

Evolucija hominida (por. Hominidae)

Černauš, Nikolina

Undergraduate thesis / Završni rad

2014

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://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:882260>

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](#)



SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO – MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

EVOLUCIJA HOMINIDA (por. *Hominidae*)

EVOLUTION OF HOMINIDS (fam. *Hominidae*)

SEMINARSKI RAD

Nikolina Černauš
Preddiplomski studij molekularne biologije
(Undergraduate Study of Molecular Biology)
Mentor : doc. dr.sc. Damjan Franjević

Zagreb, 2014.

1. UVOD	3
2. SISTEMATIKA HOMINIDA I EVOLUCIJA PRIMATA.....	6
2. 1. PRIMATI.....	8
2. 2. PODRIJETLO I EVOLUCIJA PRIMATA.....	10
2. 3. DIVERGENCIJA PRIMATA.....	12
2. 4. ANTROPOIDI (<i>Anthropoidea</i>)	13
2. 5. RANI HOMINOIDI (<i>Hominoidea</i>).....	15
2. 6. KASNI HOMINOIDI	17
3. HOMINIDI.....	20
3. 1. ANATOMIJA ČELJUSTI.....	21
3. 2. ANATOMIJA ČOVJEKOLIKIH MAJMUNA I ČOVJEKA.....	23
3. 3. RANI HOMININI.....	24
3. 4. EVOLUCIJA ČOVJEKOLIKIH MAJMUNA.....	28
3. 5. BIPEDALIZAM	28
4. AUSTRALOPITECINI.....	31
4. 1. GRACILNI AUSTRALOPITECI	33
4. 2. ROBUSTNI AUSTRALOPITECI.....	35
5. ROD <i>HOMO</i>.....	38
5. 1. RANI EVOLUCIJSKI RAZVOJ RODA <i>Homo</i>	38
5.2. KASNI EVOLUCIJSKI RAZVOJ RODA <i>Homo</i>	43
5. 3. GENETIČKI DOKAZI PODRIJETLA MODERNOG ČOVJEKA	46

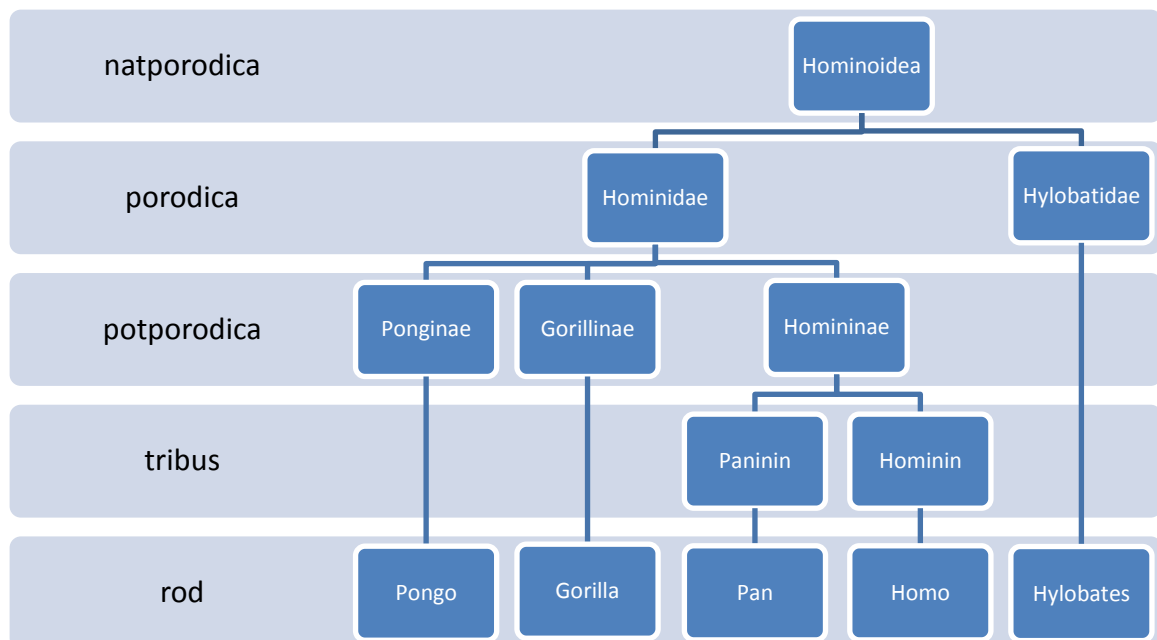
6. ENCEFALIZACIJA	49
PRILOG 1. GEOLOŠKA PROŠLOST ZEMLJE.	52
PRILOG 2. PROMJENE GLOBALNE TEMPERAURE I TEKTONSKA POMICANJA PLOČA TIJEKOM POVIJESTI ZEMLJE.	53
PRILOG 3. PROMJENE AFRIČKE KLIME TIJEKOM EVOLUCIJE HOMINIDA	54
LITERATURA	56
7. SAŽETAK.....	58
8. SUMMARY.....	59

1. UVOD

„ Mi, hominidi, nismo ništa drugo nego majmuni koji hodaju na dvije noge.“
(Richard Leakey)

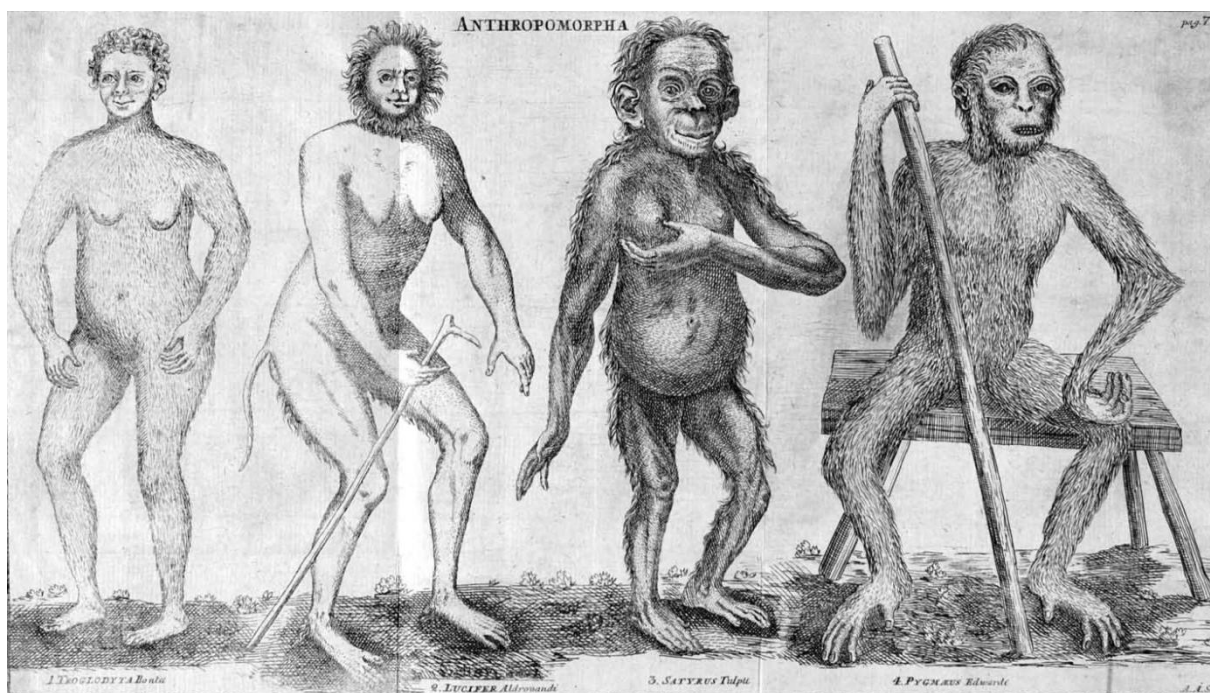
Jednom jednostavnom rečenicom Richard Leakey (obitelj Leakey svojim je arheološkim istraživanjima rasvijetlila velik dio nepoznate povijesti razvoja ljudske vrste, stoga je i više nego prikladno u uvodnom dijelu ovog rada navesti izreku jednog od pripadnika te obitelji) sažeo je svoje viđenje evolucije hominida, prezentirajući je kao posljedicu razvoja bipedalnog hoda među primatima prije oko 60 milijuna godina. Kroz povijest razvoja evolucijske misli bilo je, a ima i danas, onih znanstvenika koji se s njime ne bi složili. Ovaj citat možda najbolje sažima opis hominida jer ono što nas razlikuje od drugih antropomorfnih predaka čovjeka upravo je povećana upotreba bipedalnog hoda u kretanju.

Porodica hominida (*Hominidae*) obuhvaća vrstu *Homo sapiens* i sve njegove bliske živuće ili izumrle srodnike. (Slika 1.) Istraživanja o evoluciji hominida započela su poglavito objavom Darwinova djela „*Podrijetlo čovjeka*“ 1871. i knjige Thomasa Henrya Huxleya „*Evidences as to Man's Place in Nature*“ 1863. godine. Oba su autora koristila embriološka i anatomska znanja toga doba, poznatu homologiju između čovjeka i ostalih primata, kao i čovjeka i ostalih sisavaca.



Slika 1. Klasifikacija natporodice *Hominoidea*, temeljena na trenutnim molekularnim i morfološkim podacima. Temeljeno na shemi iz (Lewis,Foley, 2004.)

Prije Darwina i Huxleya rijetki su u majmunima i ostalim primatima prepoznali vrste srodne čovjeku, što zbog nedostatka znanja, što zbog jakog utjecaja biblijske metafore o stvaranju čovjeka, koja se držala dokazom kako je čovjek po svom stvaranju nadležan svim drugim bićima i s njima se ne može uspoređivati. Prve naznake o zaokretu u znanosti vidimo već u djelu *Systema naturae* Carla Linnéa, koji u rod *Homo*, osim čovjeka, ubraja i nekoliko dodatnih vrsta (Slika 2.) unatoč tome što je za neke samo čuo iz priča mornara i pustolova koji u to vrijeme otkrivaju unutrašnjost Afrike. Svrstavši čovjeka u sistematiku kao još jednu od životinjskih vrsta, Linné mu poriče posebnosti veće od onih koje imaju i drugi primati, ali istovremeno se teško odvaja od tradicije – tako je vrsta *Lucifer aldrovandi* uvrštena u sistematiku iako se sva saznanja o njoj temelje na nejasnim pričama umotanim u legende – odatle i naziv roda *Lucifer*. S druge strane, Katolička je Crkva tek nedavno (1950.) i službeno objavila kako ideja evolucije nije kontradiktorna njenom učenju^a.



Slika 2. Pripadnici Anthropomorfa po Linnéu, ilustracija njegovog učenika Christiana Hoppiusa. Slijeva nadesno prikazani su *Troglodyta Bontii*, *Lucifer Aldrovandi*, *Satyrus Tulpii*, *Pygmaeus Edwardi*. Preuzeto sa Wikipedije.

^a Pio XII., *Humani generis*, 36 : „(...) Crkveno učiteljstvo ne brani da u skladu sa sadašnjim stanjem znanosti i teologije mjerodavni stručnjaci na oba područja istražuju i pretresaju evolucionističko učenje. Ono naime istražuje porijeklo ljudskog tijela, te uči kako ono potječe od preegzistentne organske materije, dok nas vjera obvezuje vjerovati kako su duše izravno stvorene od Boga. No to se treba činiti tako da se razlozi dvaju mišljenja, hoće reći onoga koje se izjašnjava u prilog i onoga koje se protivi evolucionizmu, pretresaju i preispituju s nužnom ozbiljnošću, umjerenošću i taktom. (...)”

Ono što je započelo s Darwinom i Huxleyem ubrzo je preraslo u opće zanimanje za povijest ljudskog roda – traga se za novim fosilnim nalazištima, a ona koja su već otkrivena, kao što je nalazište u dolini rijeke Neander, dobivaju posve novo značenje. Znanstveni svijet uporno traga za novim dokazima, novim fosilima, novim teorijama razvoja. Tako nastaje kovanica *missing link*, koju na hrvatski prevodimo kao „kariku koja nedostaje“, a označava ključan dokaz neke teorije. U ovom slučaju, kad govorimo o evoluciji čovjeka, karika koja nedostaje opisivana je kao fosil čovjekovog pretka koji će pokazati jasna obilježja i čovjeka i majmuna. 1912. u Londonu je objavljeno otkriće takozvanog „Piltdownskog čovjeka“, *Homo piltdowniensis*, čija je rekonstrukcija na temelju donje čeljusti i dijela lubanje pokazala kako se radi o hominidu malog volumena mozga i donje čeljusti nalik onoj u mlade čimpanze, dok je ostatak lubanje imao obilježja modernog čovjeka.^b Sve do 1953. taj se nalaz držao važnim dokazom o evoluciji čovjeka, a tada su analize pokazale kako se radi o falsifikatu, podmetnutom kako bi se obmanula znanstvena javnost. Piltdownski čovjek vrijedan je podsjetnik znanosti kako treba svakom otkriću pristupiti objektivno, sagledati ga iz svih kuteva i, radije nego ga uklopiti u postojeću teoriju, pokušati pronaći njegovo mjesto u vremenu i prostoru, pa makar to značilo pobiti i vlastita uvjerenja.

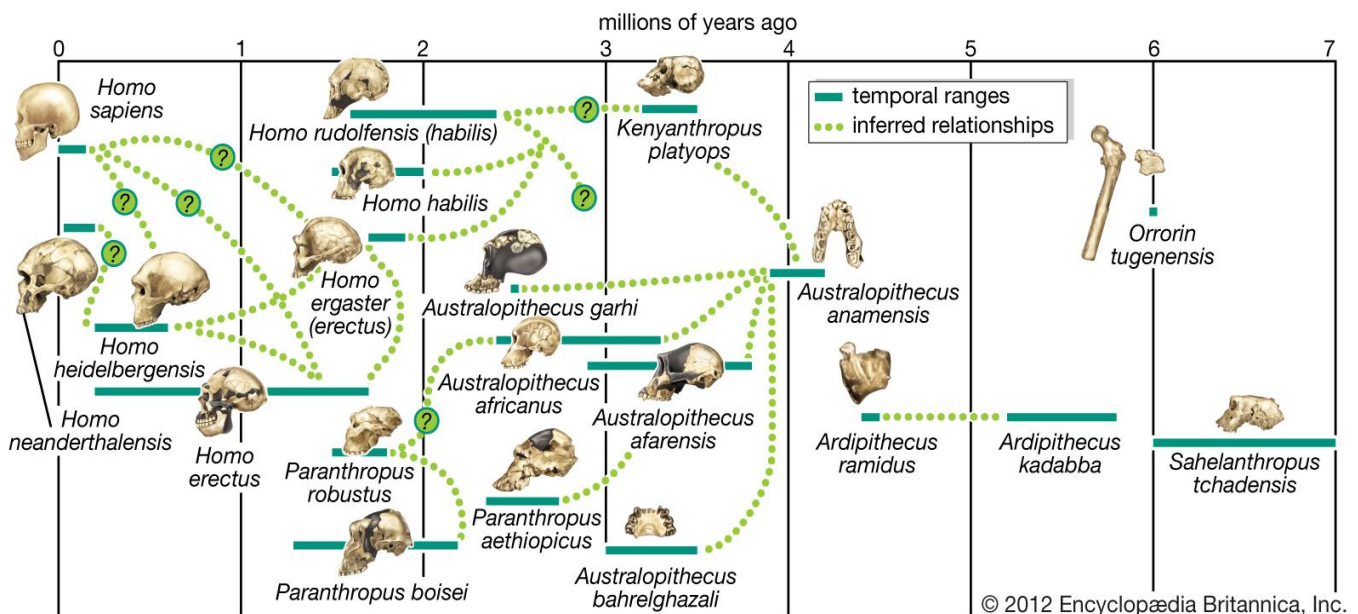
Sličnim se zaključkom rukovodio i Charles Darwin kad je objavio svoja djela „*O postanku vrsta*“ i „*Podrijetlo čovjeka*“. Iako je sva svoja saznanja i ideje o prirodnoj selekciji i evoluciji čovjeka prikupio još u mladosti tijekom putovanja brodom Beagle, svoje je radove objavio gotovo dvadeset godina kasnije, kad je primio pismo Arthura Wallacea koji ga je pitao za mišljenje o ideji prirodne selekcije – do koje je Darwin već stigao godinama prije.

Istraživanja evolucije hominida ostala su u sjeni istraživanja evolucije čovjeka, iako su dva procesa povezana, a u dijelu i istovjetna. U ovom radu cilj mi je pokušati iznijeti rezultate i zaključke dosadašnjih istraživanja evolucije hominida, s posebnim naglaskom na anatomske karakteristike i genetička istraživanja koja su pomogla rasvijetliti neke od problema sistematike hominida.

^b Piltdownski čovjek bio je smatran karikom koja nedostaje sve do 1953. kad je izvršena opsežna istraga i ustanovljeno je kako je „fosilni nalaz“ zapravo sadržavao ostatke čak tri vrste – lubanja je pripadala srednjovjekovnom čovjeku, donja je čeljust pripadala orangutanu, a zubi čimpanzi. Prevarant nikad nije otkriven iako najviše dokaza upućuje na Charlesa Dawsona, čovjeka koji je i „pronašao fosile“. Nedostatak skepse u početku objave nalaza pripisuje se tada prevladavajućem mišljenju kako se u čovjekovih predaka prvo povećao kapacitet mozga, a tek se kasnije razvila i omnivorna prehrana, čemu je Piltdownski čovjek bio potvrda.

