su šimpanze, ono što nas čini jedinstvenima jest to što se uvijek konstantno kreću bipedarno dok se dvonožni majmuni povremeno kreću u bipedarnom hodom.

U ovom seminaru se bavim razvojem bipedalnog hoda kod australopitecina, koji su ključna poveznica u evolucijskom nizu od naših predaka do roda *Homo* pa tako i prema današnjim ljudima (*Homo sapiens sapiens*), anatomskim promjenama koje su pratile razvoj od kvadripedalnog do bipedalnog oblika kretanja, okolišnim uvjetima koji su vladali za vrijeme razvoja bipedalizma, teorijama evolucije bipedalizma kao i prednostima i nedostacima koje bipedarnost ima naspram drugih oblika kretanja.

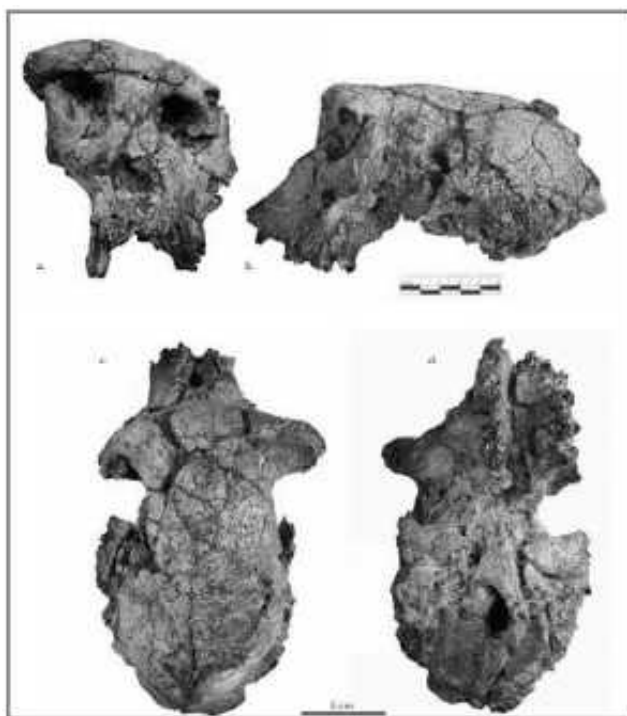
2. BIPEDALIZAM

Kad se bavimo problematikom razvoja bipedalizma, jedno od glavnih pitanja koje si postavljamo jest gdje se prvi puta javlja bipedalizam. Budući da je većina fosilnih nalaza australopitecina (koji se smatraju prvim pravim bipedalnim homininima) s područja Afrike, lako se dolazi do zaključka da se bipedalni hod prvi put javlja u Africi.

Iako se australopitecini smatraju prvim pravim bipedalnim homininima, prema današnjim saznanjima može se zaključiti da je potek razvoja bipedalnoga hoda potekao prije pojave prvih australopitecina. Naime 2001. godine Michel Brunet je na području Djurab pustinje u Sudanu otkrio fosilne ostatke vrste *Sahelanthropus tchadensis* (Slika 1.) koji se smatra prvim homininom. Biostenografijom je utvrđeno da je *Sahelanthropus* živio prije 6-7 milijuna godina. Do sada nisu nađene druge kosti osim kostiju lubanje, no struktura baze lubanje, to nije foramen magnum, koji je pomaknut više prema sredini lubanje, upućuje na to da je *Sahelanthropus* bio parcijalno bipedalan (SCHRENK, SANDROCK i KULLMER 2004).

Nakon njega javlja se vrsta *Orrorin tugenensis* koja je poznata iz više fragmentnih ostataka nađeni na području Kenije. Procijenjeno je da su stari oko 6 milijuna godina. Nađeni su dijelovi zubala te kostiju ruku i nogu. Nađeni ostatci kostiju upućuju na to da je ova vrsta također bila bipedalna. Naime, femur po svojem obliku više liči na onaj u čovjeka, nego na onaj u majmuna (RELETHFORD 2010.).

Nakon roda *Orrorin* se javlja rod *Ardipithecus*. Do danas su na području Etiopije nađeni fragmentni ostatci dviju vrsta ovoga roda, a to su *Ardipithecus ramidus* (stari 4,4 milijuna godina) te nešto primitivnija vrsta *Ardipithecus ramidus-kadabba* (čiji su fosilni ostatci stari 5,2-5,8 milijuna godina). Većina ostataka ovih dviju vrsta su ostatci zubala koji pokazuju niz sličnosti sa zubalom majmuna, kao što su veći okcipitalni kondili i tanak sloj cakline na kutnjacima. No njihovo zubalo pokazuje i osobine slične zubalu ranih hominina. Također su nađeni i fragmentirani ostatci lubanje koji upućuju na to da je ta vrsta bila bipedalna, na to upućuje oblik foramena magnuma (SCHRENK, SANDROCK i KULLMER 2004).



Slika 1. Fosilni ostatci lubanje vrste *Sahelanthropus tchadensis*
(Izvor: RELETHFORD 2010)

2.1. Teorije razvoja bipedalnog hoda

Tijekom godina su se razvile razne teorije o razvoju bipedalnoga hoda. Većina teorija uzima u obzir prilagodbu na okoliš i širenje savane. Novija fosilna otkrića su pokazala da se bipedalizam javlja u staništima koja su bila kombinacija šumskog i otvorenijeg okoliša, koja se javljaju zbog klimatskih promjena koje su nastupile za vrijeme razvoja hominida (HUNT 1994).

Jedna od trenutno najprihvaćenijih teorija je "knuckle-walking" teorija. Teorija predlaže da su gorile i šimpanze zadržali način kretanja zadnjeg zajedničkog pretka ovih vrsta i hominida. Pod "knuckle-walking" se podrazumijeva četveronožno kretanje sa poluspravnim gornjim dijelom tijela koje se oslanja na vanjski dio šake, prvenstveno na distalni i intermedijalni red prstiju lanaka drugog do petoga prsta šake (JANKOVIĆ 2005, RICHMOND i sur 2001).

