

**SVEUČILIŠTE U ZAGREBU  
PRIRODOSLOVNO – MATEMATIČKI FAKULTET  
BIOLOŠKI ODSJEK**

**ROBUSTNOST U AUSTRALOPITHECA**

**ROBUST AUSTRALOPITHECINES**

**SEMINARSKI RAD**

Luka Protega  
Preddiplomski studij biologije  
(Undergraduate Study of Biology)  
Mentor: Doc. dr. sc. Goran Kovačević

Zagreb, 2012.

# SADRŽAJ

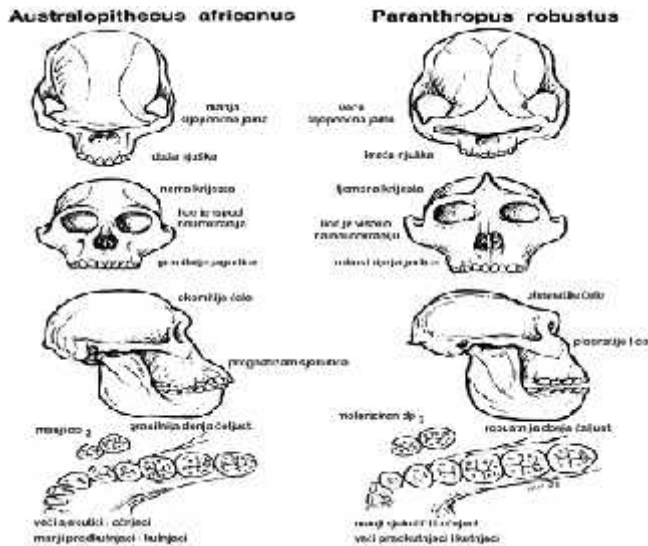
1. UVOD.....	2
1.1 .RAZLIKE IZME U ROBUSTNIH I GRACILNIH AUSTRALOPITEKA.....	3
1.2. POVIJEST PRONALAZAKA.....	3
1.3. TAKSONOMIJA ROBUSTNIH AUSTRALOPITEKA.....	3
2. VRSTE ROBUSTNIH AUSTRALOPITEKA.....	6
2.1. <i>Paranthropus aethiopicus</i> .....	6
2.1.1. Morfologija.....	6
2.1.2. Ključni fosili.....	7
2.1.3. Prehrana i ekologija.....	7
2.1.4. Uloga u evoluciji robustnih australopiteka.....	7
2.2. <i>Paranthropus robustus</i> .....	8
2.2.1. Morfologija.....	8
2.2.2. Ključni fosili.....	8
2.2.3. Prehrana i ekologija.....	9
2.3. <i>Paranthropus boisei</i> .....	10
2.3.1. Morfologija.....	10
2.3.2. Ključni fosili.....	11
2.2.3. Prehrana i ekologija.....	12
3. ZAKLJUČAK.....	15
4. LITERATURA.....	16
5. SAŽETAK.....	17
6. SUMMARY.....	17

## UVOD

Australopiteci su izumrli rod hominida koji je živio u Africi od prije 4.2 do 1.2 milijuna godina. Njegovo ime je latinsko-grčka složenica prvi put upotrijebljena 1925. godine, koju je skovao pronalazač prvih fosila australopiteka, Raymond Dart, a sastavljena je od latinske riječi i *australis* (južno - zbog nalazišta kod mjesta Taung, na sjeverozapadu Južnoafričke Republike) i grčke riječi *pithekos* - (ovjekoliki majmun). Pronalazak prvog australopiteka je prošao relativno nezamijećeno zbog tadašnjeg otkrića ovjeka iz Piltdowna, za kojega se kasnije ispostavilo da je prevara (lubanja je pripadala ovjeku, eljust je pripadala orangutanu, a zubi su pripadali impanzi). Od tada je pronađen velik broj različitih vrsta australopiteka među kojima su se, uz gracilne, pojavile i vrste s robustnim lubanjama. Te su lubanje imale izraženu tjemenu krijestu te eljusti s velikim i plosnatim zubima koje su upućivale na jako razvijen sustav organa za žvakanje. Ti su primjerci nazvani robustnim australopitecima. Do danas se vode rasprave treba li ih klasificirati kao australopiteke ili su njihove različitosti dovoljne da ih se smjesti u vlastiti rod *Paranthropus* (što znači i uz ovjeka).