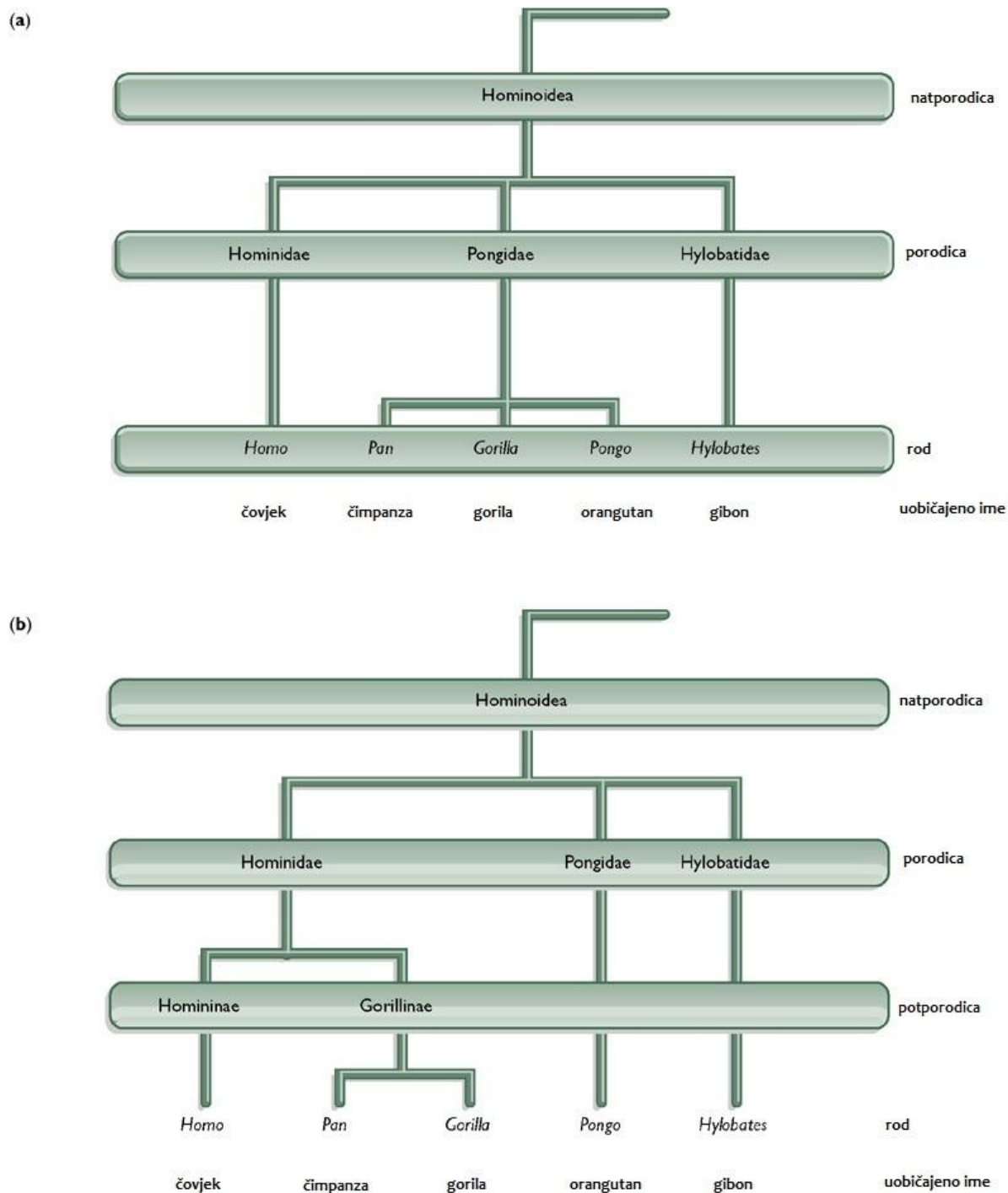
2. SISTEMATIKA HOMINIDA I EVOLUCIJA PRIMATA

Hominidi su članovi porodice *Hominidae*, koja uključuje čovjeka i njegove bliske živuće ili izumrle pretke (Slika 3.) Od živućih predstavnika porodica uključuje dvije potporodice, *Homininae* i *Gorillinae*, gdje potporodica *Homininae* uključuje rodove *Homo* i *Australopithecus*, dok potporodica *Gorillinae* uključuje rodove *Pan* i *Gorilla*. Porodica *Hominidae* zajedno s porodicama *Pongidae* i *Hylobatidae* spada u natporodicu *Hominoidea*. (Slika 4.)



Slika 3. Evolucijski prikaz izumrlih članova porodice hominida čiji su fosilni ostaci dragocjeni dokazi o evoluciji čovjeka. Na slici je prikazano ukupno 7 rodova i čak 20 vrsta - od toga je danas prisutan samo jedan rod, predstavljen samo jednom vrstom, *Homo sapiens sapiens*. Pune crte oznaka su vremenskog razdoblja u kojem se prisutnost neke vrste može potvrditi arheološkim nalazima, a isprekidane crte oznake su pretpostavljanog slijeda razvoja.

Filogenetski gledano, hominidi pripadaju u skupinu primata (*Primates*) unutar razreda sisavaca (*Mammalia*), koje se opet ubraja u koljeno kralješnjaka (*Vertebrata*), ono u odjeljak svitkovaca (*Chordata*), a ono u carstvo životinja (*Animalia*). Pripadnost carstvu *Animalia* označava hominide kao jedinke koje moraju unositi hranu, zbog čega su jedinke razvile sustave za kretanje i primanje podražaja koje im omogućuju da pronađu hranu. Pripadnost odjeljku *Chordata* označava ih kao životinje koje u nekom tijeku svog rasta i razvoja imaju notokord, fleksibilni unutarnji potporanj, koji je kod kralješnjaka prerastao u čvrst unutarnji potporanj, kralješnicu. Kralješnjake obilježava i bilateralna simetrija tijela, kao i slična građa udova, s jednom kosti u gornjem i dvije u donjem dijelu.



Slika 4. Dva načina klasifikacije hominoida (ljudi i čovjekoliki majmuni). a) tradicionalna klasifikacija ; b) klasifikacija bazirana na filogeniji, posebice na genetičkim dokazima. Tekst i slika preuzete iz (Lewis i Foley, 2004.)

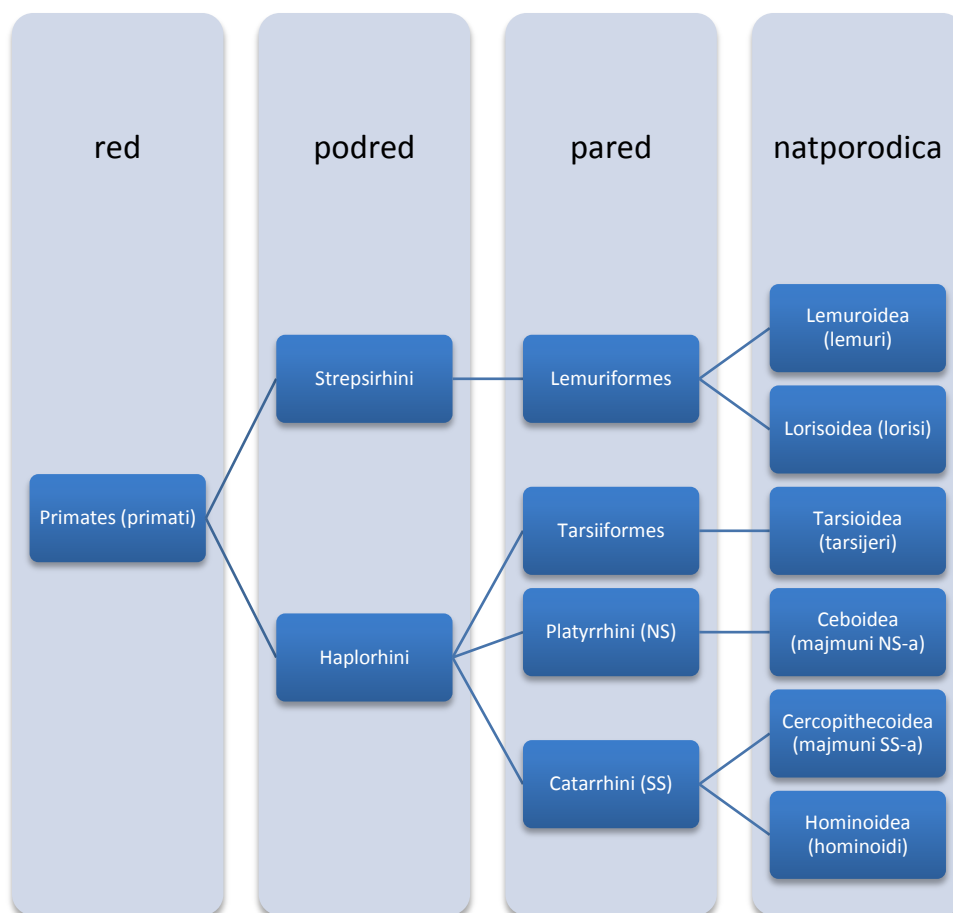
Sisavci su životinje koje rađaju žive mlade, s iznimkom pripadnika reda jednootvora (*Monotremata*) čiji se mladi legu iz jaja. Većina sisavaca su placentalni sisavci, što znači da tijekom trudnoće ženka prenosi hranjive tvari plodu preko posteljice (placente), organa koji se razvije unutar ženke tijekom trudnoće. Nakon poroda, mladunčad se hrani preko mliječnih žlijezda koje u tijelu majke produciraju hranjive tvari. Također, zbog dugog perioda trudnoće

i kasnije brige o mladunčetu, sisavci imaju manje potomstva, ali se o njemu više brinu. Sisavci imaju i dobru termoregulaciju, koju održavaju unosom hrane koja se pretvara u toplinu i kontrakcijom ili ekspanzijom krvnih žila ovisno o vanjskoj temperaturi. Ovu grupu karakteriziraju i zubi, točnije, njihov specifičan raspored. Četiri su vrste zuba koje se pojavljuju u sisavaca – kutnjaci, prekutnjaci, očnjaci i sjekutići koji se razlikuju svojom građom (heterodontno zubalo). Sjekutići i očnjaci nalaze se u prednjem dijelu zubala, manji su i istureniji od kutnjaka i prekutnjaka, koji se nalaze u stražnjem dijelu i uglavnom su veći i niži, predviđeni za fino mljevenje hrane, dok se očnjacima i sjekutićima životinje koriste za trganje hrane ili grizenje. Sastav zubala može se opisati dentalnim formulama, koje su oblika I-C-PM-M (sjekutići-očnjaci-prekutnjaci-kutnjaci), npr. dentalna formula čovjeka je 2-1-2-3, dakle u donjoj ili gornjoj čeljusti čovjek ima dva sjekutića, jedan očnjak, dva prekutnjaka i tri kutnjaka.

2. 1. PRIMATI

U životinjskom svijetu primati se ističu razvijenim socijalnim vještinama i inteligencijom, a prilagodbe na okoliš u kojem žive uključuju razvijena stopala i šake, prilagođena za hvatanje, binokularni vid te rep. Šake primata imaju duge prste, na kojima imaju nokte, a česta je i pojava odebljale kože na dlanovima, što pomaže kod kretanja. Lokomotorne sposobnosti primata uključuju penjanje i hvatanje, skakanje, hodanje na sve četiri noge ili pak hodanje uz oslanjanje na prednje udove uz često uspravljanje, što se smatra ishodištem uspravnog hoda čovjeka i njegovih predaka. U primata se također znatno razvija osjet vida uz slabljenje osjeta njuha i smještanje očiju s prednje strane glave. Binokularni vid omogućuje percepciju dubine, što je prednost životinji koja živi u arborealnom habitatu jer joj omogućuje brže i lakše kretanje. Također, većina primata ima i dobru percepciju boja. Razvija se i poseban obrazac i raspored zuba, uz tendenciju prema smanjenju očnjaka i pojačanju kutnjaka. Također, bitno je spomenuti i relativno veći volumen mozga u odnosu na veličinu tijela nego kod ostalih sisavaca. Što se tiče reprodukcije, broj potomaka nije velik, reproduktivna zrelost dostiže se relativno kasno i prisutna je skrb za potomke. Zanimljivo je spomenuti da se prehrana u svih primata barem djelomično sastoji od voća.

Red primata dijeli se na dva podreda – *Strepsirhini* i *Haplorhini*. (Slika 5.)



Slika 5. Klasifikacija primata. Nazivi unutar zagrada uobičajena su imena za pojedine skupine. Kratice : NS-Novi svijet, SS- Stari svijet. Preuzeto iz Fleagle 2013.

Postoji i starija podjela koja primata dijelila na podrede *Prosimii* (prosimijani) i *Anthropoidea* (antropoidi), a u podred antropoida (*Anthropoidea*) ubrajali su se paredi *Platyrrhini* i *Catarrhini*. Primati danas žive u tropskom i suptropskom području, a pojedine grupe obitavaju na strogo ograničenom području – npr. lemure možemo pronaći samo na Madagaskaru. Danas ih je poznato oko 200 vrsta, od toga se evolucijski najodvedenijom vrstom smatra *Homo sapiens*, čovjek.

Rana istraživanja evolucije primata tijekom 1950-tih godina govorila su o „arborealonoj teoriji“ koja je kao glavno obilježje primata uzimala njihove prilagodbe na šumsko stanište i život na granama. Međutim, ta je teorija pobijena 1970-tih godina kad je Matt Cartmill postavio pitanje zašto se kao karakteristika primata uzima prilagodba na šumski način života kad postoje i druge skupine životinja koje se na takvom staništu snalaze čak i bolje od primata. Dodatno je pitanje bilo i zašto je došlo do razvoja nogu i ruku prilagođenih za hvatanje, te zašto se očni aparat razvio nauštrb njušnog?

Odgovor je Cartmill potražio u komparativnoj biologiji, gdje je uočio kako se isti tip ruku može pronaći i u kameleona i sjevernoameričkog oposuma, a koji se rukama koriste kako bi se stabilizirali na granama. Što se tiče razvoja očnog aparata, on je usporediv s očnim aparatom u nekih mačaka i ptica kao što su sove i sokoli, kod kojih je važno točno procijeniti udaljenost, zbog čega su razvile stereoskopski vid. Smještaj očiju na glavi je takav da se vidna polja lijevog i desnog oka djelomično preklapaju u sredini, što omogućuje bolju percepciju dubine i udaljenosti. Na temelju toga Cartmill je zaključio kako su se sve navedene karakteristike razvile kako bi primati lakše lovili svoj plijen, insekte. Kasnije se pojavila i dodatna hipoteza Roberta Saussmana koji ističe kako jedan dio primata koristi i njuh i sluh kako bi detektirali svoj plijen. Također, napominje kako su primati evoluirali u razdoblju kad je došlo do eksplozije razvoja cvjetnica i stoga se može pretpostaviti kako je do razvoja ruku i nogu za hvatanje došlo upravo tada, kako bi mali primati ili njihovi preci lakše dolazili do voća koje je raslo na krajevima grana.

2. 2. PODRIJETLO I EVOLUCIJA PRIMATA

Smatra se kako su preci primata preživjeli veliko izumiranje prije 65 milijuna godina (Prilog 1), te kako su se „moderni primati“ kao što su lorisi(natporodica *Lorisoidea*) i tarsijeri (natporodica *Tarsioidea*) pojavili već prije 50 milijuna godina i započeli adaptivnu radijaciju. Iako danas u red primata ubrajamo samo 200 vrsta, tijekom adaptacije red je vjerojatno brojao preko 6000 vrsta.

Poznati fosilni ostaci dosad su pomogli rekonstruirati do 180 danas izumrlih vrsta primata, na temelju čega se došlo do zaključka kako su se primati razvili iz ishodišne skupine pleziadapiforma, čiji se predstavnici opisuju kao „sisavci slični primatima“. Skupina uključuje 11 porodica i cijeli niz izumrlih vrsta koje su živjele tijekom paleocena i eocena (Prilog 1). To su bile male životinje, kretale su se pomoću sva četiri uda i imale su ruke i noge prilagođene za penjanje, a iako je raznolikost vrsta unutar ove skupine velika, razlike su uglavnom u veličini zubala i tjelesnoj građi. Nalazi lubanje pokazuju kako se radi o vrstama koje naseljavaju arborealna staništa, ne toliko razvijenog vida kao što je to slučaj u današnjih primata. Većina fosilnih dokaza pronađena je na području Amerike i Europe, koje su prije 60 do 50 milijuna godina bile jedinstveni kontinent (Prilog 2.)

U skupinu pleziadapiforma pripada i porodica *Carpolestidae*, čiji je predstavnik vrsta *Carpolestes simpsoni*, (Slika 6.) otkrivena 2002. u Wyomingu, SAD. Starost fosila procijenjena je na oko 55 milijuna godina, a kostur je dobro očuvan, što je omogućilo znanstvenicima da potvrde neke od svojih dotadašnjih pretpostavki. Vidljivo je da je jedinka

imala ruke i noge prilagođene za hvatanje, s oponirajućim palcem na kojem je imala nokat, dok je na ostalim prstima imala kandže, rep koji je omogućavao stabilizaciju, oči smještene na prednjoj strani glave. Oči nisu imale sposobnost procjene dubine (stereoskopski vid). Ta obilježja pokazuju kako su se prvo razvile ruke i noge sposobne za hvatanje, a tek kasnije i stereoskopski vid, kao i da se radi o prijelazu između predaka primata koji na prstima imaju kandže i ranih primata koji su imali nokte. (Sargis 2002.)



Slika 6. *Carpolestes simpsoni*. Preuzeto iz (Sargis,2002).

i *Adapidae*, zajedno s precima skupine *Anthropoidea* čiji je predstavnik otkriven 1992. u Alžiru – *Algeripithecus minutus*. Za *Omomyidae* se smatra kako su to bile male noćne životinje koje su se pretežno hranile voćem i preci su današnjih lemura. Od fosilnih nalaza poznat je nalaz vrsta *Altatlasius koulchii* i *Shoshonius cooperi*. Za *Adapidae* se smatra kako su preci lemura i lorisa, hranili su se lišćem, voćem i malim insektima.

1994. u Kini su pronađeni fosilni nalazi ranih primata koji su imali karakteristike obje ove skupine, a neki od nalaza uključivali su i zube identične onima kakve danas imaju tarsijeri, što navodi na zaključak kako su današnji tarsijeri zapravo živi fosili.

Nerazjašnjeno ostaje još podrijetlo grupe *Anthropoidea*, za koju se danas smatra da je evolucijski bliža skupini omomida. Kao najstarijeg antropoida često se predstavlja vrsta *Algeripithecus minutus*, koja je ujedno i najjači dokaz teorije kako su prvi antropoidi evoluirali u Africi u vrijeme eocena, iako se u posljednje vrijeme pojavljuje sve više fosila i na području Azije. Azijsko ili afričko podrijetlo tek treba utvrditi (Gunnell i Miller,2001.)