Prema "East side story", klimatske promjene, koje su nastale kao posljedica stvaranja Velike rasjedne doline Afrike, dovelo su do stvaranja suše klime i stvaranja savana, što je bio okidač za razvoj bipedalnog hoda. Prema ovoj teoriji prostor koji se nalazi istočno od Velike rasjedne doline je mjesto gdje počinje razvoj hominida, dok se zapadno od nje razvijaju naši evolucijski najbliži rođaci - ovjekoliki majmuni.

”Seed-eating” je teorija prema kojoj bipedalni na in kretanja osloba a ruke za aktivnosti poput sakupljanja sjemenki ili za sakupljanje plodova s grana drve a.

Uz ove tri teorije (”knuckle-walking”, ”East side story”, ”seed-eating”), koje su najviše korištene i najprihva enije, postoji i niz drugih teorija o tome što je potaknulo razvoj bipedalnog hoda. Tako Lovejoy (1981) povezuje razvoj bipedalnog hoda s razvojem monogamnih zajednica. Naime, u bipedalnom hodu se osloba aju ruke za nošenje ve e koli ine hrane koje bi mužjak mogao donositi u svoj obiteljski logor. Wheeler (1991) smatra da je bipedavno kretanje po afri kim savanama bilo pogodnije od etveronožnoga jer se smanjila površina izložena insolaciji, što je predstavljalo termoregulacijsku adaptaciju na novonastale klimatske uvjete (JANKOVI 2005, HUNT 1994, GEBO 1996).

Iako se sa sigurnoš u ne može re i koja je od ovih teorije ispravna, ono što možemo bez sumnje ustvrditi jest da se bipedalni hod razvio kao prilagodba na promjene okoliša i klime s kojima su se susretali tadašnji hominidi. Te da je do razvoja bipedalizma došlo kombinacijom više razli tih pretpostavljenih teorija o razvitku bipedalizma.

2.2. Prednosti i nedostaci bipedalnog hoda

U evoluciji, ve ina adaptivnih promjena nosi svoje pozitivne i negativne posljedice. Pa tako i kod razvoja bipedalnog hoda imamo više pozitivnih i negativnih aspekata koji proizlaze iz toga.

Pri prijelazu na bipedalni oblik kretanja osloba aju se ruke što omogu uje prijenos ve e koli ine hrane, prijenos mladun adi te izradu i uporabu razli itoga oru a. Uspravan stav omogu uje pogled na ve u udaljenost te smanjuje površinu tijela za insolaciju što olakšava termoregulaciju. Prednost bipedalnog hoda naspram kvadripedalnog je i bolja energetska u inkovitost pri kretanju što omogu uje i prevaljivanje ve ih udaljenosti (TUTTEL 2008).

No, isto tako bipedalizam ima i svoje negativne strane. Uspravan stav omogu uje bolji pogled na okoliš, no isto tako pove ava i uo lživost za predatore. Hodanje kao i stajanje na dvije noge dok istovremeno podižemo teške predmete uzrokuje ozljede le a. Isto tako bipedalni hod je veliki teret za cirkulacijski sustav koji mora tjerati krv prema gore, iz stopala prema srcu. Promjene u gra i zdjelice su otežale porod mladun adi. Pri dvonožnom hodu kad do e do ozljede jedne noge onemogu eno je kretanje, dok se kod kvadripedalnog hoda može osloniti na tri neozlje ene noge za kretanje.

3. ANATOMSKE PRILAGODBE BIPEDALIZMU

Anatomske promjene koje susrećemo kod australopitecina uglavnom su prijelazni oblici od ovjekolikih majmuna do današnjeg ovjeka. Pa je tako najlakši način kako možemo objasniti ove promjene usporediti anatomiju u ovjekolikih majmuna koji su kvadripedalni i ovjeka koji je bipedalan.

Kako bismo mogli u potpunosti shvatiti proces razvoja bipedalnog oblika hoda, važno je razumjeti koje su se promjene morale dogoditi u anatomiji lokomotornog sustava ljudi da bi ovaj način kretanja uopće mogao funkcionirati. Pomicanje leđne moždine u lubanju, pomicanje foramena magnuma prema bazi lubanje, neki su od dokaza za bipedalan način života. No izraženije promjene koje su prethodile bipedalnoj lokomociji su pomicanje centra ravnoteže, promjena građe kukovlja uključujući i ulazak femura u kuk, promjena građe zdjelice, te promjena građe udova prije svega stopala (Slika 2.).

Jedna od temeljnih promjena koja se morala dogoditi kako bi došlo do uspravnog položaja tijela je pomicanje centra ravnoteže pod stopalima. Dok se kod četverožnih životinja centar ravnoteže nalazi između stražnjih i prednjih udova, kod ljudi se centar ravnoteže nalazi otprilike u regiji ispred drugog križnog kralješka, a uspravan stav se održava putem iliofemoralnog ligamenta. Ovaj ligament najvažniji je i najvršnija sveza u zglobu kuka. Nalazi se na prednjoj strani zgloba i povezuje bedrenu kost i zdjelicu. Stabilizaciju koljena pri uspravnom hodu vrše ukrižene sveze (ligament cruciatum anterior i posterior). Ova sveza sprječava klizanje bedrene s vrha goljenične kosti, odnosno uvršuje koljeno i zadržava tijelo od pada prema naprijed (JANKOVIĆ 2005).