## 1.1. RAZLIKE IZME U ROBUSTNIH I GRACILNIH AUSTRALOPITEKA:

Unato nazivu, robustni australopiteci pripadnici roda *Paranthropus* nisu bili ve i od gracilnih australopiteka. Prozvani su robustnima zbog lubanja koje su bile prilago ene žilavoj i tvrdoj hrani poput trave, korijenja i gomolja. Na vrhu lubanje se nalazi jako izražena sagitalna krijesta, sli na onoj kod gorile, koja je služila za hvatište sljepoo nog miši a, jednog od miši a za žvakanje. Lice je široko i plosnato. eljust je snažnija nego kod njihovih gracilnih ro aka. O njaci i sjekuti i su mali, a kutnjaci i pretkutnjaci veliki, vrsti i plosnati. Me utim, gra a tijela ne razlikuje se prevše od one gracilnih primjeraka. Tako er, pokazivali su dosta velik spolni dimorfizam. U usporedbi s današnjim primatima, izgledom i najvjerojatnije na inom života više podsje aju na gorile, nego na najbliže ljudske ro ake impanze.(8)



Slika 1 Razlike izme u robustnih i gracilnih australopiteka  
(izvor nepoznat)

## 1.2. POVIJEST PRONALAZAKA:

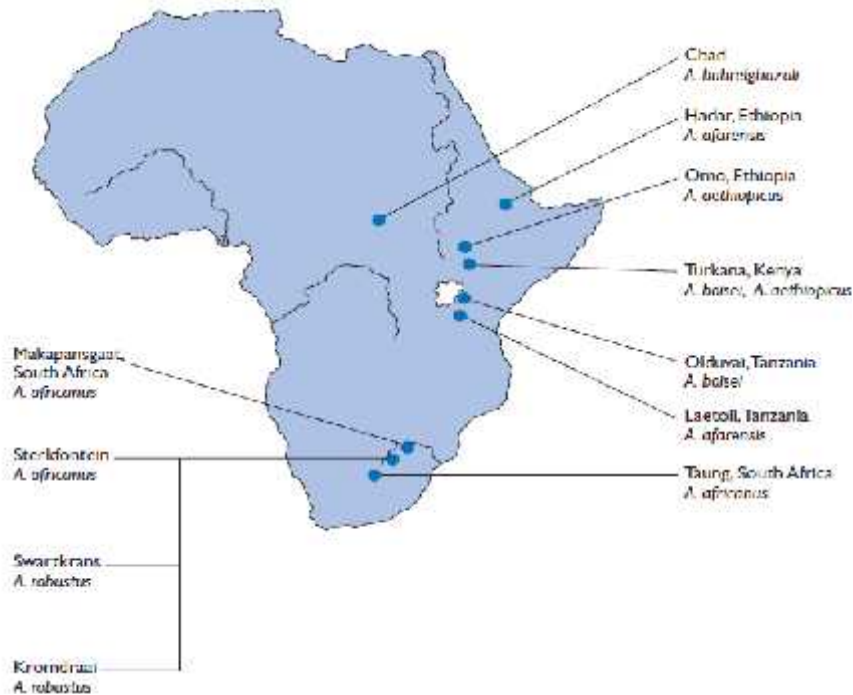
Prvi fosil prona en je 1938. u Kromdraaiju u Južnoafri koj Republici. Prona eni su dio eljusti i kutnjak koji nisu sli ili niti na jedan fosil vrste *Australopithecus africanus* do tada. Robert Broom, koji je kupio ostatke od jednog radnika u kamenolomu, bio je uvjeren da se radi o novoj vrsti te ju je nazvao *Paranthropus robustus*. Kasnija istraživanja na lokalitetu Swartkrans (Južno afri ka Republika) dovela su do otkri a više od 126 primjeraka vrste *P. robustus* me u kojima su najbitniji sk-46 (lijevi dio neurokranija i gotovo kompletno nepce) i sk-48 (dobro

o uvana

lubanja).(2)

*Paranthropus boisei* prvi je put otkriven 1955., ali do otkrića lubanje zinj (oh 5) 1959. znanstvenici nisu bili svjesni da se radi o novoj vrsti.(10)