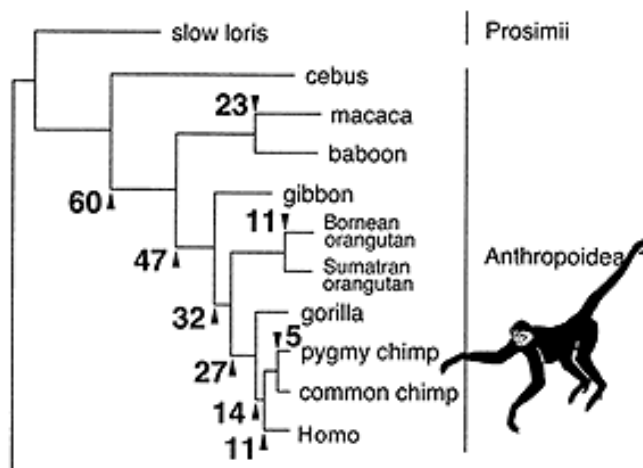
Smatra se da je tijekom evolucije primata ostao preslikan u odnosima i razvoju današnje četiri velike skupine primata. Tijekom eocena razvili su se prosimijani, a prema fosilnim dokazima i prvi antropoidi, koji su ostali rijetki i izolirani. U oligocenu započinje evolucija antropoida, što uključuje pretke majmuna Starog i Novog svijeta. Smatra se da su se njihovi preci razvili u Africi, nakon čega je mala skupina prešla Atlantski ocean i u Americi osnovala

izoliranu granu, iz koje su evoluirali *Platyrrhini*. Majmuni Starog svijeta evoluirali su u miocenu, iako su odvedeniji oblici bili rijetki.

Uočljivo je da je tijekom evolucije primata došlo do povećanja veličine i volumena mozga, razvoja inteligencije, kao i socijalnih oblika ponašanja. Treba spomenuti da, gledano u okviru evolucije primata, čovjek nije razvio neke nove osobine, već su sve čovjekove karakteristike zapravo produžetak istih koje su se razvile tijekom evolucije primata. Sve razlike koje možemo uočiti razlike su u stupnju razvoja, a ne u obliku.

2. 3. DIVERGENCIJA PRIMATA

Molekularne analize danas živućih primata mogu nam dati okvirno vrijeme divergencije pojedinih skupina primata. Arnason et al. (1998.) i Arnason i Janke 2002. objavili su radove u kojima su koristili analizu gena na mitohondrijskoj DNA kako bi odredili približno vrijeme divergencije pojedinih skupina primata. (Slika 7.) Na slici je vidljivo da je do divergencije između hominida i ostalih natporodica došlo prije oko 32 milijuna godina, dok se evolucijsko odvajanje između čovjekolih majmuna i azijskih majmuna (predaka današnjih orangutana i gibona) odvijalo prije oko 27 milijuna godina. Prije 14 milijuna godina odvojili su se preci gorila od zajedničkog pretka čimpanze i čovjeka. Rod *Homo* razdvojio se od roda *Pan* prije oko 11 milijuna godina.



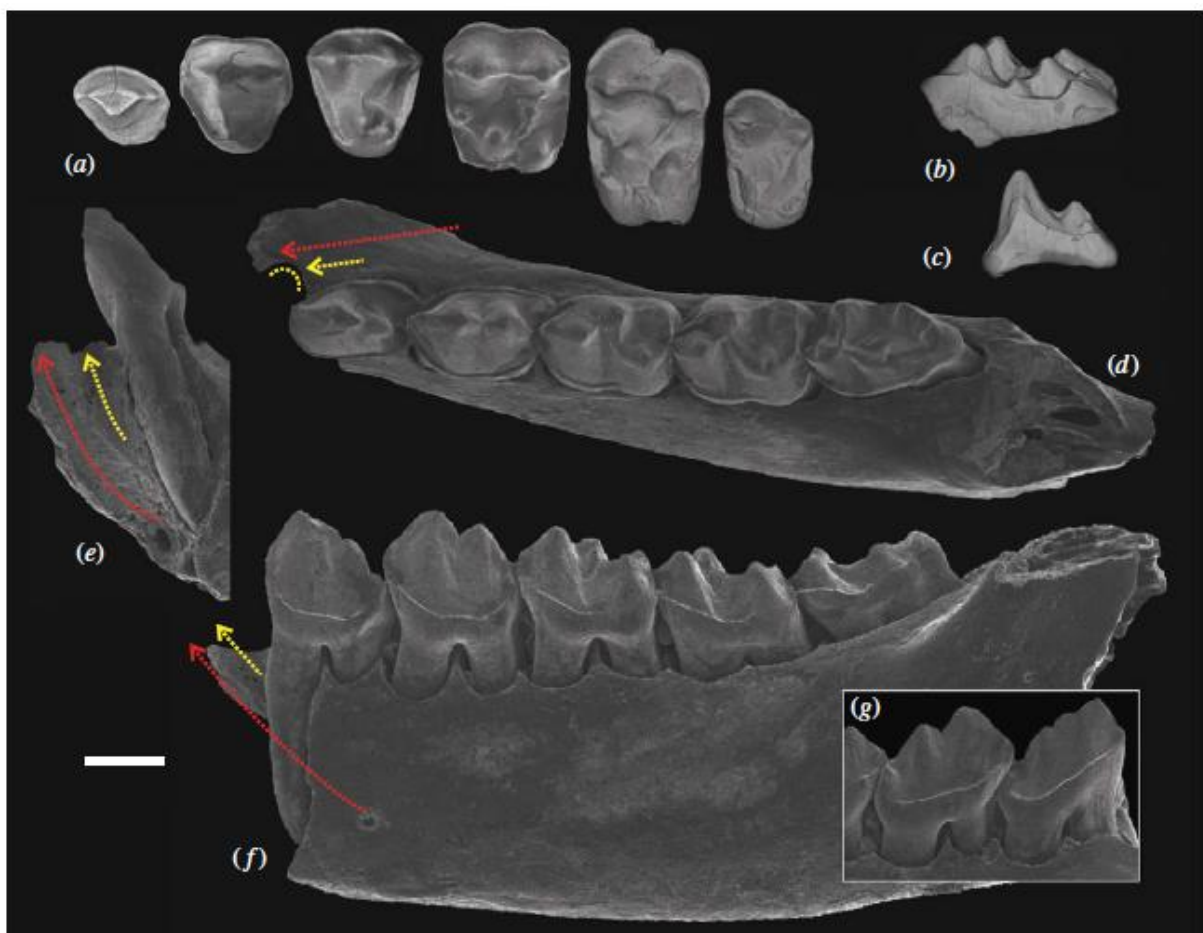
Slika 7. Procijenjeno vrijeme divergencije skupina primata na osnovu molekularnih analiza. Preuzeto iz (Arnason i Janke, 2002.) Brojevi označuju vrijeme u milijunima godina

2. 4. ANTROPOIDI (*Anthropoidea*)

Iako se spore oko njihovog azijskog ili afričkog korijena, znanstvenici su suglasni u tome kako su antropoidi evoluirali na području Afrike tijekom ranog oligocena. 1960-tih istraživanja u okolici Fayuma u Egiptu otkrila su ukupno 11 novih vrsta antropoida. Živjeli su u vrijeme ranog i srednjeg eocena u tropskoj klimi. Rani antropoidi dijele se na dvije skupine: *Parapithecidae* i *Propliopithecidae*.

2. 4. 1. *Parapithecidae*

Parapithecidi su bili mali antropoidi, uglavnom su se hranili lišćem. Njihova dentalna formula odgovara onoj u majmuna Novog Svijeta, zbog čega se ona smatra primitivnom osobinom. Parapithecidi nisu bili precizni kasnijih antropoida. U ovu skupinu ubrajamo i vrstu *Algeripithecus minutus* (Slika 8.) koja se smatra najstarijim antropoidom. Nešto kasnije pojavio se i rod *Eosimias*.



Slika 8. Ostaci zubala vrste *Algeripithecus minutus*. a) Na slici su redom drugi, treći i četvrti pretkutnjak i prvi, drugi i treći kutnjak. b) Drugi kutnjak. c) Četvrti pretkutnjak. d-f) Donja čeljust s (slijeva nadesno) trećim i četvrtim pretkutnjakom i

tri kutnjaka. Crvena i žuta linija pokazuju prema položaju ostalih pretkutnjaka i očnjaka. g) Treći i četvrti pretkutnjak. Mjerna skala iznosi 1 mm. Preuzeto iz (Tabuce et al.,2009.) Zubalo je primitivno, slično onome u majmuna Novog Svijeta.

2. 4. 2. *Propliopithecidae*

Propliopithecidi su bili veće životinje, uglavnom su se hranili voćem, a fosilni ostaci pokazuju i spolni dimorfizam u tjelesnoj težini. Smatra se kako su iz ove skupine potekli svi kasniji antropoidi, a najranijim neosporenim antropoidom smatra se *Catopithecus browni* na temelju pronađenih dijelova čeljusti i zuba. U ovu skupinu svrstava se i najveći dosad pronađeni rani antropoid prema fosilnim ostacima – *Aegiptopithecus* (Slika 9.).



Slika 9. Fosilni ostatak lubanje ženke vrste *Aegiptopithecus zeuxis*. Fotografije u boji i 3D digitalne rekonstrukcije. Mjerna skala iznosi 1 cm. Preuzeto iz (Simons et al.,2007.) Lubanja je među najbolje očuvanima, starost joj je procijenjena na oko 29 - 30 milijuna godina i radi se ženki koja nije doživjela zrelost. Vidljiva je organizacija lubanje i isturen nazalni dio (G,H), kao i položaj i raspored zubiju mandibule (E,F).

Pripadnici ove skupine hranili su se voćem i vjerojatno posjedovali neki oblik spolnog dimorfizma. Također, iako se to trenutnim fosilnim podacima ne može dokazati, znanstvenici smatraju kako je ova grupa evolucijski prethodila hominoidima.

U antropoida je prvi put zamjetno smanjenje njuške i općenito područja nosa, što navodi na zaključak kako se životinje više oslanjaju na svoj vid nego na njuh, ali i dalje se kreću pomoću sva četiri uda. Na ostacima lubanje zamjetno je smanjenje veličine očiju u odnosu na veličinu lubanje, što znači da su životinje aktivnije danju, a ne više noću.

2. 5. RANI HOMINOIDI (*Hominoidea*)

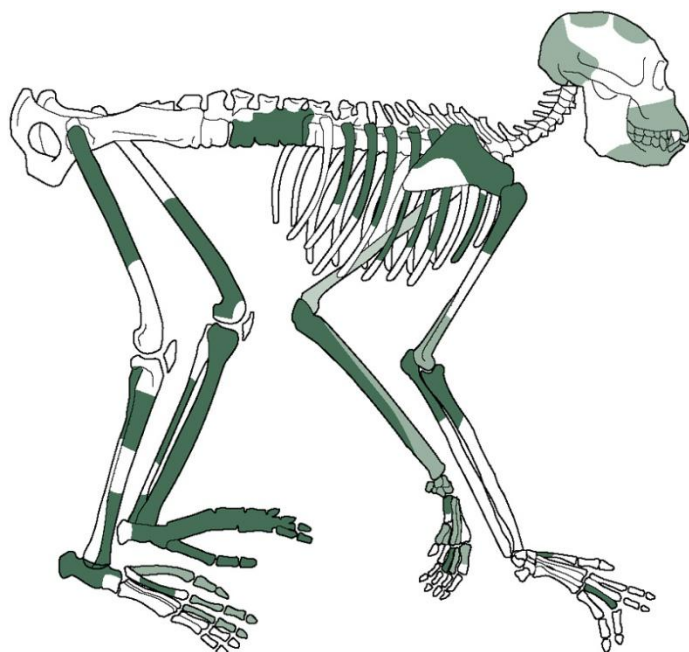
Fosili hominoida uglavnom se datiraju u vrijeme miocena, a pronalazimo ih na području Euroazije i Afrike. Najstarijim predstavnikom smatraju se vrste roda *Proconsul*, koji se pojavljuje prije oko 22 milijuna godina na području današnje Afrike. Smatra se da su nastanjivali tropska i suptropska područja, uz pad raznolikosti vrsta zbog tektonike i općeg hlađenja planeta, i posljedično, klimatskih promjena (Prilog 2.)

Fosili hominoida dijele se na dvije skupine: prvu čine jedinke s jasnim hominoidnim karakteristikama koje izumiru u kasnom miocenu, „primitivni hominoidi“, a drugu jedinke koje su bile izvorišna skupina za razvoj čovjekolikih majmuna, „moderni hominoidi“. Hominoidi su bile jedinke veće od majmuna, bez repa. Dentalna formula ista je kao i u majmuna Starog svijeta (2-1-2-3/2-1-2-3), dok se kod kutnjaka u obje skupine javlja ukupno pet šiljaka koji između sebe stvaraju brazdu u obliku slova Y, pa se takva građa kutnjaka naziva Y-5 uzorkom. Razlikuju se u građi ramena – rameni zglob je fleksibilniji, ključna kost jača i šira, a lopatica smještena više posteriorno. Prednji udovi uglavnom su veći od stražnjih, a kosti prstiju blago zavijene, što je prilagodba na arborealni način života. (Relethford, 2007.)

Rod *Proconsul* javlja se u istočnoj Africi u ranom miocenu i smatra se izvorišnom skupinom za razvoj danas izumrlih, „primitivnih“ hominoida. (Slika 10.) Po svojoj morfologiji, *Proconsul* pokazuje obilježja i majmuna i čovjekolikih majmuna (Tablica 1.) iako je vjerojatnije kako se kretao sličnije majmunu nego čovjekolikom majmunu. Važno je spomenuti kako se u *Proconsula* javlja oponirajući palac. Jedinke ovog roda nisu imale rep, a proporcije udova sličnije su onima u majmuna nego u čovjekolikih majmuna. Općenito se zbog miješanih obilježja (Tablica 1.) rod *Proconsul* smatra prijelaznim oblikom između majmuna i čovjekolikih majmuna. Zubalo je hominoidno po svojoj dentalnoj formuli i građi

kutnjaka, ali i dalje su zadržana neka obilježja majmuna, kao što su dijasteme, praznine u čeljusti kojima je svrha primiti očnjake kad se čeljust sklopi (Slika 11.) .

Rod *Proconsul* smatra se prijelaznim oblikom između antropoida i čovjekolikih majmuna, a nestaje s promjenama klime tijekom miocena.



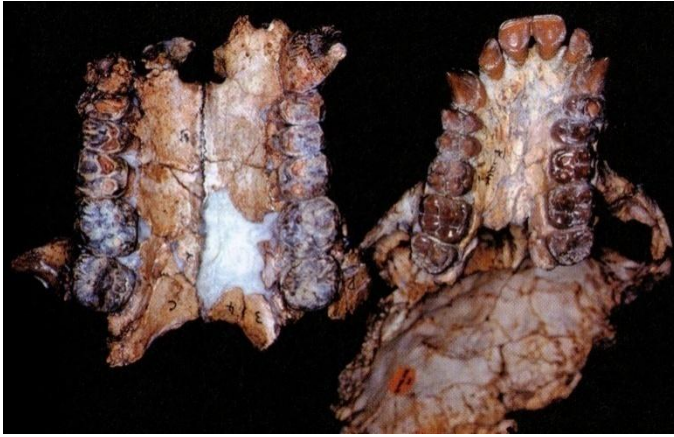
KNM-RU 2036

Slika 10. *Proconsul africanus*.

Rekonstrukcija se bazira na fosilima koje je prije 1959. (dijelovi označeni svijetlom bojom) pronašla Mary Leakey i dijelovima koje su 1980. pronašli Alan Walker i Martin Pickford u kolekciji muzeja u Nairobiju (dijelovi označeni tamnom bojom). Ova je jedinka ženka koja je živjela prije oko 18 milijuna godina, a pokazuje obilježja i modernih majmuna (dug torzo, kosti ruke i šake) i modernih čovjekolikih majmuna (ramena, laktovi, karakteristike lubanje i zubala). Preuzeto iz (Lewis, Foley, 2004.)

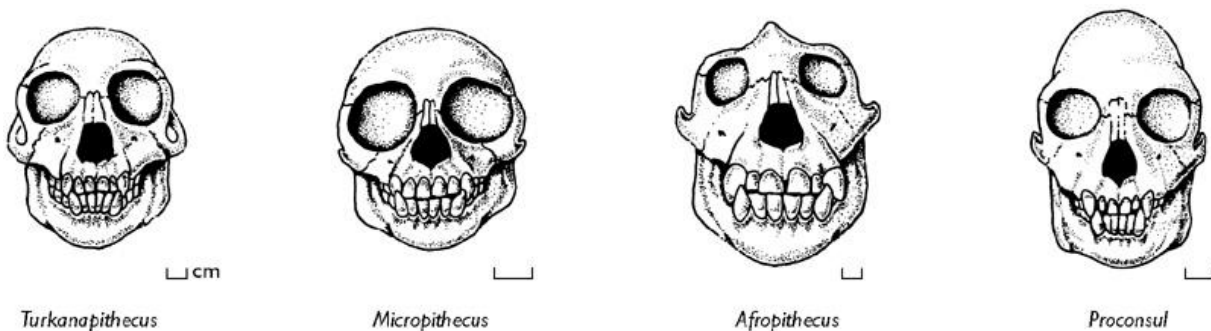
Tablica 1. Primitivna i odvedena obilježja roda *Proconsul*. Podaci iz (Lewis, Foley, 2004.)

<i>Proconsul sp.</i>	
velik mozak; tanak sloj cakline na zubima; povećanje površine kutnjaka i smanjenje očnjaka → prehrana bogatija voćem; oponirajući palac	
obilježja majmuna	obilježja čovjekolikih majmuna
uzak i dubok prsni koš	odsutnost repa
tijelo drži horizontalno uz podlogu → kretanje poput majmuna	građa ramena
građa kostiju ruke	građa lakta
građa kostiju šake	građa stopala
građa kukova	građa potkoljenice



Slika 11. Dvije maksile – fosilni ostaci vrste iz roda *Proconsul*. Vidljivi su izraženi očnjaci i istureni sjekutići, kao i dijastema. Preuzeto iz (Relethford,2007.)

Uz rod *Proconsul* u rane hominoide svrstavamo i druge rodove: *Afropithecus*, *Turkanapithecus*, *Micropithecus* i *Morotopithecus* (Slika 12.), kao i *Heliopithecus*, *Kenyapithecus*, *Equatorius* i *Otavipithecus*. Svima njima zajednička je velika sličnost s čovjekolikim majmunima u građi lica (lubanje i zubala), ali nedostaju im specijalizacije u području lubanje koje se javljaju u čovjekolikih majmuna. Rod *Morotopithecus* smatra se ishodišnom skupinom za razvoj kasnijih čovjekolikih majmuna zbog dokaza o sličnom načinu kretanja.



