

# Razvitak bipedalizma u australopiteka

---

Čolić, Ivan

**Undergraduate thesis / Završni rad**

**2012**

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://urn.nsk.hr/um:nbn:hr:217:852003>

Rights / Prava: [In copyright/Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-04-19**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



**SVEU ILIŠTE U ZAGREBU**  
**PRIRODOSLOVNO-MATEMATI CI FAKULTET**  
**BIOLOŠKI ODSJEK**

**RAZVITAK BIPEDALIZMA U AUSTRALOPITEKA**

**THE EVOLUTION OF BIPEDALISM IN AUSTRALOPITHECINES**

**SEMINARSKI RAD**

Ivan oli  
Preddiplomski studij Biologije  
(Undergraduate Study of Biology)  
Mentor: doc. dr. sc. Goran Kova evi

Zagreb, 2012. godina

## **SADRŽAJ**

1. UVOD .....	2
2. BIPEDALIZAM.....	3
2.1. Teorije razvoja bipedalnog hoda .....	4
2.2. Prednosti i nedostatci 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 ljudi, jedna od glavnih i najstarijih koja se koristi u interpretaciji razvitka prema današnjem živom ovjeku je bipedalizam. Bipedalizam je prva prepoznatljiva osobina u fosilnim dokazima hominizacije koja nas evolucijski dijeli od naših predaka. Sve odlike koje se u literaturi isto navode kao glavne razlike, kako od naših najbližih rođaka, afričkih ovjekolikih majmuna (*Pan* i *Gorilla*), tako i od ostalih primata (posebice veličina mozga, izrada i uporaba ruku, promjene u morfologiji zuba i smanjenje veličine očnjaka i sl.) događaju se kasnije, nakon što je dvonožno kretanje u 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 nam pomoći u shvaćanju same evolucije ovjeka. Iako bipedalizam nije svojstven samo za ovjeka već i za neke ovjekolike majmune, kao što su impanze, ono što nasini jedinstvenima jest to što se ovjek konstantno kreće bipedalno dok se ovjekoliki majmuni povremeno kreću u bipedalnim hodom.

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

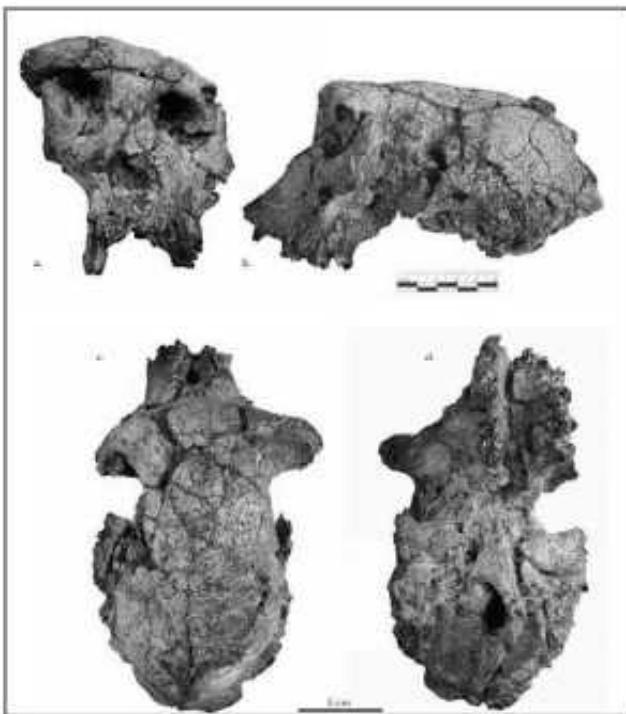
## 2. BIPEDALIZAM

Kad se bavimo problematikom razvoja bipedalizma, jedno od glavnih pitanja koje si postavljamo jest gdje se prvi puta javlja bipedalizam. Budu i da je ve ina fosilnih nalaza australopitecina (koji se smatraju prvim pravim bipedalnim homininima) s podru ja Afrike, lako se dolazi do zaklju ka da se bipedalni hod prvi put javlja u Africi.