*Paranthropus aethiopicus* pronađena je 1967., ali nije bilo dovoljno dijelova fosilnog nalaza da bi se imenovala nova vrsta sve do 1985. kada je pronađena "crna lubanja" (KNM-WT 17000).(10)

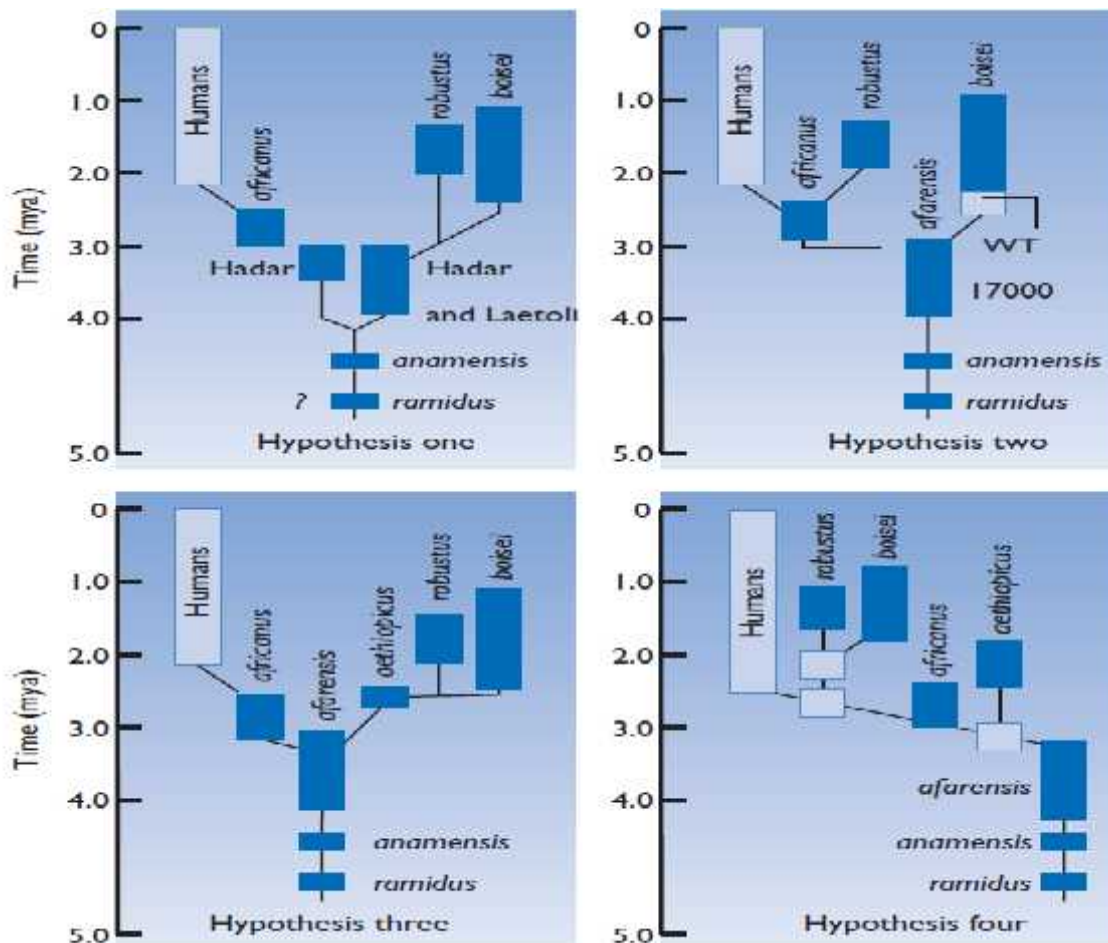


Slika 2. Nalazišta australopiteka

Izvor: (1)

### 1.3 TAKSONOMIJA ROBUSTNIH AUSTRALOPITEKA:

I danas se vode rasprave oko taksonomije robustnih australopiteka. Glavno pitanje u toj raspravi je jesu li se robustni australopiteci razvili iz zajedničkog pretka ili su njihove karakteristike nastale nezavisno. Protivnici roda *Paranthropus* smatraju da su robustni australopiteci primjer konvergentne evolucije i da su se razvili nezavisno jedni od drugih te da ih se mora smatrati australopitecima s robustnim karakteristikama. Zagovaratelji posebne skupine za robustne australopiteke tvrde da su se *P. robustus* i *P. boisei* razvili iz vrste *P. aethiopicus* koja pokazuje značajke svojstvene i robustnim i gracilnim australopitecima te se smatra da se ona razvila iz vrste *A. afarensis*.(1,8)