Slika 12. Prikaz nekih hominoida za miocena. Broj pronađenih vrsta povećava se iz dana u dan. Preuzeto iz Lewis i Foley, 2004.

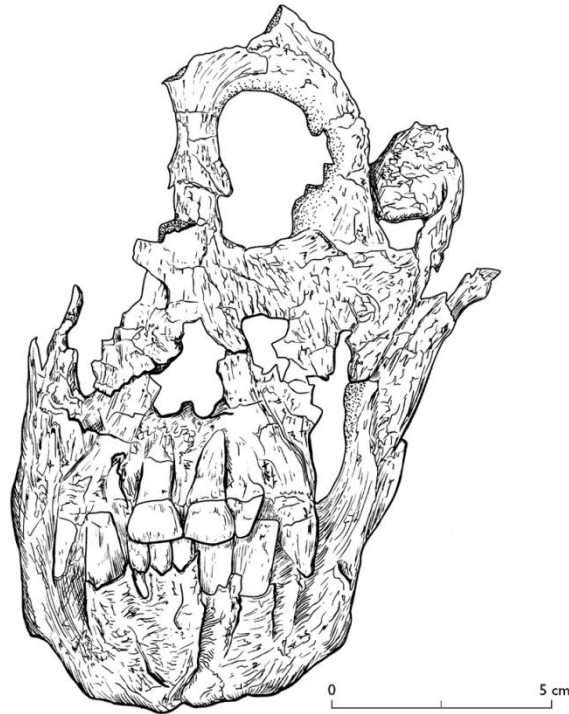
2. 6. KASNI HOMINOIDI

U kasne hominoide ubrajaju se rod *Sivapithecus* (Slika 13.) i rod *Dryopithecus*, a fosilni ostaci pokazuju kako su sličniji današnjim čovjekolikim majmunima, uz pojavu uspravnijeg hoda (u odnosu na rane hominoide). Vrste roda *Sivapithecus* živjele su u Aziji prije između 14 i 7 milijuna godina i smatraju se precima orangutana (*Ponginae*), zbog anatomskih sličnosti lubanje. (Slika 14.) Rod *Dryopithecus* smatra se jednim od mogućih predaka hominida.



Slika 13. Usporedba lubanje vrste iz roda *Sivapithecus* (desno) s lubanjom modernog orangutana. Preuzeto iz (Relethford,2007.)

Hominoidi svoje širenje započinju iz Afrike i to nakon što zbog tektonskog pomicanja dolazi do otvaranja kopnenog puta u Euroaziju prije oko 18 milijuna godina (Prilog 2.) Nakon otvaranja kopnenih puteva između Euroazije i Afrike došlo je do izmjene biljnih i životinjskih vrsta, između ostalog i prijelaza ranih hominoida u Euroaziju gdje su se razvili u kasne hominoide. Euroazijsko kopno nudi nova i različita staništa, što pokazuje i raznolikost koja se javlja u kasnih hominoida. (npr. razlika *Gigantopithecusa* i *Sivapithecusa*). Tektonski poremećaji su doveli i do promjene klime, jer je došlo do zatvaranja dijela mora Tetis, što je djelomice odgovorno za isušivanje današnje sjeverne Afrike. U istom periodu dolazi i do formiranja Himalaja, primicanjem današnje Indije i Euroazije. Klimatske promjene na području Afrike dovele su do pojave suše i hladnije klime; ista se proširila i na područje Euroazije i uzrokovala izumiranje svih velikih čovjekolikih majmuna osim orangutana i roda *Gigantopithecus*, čiji pripadnici također izumiru prije oko 2 milijuna godina. Preživjeli su samo mali čovjekoliki majmuni na području današnje jugoistočne Azije koji su evoluirali u gibone. Dio čovjekolikih majmuna već je ranije migrirao u Euroaziju gdje su evoluirali (*Dryopithecus*) i kasnije se s ponovnim promjenama klime vratili u Afriku (Begun et al. 2003.).



Slika 14. *Sivapithecus indicus*. Jedinka je pronađena u Pakistanu 1980. Starost joj je procijenjena na oko 8 milijuna godina, bila je veličine čimpanze, ali morfologijom lica nalikovala je orangutanu, jela je meko voće i vjerojatno je bila arborealna životinja. Preuzeto iz (Lewis i Foley, 2004.)

3. HOMINIDI

Precima hominida smatraju se dva roda kasnih hominoida: *Griphopithecus* i *Kenyapithecus*, kojeg s hominidima povezuju obilježja lubanje i zubala. Ova dva roda originalno su evoluirala u Africi, ali prisutna su u Euroaziji u srednjem miocenu (prije oko 15 - 13 milijuna godina), što je najmanje dva milijuna godina starije od pojave prvih europskih hominida, stoga se smatra da su hominidi evoluirali na području Euroazije iz pretka sličnog kenijapitecinima (Alba i Moyà-Solà, 2009).

Primati kao skupina već pokazuju neke odvedene osobine po kojima ih možemo razlikovati od ostalih skupina sisavaca, kao što je navedeno u prethodnom poglavlju, no anatomske razlike između pojedinih rodova i vrsta porodice *Hominidae* također su važne u određivanju njihovih evolucijskih srodnosti. Pri analizi fosilnih ostataka nastoji se izvući što više podataka iz najčešće oskudnog nalaza, gdje se od velike koristi pokazuju paleoantropologija, koja se bavi analizom anatomije i bioarheologija, koja na temelju fosila nastoji ocijeniti kvalitetu života ili pak razlog smrti jedinke. (Larsen, 2002).

Kad govorimo o anatomiji, svaka je košćica informativna, no postoje i neki fosilni ostaci koji nam mogu biti „informativniji“ od drugih. Na primjer, pronalazak bedrene kosti upućuje nas na visinu jedinke, pronalazak lubanje na veličinu, a time i na moguć stupanj razvoja mozga ili u novije vrijeme, pronalazak zubiju jedinke mlađe od milijun godina može nam dati fragmentirani uzorak DNA te jedinke.^c

U kontekstu evolucije, pa tako i evolucije hominida, veličina je važna – u pravilu, što je jedinka veća, veće je i stanište koje joj je potrebno za pravilan rast i razvoj, dok su joj energetske potrebe i stopa metabolizma niže (u odnosu na manje životinje). Znamo da se i danas u različitim dijelovima Zemlje starosjedioci razlikuju s obzirom na način i mjesto života, što opisuju Allenovo^d i Bergmannovo^e pravilo. Oba su pravila postavljena u 19. stoljeću, a s vremenom su primjenjena i na ljudsku populaciju, gdje je primijećeno da su u hladnijim područjima starosjedioci niži i zdepasti, dok su starosjedioci ekvatorske Afrike

^c Takozvani „vijek trajanja“ DNA procjenjuje se na oko milijun godina, nakon čega se ona degradira na fragmente koji više nisu dovoljno informativni.

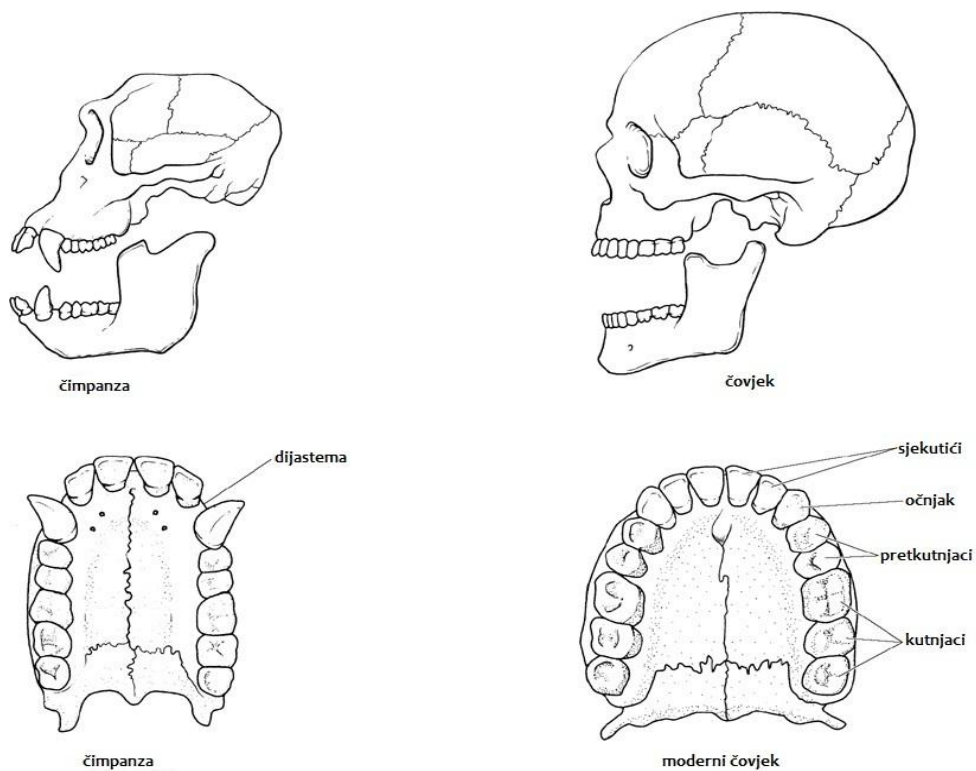
^d Allenovo pravilo: izduženi oblik povećava omjer površine prema masi; kod čovjeka je primjenjivo na udove.

^e Bergmannovo pravilo: povećanje veličine smanjuje omjer površine prema masi; kod čovjeka opisuje širinu trupa.

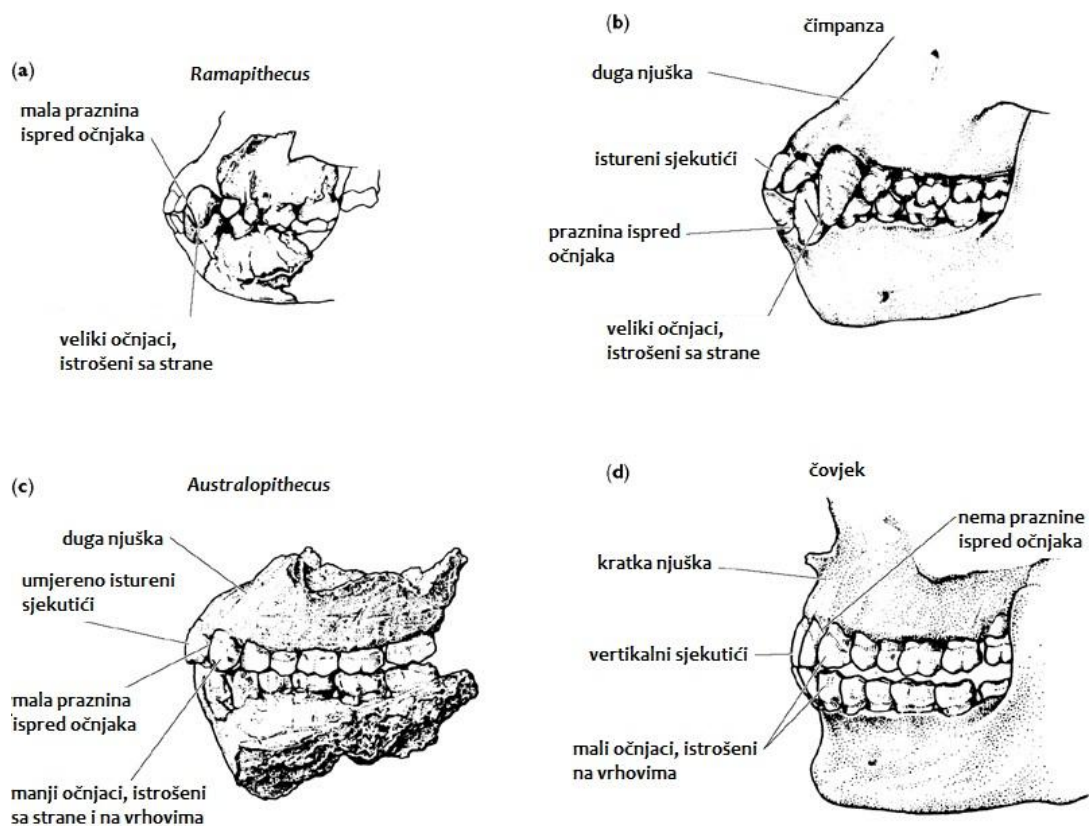
mršavi i visoki. Kad govorimo o utjecaju klime na čovjekov izgled i konstituciju, očito je da se radi o potrebi učinkovite termoregulacije, što je možda najbolje izrazio Christopher Ruff usporedivši tijelo čovjeka s cilindrom čija je visina jednaka visini torza, dok je širina cilindra jednaka širini zdjelice. Ako računamo omjer površine tijela i njegove mase, razlomak je uvijek isti jer se mjere mijenjanju proporcionalno jedna drugoj. Iako se radi o studiji potvrđenoj na primjeru današnjih svjetskih populacija i fosilnih ostataka nekih vrsta roda *Homo* isto se može pretpostaviti i za ostale hominide (Ruff et al.,1997).

3. 1. ANATOMIJA ČELJUSTI

Kad govorimo o fosilnim ostacima čeljusti i zuba, važno je napomenuti da svaka skupina primata ima karakterističnu formulu zubala, što bitno olakšava identifikaciju fosila budući da se među ostacima najčešće nalaze zubi i čeljusti. Također, organizacija zubala rijetko se mijenja, pa tako hominini i danas imaju dentalnu formulu kakva se pojavila u hominoida. (Slika 15., Slika 16.) Tijekom evolucije hominida očita je promjena skraćivanja čeljusti i njeno „uvlačenje“, što je promijenilo položaj mandibule (donje čeljusti) u odnosu na lubanju i dovelo do boljeg iskorištavanja kutnjaka (za mljevenje hrane). Čeljust modernog čovjekolikog majmuna rektangularnog je oblika, dok je ona modernog čovjeka ima oblika luka. Zbog velikih očnjaka, čovjekoliki majmuni imaju i dijasteme. One se nalaze na mandibuli (između očnjaka i prvog pretkutnjaka) i maksili (između sjekutića i očnjaka). Kad se čeljust sklopi, ona je „zaključana“, odnosno, ne postoji mogućnost postraničnog pomicanja čeljusti, kao što je to slučaj u čovjeka (koji nema velike očnjake ni dijasteme). U čovjekolikih majmuna prvi je pretkutnjak visok, s jednim šiljkom o kojeg klizi gornji očnjak, a kutnjaci su veći od pretkutnjaka i šiljci su im konikalni, dok su kod čovjeka pretkutnjaci gotovo istovjetni kutnjacima, koji su niži, s nižim i zaobljenim šiljcima. Zubalo hominida mijenjalo se s promjenama prehrane, prema što učinkovitijem „stroju za mljevenje“.



Slika 15. Čeljusti i zubi. U čimpanze su vidljivi istureni sjekutići i veliki očnjaci, kao i istureno lice i dulja čeljust. Preuzeto iz (Lewin i Foley, 2004.)

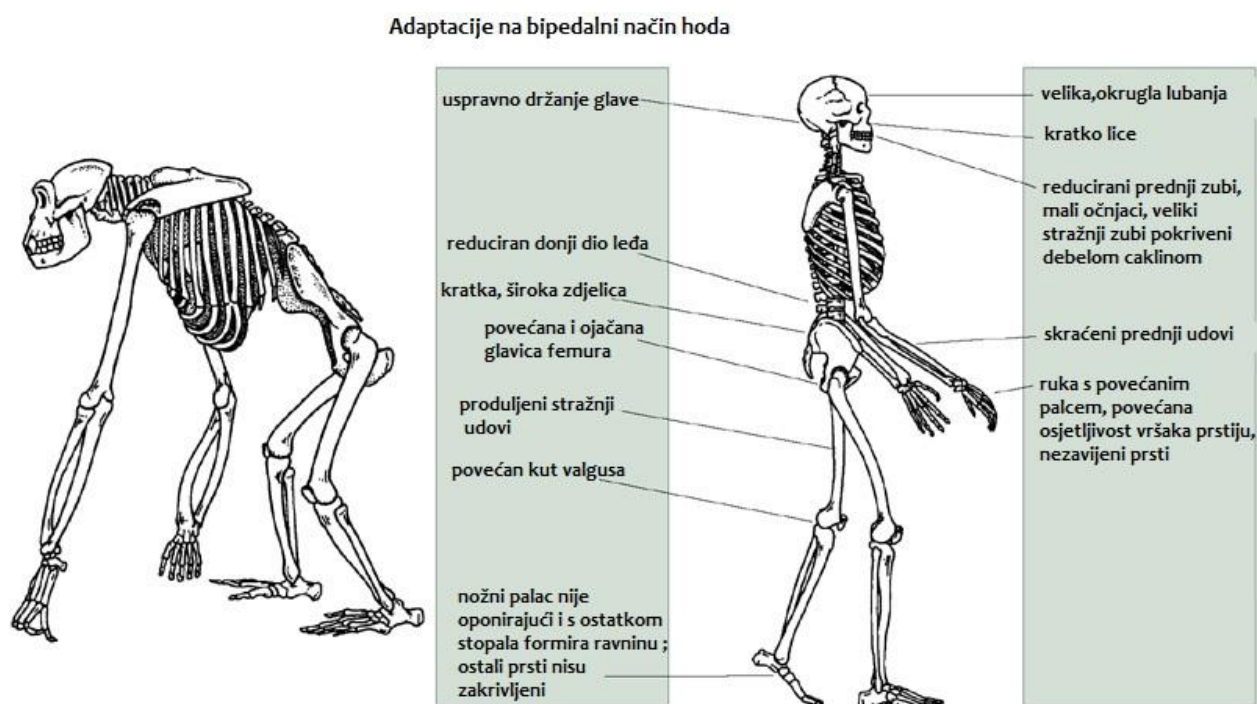


Slika 16. Karakteristike zubala. Slika pokazuje neke od glavnih karakteristika zubala : a) čovjekolikog majmuna iz miocena, b) čimpanze, c) vrste *Australopithecus afarensis*, d) vrste *Homo sapiens*. Preuzeto iz (Lewin, Foley, 2004.)

Debljina zubne cakline također pokazuje evolucijsku starost pojedinog hominida – moderni čovjek ima debelu zubnu caklinu, dok afrički čovjekoliki majmuni imaju tanku zubnu caklinu, što se pokazalo evolucijski primitivnijom osobinom. Debela zubna caklina javlja se već u ranih hominida. Osim njene debljine i stanje zubne cakline može biti pokazatelj prehrane pojedine jedinke – herbivori koji jedu travu imaju na caklini fine linije koje nastaju u kontaktu s fitolitima u travi, herbivori koji se hrane voćem i brste lišće imaju lagano istrošenu caklinu. Kod karnivora je caklina puna udubljenja i zareza, kao posljedica drobljenja kostiju. Zubi kod vrste *Homo erectus* izgledaju kao u hijene i svinje, što govori o iznenadnoj promjeni prehrane.