Iako se australopitecini smatraju prvim pravim bipedalnim homininima, prema današnjim saznanjima može se zaklju iti da je po etak razvoja bipedalnoga hoda po eo prije pojave prvih australopitecina. Naime 2001. godine Michel Brunet je na podru ju Djurab pustinje u adu otkrio fosilne ostatke vrste *Sahelanthropus tchadensis* (Slika 1.) koji se smatra prvim hominonom. Biostenografijom je utvr eno da je *Sahelanthropus* živio prije 6-7 milijuna godina. Do sada nisu na ene druge kosti osim kostiju lubanje, no struktura baze lubanje, to nije foramen magnum, koji je pomaknut više prema sredini lubanje, upu uje 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 na enih na podru ju Kenije. Procjenjeno je da su stari oko 6 milijuna godina. Na eni su dijelovi zubala te kostiju ruku i nogu. Na eni ostaci kostiju upu uju na to da je ova vrsta tako er bila bipedalna. Naime, femur po svojem obliku više li i na onaj u ovjeka, nego na onaj u majmuna (RELETHFORD 2010.).

Nakon roda *Orrorin* se javlja rod *Ardipithecus*. Do danas su na podru ju Etiopije na eni fragmentni ostatci dviju vrsta ovoga roda, a to su *Ardipithecus ramidus* (stari 4,4 milijuna godina) te nešto primitivnija vrsta *Ardipithecus ramidus- kadabba* (iji su fosilni ostatci stari 5,2-5,8 milijuns godina). Ve ina ostatak ovih dviju vrsta su ostatci zubala koji pokazuju niz sli nosti sa zubalom majmuna, kao što su ve i o njaci te tanak sloj cakline na kutnjacima. No njihovo zubalo pokazuje i osobine sli ne zubalu ranih hominina. Tako er su na eni i fragmentirani ostatci lubanje koji upu uju na to da je ta vrsta bila bipedalna, na to upu uje oblik foramina magna (SCHRENK, SANDROCK i KULLMER 2004).



Slika 1. Fosilni ostaci 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 hominda (HUNT 1994).

Jedna od trenutno najprihvatljivijih teorija je "knuckle-walking" teorija. Teorija predlaže da su gorile i impanze zadržali na in kretanja zadnjeg zajedničkog pretka ovih vrsta i hominida. Pod "knuckle-walking" se podrazumijeva etveronožno kretanje sa polusušpravnim gornjim dijelom tijela koje se oslanja na vanjski dio šake, prvenstveno na distalni i intermedijalni red 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 početka razvoja 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 najprihvatajuće, 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 većem koliko ine hrane koje bi mužjak mogao donositi u svoj obiteljski logor. Wheeler (1991) smatra da je bipedalno kretanje po afričkim savanama bilo pogodnije od etveronožnoga jer se smanjila površina izložena insolaciji, što je predstavljalo termoregulacijsku adaptaciju na novonastale klimatske uvjete (JANKOVIĆ 2005, HUNT 1994, GEBO 1996).

Iako se sa sigurnošću ne može reći koja je od ovih teorija 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 različitih pretpostavljenih teorija o razvitku bipedalizma.

## 2.2. Prednosti i nedostatci bipedalnog hoda

U evoluciji, većina 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 oslobođuju se ruke što omogućuje prijenos većem koliko ine hrane, prijenos mladunaca te izradu i uporabu različitog oružja. Uspravan stav omogućuje pogled na veću udaljenost te smanjuje površinu tijela za insolaciju što olakšava termoregulaciju. Prednost bipedalnog hoda naspram kvadrupedalnog je i bolja energetska učinkovitost pri kretanju što omogućuje i prevaljivanje većih udaljenosti (TUTTEL 2008).

No, isto tako bipedalizam ima i svoje negativne strane. Uspravan stav omogućuje bolji pogled na okoliš, no isto tako povećava i učinkost za predatore. Hodanje kao i stajanje na dvije noge dok istovremeno podižemo teške predmete uzrokuje ozljede ljeđa. Isto tako bipedalni hod je veliki teret za cirkulacijski sustav koji mora tjerati krv prema gore, iz stopala prema srcu. Promjene u građi i zdjelice su otežale porod mladunaca. Pri dvonožnom hodu kad dođe do ozljede jedne noge onemogućeno je kretanje, dok se kod kvadrupedalnog hoda može osloniti na tri neozljene noge za kretanje.