Slika 3 četiri različite hipoteze o razvitku australopiteka

Izvor: (1)

## 2. VRSTE ROBUSTNIH AUSTRALOPITEKA

### 2.1. *Paranthropus aethiopicus*

#### 2.1.1. Morfologija

Do danas nije poznato mnogo o ovoj vrsti. Najkompletniji nalaz do danas je lubanja bez donje eljusti tako da njihovu visinu i težinu nije moguće točno odrediti. Lubanja, međutim, ima neke karakteristike vrste *A. afarensis*, primjerice izbočeno (majmunoliko) lice i mali kapacitet lubanje. Zubi se dosta razlikuju od australopiteka, ali prednji zubi su slični vrsti *A. afarensis* nego kasnijim vrstama robustnih australopiteka. Sagitalna križnja koja služi za prihvaćanje sljepoočnog mišića je također slična onoj kod vrste *A. afarensis* i izraženija je na stražnjem djelu lubanje iz čega možemo zaključiti da je *Paranthropus aethiopicus* koristio više stražnji dio sljepoočnog mišića, slično kao i *A. afarensis*.

Lice je bilo sličnije kasnijim robustnim australopitecima. Kostri lica su bile smještene tako da nos nije mogao biti višen ako bi ga se gledalo sa strane pa je lice imalo konkavan izgled. Jedna lakatna i ramena kost bi, ako pripadaju vrsti *Paranthropus aethiopicus*, upućivale da je imao veliko tijelo i duge prednje udove. Nažalost do sada nisu pronađeni nikakvi drugi ostatci (osim lubanja) koji bi nedvojbeno bili pripisani vrsti *Paranthropus aethiopicus*. (11)



Slika 4. Rekonstrukcija lica vrste *P. aethiopicus* (11)

### 2.1.2. Ključni fosili

**KNM-WT 17000 ( crna lubanja)**

**GODINA PRONALASKA:** 1985.

**LOKACIJA:** Zapadna Turkana, Kenija

**STAROST:** oko 2.5 milijuna godina

Nadimak joj je Crna Lubanja. Zbog tla bogatog manganom tijekom milijuna godina lubanja je dobila crnu boju. Iako su neki prednji zubi ispali, a stražnji su slomljeni nakon smrti, po njihovim korijenima možemo zaključiti da je *Paranthropus aethiopicus* imao masivne stražnje zube. (10)



Slika 5. KNM- WT 17000 (11)

### 2.1.3. Prehrana i ekologija

Zbog nedostatka dobro očuvanih fosila nemoguće je točno odrediti njihovu prehranu, ali izgled lubanje i zubi upućuju na većinom biljnu prehranu. Do danas nije poznato u kakvom su točno okolišu živjeli. (10)

### 2.1.4. Uloga u evoluciji robusnih australopiteka

*Paranthropus aethiopicus* pokazuje značajke i gracilnih i robusnih australopiteka. Kako je prije navedeno on dijeli dosta značajki s vrstom *Australopithecus afarensis* te je moguće da se razvio iz te vrste. Za njega se također smatra da je evolucijski predak kasnijih robusnih australopiteka. To bi moglo potvrditi mišljenje zagovarača posebnog roda za robusne australopiteke. Nažalost, nedostatak fosilnih ostataka sprječava rješenje te zagonetke. (11)



## 2.2. Paranthropus robustus

### 2.2.1. Morfologija

*P. robustus* pokazuje tipične robustne značajke. Lubanja podsjeća na gorilinu. Izrazito velika tjemena krijesta se proteže od vrha lubanje i služi kao hvatište za sljepoočnice miši. Veliki jagodični lukovi su služili kao prolaz za žvačnice mišiće i davali njihovom licu tipičan široki i konkavan izgled. Kutnjaci i pretkutnjaci su veliki, široki, plosnati s debelom zubnom caklinom. Prednji zubi su mali. Volumen mozga varira između 410 i 530 kubičnih centimetara, slično kao kodimpanze. Mušjaci su bili visoki oko 120 cm i teški oko 54 kg dok su ženke imale oko 1 metar i bile teške oko 40 kg. To ukazuje na velik spolni dimorfizam. (2, 10)