3. 2. ANATOMIJA ČOVJEKOLIKIH MAJMUNA I ČOVJEKA

Kad govorimo o homininima, oni su anatomske intermedijeri između čovjekolikih majmuna i čovjeka, pri čemu se njihova anatomska svojstva sličnija čovjekolikim majmunima smatraju evolucijski primitivnijima, a svojstva sličnija čovjeku evolucijski odvedenijima. (Slika 17.)

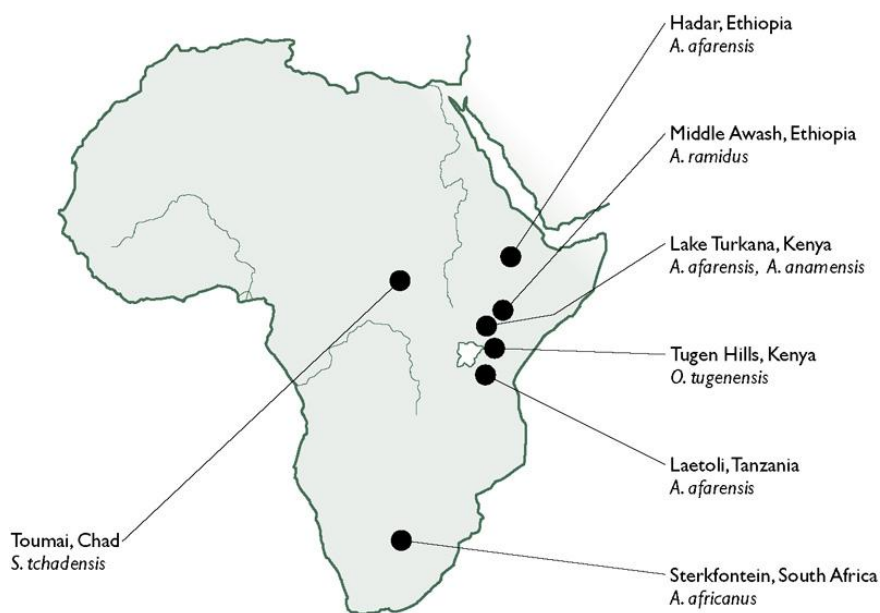


Slika 17. Anatomija čovjekolikog majmuna i čovjeka. Čovjekoliki majmun (lijevo) prilagođen je na oblik četveronožnog hodanja poznat kao „knuckle-walking“, kojim se služe samo čimpanze i gorile. Radije nego da prednje udove oslanjaju na dlanove ili donji dio prstiju, afrički čovjekoliki majmuni oslanjaju se na dorzalnu stranu trećeg i četvrtog prsta sklopljene ruke. Ručni zglob i lakat prilagođeni su da daju čvrst oslonac pri takvom kretanju. Bipedalizam kod čovjeka

(desno) uključuje velik broj anatomskih promjena u odnosu na četveronošce. Antropolozi nisu suglasni oko toga je li zajednički predak čovjekolikih majmuna i čovjeka bio „knuckle-walker“. Preuzeto iz (Lewis i Foley, 2004.)

3. 3. RANI HOMININI

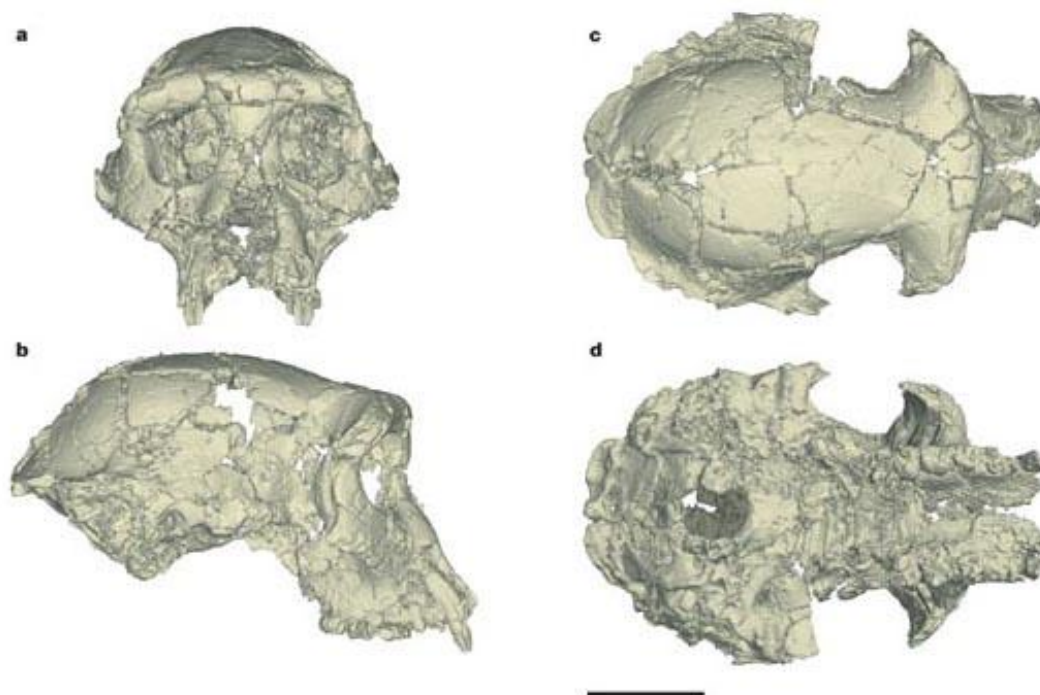
Hominini su evoluirali u Africi (Slika 18.) prije između 5 i 7 milijuna godina (Prilog 3.). Fossilni su ostaci rijetki i oskudni, dovoljni za identifikaciju vrsta, ali posebice kod ranih hominina, ne daju dovoljno podataka za određivanje točnijih evolucijskih spona.



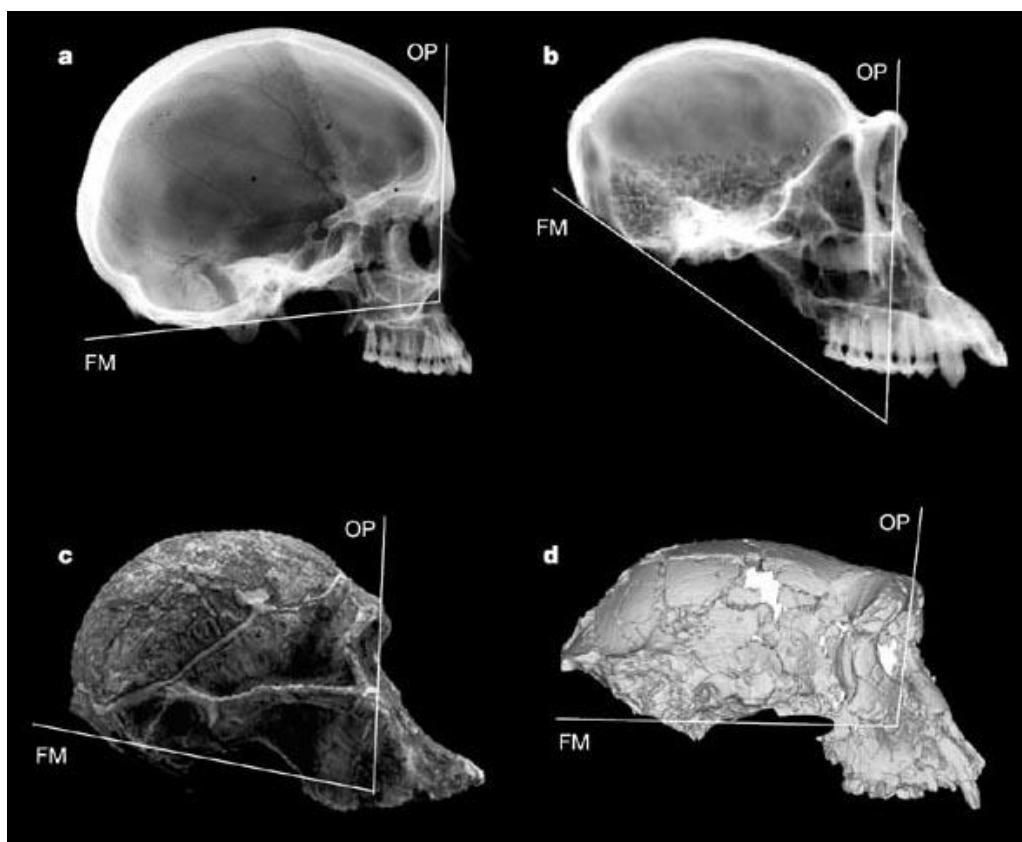
Slika 18. Mjesta otkrića fosilnih ostataka ranih hominida u Africi. Preuzeto iz (Lewin, Foley, 2004.)

3. 3. 1. *Sahelanthropus tchadensis*

Vrsta je otkrivena 2002. u Čadu, starost joj je procijenjena na oko 7 milijuna godina. Pronađeni fosilni ostaci uključuju lubanju (Slika 19., Slika 20.) koja pokazuje karakteristike i čovjekolikih majmuna (manji volumen lubanje, visoki očni lukovi) i hominida (smanjeni očnjaci, debela zubna caklina) i veći broj čeljusti i zubiju, koji pokazuju odvedeno svojstvo manjih očnjaka. Smatra se da se radi o vrsti koja je živjela u vrijeme posljednjeg zajedničkog pretka čimpanzi i hominida, te da je evolucijski bliža hominidima. Iako nalaz lubanje nije potpun, položaj foramen magnuma implicira da su se jedinke ove vrste kretale bipedalnim hodom. (Slika 20.)



Slika 39. Rekonstruirana lubanja vrste *Sahelanthropus tchadensis*. a) frontalni pogled, b) pogled sa strane, c) pogled odozgo, d) pogled odozdo. Mjerna skala: 5cm. Preuzeto iz (Zollikofer et al.,2005.)



Slika 20. Položaj i kutna ovisnost foramen magnum (FM) i orbitalne ravnine (OP) u vrste *Sahelanthropus tchadensis*. a) *Homo sapiens*, b) *Pan troglodytes*, c) *Australopithecus afarensis*, d) *Sahelanthropus tchadensis*. Preuzeto iz (Zollikofer et al., 2005.)

3.3.2. *Orrorin tugenensis*

Prvi ostaci otkriveni su 2000. godine i otad nije bilo drugih nalaza. Starost pronađenih fragmenata procijenjena je na oko 6 milijuna godina. Nema nalaza ni podataka o lubanji osim nekoliko zubiju i fragmenta stražnjeg dijela lubanje, a od ostalih nalaza ističu se kosti femura koje se koriste kao dokaz da je ova vrsta hodala uspravno, na dvije noge (Slika 21.). To je dokazano tomografijom kosti, gdje je vidljivo kako je koštani sloj pri bazi gušći, što je u skladu s povećanom količinom stresa kojeg izaziva oslanjanje gornjeg dijela tijela na femur (Galik et al., 2004). Građa glavice femura, kao i kut vrata glavice u odnosu na ostatak kosti pokazuje veće sličnosti s australopitecinima nego s rodom *Homo* (Richmond i Jungers, 2008) dok su zubi sličniji onima čovjekolikih majmuna nego hominida (veliki očnjaci koji bruse prvi pretkutnjak i veliki sjekutići i debele zubne cakline).

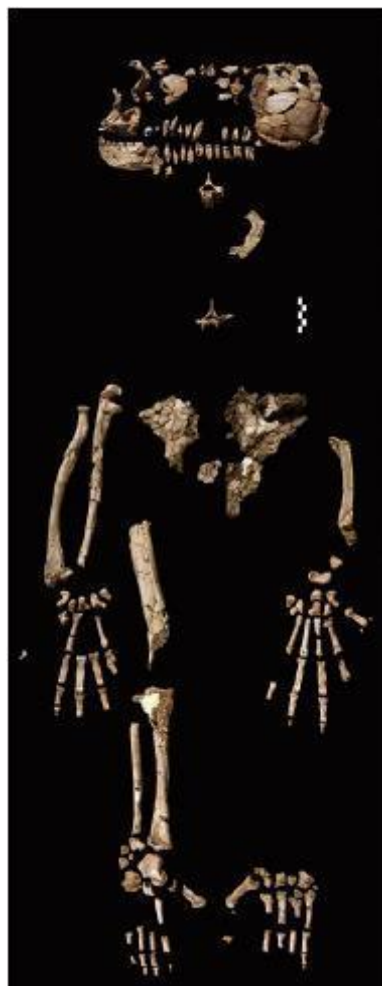


Slika 21. Ostaci vrste *Orrorin tugenensis*. Ističe se fragment lijevog femura (A,B) i mandibule (D). Slika je originalno iz (Senut et al, 2001), preuzeta sa stranice <http://www.wired.com/wiredscience/2011/02/ancestor-worship/>.

3.3.3. *Ardipithecus ramidus*

Prvi puta otkrivena je 1994. godine čiji ostaci su procijenjeni na oko 4,4 milijuna godina starosti. U regiji Awash u Etiopiji otkriveno je ukupno 17 fosila, a na temelju prvih istraživanja ostaci su svrstani u rod *Australopithecus* i tek su kasnije istraživanja pokazala da

se radi o nalazu novog roda. Pronađene su dvije vrste roda *Ardipithecus* – *ramidus* i *kadabba*. Nalaz djelomičnog zubala pokazuje tendenciju smanjivanja očnjaka u odnosu na čovjekolike majmune, dok nalaz dijela ruke pokazuje obilježja i hominida i čovjekolikih majmuna. Pronađeni dijelovi lubanje (bazokranija) upućuju na barem u nekoj mjeri razvijen dvonožni hod (Slika 22.).



Slika 22. Parcijalni kostur vrste *Ardipithecus ramidus*. Pronađeni kostur pripadao je ženki, nazvanoj Ardi.. Slika je originalno iz (White et al, 2009.), preuzeta sa stranice <http://www.wired.com/wiredscience/2011/02/ancestor-worship/>.

Tri predstavljene vrste, *Orrorin tugenensis*, *Ardipithecus ramidus* i *Sahelanthropus tchadensis*, smatraju se ranim homininima, iako njihova međusobna povezanost nije jasna, a nije poznato ni kakva je poveznica između njih i ostalih hominida. Zanimljivo je da analiza fosila ne pokazuje kronološki razvoj kakvom bismo se nadali i kakvog bismo pretpostavili na temelju poznate teorije evolucije hominida – tako najmlađi fosil pokazuje najviše sličnosti s čovjekolikim majmunima, a evolucijski period u kojem su smještene ujedno je i vrijeme kad dolazi do odvajanja hominina i afričkih čovjekolikih majmuna. Ipak, bitno je imati na umu da je svaki fosil jedinka zamrznuta u vremenu – metode datiranja mogu nam pokazati koliko je

stara ta jedinka, ali ne mogu nam reći koliko je stara vrsta, niti predstavlja li ta jedinka njen kraj ili početak.

Unatoč razlikama, postoje ipak i neke zajednička karakteristike ovih triju vrsta, točnije, na temelju fosilnih nalaza možemo sa sigurnošću isključiti tvrdnju da je već kod ranih hominida došlo do pojave encefalizacije. S druge strane, fosili pokazuju da je došlo do razvoja bipedalizma u barem nekom stupnju.

3. 4. EVOLUCIJA ČOVJEKOLIKIH MAJMUNA

Kad je prije oko 17 do 14 milijuna godina u Africi došlo do klimatskih promjena i isušivanja, prokonzulidima je brojnost pala. S druge strane, broj drugih cercopitekoida i hominoida je narastao, zahvaljujući prilagodbama u prehrani i lokomociji. U isto vrijeme kad je u Africi došlo do promjena, čovjekoliki majmuni proširili su svoj habitat na Europu (*Griphopithecus*, *Kenyapithecus*) i Aziju (*Ankarapithecus*, *Sivapithecus*). Prije oko 10 milijuna godina klima je u Europi postaja oštrija, sezonske promjene veće, što je prije oko 9,6 milijuna godina dovelo do toga da su gotovo svi hominoidi izumrli osim roda *Ouranopithecus*, koji je preživio slijedećih 3 milijuna godina. Slično se ponovilo za 2 milijuna godina, kad se uzdizao Tibet i Himalaje i promjena klime u monsunsku nepovoljno je djelovala na azijske hominoide, osim onih koji i danas obitavaju na području Azije (*Ponginae*, *Hylobatidae*). U nepovoljnim uvjetima Afrike ipak su preživjeli neki hominoidi npr. *Nakalipithecus* iz Kenije živio je otprilike u vrijeme sezonske promjene u Europi, prije oko 10 milijuna godina i bliski je srodnik *Ouranopithecusa*, ali puno primitivniji. Iako su fosilni dokazi nedostatni da bi bolje potvrdili tu teoriju, smatra se da su se afrički čovjekoliki majmuni razvili iz skupina preživjelih nakon promjene klime. Neki autori smatraju kako bi se i rani hominini – rodovi *Sahelanthropus*, *Orrorin* i *Ardipithecus* mogli pribrojati u čovjekolike majmune zbog nejasnih veza s ostalim ranim hominidima (Harrison, 2010).