### **3. ANATOMSKE PRILAGODBE BIPEDALIZMU**

Anatomske promjene koje susreemo 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 foramina magnuma prema bazi lubanje, neki su od dokaza za bipedalan način života. No izraženije promjene koje su predvodile 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 etverožnih životinja centar ravnoteže nalazi između stražnjih i prednjih udova, kod ljudi se centar ravnoteže nalazi otprilike u regiji ispred drugog križnog kralježaka, a uspravan stav se održava putem iliofemoralnog ligamenta. Ovaj ligament najveća je i najvrša 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 anterius i posterius). Ova sveza sprječava klizanje bedrene s vrha goljeni ne kosti, odnosno u vršku uje 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 krsta ne 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 i kukovlja današnjih impanzi i ljudi je povezana s funkcijom stidne kosti te muskulature potrebne kako bi se izvodili različiti načini kretanja (CELO-CONDE 2007). Najveća razlika u građi i kukovlja između današnjih ljudi i impanza je u gornjem dijelu kuka, to nije u krsta noj kosti. Krsta na kosti impanzi je znatno dulja od one koju imaju današnji ljudi (Slika 2.). Širenje i skraćivanje krsta ne kosti tijekom evolucije bipedalnog hoda posljedica je ugradnje mišića u kukovlje te održavanja ravnoteže tijekom uspravnoga hoda.

Funkcija zdjelice nije isklju ivo lokomocija, nego njezina gra a mora osigurati potpuni razvoj fetusa kao i porod. Širenje krsta ne kosti radi bipedalnog hoda kod ženki dovodi do suženja kanala kroz koji se doga a 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 gra i zdjelice kod mužjaka i kod ženki, zdjelica u ženki je manje zategnuta radi bipedalnog na ina hoda.

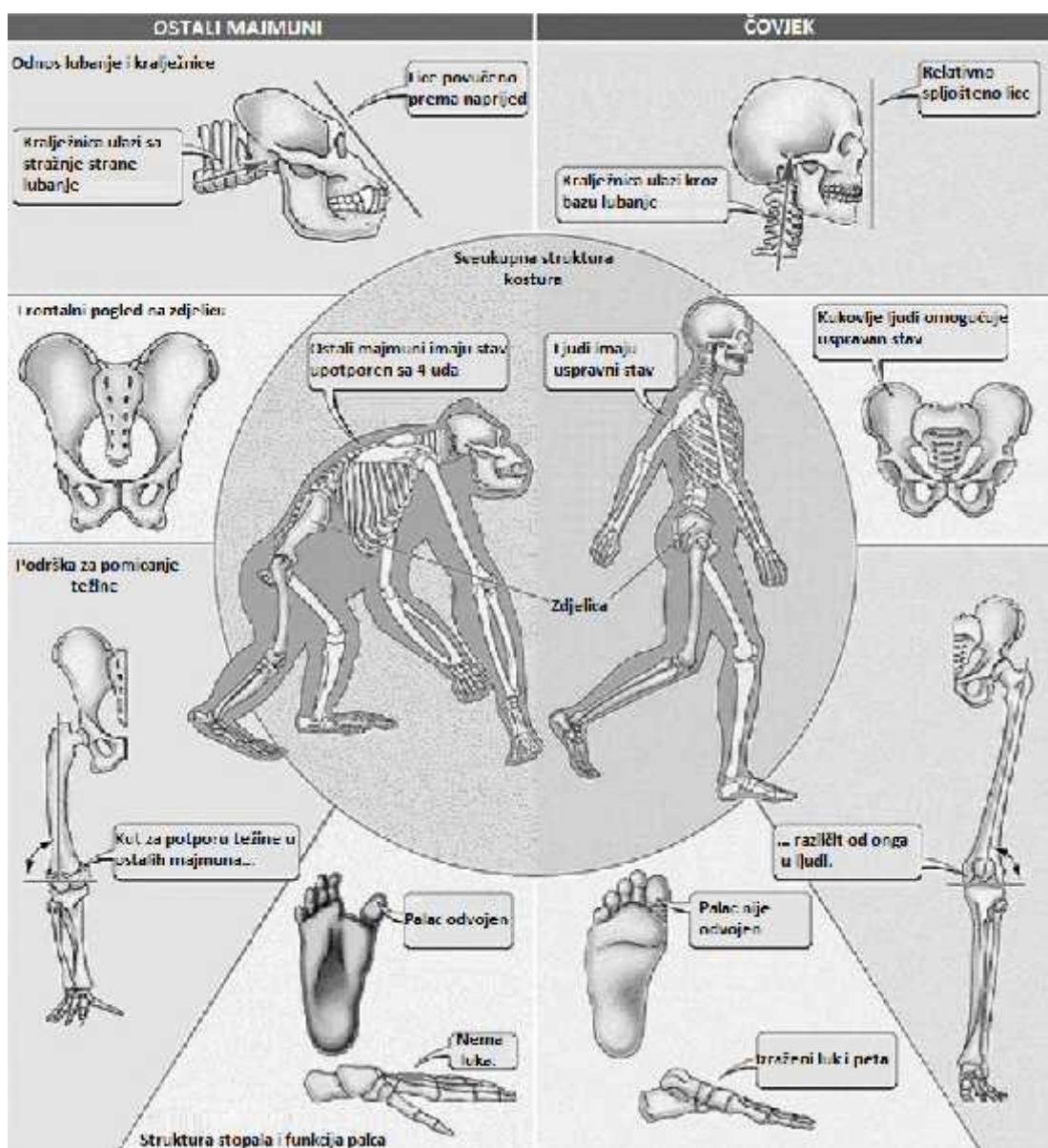
Uz promjene arhitekture zdjelice, dvonožno kretanje zahtijeva i promjenu u anatomiji nekih drugih dijelova tijela. Ljudska kralježnica odlikuje se izgledom dvostrukog slova S, što je rezultat slabinske lordoze i kifoze toraksa, nastalih zbog pomicanja centra ravnoteže nad spoj krsta ne i bo ne kosti 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.) (JANKOVI 2005). Promjene u bedrenoj kosti uklju uju izduženje vrata te pomicanje hvatišta musculusa gluteusa maximusa na stražnji dio tijela kosti. Kut bedrene kosti ljudi dovodi koljena pod zdjelicu, što olakšava održavanje ravnoteže pri bipedalnom hodu (AIELLO-DEAN 1990).