Slika 6. Rekonstrukcija lica vrste *P. robustus* (11)

### 2.2.2. Ključni fosili

**SK 46**

**GODINA PRONALASKA:** 1938.

**LOKACIJA:** Swartkrans, Južnoafrička Republika

**STAROST:** Između 1,8 i 1,5 milijuna godina

Ovo je prvi pronađeni fosil robusnog australopiteka. Pronašao ga je radnik u kamenolomu i prodao ga Robertu Broomu, škotskom doktoru i antropologu.

Ovaj fosil se sastoji od lijeve polovice neurokraniuma i gotovo čitavog nepca. Kutnjaci i

pretkutnjaci su izvrsno o uvani. (10)



Slika 7. SK 46 (11)

### **SK 48**

**GODINA PRONALASKA:** 1950.

**LOKACIJA:** Swartkrans, Južnoafrička Republika

**STAROST:** Između 1,8 i 1.5 milijuna godina

Lubanja je izvrsno očuvana unatoč oštećenjima od dinamita prilikom vađenja. Otkrili su je radnici u obližnjem kamenolomu. Sastoji se od kompletne lubanje bez donje eljusti. Od zubiju je nađen desni obojnjak i prvi predkutnjak te tri lijeva kutnjaka. Ovo je odrasli primjerak vrste *Paranthropus robustus*. Robert Broom, koji ga ju opisao, smatrao je da se radi o ženki zbog manje istaknute tjemene krijeste. (10)



Slika 8. SK 48 (11)

### 2.2.3. Prehrana i ekologija

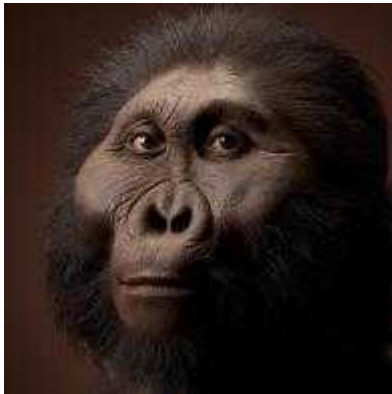
Zbog svojih izrazito robustnih karakteristika, *P. robustus* je bio smatran usko specijaliziranim za prehanu korijenjem, gomoljima i orašastim plodovima. Međutim, novije analize izotopa ugljika pokazuju da je prehrana ove vrste bila mnogo raznolikija i uključivala je i dijelove C3 biljaka kao i C4 biljke (trave i Cyperaceae). Razlike u konzumaciji između C3 i C4 biljaka znatno variraju i ovisno o godišnjim dobima te između više godina ovisno o klimatskim uvjetima. U tome se dosta razlikuju od današnjih čimpanza koje žive u sličnim uvjetima i koje gotovo nikad ne konzumiraju C4 biljke. Iako nisu pronađeni nikakvi alati koji bi bili nesumnjivo povezani s vrstom *P. robustus*, mikroskopsko je proučavanje fragmenata kostiju pokazalo da su vjerojatno koristili koštane alate za lov termita. To dovodi u pitanje uobičajeno mišljenje po kojem je ova, kao izrazito specijalizirana vrsta, izumrla zbog promjena u okolišu u Africi. Sustav organa za žvakanje zapravo je povećao raznolikost prehrane umjesto uske specijalizacije. Razloge za njihovo izumiranje stoga treba potražiti u drugim biološkim, društvenim i kulturnim razlozima.<sup>(7)</sup>