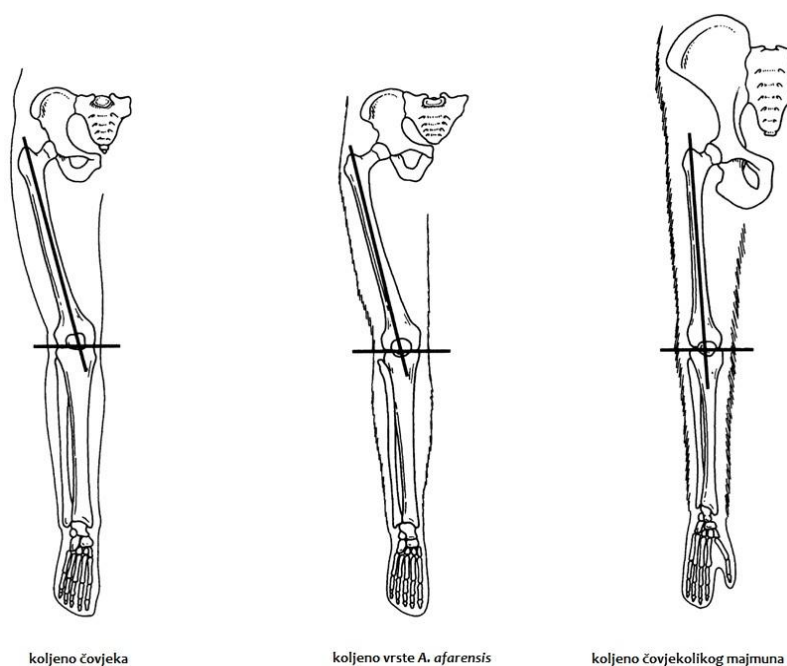
3. 5. BIPEDALIZAM

Dosadašnja istraživanja i analize fosilnih nalaza pokazuju da je u ranih hominida došlo do pojave bipedalizma, (polu) uspravnog kretanja na dvije stražnje noge. Pretpostavlja se da je u svojoj osnovi sličan način kretanja razvijen još u ranih primata koji su živjeli u tropskim šumama prije nego što je došlo do promjene klime u sjevernoj i istočnoj Africi. Jedna od

teorija govori o marginaliziranoj grupi jedinki koje su zbog prevelike populacije bile prisiljene djelomično promijeniti stanište, što je dovelo do češćeg silaska na tlo, a time i promjena u anatomiji i ponašanju. Iako te jedinke nisu hodale uspravno, moguće je da su hodale na dvije noge, možda i pridržavajući se za niske grane stabala.

Tijekom razvoja bipedalizma moralo je doći i do određenih anatomskih prilagodbi, promjena građe i rasporeda kostiju i mišića, kao što je promjena građe stopala. Bipedalizam nije pojava svojstvena samo čovjeku jer se javlja i u drugih vrsta, npr. u čimpanze, ali radi se o drugačijoj vrsti hoda. Tako čimpanze ne mogu saviti nogu u koljenu, dok je čovjek može i stabilizirati i zadržati u tom položaju prilikom hoda, stoga je čimpanzama za naoko istu radnju – bipedalni hod – potrebna veća mišićna snaga nego čovjeku. Dodatno, čimpanze se tijekom bipedalnog hoda ljuljaju s jedne na drugu stranu kako bi osigurale ravnotežu pri kretanju, dok čovjeka u hodu stabiliziraju gluteus mišići – gluteus maximus koji kontrakcijom osigurava da se težina pri hodu prebacuje na ispruženu nogu i gluteus medius i minimus koji povezuju femur i zdjelicu i kontrakcijom sprečavaju da se čovjek u hodu sruši postrance.

Usporedbom kostiju noge i kuka u čovjekolikog majmuna, fosila *Australopithecus afarensis* i čovjeka, jasno se vidi da je došlo do promjena. (Slika 23.)



Slika 23. Građa noge, koljena i položaj kuta valgusa^f u čovjeka, čovjekolikog majmuna i vrste *Australopithecus afarensis*. Kut valgusa kritičan je za bipedarno kretanje. U čovjeka taj kut omogućuje da stopala budu smještena ravno ispod

^f Kut valgusa je kut kojeg bedro zatvara s horizontalnom osi koja prolazi kroz koljeno, kao što je vidljivo na Slici 23.

centra gravitacije tijekom koračanja. Kod čovjekolikog majmuna taj kut ne postoji ili je vrlo malen, stoga se životinje pri bipedalnem kretanju "gegaju". Također, kod australopitecina je taj kut vidljiv i sličan čovjekovom. Na skici je uočljiva i razlika u građi zdjelice triju skupina, kao i sličnost zdjelice čovjeka i australopitecina. (Preuzeto iz Lewis i Foley, 2004).

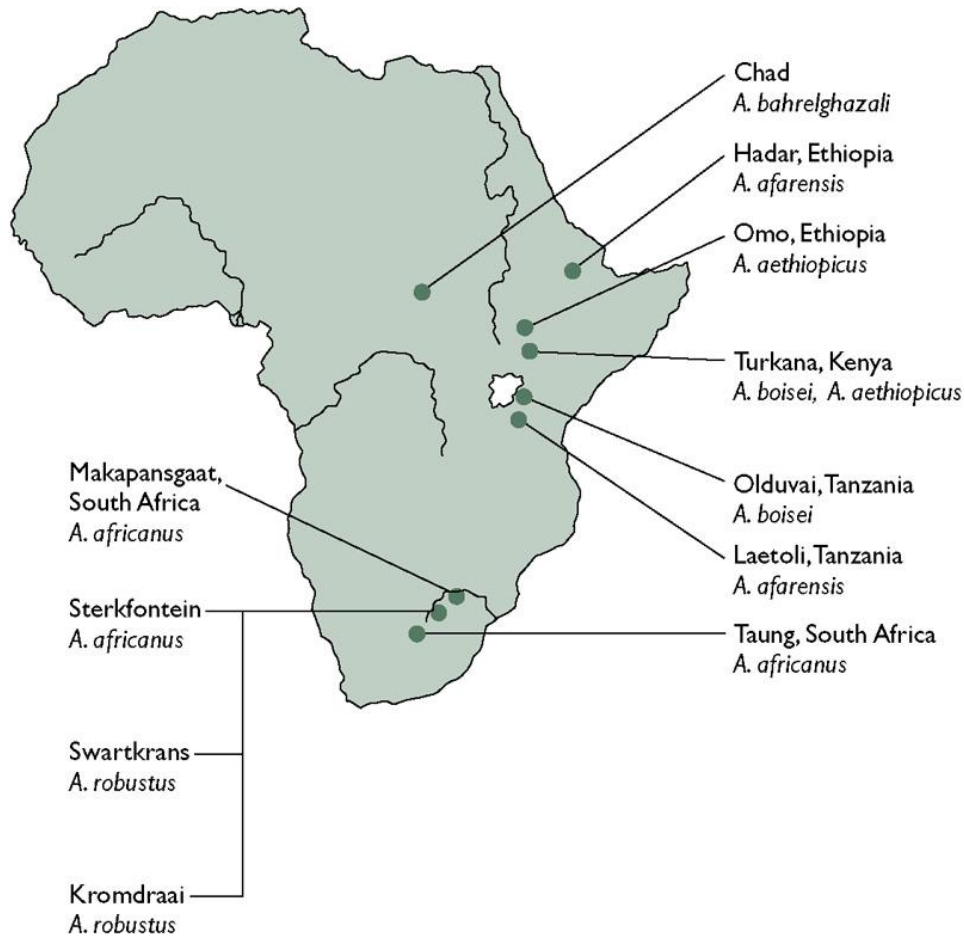
Sam prijelaz s četveronožnog na dvonožno kretanje vjerojatno nije bio dramatičan jer većina primata povremeno hoda dvonožno, poneki i uz podupiranje. Pravo je pitanje zašto je došlo do tog prijelaza, zašto je odjednom dvonožni hod značio prednost?

Koje je novosti „uveo“ bipedalizam? Poznato je da je tijekom rane evolucije hominoida došlo do klimatskih promjena, isušivanja dijela Afrike, što je uzrokovalo nestanak šumskih i pojavu savanskih prostora. Fosili hominoida iz tog razdoblja pokazuju određeni stupanj prilagodbe na arborealni način života, zajedno s promjenama koje ukazuju na razvoj bipedalizma, pa se pretpostavlja da je smanjenje i cjepljenje dotad neprekinutih šumskih područja povećalo udaljenosti koje su skupine hominoida morale prijeći da bi došle do hrane i vode. To je bilo lakše jedinkama koje su živjele u manjim skupinama, jer manje se skupine brže kreću, a energetski povoljnije (zbog manjeg utroška energije pri kretanju) za one jedinke koje su hodale dvonožno. Isto tako, uzmemo li u obzir da su temperature porasle, a skupine hominoida dnevno prelazile savanske prostore u potrazi za hranom (možda i nekoliko puta), jasno je i da je došlo do pojačanog izlaganja suncu. Uspravan hod smanjuje površinu tijela koja se izlaže suncu i tako omogućuje učinkovitiju termoregulaciju. Vjerojatno je i to djelomičan razlog što su hominidi tijekom evolucije izgubili tjelesnu dlakavost.

Bez obzira na razne teorije o potrebi razvoja bipedalizma, jasno je da se takav način kretanja mogao razviti samo ako je jedinki donosio neku određenu prednost. Fosili hominoida postavljaju i dodatno pitanje – kakva je prednost razvoja bipedalizma ako govorimo o jedinki koja dio svog vremena i dalje provodi među krošnjama i ako znamo da joj prilagodbe na bipedalizam nužno smanjuju prilagodbe na šumsko stanište? U kojem trenutku ta jedinka staje na stražnje noge i uspravlja se i iz kojeg razloga? Možda da dohvati voće do kojeg se ne može popeti ili možda pokazuje svoju dominaciju u grupi s kojom dijeli stanište, pokušavajući izgledati veća od drugih?

4. AUSTRALOPITECINI

Australopitecini su pripadnici roda *Australopithecus*, kojeg dijelimo na dvije skupine, gracilni i robustni australopiteci (Tablica 2.). Fosili svih australopitecina pronađeni su u subsaharskom području Afrike (Slika 24.). Smatra se da se rod pojavljuje prije oko 4 milijuna godina, a izumire prije oko 1 milijun godina.



Slika 24. Nalazišta australopitecina u Africi. Preuzeto iz (Lewis i Foley, 2004.)

Tablica 2. Prikaz vrsta unutar roda *Australopithecus*. Preuzeto iz (Lewis,Foley,2004.).

Rod <i>Australopithecus</i>	
gracilni	robustni
<i>anamensis</i>	<i>(Paranthropus) robustus</i>
<i>afarensis</i>	<i>crassidens</i>
<i>africanus</i>	<i>aethiopicus</i>
<i>bahrelghazali</i>	<i>boisei</i>

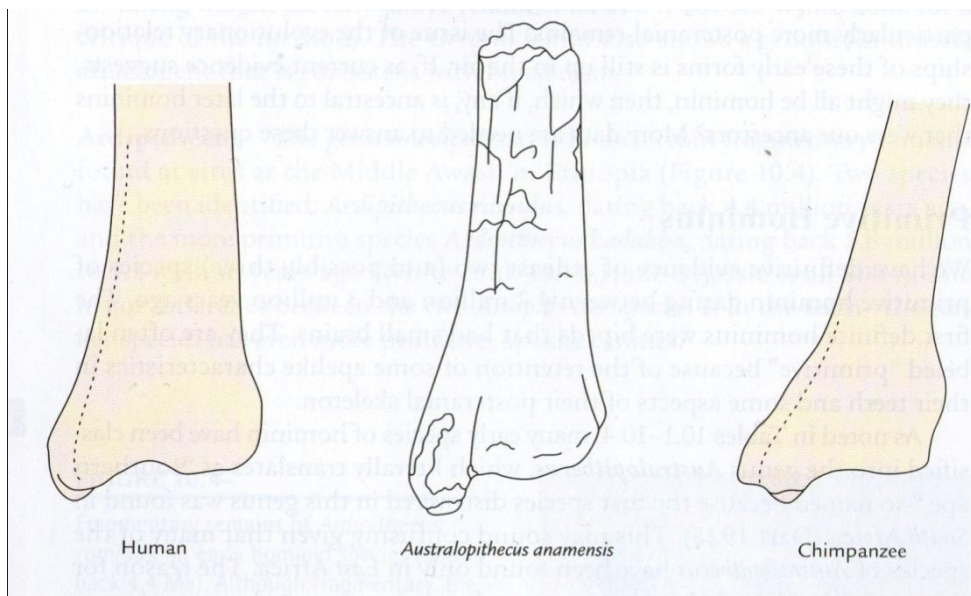
Razlika između gracilnih i robustnih australopitecina ne očituje se toliko u veličini tijela koliko u građi i sastavu zubala koje pokazuje način prehrane. Evolucijski starijom skupinom smatraju se gracilni australopiteci, a generalni opis označio bi ih kao jedinke dvonožnog hoda, s pojačanim specijalizacijama u vidu prehrane i građe zubala, ali i dalje u većini karakteristika sličnije čovjekolikom majmunu nego čovjeku. Detaljniju analizu srodnosti dodatno je zakomplicirao nalaz „crne lubanje“ (Slika 25.), stare oko 2,5 milijuna godina, koja se pripisuje robustnoj vrsti australopiteka, ali kranijalni dio lubanje pokazuje izrazite karakteristike gracilnih australopitecina. Prije tog nalaza znanstvenici su smatrali kako su gracilni australopitecini bili izvorišna skupina za razvoj robustnih, no datiranje i karakteristike „crne lubanje“ tu teoriju dovode u pitanje.



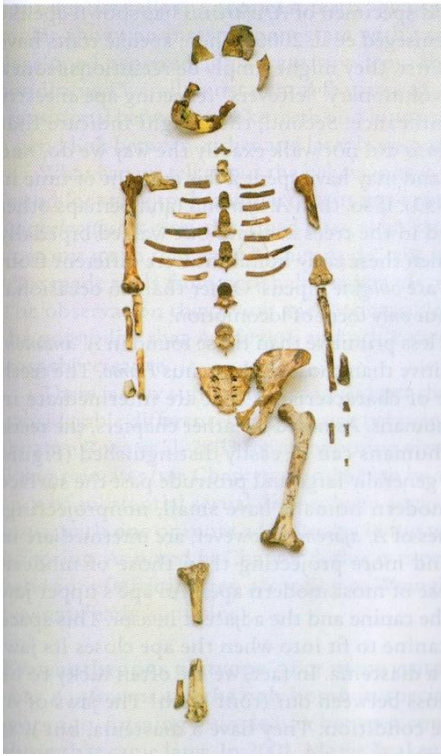
Slika 25. “Crna Lubanja”. Lubanja pokazuje ekstremne karakteristike robustnih australopitecina (kresta, zigomatske kosti, veliki očni lukovi), ali datirana je na oko 2,6 milijuna godina. Smatra se da pripada vrsti *Australopithecus aethiopicus*. Preuzeto iz (Lewis i Foley,2004.)

4. 1. GRACILNI AUSTRALOPITECI

A. anamensis i *afarensis* smatraju se ranijim australopitecinima jer pokazuju neka primitivnija obilježja u odnosu na ostale australopiteke. Vrsta *anamensis* (Slika 26.) je otkrivena 1994. na dva nalazišta u Keniji zahvaljujući timu Mary Leakey, a pronađeni fosili uključivali su gornju i donju čeljust, fragmente lubanje i gornje i donje dijelove potkoljenične kosti, zajedno sa stidnom kosti koja je na jednom od nalazišta otkrivena 30 godina ranije. Zubala su pokazala deblje naslage cakline na kutnjacima, ali i relativno velike očnjake. Kost potkoljenice pokazuje da su jedinke vrste *anamensis* bile veće nego Ardi, ali i da su se kretale uspravno, dvonožnim hodom. Starost fosila procijenjena je na 4,2 i 3,9 milijuna godina.



Slika 26. Dokaz bipedalnosti u vrste *Australopithecus anamensis*. Fragment donjeg dijela desne tibije, u usporedbi s tibijom čovjeka i čimpanze. Zglobni dio na dnu orijentiran je horizontalno, a kut je isti kao i u čovjeka. Preuzeto iz (Relethford, 2007.)



Slika 27. *Australopithecus afarensis*. Lijevo, fosilni ostaci ženke vrste *afarensis*, nazvane „Lucy”. Desno, lubanja vrste *afarensis*. Preuzeto iz (Relethford, 2007.)

Prvi fosili vrste *Australopithecus afarensis* pronađeni su 1970-tih u regiji Hadar u Etiopiji, na nalazištu koje je sadržavalo ostatke ukupno 13 jedinki, od čega je najpoznatiji parcijalni nalaz kostura poznat kao „Lucy“ (Slika 27.). U isto vrijeme dodatni fosilni nalazi pronađeni su i u Tanzaniji, na nalazištu Laetoli, zajedno s otiscima triju hominida u sloju vulkanskoga pepela. Nalazi su isprva bili smatrani dvjema različitim vrstama jer je dio jedinki bio manji od ostalih, što danas smatramo pokazateljem ekstremnog seksualnog dimorfizma unutar jedne vrste.

Kapacitet lubanje iznosio je između 380 do 450 cm³, što otprilike odgovara kapacitetu lubanje današnje čimpanze. Građa stražnjeg dijela lubanje ukazuje i na jake vratne mišiće. Gornji dio lica je malen, dok je donji veći, po čemu je građa lubanje slična onoj u čovjekolikog majmuna, ali pozicija foramen magnuma i građa zubala karakteristične su za hominine. Kad govorimo o zubalu, ono je po građi kao poveznica zubala čovjekolikog majmuna i hominina – očnjaci nisu toliko veliki kao u čovjekolikog majmuna, ali i dalje je potrebna dijastema na donjoj čeljusti. Pretkutnjaci imaju samo jedan šiljak, dok je građa kutnjaka bliža onoj u hominida. Također, prisutan je i izrazit spolni dimorfizam.

Znamo da su jedinke vrste *afarensis* hodale dvonožno, što potvrđuju i otisci iz Laetolija koji se pripisuju toj vrsti. Takav način kretanja doveo je do promjena u građi kostura, posebice u građi stopala, nogu i ramena. Kut valgusa gotovo je jednak onome u čovjeka, a zdjelica sličnija onoj u čovjeka nego zdjelici čovjekolikih majmuna. Međutim, neke kosti i

dalje pokazuju veću sličnost s kostima penjača – to su kosti stopala, ramena, ruku i nogu. Noge su u ove vrste kratke, ruke duže nego u čovjeka, a kosti stopala i ruku zaobljene, što ukazuje na određen stupanj arborealnog života. Također, tu je i pojava da je palac stopala bliži ostalim prstima nego što je to u čovjekolikih majmuna. Kostiručnog zgloba i gležnja omogućavale su ovoj vrsti veću mobilnost nego što je danas imaju zglobovi čovjeka, što opet upućuje na arborealni način života. Rameni zglob nešto je viši nego u modernog čovjeka, dok su stopala velika u odnosu na duljinu noge. Kraće noge znače i kraće korake, ali i veći rad nogu pri koračanju – zbog velikih stopala jedinke vrste *afarensis* vjerojatno su pri hodaњу visoko podizale koljena kako se ne bi spotakle o svoja stopala i to ako su se kretale kao ljudi. Postoji mogućnost da je njihov način kretanja bio sličniji onom u čimpanze, što se naziva „bent-hip, bent-knee“, čemu u prilog ide i činjenica da građa njihova koljena pokazuje kako se u iskoraku noga nije mogla stabilizirati u koljenu niti potpuno ispružiti. Po građi šake sličniji su čovjekolikim majmunima – uz to što su kosti djelomično zaobljene, prsti se prema vrhu stanjuju, što nije slučaj u čovjeka. Metode datiranja i aproksimacije odredile su vijek ove vrste na oko milijun godina, u razdoblju između 3,9 do 2,9 milijuna godina.