Prema Delosionu (1996), rotacija tjelesne osi, tijekom prelaska na bipedalni hod, je nužno uzrokovala promjene u strukturi zdjelice. Zdjelica je prstenolika koštana struktura koja se sastoji od dva lateralna dijela, koji su izraženiji frontalno i od posteriornog dijela krstačne kosti koja je građena od više sraslih kralježaka. Svaki lateralni dio, kolokvijalno poznati kao kukovi, su nastali sraštavanjem triju kosti: os ilium, os ischium i os pubis. Razlika u građi kukovlja današnjih impanzi i ljudi je povezana s funkcijom stidne kosti te mišićne mase potrebne kako bi se izvodili različiti načini kretanja (CELO-CONDE 2007). Najvažnija razlika u građi kukovlja između današnjih ljudi i impanza je u gornjem dijelu kuka, točnije u krstačnoj kosti. Krstačna kost impanzi je znatno dulja od one koju imaju današnji ljudi (Slika 2.). Širenje i skraćivanje krstačne kosti tijekom evolucije bipedalnog hoda posljedica je ugradnje mišićne mase u kukovlje te održavanja ravnoteže tijekom uspravnog hoda.

Funkcija zdjelice nije isključivo lokomotivna, nego njezina građa mora osigurati potpuni razvoj fetusa kao i porod. Širenje krsta ne kosti radi bipedalnog hoda kod ženki dovodi do suženja kanala kroz koji se događa porod. No, priroda je ublažila posljedice širenja zdjelice tako što su kosti glave u rano doba razvoja vrlo mekane. Isto tako postoji i razlika u građi i zdjelice kod mužjaka i kod ženki, zdjelica u ženki je manje zategnuta radi bipedalnog načina hoda.

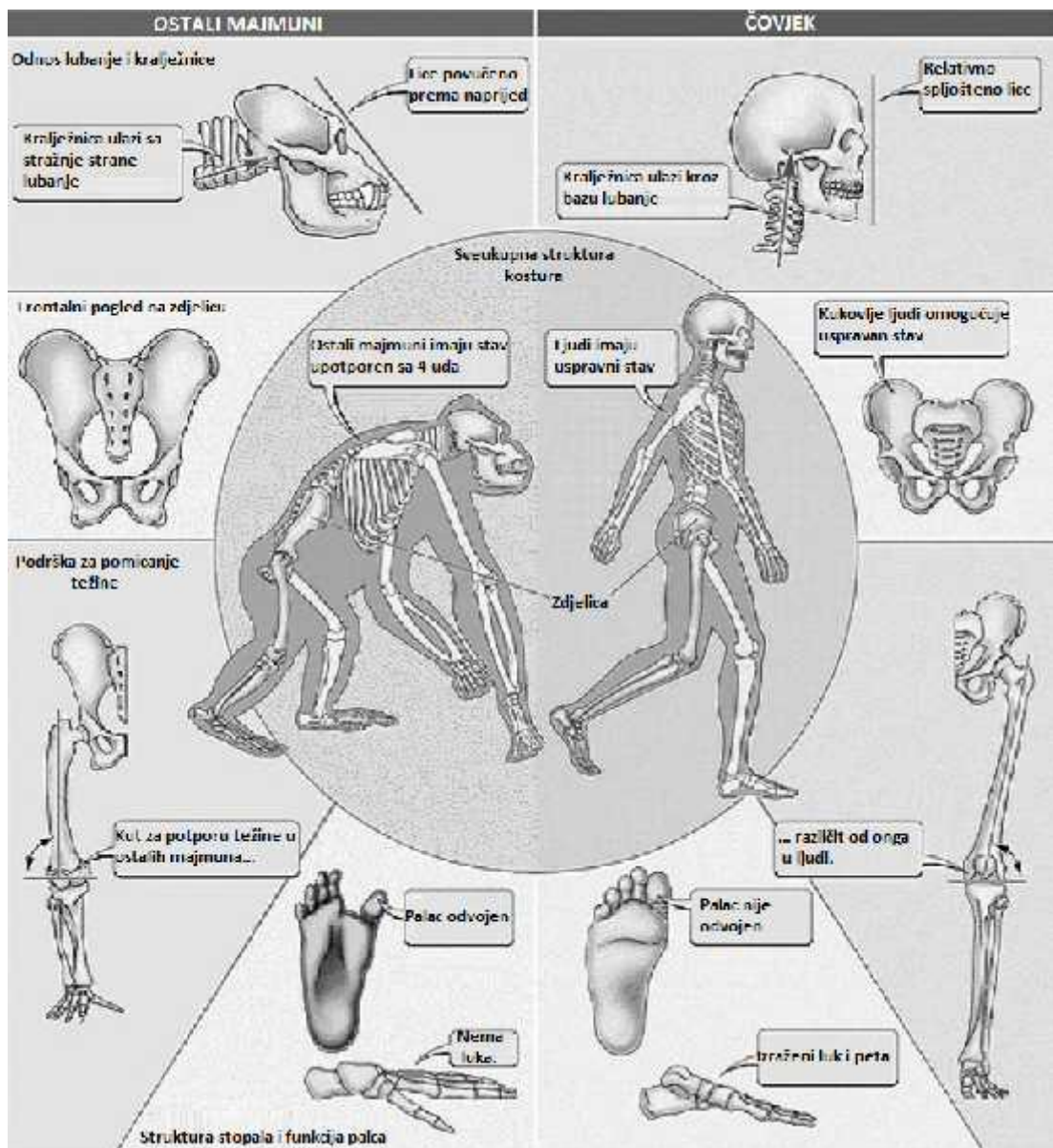
Uz promjene arhitekture zdjelice, dvonožno kretanje zahtijeva i promjenu u anatomiji nekih drugih dijelova tijela. Ljudska kralježnica odlikuje se izgledom dvostrukog slova S, što je rezultat slabinske lordoze i kifoze toraksa, nastalih zbog pomicanja centra ravnoteže nad spojnicu krsta i bočnu kosti radi održavanja uspravnog stava. Iz istog razloga je foramen magnum (zatiljni otvor) smješten na bazi lubanje, puno anteriornije nego kod ovjekolikih majmuna te pri uspravnom stavu lubanja balansira na vrhu kralježnice (Slika 2.) (JANKOVIĆ 2005). Promjene u bedrenoj kosti uključuju izduženje vrata te pomicanje hvatišta *musculus gluteus maximus* na stražnji dio tijela kosti. Kut bedrene kosti ljudi dovodi koljena pod zdjelicu, što olakšava održavanje ravnoteže pri bipedalnom hodu (AIELLO-DEAN 1990).