Gra a udova tako er može pružiti informacije o bipedalnom i kvadripedalnom na inu 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 doga a se na anatomiji stopala. Stopalo današnjih ljudi odlikuje se s dvostrukim lukom- uzdužnim i popre nim. Bez ovog dvostrukog luka, koji se kao amortizer suprostavlja stresovima, pri hodu kretanje na dvije noge predstavljal bi veliki problem, pogotovo na duže udaljenosti. Petna kost je kod današnjih ljudi ve ih 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 najve a razlika u gra i stopala ljudi i ostalih primata, a kao posljedicu je imalo i gubitak naše mogu nosti hvatanja predmeta stopalom.

Za pokretanje donjih udova najvažniji su miši i nadkoljenice. Musculus gluteus maximus, medius i minimus tri su miši a koja imaju važnu ulogu u razvoju bipedalizma. Polazište ovog miši a je na stražnjem rubu krila bo ne kosti, a hvatište duž gotovo itave stražnje površine tijela bedrene kosti. Ovaj miši vrši ekstenziju i rotaciju bedra prema van, te u vrš uje zdjelicu potiskuju i je prema naprijed. Musculus gluteus medius i minimus smješteni su dublje od musculusa gluteusa maximusa i polaze od vanjske strane ruba bo ne kosti, a hvataju se na veliki obrta . Oba miši a vrše abdukciju bedra i nadkoljenice te rotaciju bedra prema van. Za