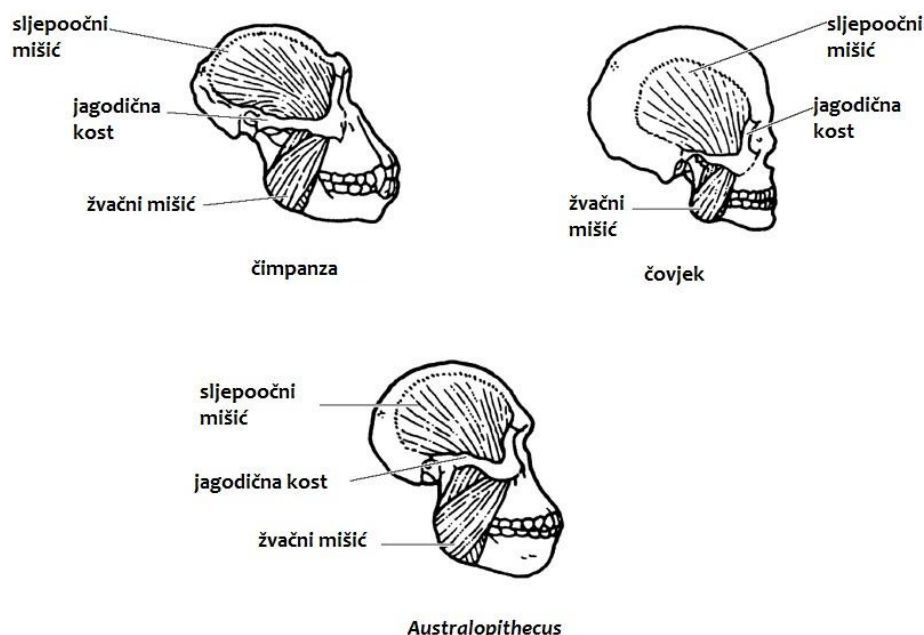
Australopithecus afarensis po svojoj je građi izgleda bio dobro prilagođen okolišu, jer mnoge su se njegove anatomske karakteristike zadržale ili paralelno razvile kod vrste *A. africanus*, pronađene u južnoj Africi. Prve su pretpostavke govorile o Velikoj rasjednoj dolini kao jedinom mogućem prebivalištu australopitecina jer su znanstvenici vjerovali kako šume središnje i zapadne Afrike nisu uobičajeno stanište hominida, no pronalazak australopitecina na jugu Afrike upućivao je na širu radijaciju roda. Potvrda je stigla tek nalazom čeljusti vrste *Australopithecus bahrelghazali* u današnjem Čadu i vrste *Australopithecus garhi* u regiji Awash, Etiopija. Ti nalazi pokazuju kako je rod od početka bio široko rasprostranjen, vjerojatno na području cijele današnje Afrike.

4. 2. ROBUSTNI AUSTRALOPITECI

Robustni australopiteci pojavljuju se prije oko 2,5 milijuna godina i u njih je već dobro razvijen trend smanjivanja prednjih i povećanja stražnjeg dijela zubala, što se uočava već kod gracilnih australopitecina. Uz povećanje zubala pojavljuje se i jača muskulatura, spolni dimorfizam (Tablica 3.) te kreste na lubanji. Njihovi fosili pronađeni su u južnoj (*A. robustus*) i istočnoj (*A. boisei*, *A. aethiopicus*) Africi. Pretpostavlja se da su staništa ovih australopitecina bila otvorenija, vjerojatno savane s rijetkom šumom i grmljem, što znači da je hrana bila raspršena, a s obzirom na povećanje kutnjaka, vjerojatno je zahtijevala i više mljevenja i drobljenja. Nedavno istraživanje pokazuje da je prehrana i gracilnih i robustnih

australopiteka sadržavala i mesnato voće i malo mesa, a nikako veće količine mesa, koje bi u takvom okolišu bile teško dostupne.

Posljednjih godina istraživanja pokazuju kako razlika gracilnih i robustnih australopiteka nije toliko u građi tijela, već primarno u prilagodbi lica i zubala na žvakanje. Naime, kod australopiteka vidljivo je da je zubalo uvučnije nego u čovjekolikih majmuna, odnosno čeljust lica nije toliko isturena, što im omogućuje bolje žvakanje, zajedno s povećanim zubima donje čeljusti. Za žvakanje su se razvili i dodatni mišići – sljepoočni mišić koji podržava donju čeljust, a povezan je sa krestom na vrhu lubanje i žvačni mišić koji je sa strane povezan sa jagodičnom kosti. Pojačana upotreba žvačnog mišića dovela je do povećanja i istaknuća te kosti prema naprijed. (Slika 28.)



Slika 28. Anatomija žvakanja. Vidi se razvoj žvačnog mišića prema podržavanju donje čeljusti. Sljepoočni mišić nije se evolucijski povećavao, već se povećao volumen mozga, stoga na slici prividno izgleda veći. Preuzeto iz (Lewin i Foley, 2004)

Tablica 3. Procjena građe robustnih australopiteka. Podaci pokazuju spolni dimorfizam, razlika u visini mužjaka i ženki iznosi otprilike 13 cm, a razlika u težini je otprilike 10 kg. Podaci prema (Lewin i Foley, 2004).

	mužjaci		ženke	
	visina/cm	težina/kg	visina/cm	težina / kg
<i>africanus</i>	138	41	115	30
<i>robustus</i>	132	40	110	32
<i>boisei</i>	137	49	124	34

Bedrena kost iste je građe i u gracilnih i robusnih australopitecina, ali razlikuje se od bedrene kosti pripadnika roda *Homo* (unatoč tome što je u oba roda razvijen dvonožni hod) – glavica femura je manja i nalazi se na kraju izduženog vrata. Građa šake u robustnih australopiteka pokazuje kako prsti postaju deblji na vrhovima, što se povezuje s pojačanom opskrbom živcima i žilama, koji su ključni za fine osjete vršcima prstiju, što je potrebno da bi jedinka mogla izrađivati alat (iako kod australopitecina nema dokaza o izradi alata).

Zglobne kosti pokazale su se robustnijima u vrste *africanus* nego što su u vrste *afarensis*, što upućuje na zaključak kako je mlađa vrsta zapravo bila bolje prilagođena na arborealni način života. Rekonstrukcija stopala *A. africanusa* s druge strane, pokazuje kako se stopalo mijenja s obzirom na način života i razvoj bipedalnosti, jer dolazi do pomicanja palca prema drugim prstima, doduše, ne u potpunosti, što nam opet ukazuje na povremeno penjanje uz dvonožni hod.

Analiza unutarnjeg uha u nekoliko fosilnih ostataka australopitecina ukazuje na zanimljivu činjenicu da se australopitecini nisu kretali kao što se kreće moderni čovjek iako su bili bipedalni, što pokazuju razlike u građi organa za ravnotežu australopitecina, čovjekolikih majmuna i pripadnika roda *Homo*. Također, smatra se da nisu mogli ni trčati zbog građa struka i ramena koji otežavaju disanje i pokrete rukama tijekom trčanja.

Dok je tijekom vremena trajao razvoj prema robustnijim australopitecima, istovremeno je vidljiva i druga radijacija, tijekom koje dolazi do smanjenja zubala i povećanja volumena mozga, što su karakteristike koje se pripisuju rodu *Homo*. Također, u tom se periodu po prvi puta uz fosile nalaze i jednostavna kamena oruđa, a primjećuje se i povećani unos mesa.

5. ROD *HOMO*

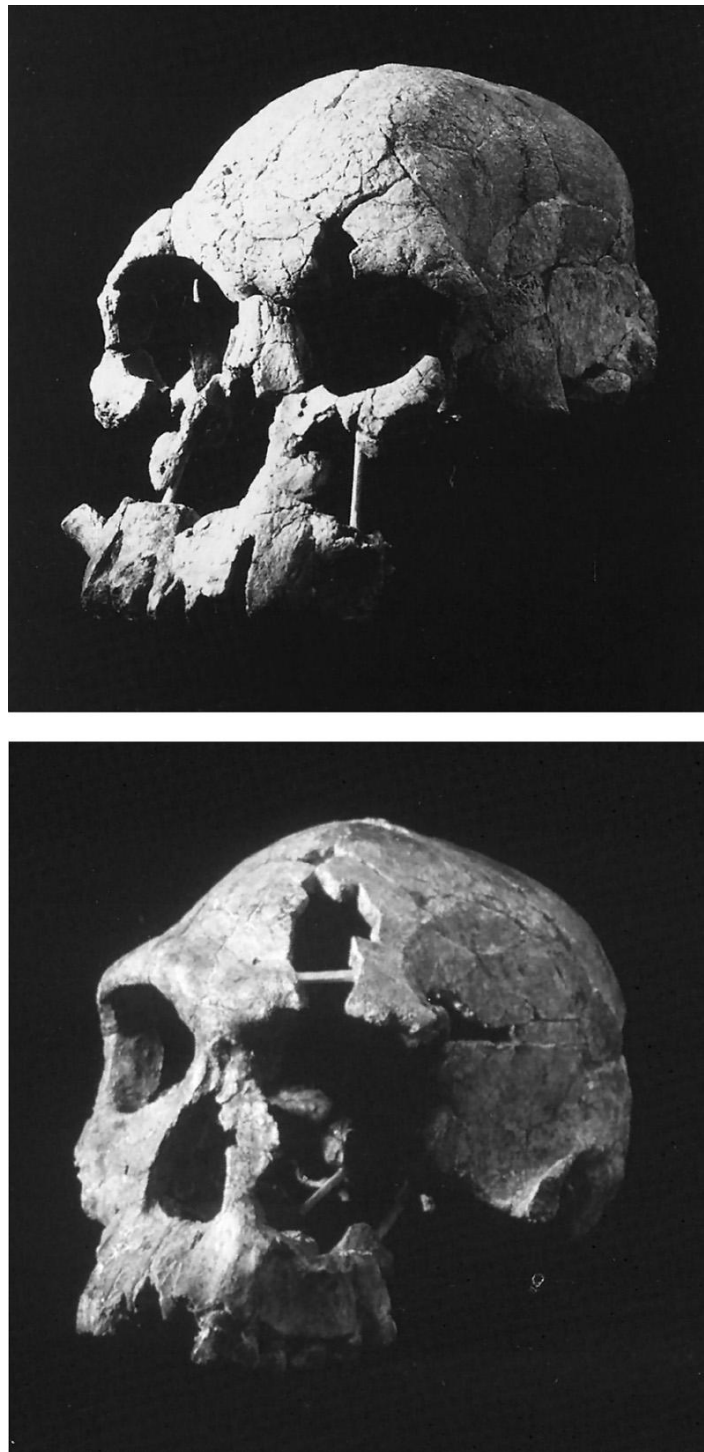
Rodovi *Homo* i *Pan* pojavljuju se prije oko 14 milijuna godina, nakon razdvajanja zajedničke linije.

Prvi fosili roda *Homo* pronađeni su na području Olduvai klanca, na mjestu nedaleko kojeg je Mary Leakey pronašla fosile vrste *Australopithecus boisei*. U početku se za te fosile pretpostavljalo kako pripadaju gracilnim australopitecima, no analiza je naposljetku pokazala kako se radi o vrsti iz roda *Homo*, kojoj je dano ime *Homo habilis*, s čime se jedan dio znanstvene zajednice nije složio, tvrdeći da ne postoji dovoljno morfoloških razlika između vrsta *Australopithecus africanus* i *Homo erectus*, koje bi bile evolucijski prethodnik i potomak vrste *Homo habilis*. Pronalazak ovih fosila, čija je starost procijenjena na više od 1,75 milijuna godina, doveo je i do redefiniranja roda *Homo*, posebice kad govorimo o veličini lubanje. Do tada je u znanstvenom svijetu uglavnom vrijedila pretpostavka Sir Arthura Keitha koji je kao najmanji volumen odredio onaj od 750 cm³, što je bilo na pola puta između najvećeg volumena lubanje gorila i najmanjeg volumena lubanje u čovjeka. Fosili vrste *Homo habilis* imaju kapacitet od samo 640 cm³, ali je nedvojbeno da pripadaju jedinkama koje su izrađivale oruđa, što je za Louisa Leakeya (koji je fosile pronašao) bila karakteristika pripisiva samo rodu *Homo*. S vremenom je vrsta *Homo habilis* priznata u znanstvenom svijetu, iako kontroverzna, jer fosilni ostaci koji vremenski odgovaraju evolucijskom razdoblju između *Australopithecus africanus* i *Homo erectus* pokazuju mnoge razlike među sobom. Valja imati na umu da se i jedinke iste populacije međusobno razlikuju i da je stoga teško odrediti koliko velika (i kakva) ta razlika mora biti kako bi uvjerljivo pokazala da se radi o dvije vrste.

5. 1. RANI EVOLUCIJSKI RAZVOJ RODA *Homo*

1972. godine Richard Leakey je na području oko jezera Turkana otkrio fosile hominida, koji su se sastojali od velikog dijela lubanje sastavljenog iz pronađenih fragmenata, dijela čeljusti kojoj su nedostajali zubi (iako su korijeni ukazivali na to da se radilo i velikim zubima) i čiji je pretpostavljeni volumen lubanje iznosio 750 cm³ (Slika 29.). Fosili su prepoznati kao ostaci vrste *Homo habilis*, iako su se uvelike razlikovali od fosila pronađenih tri godine ranije, posebice po volumenu lubanje. Zbog nedovoljnih fosilnih ostataka, lubanja nije mogla biti precizno rekonstruirana, stoga su fosili opisani kao pripadnici roda *Homo*, bez

specifikacije na vrstu. Dodatno, njegova je starost određena na oko 1,9 milijuna godina, što jedinku opisuje kao suvremenicu vrste *Homo habilis*.



Slika 29. Dvije lubanje iz Koobi Fora, Kenija. Lubanje su opisane kao ostaci roda *Homo*, ali bez specifikacije za vrstu. Preuzeto iz (Lewin i Foley, 2004)

Godinu kasnije kod jezera Turkana otkrivena je još jedna lubanja, kapaciteta 500 cm³, jedinke iz roda *Homo*, ali i dalje nejasne vrste.

1968. otkriven je dosta fragmentiran kostur hominina kod klanca Olduvai, koji je opisan kao vrsta *Homo habilis*. Analize su pokazale iznenađujuće podatke – ostaci su pripadali zreloj ženki koja je po svojoj građi bila slična Lucy, ali njeni su udovi nalikovali onima u čovjekolikog majmuna, gdje su ruke bile duže, a noge kraće nego u Lucy. Ženka je bila visoka 1 metar, a datirana starost je između 1,85 i 1,75 milijuna godina, dok je s druge strane jezera Turkana nađen fosil dječaka vrste *Homo erectus (ergaster)* koji je živio čak 200,000 godina kasnije od ženke vrste *Homo habilis*. U tom je trenutku izgledalo kako je evolucija od čovjekolikog majmuna do hominina prije oko 2 milijuna godina jako ubrzala, a u jednom je trenu došlo i do reverzije. Stoga sve više znanstvenika pod nazivom *Homo habilis* podrazumijeva više vrsta, iako je za točne podatke potrebno još istraživanja.

Kasnije je otkriven fosil još jednog hominina, na nalazištu Lomekwi na zapadnim obalama jezera Turkana. Ostaci su procijenjeni na oko 3,6 milijuna godina starosti, što ih čini suvremenicima vrste *Australopithecus afarensis*, dok pronađena lubanja pokazuje karakteristike različite od svih poznatih fosila hominina, stoga su ostaci svrstani u novu vrstu, *Kenyanthropus platyops*. Vrste tog reda smatraju se najranijim homininima i pretpostavlja se da su poveznica između rodova *Homo* i *Australopithecus*.

Postoji i više različitih fosila koji se pripisuju rodu *Homo*, koji su pronađeni diljem Afrike, ali su bili previše fragmentirani da bi bilo moguće procijeniti kojoj vrsti pripadaju.

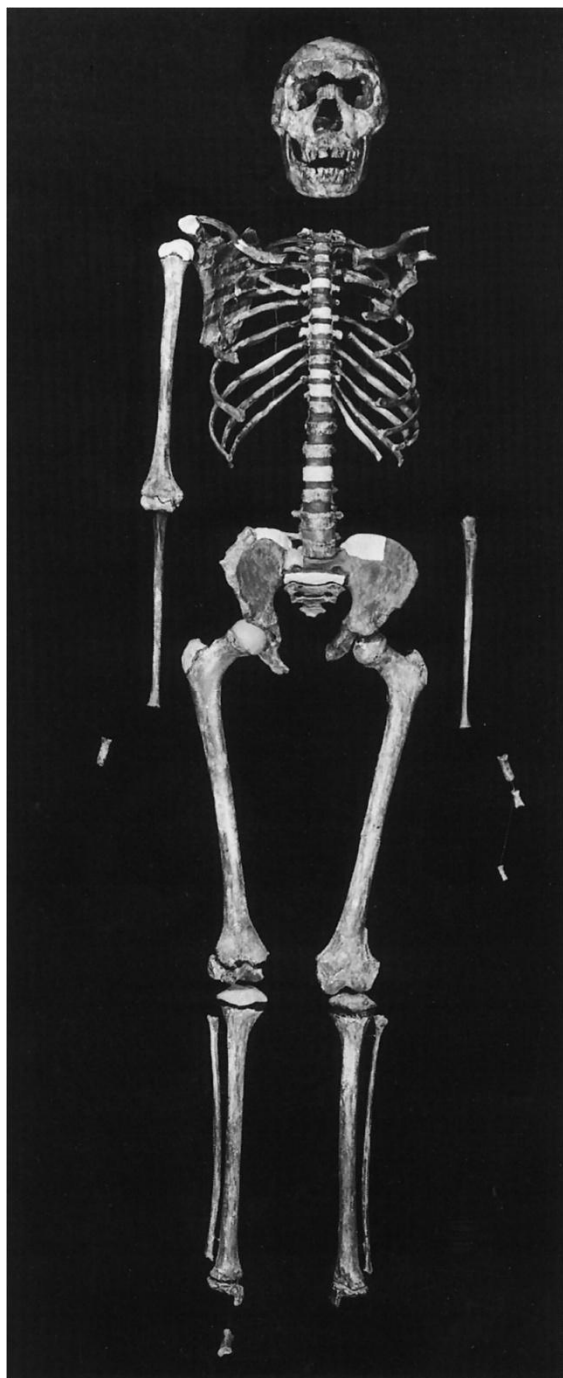
Rane vrste roda *Homo* evoluirale su u Africi u vrstu većeg tijela i većeg kapaciteta lubanje prije oko 2 milijuna godina, i ta je vrsta danas poznata pod nazivom *Homo ergaster*. Jedinke te vrste već su do prije 1,8 milijuna godina izašle iz Afrike i proširile se u Aziju, gdje su evoluirale u vrstu *Homo erectus*. Ta se vrsta opet proširila natrag u Afriku i (vjerojatno) Europu, gdje je evoluirala u vrstu *Homo heidelbergensis*.