Građa udova također može pružiti informacije o bipedalnom i kvadripedalnom načinu kretanja. Morfologija gornjih udova može otkriti dali su bili korišteni za kretanje ili ne. Istraživanja ljudskih ruku su pokazala da me u svim primatima samo hominini posjeduju "pravu šaku" kakvu mi danas poznajemo. No donji udovi nam pružaju najbolje dokaze za bipedalni hod (CELO-CONDE 2007).

Jedna od najvažnijih promjena događa se na anatomiji stopala. Stopalo današnjih ljudi odlikuje se s dvostrukim lukom- uzdužnim i poprečnim. Bez ovog dvostrukog luka, koji se kao amortizer suprostavlja stresovima, pri hodu kretanje na dvije noge predstavljalo bi veliki problem, pogotovo na duže udaljenosti. Petna kost je kod današnjih ljudi veća dimenzija, nego li ona kod današnjih primata, a palac je robustan i nalazi se u liniji s ostalim prstima stopala (Slika 2.). To je ujedno i najveća razlika u građi stopala ljudi i ostalih primata, a kao posljedica je imalo i gubitak naše mogućnosti hvatanja predmeta stopalom.

Za pokretanje donjih udova najvažniji su mišići i nadkoljenice. *Musculus gluteus maximus*, *medius* i *minimus* tri su mišića koja imaju važnu ulogu u razvoju bipedalizma. Polazište ovog mišića je na stražnjem rubu krila bočne kosti, a hvatište duž gotovo cijele stražnje površine tijela bedrene kosti. Ovaj mišić vrši ekstenziju i rotaciju bedra prema van, te u vrhu zdjelice potiskuju i je prema naprijed. *Musculus gluteus medius* i *minimus* smješteni su dublje od *musculus gluteus maximus* i polaze od vanjske strane ruba bočne kosti, a hvataju se na veliki obrtač. Oba mišića vrše abdukciju bedra i nadkoljenice te rotaciju bedra prema van. Za

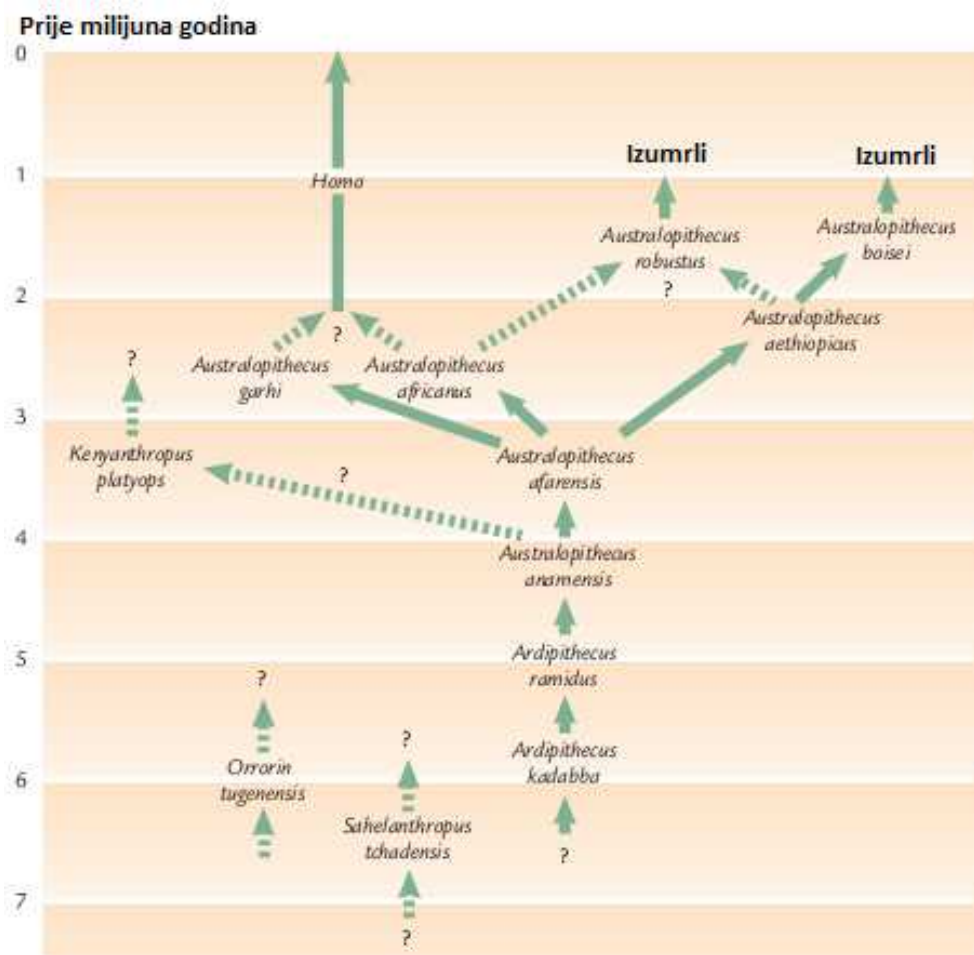
razvoj bipedalizma od velikog je značaja uloga ovih mišića u izvršavanju i uspravljanju zdjelice. Na dalje, *musculus quadriceps* i *musculus sartorius* čine prednju skupinu mišića nadkoljenice te vrše antefleksiju i fleksiju, odnosno ekstenziju koljenskog zgloba (ispravljaju nogu). Stražnja skupina mišića nadkoljenice sastoji se, poput prednje, od više mišića. To su *musculus biceps femoris*, *musculus semitendinosus* i *musculus semimembranosus*. *Musculus biceps femoris* vrši fleksiju bedra i lateralno rotira nogu. *Musculus semitendinosus* i *musculus semimembranosus* imaju glavnu ulogu u ekstenziji bedra, te vrše fleksiju koljena i medijalnu rotaciju noge. Zajedno mišići i nadkoljenice imaju odlučujuću ulogu u pojedinoj fazi hoda, odnosno ekstenziji bedra.