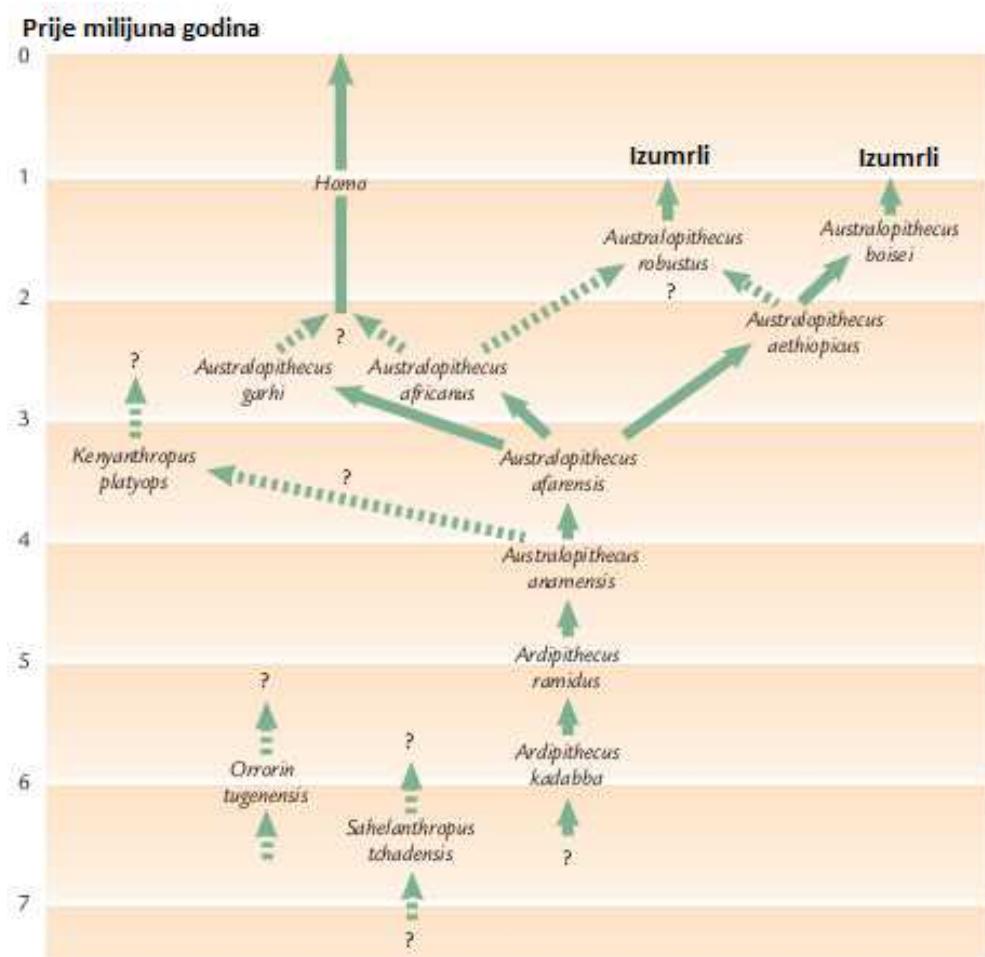
razvoj bipedalizma od velikog je značaja uloga ovih mišića u vršivanju i uspravljanju zdjelice. Na dalje, *musculus quadriceps* i *musculus sartorius* fine prednju skupinu mišića nadkoljenice te vrše antefleksiju i fleksiju, odnosno ekstenziju koljenskog zgloba (ispravljaju nogu). Stražnja skupina mišića 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 medialnu rotaciju noge. Zajedno mišići nadkoljenice imaju odlučujuću ulogu u početnoj fazi hoda, odnosno ekstenziji bedra.



Slika 2. Prikaz anatomske promjene od kvadripedalnog kretanja k bipedalnom kretanju  
(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 susreemo ih sve do prije 1,4 milijun godina (Slika 3.). Postoje različite vrste australopitecina podijeljenih na gracilne i robustne vrste, te postoje još nekolicina vrsta 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.

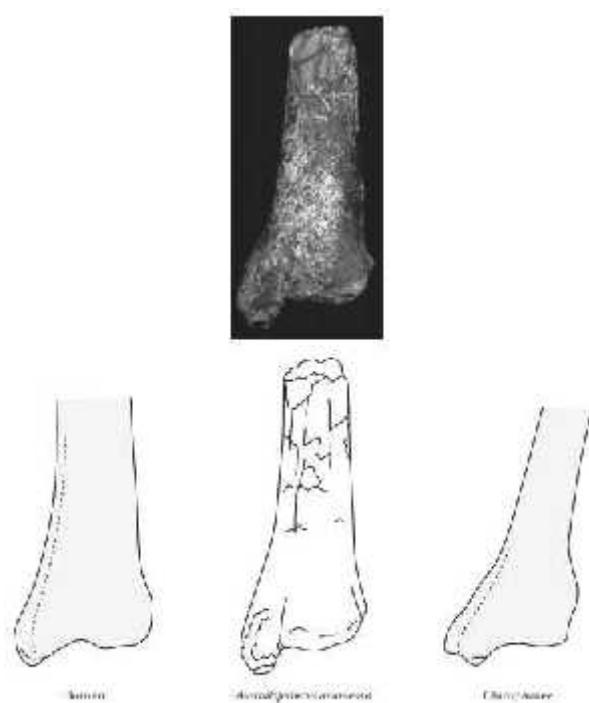


Slika 3. Vremenski i srodstevni prikaz različitih vrsta australopitecina (Prilagođeno prema: RELETHFORD 2010)