## 2.3. Paranthropus boisei

### 2.3.1. Morfologija

*P. boisei* je od svih robustnih australopiteka imao najizraženije robustne karakteristike. Kost ica su masivne i postavljene naprijed, poglavito one sa strane. Takav položaj kostiju omogućuje učinkovitu žvakanje mišićima u bolje zatvaranje usta. Lice je konkavno. Donja čeljust, a pogotovo tijelo čeljusti, što je dio ispod kutnjaka i pretkutnjaka, je masivna, dok su krakovi čeljusti jako visoki. Prednji zubi su mali i tanki, dok su kutnjaci i pretkutnjaci veliki, plosnati i imaju debelu zubnu caklinu. Jagodini luk je širok zbog prolaza jako velikog sljepoočnog mišića. Tjemena krunica je također izražena i smještena prema prednjem dijelu glave. Volumen neurokranija varira od 400 do 545 cm<sup>3</sup>. Do sada nisu pronađeni kompletni kosturi ove vrste ali prema nekim kostima nađenim na nalazištima na kojima su nađene njihove lubanje možemo pretpostaviti visinu i težinu. Mušjaci su bili visoki oko 137 cm i težili oko 49 kg. Ženke su bile visoke oko 124 cm i težile oko 34 kg. Spolni dimorfizam je bio izražen, ali mnogo manji nego kod ranijih vrsta

austalopiteka.(5,6)



Slika 9. Rekonstrukcija lica *P. boisei* (11)

### 2.3.2. Ključni fosili

OH 5

**GODINA PRONALASKA:** 1959.

**LOKACIJA:** Olduvajski klanac, Tanzanija

**STAROST:** 1,8 milijuna godina

Ovo je prvi pronađeni fosil vrste *P. boisei*. Po otkrivanju mu je dano ime *Zinjanthropus boisei*, a lubanja je nazvana Nutcracker Man. Lubanja je izvršno očuvana i pripadala je odraslom muškaku. (10)



Slika 10. OH 5 (11)

KNM-ER 406

**GODINA PRONALASKA:** 1969.

**LOKACIJA:** Koobi Fora, Kenija

**STAROST:** Oko 1,7 milijuna godina

Primjerak je odrasli mužjak. Lubanja je izvrsno očuvana, ali od zubiju su ostali samo korijeni.

(10)



Slika 11. KNM-ER 406 (11)

KNM-ER 732 A

**GODINA PRONALASKA:**1970.

**LOKACIJA:** Koobi Fora, Kenija

**STAROST:**oko 1,7 milijuna godina

Primjerak je ženka. Od lubanje je ostala samo lijeva strana. Ovaj primjerak nema tjemenu krijestu i lice je u cijelini manje masivno što navodi na zaključak da je vrsta pokazivala dimorfizam sličan onima kod današnjih dvjekomolikih majmuna.(10)

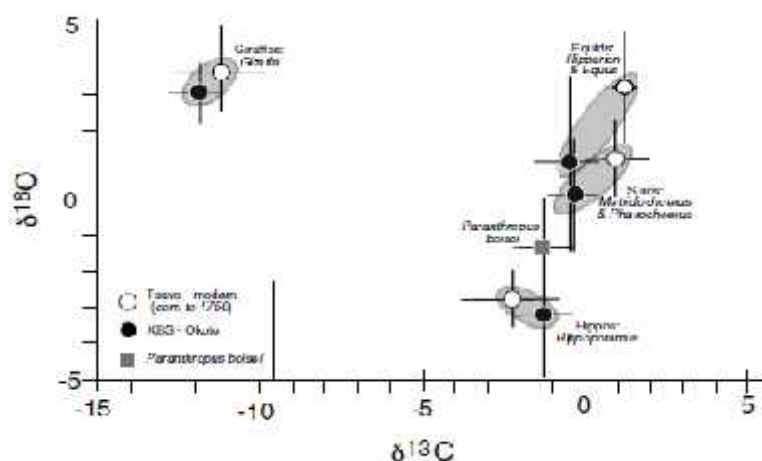


Slika 12. KNM-er 732 A (11)