Slika 2. Prikaz anatomskih promjena od kvadripedalnog kretanja k bipedalnog kretanja (Prilagođeno prema: CELO-CONDE 2007)

4. DOKAZI BIPEDALNOG HODA KOD AUSTRALOPITECINA

Australopitecini se smatraju prvim pravim homininima. Prvi put se javljaju prije 4,2 milijuna godina, a susređemo ih sve do prije 1,4 milijun godina (Slika 3.). Postoje različite vrste australopitecina podijeljenih na gracilne i robustne vrste, te postoje još neke vrste koje nisu svrstane u ove dvije skupine. U gracilne oblike ubrajamo *Australopithecus anamensis* te *Australopithecus afarensis*, u robustne oblike ubrajamo *Australopithecus aethiopicus*, *Australopithecus robustus* te *Australopithecus boisei*, dok su *Kenyanthropus platyops*, *Australopithecus africanus*, *Australopithecus garhi* i *Australopithecus sediba* nesvrstani s obzirom na ove dvije kategorije.

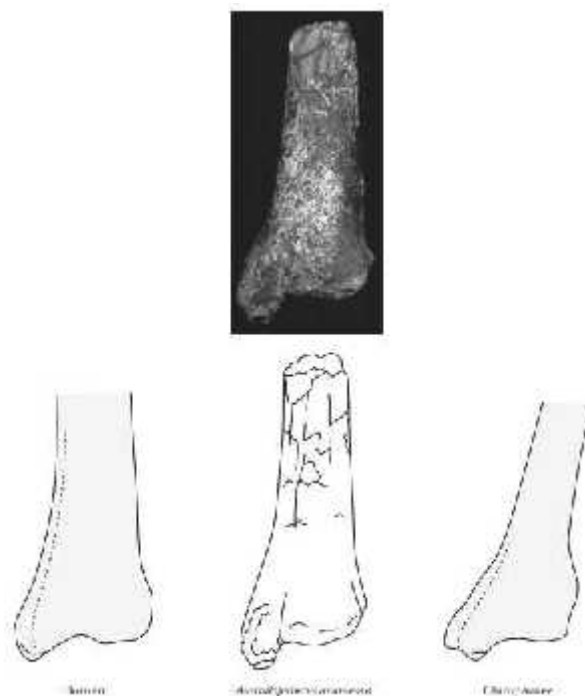


Slika 3. Vremenski i srodstveni prikaz različitih vrsta australopitecina (Prilagođeno prema: RELETFORD 2010)

4.1. Gracilni australopitecini

4.1.1. *Australopithecus anamensis*

Fosilni ostatci vrste *Australopithecus anamensis* datiraju iz razdoblja od prije 4,2 milijuna godina do 3,9 milijuna godina, nađeni su na području Kenije i Etiopije te isto u Africi. Ime ove vrste potječe od njihovog prvog nalazišta, naime prvi fosilni ostatci ove vrste nađeni su uz jezero Turkana u Keniji, a naziv *anamensis* potječe od domorodačke riječi za jezero – "anam". Fosilni ostatci su fragmentarni ostatci zubala te kostiju ruku i nogu koji upućuju na to da su bili bipedalni. Bipedalizam ove vrste potvrđuje se iz nalaza tibije ove vrste koja podsjeća na onu u čovjeka, u osnovi ima jednaku zakrivljenost kao i tibija čovjeka (Slika 4.), te po građi i kostiju ruku. Iako *Australopithecus anamensis* pokazuje mnoge karakteristike današnjih ljudi isto tako i ima neke karakteristike majmuna. Glavna karakteristika koja podsjeća na majmune je struktura zubala. Onjaci su veliki te su stražnji zubi u paralelnim redovima što je različito od parabolične građe zubala u čovjeka. Upravo ova mješavina karakteristika hominina i majmuna čini vrstu *A. anamensis* idealnim prijelaznim oblikom između oblika *Ardipithecus* i primitivnih hominina kao što su *Orrorin tugenensis* i *Sahelanthropus tchadensis* (RELETFORD 2010, CONROY 1997)



Slika 4. Usporedba građe tibije kod čovjeka (lijevo), vrste *Australopithecus anamensis* (sredina) iimpanze (desno)

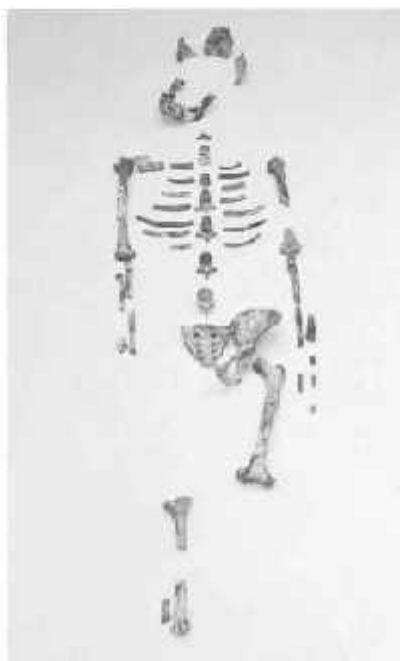
(Izvor: RELETFORD 2010)