## 4.1. Gracilni australopitecini

### 4.1.1. *Australopithecus anamensis*

Fosilni ostaci vrste *Australopithecus anamensis* datiraju iz razdoblja od prije 4,2 milijuna godina do 3,9 milijuna godina, načini su na području Kenije i Etiopije te isto ne Afrike. Ime ove vrste potječe od njihovog prvog nalazišta, naime prvi fosilni ostaci ove vrste načini su uz jezero Turkana u Keniji, a naziv *anamensis* potječe od domorodačke rijeke za jezero – "anam". Fosilni ostaci su fragmentarni ostaci 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 ovjeka, u osnovi ima jednaku zakrivljenost kao i tibia ovjeka (Slika 4.), te po građi 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 ovjeku. 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* (RELETHFORD 2010, CONROY 1997)



Slika 4. Usporedba građe tibije kod ovjeka (lijevo), vrste *Australopithecus anamensis* (sredina) i impanze (desno)

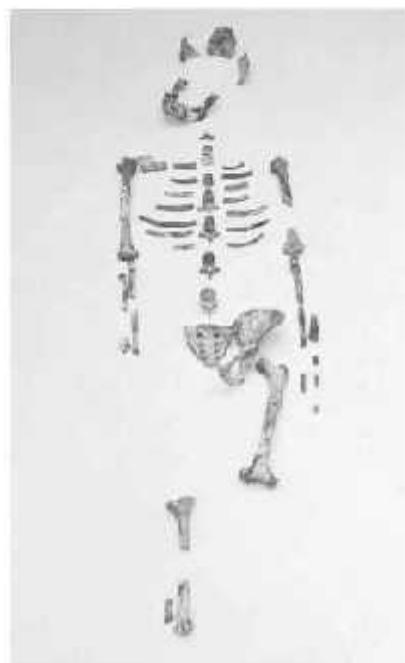
(Izvor: RELETHFORD 2010)

#### 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 Donalda Johanson 1970-ih godina na području Etiopije, a također su nađeni i fosilni fragmentirani ostaci 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 (RELETHFORD 2010). U njihovoju lumbanji se nalazi mali mozak te imaju ispušno 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 ostaci aške koljena te fosilni ostaci otiska stopala s područja Tanzanije u Laetoliju za koje se procjenjuje da su stari oko 3,7 milijuna godina (Slika 5.). Otkriveno 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 dijelomi kostur ove vrste koji je poznat pod nadimkom "Lucy", naime radi se o parcialnom 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. Kosti njezine 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 nejasno koji oblik bipedalnog hoda je bio. Zasigurno se razlikovao od današnjeg hoda ljudi koji su obligatni bipedali, 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 upućeni na to da su se povremeno kretali na četiri noge, što govori da nisu bili obligatni bipedali kao ljudi (RELETHFORD 2010, CONROY 1997).



Slika 5. Fosilni ostaci otiska stopala na nalazištu Laetolija (Izvor: RELETHFORD 2010)



Slika 6. Fragmentni ostaci vrste *Australopithecus afarensis* poznatijeg kao "Lucy" (Izvor: RELETHFORD 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 nespecijaliziranih oblika australopitecina nemogu se smatrati našim precima, nego prije bližim "srodnicima". Zbog te injenice 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 tvrdih hrane na što upu uje velika njihovih premolara i molara koji su četiri puta veći od onih u današnjih ljudi, jer su se hranili orašastim plodovima. Tako er su imali vrlo male prednje zube što ih takođe razlikuje od današnjih ljudi. Nasuprot tome, ono što imaju zajedno je s današnjim ljudima jesu očnjaci 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 ostaci 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, uobičajeno 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 mogu im pretkom roda *Homo* (CELO-CONDE 2007).

Prvi otkriveni fosilni ostaci zdjelice pripadaju upravo vrsti *Australopithecus africanus*, a njihova starost je procijenjena na 3 milijuna godina. Struktura zdjelice upu uje na to da su bili bipedalni, te se smatra međuobičajom između zdjelice impanzi i današnjih ljudi (Slika 7.), no više podsjeća na onu današnjih ljudi.