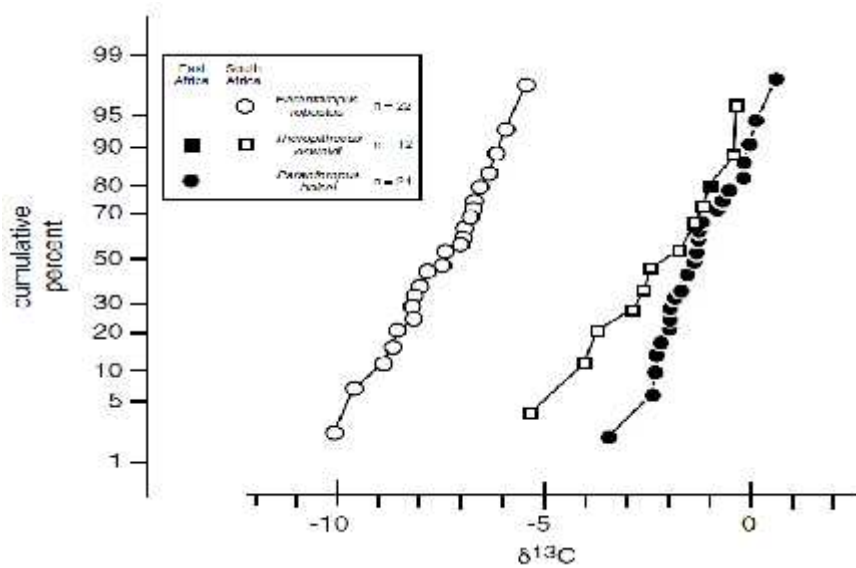
### 2.2.3. Prehrana i ekologija

Zbog njegovog sustava organa za žvakanje, za vrstu *P. boisei* se dugo smatralo da se hranila s vrstom i žilavom hranom kao što su gomolji, sjemenke i orašasti plodovi. Me utim, analiza zubiju je pokazala da nema tragova trošenja kao kod drugih životinja s takvom prehranom. Zbog toga se po elo smatrati da je prehrana ove vrste bila raznolika, a tvrda je hrana bila samo rezerva kao kod vrste *P. robustus*. (10)

Me utim, novija analiza izotopa ugljika u njegovim zubima ukazuju na to da se hranio sa C4 biljkama. Ve ina afri kih biljaka osim trava i *Cyperaceae* (šiše, rogozi i trske) koriste C3 fotosintezu. Od svih primata jedino je izumrla vrsta gelade *Theropithecus oswaldi* konzumirala više C4 biljaka.(3) Me utim, trave su koristan izvor energije samo tijekom kišne sezone, dok je za vrijeme sušne sezone jedini koristan dio rizom. Na taj na in se hrane današnje bradavi aste svinje i gelade. Taj na in prehrane u slu aju vrste *P. boisei* ne bi bio pretjerano u inkovit zbog omjera potrošnje i dobivanja energije. S druge strane, *Cyperaceae* su trajnice i njihovi rizomi i stabljike se i danas koriste kao hrana za ljude u delti Okavanga.(4) Analizom izotopa kisika tako er je potvr eno da je *P. boisei* bio ovisan o vodi, što navodi na zaklju ak da se vjerojatno hranio mo varnim biljem iz porodice *Cyperaceae*. Tako er, omjer ugljika se nije mijenjao ovisno o godišnjim dobima što dovodi do zaklju ka da je to bila osnovna hrana. Me utim, takav oblik prehrane je ograni io vrstu na staništa uz rijeke i jezera što je moglo dovesti do njihovog izumiranja. Istovremeno, tako specifi na prehrana omogu ila im je da prežive uz druge rane hominide (*Homo habilis* i *Homo erectus*) bez izumiranja.(3)



Slika 13. Analiza vrijednosti  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{18}\text{O}$  za vrstu *P. boisei* u usporedbi s žirafama, nilskim konjima, svinjama i životinjama iz porodice konja iz današnjeg Tsava i fosilnim primjercima. (3)



Slika 14. Usporedba  $\delta^{13}C$  vrijednosti za vrste *P. robustus*, *P. boisei* i *Theropithecus oswaldi*. Iz ovih podataka se može zaključiti da je prehrana *P. boisei* bila sličnija *T. oswaldi* nego *P. robustus* (3)

### 3. ZAKLJUČAK

Rod *Paranthropus* predstavlja svojevrsnu slijepu ulicu u evoluciji ranih hominida. Ako prihvatimo tezu da su *P. robustus* i *P. boisei* razvili iz vrste *P. aethiopicu*, oni predstavljaju drukčiju vrstu specijalizacije od gracilnih australopiteka. Dok su gracilni australopiteci koristili raznolike izvore hrane, uključujući i plodove, sjemenke i meso, robustni australopiteci su se poeli specijalizirati za pretežno biljnu hranu. Takav je oblik prehrane doveo do nastanka robustnih karakteristika. Te su evolucijske prilagodbe bile korisne u tadašnjoj Africi jer su omogućile korištenje hrane kakva nije bila dostupna gracilnim vrstama i ranim hominidima.<sup>(7)</sup> Međutim, biljna je hrana izrazito niskokalorična i siromašna proteinima zbog čega je volumen njihovog mozga ostao manje-više nepromjenjen. Zbog njihove su se specijaliziranosti vrste okoliša u kojima su mogli živjeti smanjile te su klimatske promjene i promjene u okolišu mogle lako doprinijeti njihovom izumiranju. Za usporedbu, *Homo habilis* je počeo koristiti prve primitivne alate i tako se uspio dokopati do tada slabo korištenih izvora hrane, poput koštane srži te korijenja i gomolja koji su rasli duboko u zemlji. Povećana je količina proteina u hrani dovela do razvitka mozga koja je omogućila kasnijim pripadnicima roda *Homo* korištenje još boljih alata i njihove