4.1.2. *Australopithecus afarensis*

Australopithecus afarensis je do danas jedan od najbolje istraženih fosilnih ostataka hominina. Živio je u razdoblju od prije 3,7 milijuna godina do prije 3 milijuna godina što je dokazano fosilnim ostacima. Prve fosilne ostatke ove vrste našao je Donald Johanson 1970-ih godina na području Etiopije, a također su naeni i fosilni fragmentirani ostatci ove vrste na području Tanzanije od strane Mary Leakey. Naziv *afarensis* dolazi od područja Afar u Etiopiji gdje je prvi puta pronađena. *Australopithecus afarensis* je manje primitivan nego rani hominini, ali je i dalje primitivniji od kasnijih hominina, što je iz evolucijskih pogleda razumljivo (RELETFORD 2010). U njihovoj lubanji se nalazi mali mozak te imaju ispupčeno lice (primitivna karakteristika po kojoj su slični majmunima) kao i nekolicinu primitivnih karakteristika na njihovim leđima te donjim dijelovima trupa. *Australopithecus afarensis* je bipedalna vrsta što se može vidjeti iz fosilnih ostataka kao što su ostatci kralježnice te fosilni ostatci otiska stopala s područja Tanzanije u Laetoliju za koje se procjenjuje da su stari oko 3,7 milijuna godina (Slika 5.). Otkriće u Laetoliju je otklonilo sve sumnje o tome da li je ova vrsta bila bipedalna. Naime, radi se o otiscima stopala tri bipedalne jedinke dvije odrasle i jedne juvenilne. Jedan od glavnih dokaza za bipedalnost vrste *Australopithecus afarensis* je i djelomični kostur ove vrste koji je nama bolje poznat pod nadimkom "Lucy", naime radi se o parcijalnom kosturu odrasle ženke *Australopithecus afarensis* (Slika 6.). Kasnije je na osnovi kostiju utvrđeno da je bila visoka svega 105 cm i teška oko 27 kg. Kostičke zdjelice kao i kosti donjih udova jasno ukazuju na to da je bila bipedalna. Iako postoje jasni dokazi da su bili bipedalni, još uvijek je nejasano koji oblik bipedalnog hoda je to bio. Zsigurno se razlikovao od današnjeg hoda ljudi koji su obilježeni bipedalnošću, što znači da se samo na taj način vrši lokomocija. Tako je kod juvenilnih oblika vrste *Australopithecus afarensis* nađeno nekolicina osobina majmuna, koji mogu biti atavizmi od njihovih predaka ili upućivati na to da su se povremeno kretali na četiri noge, što govori da nisu bili obilježeni bipedalnošću kao ljudi (RELETFORD 2010, CONROY 1997).



Slika 5. Fossilni ostatci otisaka stopala na nalazištu
Laetolija (Izvor: RELETFORD 2010)



Slika 6. Fragmentni ostatci vrste *Australopithecus afarensis*
poznatijeg kao "Lucy" (Izvor: RELETFORD 2010)

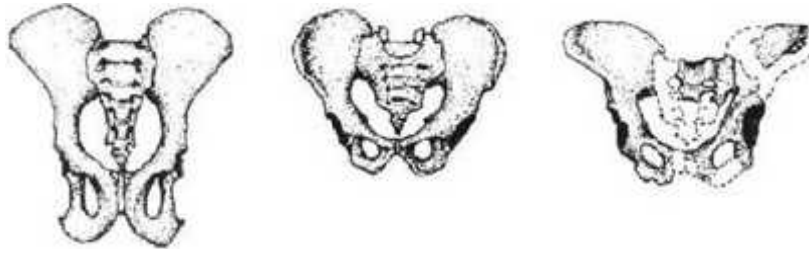
4.2. Robustni australopitecini

Tri vrste australopitecina se često nazivaju robustnim zbog njihove građe, a tu se poglavito misli na jake i velike stražnje zube te robustno lice. U njih se ubrajaju: *A. aethiopicus*, *A. robustus*, te *A. boisei*. Australopiteci koje podrazumijevamo pod robustnim živjeli su u razdoblju od prije 2,5 milijuna godina do prije 1,4 milijuna godina nakon čega je došlo do njihovog izumiranja. Kako su se odvojili od nespecializiranih oblika australopitecina nemogu se smatrati našim precima, nego prije bližim "srodnicima". Zbog te činjenice neki antropolozi zastupaju mišljenje da bi ih se trebalo svrstati u zasebni rod hominina – *Paranthropus*. Imaju niz primitivnih odlika koje ih povezuju s *A. afarensis*, što prije svega podrazumijeva građu baze lubanje sa pomaknutim foramenom magnumom prema sredini radi lakšeg održavanja ravnoteže pri bipedalnom kretanju. Zubalo im je bilo prilagođeno za žvakanje tvrde hrane na što upućuje veličina njihovih premolara i molara koji su četiri puta veći od onih u današnjih ljudi, jer su se hranili orašastim plodovima. Također su imali vrlo male prednje zube što ih također razlikuje od današnjih ljudi. Nasuprot tome, ono što imaju zajedničko s današnjim ljudima jesu obojaci koji ne strše prema van, nije prisutan dijasteman te su njihovi donji premolari imali dva šiljka (MACLACHTY 1996, RELETHFORD 2010, CONROY 1997).

4.3. *Australopithecus africanus*

Prvi fosilni ostatci vrste *Australopithecus africanus* nađeni su na području Južnoafričke Republike. Procjenjuje se da je ova vrsta živjela u razdoblju od prije 3,3 milijuna godina do 2,4 milijuna godina. Lice im nije bilo robustno kao kod robustnih australopitecina. Kad bi se usporedilo zubalo robustnih oblika sa zubalom ove vrste, uočilo bi se da njihovi prednji zubi nisu toliko manji od stražnjih, no da su i dalje veći od onih koje imaju današnjih ljudi. Smatra se da *Australopithecus africanus* porijeklom potječe od vrste *A. afarensis* te ga neki antropolozi smatraju mogućim pretkom roda *Homo* (CELO-CONDE 2007).