Slika 7. Usporedba građe kukovlja u impanze (Ijevo), ovjeka (sredina) i vrste *A. africanus* (desno)

(Izvor: CELO-CONDE 2007)

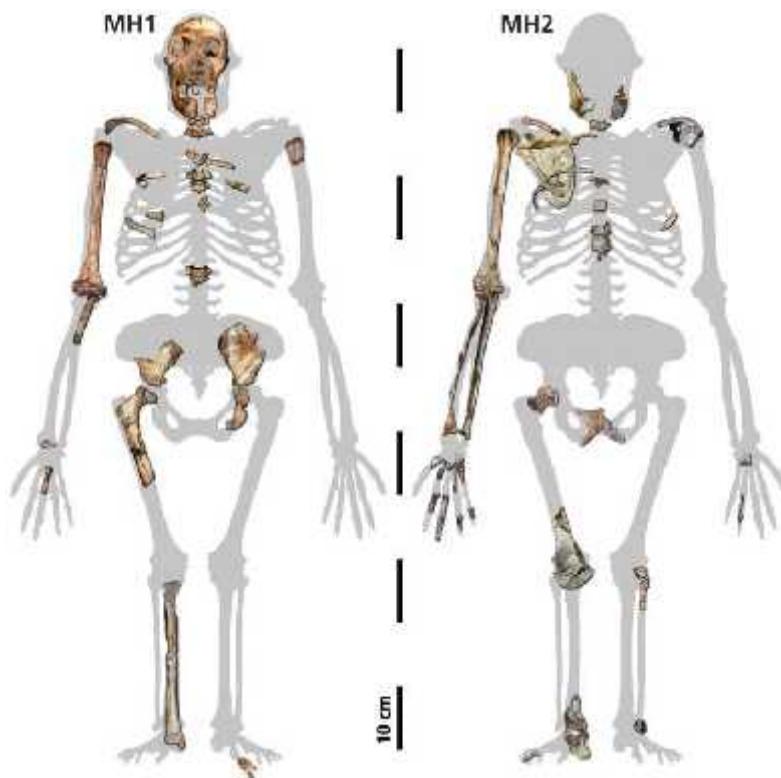
#### 4.4. *Australopithecus garhi*

*Australopithecus garhi* prvi puta je nađen 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 sličniji ljudima nego impanzama, zahvaljujući i prodljenju nadkoljeni ne kosti. Ima puno sličnih karakteristika sa vrstom *A. afarensis* kao što su mala veličina mozga i pomicanje foramina magnuma prema sredini baze lubanje. Produljenje nadkoljeni ne kosti i centralnije smješteni foramen magnum jasno upućuju na to da je *A. garhi* bio bipedalan. Sličnost s robustnim oblicima ješuve i zubi, no oni nisu toliko specijalizirani kao kod robustnih australopitecina. Zbog ovih karakteristika može se smatrati nekom vrstom prijelaznog oblika prema rodu *Homo*. Otkriće vrste *A. garhi* se može smatrati još važnijom uzme li se u obzor da se prema ostacima kostiju životinja, na enih u blizini njihovog nalazišta, može očitati korištenje oružja.

#### 4.5. *Australopithecus sediba*

*Australopithecus sediba* je nedavno otkrivena vrsta australopitecina. Nađena su dva parcijalna skeleta u Južnoafričkoj Republici 2009. godine te se njihova starost procjenjuje na 1,95- 1,78 milijuna godina. Ova vrsta je svoje ime dobila od riječi sediba koja na Sotho jeziku u doslovnom prijevodu znači izvor. Do sada su pronađena 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 zajedničkih karakteristika (građa je elastična, izgled lica, građa zuba). Karakteristike koje ovoj vrsti *A. sediba* razlikuju od vrste *A. africanus* su: manji zubi, slabije razvijeni srednjegovorni greben mandibularnih oznaka te neki dijelovi građe lubanje no upravo te karakteristike ih istovremeno približavaju rodu *Homo*. *A. sediba* je po svojoj građi 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. ZAKLJU AK

Bipedalizam je jedna od glavnih karakteristika koja nas ljudi razlikuje od drugih životinja. Pra enje njegovog razvoja nam uvelike može olakšati shva anje 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 e 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 e nam potpuno shva anje evolucije bipedalizma otkriti puno toga o na inu na koji je i nastao suvremenii 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. Jankovi I., 2005., Mala stopala, veliki koraci: Razvoj dvonožnosti kao prva stepenica u razvoju ovjeka, *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. Tuttel 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 jedna od tih teorija ispravna. Vrlo vjerojatno je da 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 foramina 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 gradijentu 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, prednost i nedostatci 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 ovjeka 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 bipedalizam.

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.