kasnije ekspanzije po itavoj zemlji. *Paranthropus* je, me utim, postao specijalist za žvakanje i, unato tome što su vrste iz njegovog roda preživjele oko 1.5 milijuna godina, nikad nije migrirao iz Afrike te je izumro bez ikakvih potomaka.(2)

#### **4. LITERATURA**

1. Lewin, R. *Human evolution : an illustrated introduction/* 5th ed. (2005).
2. Lewin, R. and Foley, R.-*Principles of human evolution/*2nd ed. (2004)
3. Cerling, T.E., Mbua,E., Kirera, F.M., Manthi, F.K., Grine, F.E., Leakey, M.G., Sponheimer, M., Uno, K.T. *Diet of Paranthropus boisei in the early Pleistocene of East Africa.* PNAS 108:9337–9341.(2011)
4. Lee-Thorp, J. *The demise of “Nutcracker Man”* PNAS 108:9319–9320 (2011)
- 5.Wood, B., Constantino, P. *Paranthropus boisei: Fifty Years of Evidence and Analysis.* Yearbook of physical anthropology 50: 106–132 (2007)
6. Wood, B. *A tale of two taxa.* Transactions of the Royal Society of South Africa 60: 91-94 (2005.)

7. Sponheimer, M., Passey, B., de Ruiter, D., Guatelli-Steinberg, D., Cerling, T., Lee-Thorp, J. *Isotopic Evidence for Dietary Variability in the Early Hominin Paranthropus robustus*. Science magazine 314:980-981 (2006)

8. Rotman, A. *The Robust Australopithecines: Evidence for the genus Paranthropus*. Totem: The University of Western Ontario Journal of Anthropology 13: 79-84 (2011)

9. Teaford, M.F., Ungar, P.S. *Diet and the evolution of the earliest human ancestors*. PNAS 97:13506–13511 (2000)

10. <http://www.becominghuman.org>

11. <http://humanorigins.si.edu>

## 6. SAŽETAK

Robustni australopiteci predstavljaju izrazito zanimljivu granu u evoluciji ovjeka. Njihov razvoj je tekao u smjeru razvijanja snažnog sustava organa za žvakanje i sposobnosti da prežive na puno nekvalitetnijoj hrani od svojih gracilnih rođaka. Takve prilagodbe su im služile kroz dugi niz godina, no, međutim, pretjerana specijalizacija se na kraju pokazala neuspješnom, kao mnogo puta do tada. Dok je sposobnost ranih hominida da se domognu pomoću alata raznih izvora hrane poput mesa robustni australopiteci su se razvili u oblik slični gorilama.

Međutim bilo bi ih pogrešno smatrati neuspjehom. Iako nisu uspjeli migrirati iz Afrike i kolonizirati svijet, oni su uspješno preživljavali 1.5 milijuna godina u svojem okolišu, mnogo duže nego većina vrsta iz roda *Homo*.

## 7. SUMMARY

The robust australopithecines represent a very interesting branch in human evolution. Their development was directed towards the development of a strong system of chewing organs and the ability to survive on a diet of a far lesser quality than that of their more gracile cousins. Such adaptations served them through a vast period of time, but in the end such overspecialization turned out to be inefficient as it had many times before. In contrast the ability

of early hominids to get various foods, such as meat, by using tools, the robust australopithecines developed into a form similar to that of a gorilla.

However, it would be wrong to consider them a failure. Although they did not manage to migrate from Africa and colonize the world, they succeeded in surviving 1.5 million years in their environment, which is much longer than most Homo species managed.