Prvi otkriveni fosilni ostatci zdjelice pripadaju upravo vrsti *Australopithecus africanus*, a njihova starost je procijenjena na 3 milijuna godina. Struktura zdjelice upućuje na to da su bili bipedalni, te se smatra me u oblikom izmeću zdjelice impanzi i današnjih ljudi (Slika 7.), no više podsjeća na onu današnjih ljudi.



Slika 7. Usporedba gra e kukovlja u impanze (ljevo),
ovjeka (sredina) i vrste *A. africanus* (desno)
(Izvor: CELO-CONDE 2007)

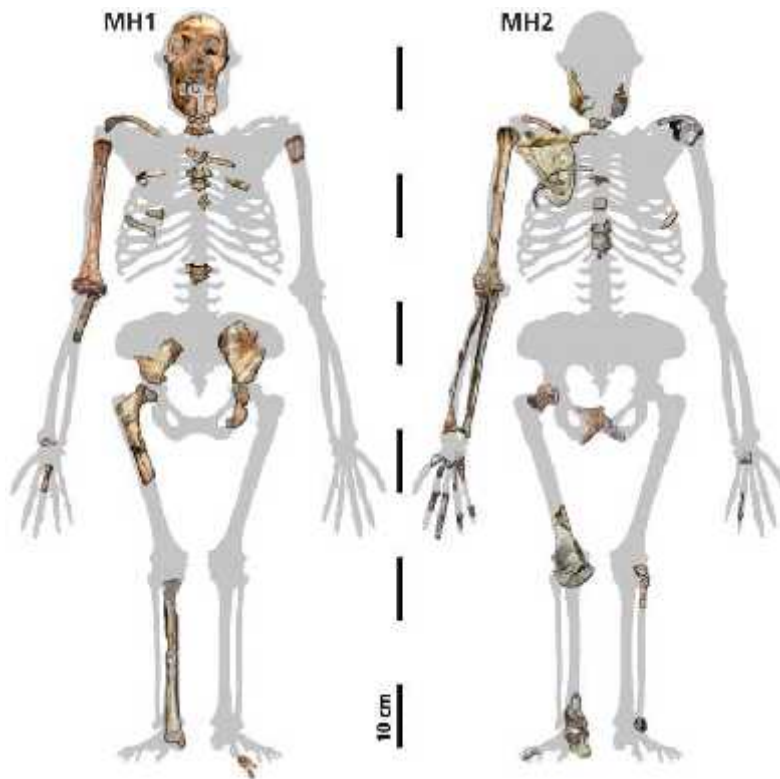
4.4. *Australopithecus garhi*

Australopithecus garhi prvi puta je na en u Etiopiji te se njegova starost na osnovi fragmentalnih ostataka procjenjuje na oko 2,5 milijuna godina. Kod njih je po prvi puta odnos duljine ruku i nogu bio sli niji ljudima nego impanzama, zahvaljuju i produljenju nadkoljeni ne kosti. Ima puno sli nih karakteristika sa vrstom *A. afarensis* kao što su mala veli ina mozga i pomicanje foramena magnuma prema sredini baze lubanje. Produljenje nadkoljeni ne kosti i centralnije smješteni foramen magnum jasno upu uju na to da je *A. garhi* bio bipedalan. Sli nost s robustnim oblicima jesu ve i zubi, no oni nisu toliko specijalizirani kao kod robustnih australopitecina. Zbog ovih karakteristika može se smatrati nekom vrstom prijelaznog oblika prema rodu *Homo*. Otkri e vrste *A. grahi* se može smatrati još važnijom uzme li se u obzor da se prema ostatcima kostiju životinja, na enih u blizini njihovog nalazišta, može o itati korištenje oru a.

4.5. *Australopithecus sediba*

Australopithecus sediba je nedavno otkrivena vrsta australopitecina. Na ena su dva parcijalna skeleta u Južnoafri koj Republici 2009. godine te se njihova starost procjenjuje na 1,95- 1,78 milijuna godina. Ova vrsta je svoje ime dobila od rije i sediba koja na Sotho jeziku u doslovnom prijevodu zna i izvor. Do sada su prona ena dva fosilna ostatka ove vrste, jedna odrasla jedinka i jedna juvenilna (Slika 8.). Najbližim srodnikom ove vrste smatra se oblik *A. africanus* s kojim ima mnogo zajedni kih karakteristika (gra a eljusti, izgled i gra a lica, gra a zubiju). Karakteristike koje vrstu *A. sediba* razlikuju od vrste *A. africanus* su: manji zubi, slabije razvijen srednji govorni greben mandibularnih o njaka te neki dijelovi gra e lubanje no upravo te karakteristike ih istovremeno približavaju rodu *Homo*. *A. sediba* je po svojoj gra i nešto krhkija od ostalih australopitecina te ima izduljene udove. Dalje ima

zajedni ke karakteristike s rodom *Homo* u gra i kukovlja, koljena i zglobova koje upu uju na to da je ovo bila bipedalna vrsta (BERGER 2010).



Slika 8. Parcijalni skeleti juvenilnog (ljevo) i odraslog (desno) primjerka *A. sediba* (Izvor: BERGER 2010)

5. ZAKLJUČAK

Bipedalizam je jedna od glavnih karakteristika koja nas ljude razlikuje od drugih životinja. Praenjenje njegovog razvoja nam uvelike može olakšati shvaćanje naše evolucije i promjena koje su se zbivale tijekom našega razvoja. Jasno je da postoji niz neodgovorenih pitanja u vezi naše evolucije, a prije svega zašto i kako se razvio bipedalizam. Smatram da razvoj uspravnoga hoda nije uvjetovan samo jednim od niza pretpostavljenih razloga, kao što je promjena okoliša ili klimatskih uvjeta, nego da je nastao kombinacijom više ekoloških i evolucijskih promjena. Iako će nam trebati još vremena da možemo u potpunosti shvatiti i dobiti cjelovite odgovore zašto i kako se razvio bipedalizam u hominida, te zašto je upravo kod australopitecina došlo do velike prekretnice u njegovom razvoju, mislim da će nam potpuno shvaćanje evolucije bipedalizma otkriti puno toga o na inu na koji je i nastao suvremeni ovjek (*Homo sapiens sapiens*).

6. LITERATURA

1. Aiello L., Dean C., 1990., Introduction to Human Evolutionary Anatomy, Academic Press Limited
2. Berger R. Lee, de Ruiter D.J., Churchill S.E., Schmid P., Carlson K.J., Dirks P.H.G.M., Kibii J.M., 2010., Australopithecus sediba: A New Species of Homo -Like Australopith from South Africa , *Science* **328**, 196-204.
3. Conroy G.C., 1997., Reconstructing Human Origins: A Modern Synthesis, New York, W. W. Norton & Company Inc.
4. Cela-Conde C.J., Ayala F.J., 2007., Human Evolution: Trails from the Past, New York, Oxford University Press, 92-116.
5. Gebo D.L., 1996., Climbing, brachiation, and terrestrial quadrupedalism: Historical precursors of hominid bipedalism, *American Journal of Physical Anthropology* **101**, 55-92.
6. Hunt D.K., 1994., The evolution of human bipedality: ecology and functional morphology, *Journal of Human Evolution* **26**, 183-202.
7. Janković I., 2005., Mala stopala, veliki koraci: Razvoj dvonožnosti kao prva stepenica u razvoju čovjeka, *Vjesnik Arheološkog Muzeja Zagreb* **38**, 93-110.
8. Maclachty L.M., 1996., Another look at the australopithecine hip, *Journal of Human Evolution* **31**, 455-476.
9. Relethford J., 2010., The human species: An introduction to Biological Anthropology, 8. izdanje, New York, Mcgraw Hill
10. Richmond G.B., Begun R.D., Strait D.S., 2001, Origin of human bipedalism: The knuckle-walking hypothesis revisited, *American Journal of Physical Anthropology* **116**, 70-115.
11. Schrenk F., Sandrock O., Kullmer O., 2004., An »Open Source« Perspective of Earliest Hominid Origins, *Collegium antropologicum* **28**, 113-119.
12. Spencer Larsen C., 2010., Essentials of Physical Anthropology: Discovering our Past, New York, W. W. Norton & Company Inc.
13. Tuttle R.H., 2008., Evolution of Hominid Bipedalism and Prehensile Capabilities, *Journal of Experimental Biology* **211**, 366.-3670.

7. SAŽETAK

U ovome seminaru bavim se evolucijom bipedalnog hoda, anatomskim promjenama koje su predhodile njegovom razvoju kao i fosilnim dokazima koji potvrđuju bipedalizam kod australopitecina. Postoji niz teorija koje pokušavaju objasniti zašto i kako je došlo do razvoja bipedalizma, no i dalje ne možemo sa sigurnošću reći da li je ijedna od tih teorija ispravna. Vrlo vjerojatno je do razvoja bipedalnoga hoda došlo kombinacijom više tih teorija.

Kako bi moglo doći do pojave bipedalnog hoda, prvo je tijekom evolucije moralo doći do niza anatomskih promjena lokomotornog aparata naših predaka. Tako je došlo do pomicanja foramena magnuma prema bazi lubanje, do promjene u obliku kralježnice prema obliku dvostrukoga slova S kao i pomicanju centra ravnoteže, a također dolazi do promjena u građi kukovlja i naših udova, a prije svega stopala.

Iako se bipedalizam prvi put javlja puno prije pojave samih australopitecina (pojavom vrste *Sahelanthropus tchadensis*), oni se smatraju prvim pravim bipedalnim homininima. Njihov bipedalizam se razlikovao od onoga kakvoga danas poznajemo, no daje nam puno informacija o razvoju uspravnog hoda, kao što su razne anatomske prilagodbe koje su se morale dogoditi da bismo uopće mogli imati uspravan stav, prednosti i nedostaci koje smo dobili prelaskom na bipedalizam.

Donošenje zaključaka o razvoju bipedalizma i potpuno shvaćanje njegovog razvoja će nam uvelike razjasniti kako je došlo do evolucije današnjega čovjeka i olakšati nam shvaćanje naše prošlosti.

8. SUMMARY

In this paper I am dealing with the evolution of bipedalism, the anatomical changes which preceded the development of bipedalism and the fossils that proof bipedalism in australopithecines. There is a series of theories which try to explain why and when the development of bipedalism started, then still we can not know which of the theories are correct. Most likely the evolution of bipedalism is the result of a combination of more of these theories.

To come to the evolution of bipedalism first it had to come to a series of anatomical changes in the locomotory system of our ancestors. So it came to the movement of foramen magnum to the base of the cranium, to changes in the shape of the spine to the shape of the double letter S as well as the movement of the center of gravity, also it came to changes in the structure of the hip and limbs, primarily the feet.

Although bipedalism occurs much earlier than the appearance of australopithecines (with the appearance of *Sahelanthropus tchadensis*), they are considered to be the first real bipedal hominins. Their bipedalism is different from the bipedalism we know today, but still it gives us a lot of information of upright gait, as well as a variety of anatomical adaptations that had to happen that have an upright gait, advantages and disadvantages that we got by the transition to bipedalism.

Conclusions about the development of bipedalism and fully understanding its development will help us greatly to clarify how it came to the evolution of modern man and to facilitate our understanding of our past.