Prije oko 150 000 godina u Africi je došlo do specijacije iz koje je proizašla vrsta *Homo sapiens* i proširila se dalje na sve kontinente, osim Antarktike. Prvi nalaz fosila vrste *Homo erectus* bio je u Indoneziji tijekom 19. stoljeća kad je nizozemski liječnik Eugene Dubois bio u potrazi za karikom koja nedostaje u ljudskoj evoluciji, inspiriran zapisima Charlesa Darwina i Ernsta Haeckla. On je na Javi naišao na velika nalazišta fosila roda *Pitecanthropus* (kako je Haeckl nazvao „kariku koja nedostaje“), od čega se posebno ističu nalaz lubanje i femura, na temelju kojih je Dubois zaključio kako se radi o ostacima velikog čovjekolikog majmuna koji je više sličio hominidima.

Kasnija datiranja potvrdila su da femur vjerojatno pripada vrsti *Homo sapiens*, dok je lubanja neupitno starija od njega i može se svrstati u rod *Pithecanthropus*. Dodatni dokazi dobiveni su kad je u Kini, pokraj Pekinga, nađeno nalazište fosila koji su svrstani u rod *Sinanthropus*. Kasnija su istraživanja pokazala kako su ostaci vrsta ova dva roda slični – lubanja je duža i niža, koštani sloj je tanji, dok je kapacitet lubanje negdje između onog u čovjekolikog majmuna i čovjeka. Zajedno s nekim novijim nalazima na Javi, koje su od

prvobitnog nalaza skupljali i sami mještani (iako je u tom slučaju datiranje i opis nalazišta bilo upitno), ova su dva roda i dvije vrste (*Sinanthropus pekinensis*, *Pithecanthropus erectus*) svrsane u vrstu *Homo erectus*.

Otad su u sjevernoj Africi i na Javi otkriveni novi fosilni ostaci, no najbogatijim nalazištem pokazala se okolica jezera Turkana, gdje je pronađen i prvi gotovo potpuni fosil vrste *Homo erectus* – fosil „dječaka iz Nariokotome“ (Slika 30.). Starost mu je procijenjena na oko 1,6 milijuna godina. Dječak je bio visok oko 153 cm, a da je doživio zrelost, bio bi visok oko 184 cm. Volumen lubanje bio mu je 880 cm³, noge i ruke tanke i duge, što je i danas karakteristika uočljiva u ljudi koji žive u otvorenim tropskim područjima.

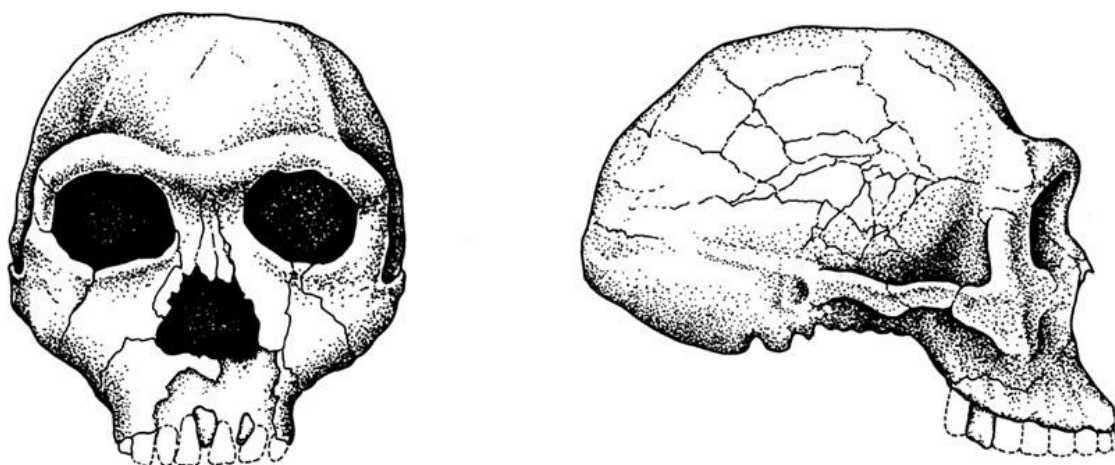


Slika 30. Dječak iz Nariokotome. Otkriven 1984. na zapadnoj strani jezera Turkana, ovaj je kostur gotovo potpun. Preuzeto iz (Lewis i Foley, 2004)

Pronalaskom fosilnih ostataka na području današnje Gruzije teorija o razvoju i širenju vrste *erectus* dovedena je u pitanje. Naime, na području Gruzije pronađena je čeljust vrste *erectus*, čija je starost procijenjena na oko 1,6 milijuna godina, a kasnije su nađeni i fragmenti lubanje čija je rekonstrukcija pokazala razlike u odnosu na vrstu *ergaster* pronađenu oko jezera Turkana. Činjenica da izvan Afrike nema fosila

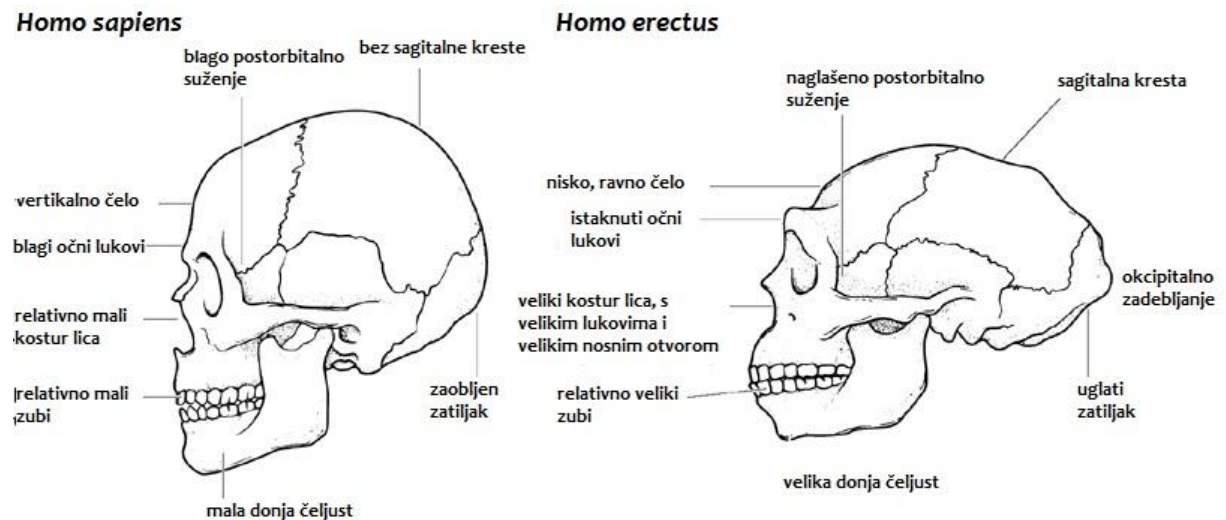
evolucijski starijih od vrste *Homo erectus* pokazuje kako je ta vrsta evoluirala u Africi, i usporedno s time, širila se iz Afrike, pri čemu kalkulacije i datiranja fosila pokazuju kako su prve skupine stigle iz Afrike do otoka Jave za svega 25 000 godina.

Anatomija fosila nađenih na različitim nalazištima i dalje zbunjuje znanstvenike, jer su razlike među njima jasno uočljive, ali jesu li dovoljno male da se svi ti nalazi proglase ostacima vrste *erectus*? Dosad su izdvojeni samo rani afrički fosili, i to u novu vrstu – *Homo ergaster*, (Slika 31.) dok su svi azijski fosili ostali pribrojeni ostacima vrste *Homo erectus*.



Slika 31. *Homo ergaster*. Lubanja s nalazišta Koobi For a, stara 1,8 milijuna godina. Preuzeto iz (Lewis i Foley, 2004)

Glavna razlika ove dvije vrste jesu građa i kapacitet lubanje – vrsta *ergaster* imala je viši lubanjski svod, tanju stijenku lubanje i nije imala sagitalnu krestu, dok je kod vrste *erectus* došlo do povećanja volumena lubanje, ali i pojave izbočenog nosnog otvora, što sugerira da je *erectus* bila prva vrsta koja je imala „ljudski“ nos, s otvorima prema dolje. (Slika 32.) Po građi su ove dvije vrste slične, a u obje izostaje i izražen spolni dimorfizam. Mušjaci su dosizali visinu od oko 180 cm i težinu od oko 63 kg, dok su ženke bile visoke oko 155 cm i težile oko 52 kg. Analizom zdjelice dječaka iz Nariokotome došlo se do zaključka kako je u vrijeme ove vrste po prvi puta dolazi do razvoja novorođenčadi s ljudskim karakteristikama, što znači da je volumen lubanje takvog novorođenčeta bio malen (oko 275 cm³) i da se mozak tijekom djetinjstva morao povećati čak tri puta. Također, to je značilo da je mozak relativno neformiran, te je stoga dijete bespomoćno i ovisno o brizi starijih članova, ali i da je vrijeme djetinjstva produljeno, što znači da je i socijalna struktura grupe morala biti razvijena i prilagođena.



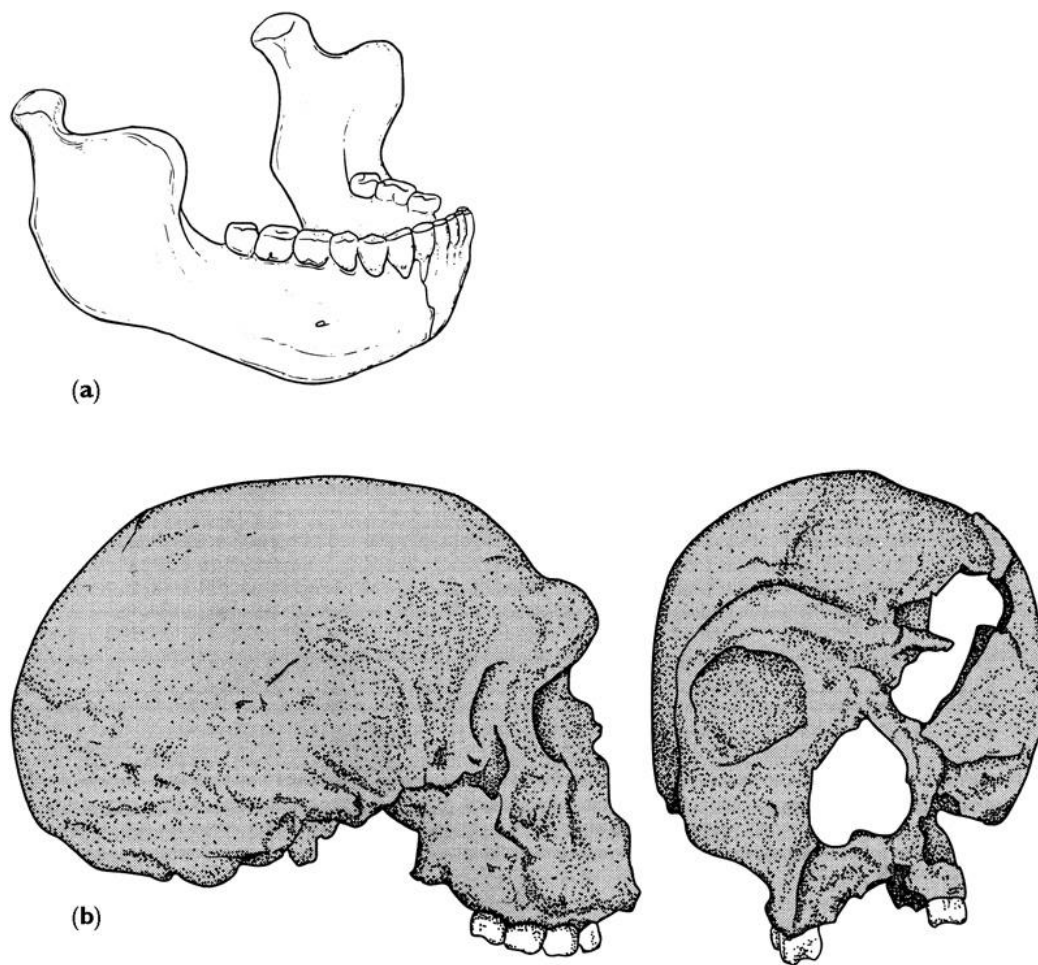
Slika 32. Usporedba klasičnog primjerka vrste *Homo sapiens* i *Homo erectus*. Preuzeto iz (Lewis i Foley, 2004)

Na nalazištima fosila vrste *Homo ergaster* po prvi su puta pronađeni i jednostavni alati i životinjske kosti, što sugerira da je ova vrsta već naveliko lovila i hranila se velikim količinama mesa, što bi mogao biti i razlog zašto je vrsta emigrirala iz Afrike. Jednostavne kamene sjekire koje su koristili nazivamo „oruđem iz Acheula“, prema nalazištu u Francuskoj gdje je prvi puta pronađeno. To je oruđe ostalo u upotrebi sve do srednjeg paleolitika, a smatra se da su ga razvile populacije u Africi i prenijele u Euroaziju tijekom migracije.

5.2. KASNI EVOLUCIJSKI RAZVOJ RODA *Homo*

Ovaj period razvoja uglavnom se odnosi na razvoj vrste *Homo sapiens*. Smatra se da je moderni čovjek proizvod specijacije do koje je došlo u slučaju male populacije u Africi i koja se onda križanjem i migracijama raselila po svijetu. Pojam moderni čovjek uključuje moderan oblik vrste *Homo sapiens*, iako postoje i arhaični oblici vrste, čije fosilne ostatke svrstavamo u jednu od tri vrste: (iako postoje i neke dodatne vrste koje se pribraja ovoj skupini) *heidelbergensis* (Slika 33.), *neanderthalensis* (Slika 34.) i *sapiens*.

Podrijetlo modernog čovjeka opisuje se teorijom „Noine arke“ (ili „*out of Africa*“) koju je predložio Louis Leakey 1960-tih. Ta teorija predlaže kako je prije oko 100 000 godina u Africi došlo do adaptacije i genetičkog drifta, što je dovelo do specijacije u malim populacijama (ili jednoj populaciji) koja se onda raselila po ostalim kontinentima potiskujući lokalne vrste. Pitanje hibridizacije uglavnom se odbacuje kao mogućnost, najviše zbog nedostataka fosilnih dokaza.

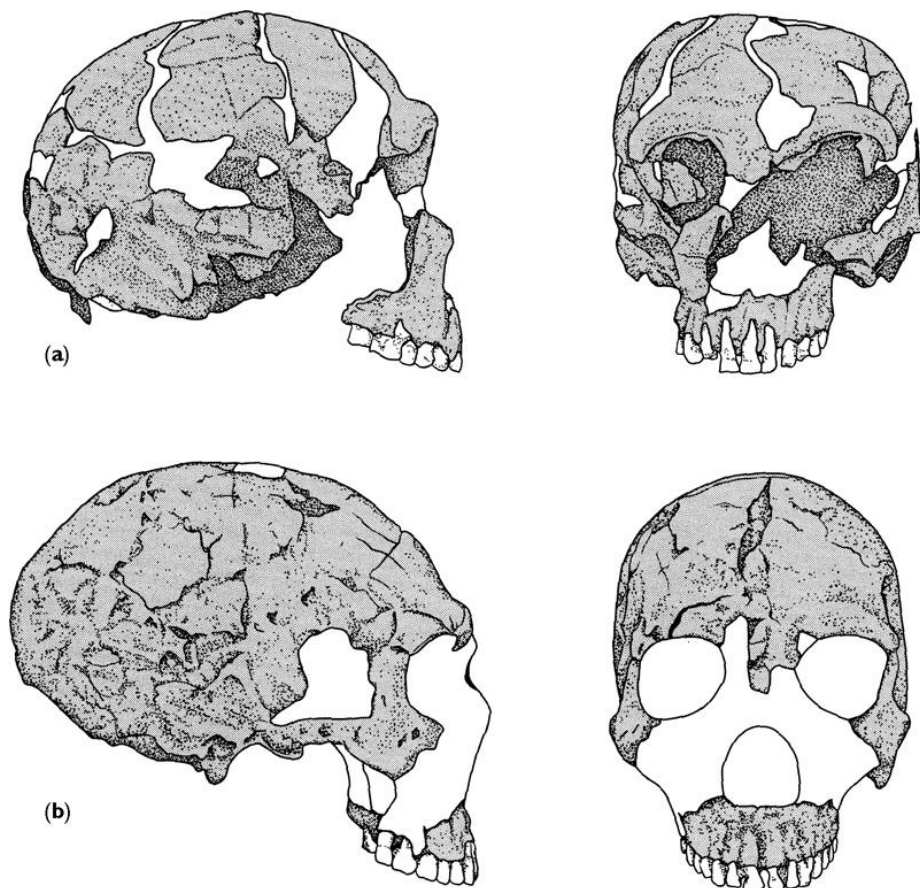


Slika 33. *Homo heidelbergensis*. a) donja čeljust pokazuje robustnu građu čeljusti, ali modernu građu kutnjaka. Starost joj se procjenjuje na oko 500 000 godina. b) Lubanja pokazuje i arhaična (jaki lukovi obrva) i moderna obilježja (velik mozak). Preuzeto iz (Lewin i Foley, 2004)

Konačni „produkt“ evolucije hominida je današnji čovjek, vrsta *Homo sapiens* koja ima nekoliko anatomskih karakteristika koje je odjeljuju od ranijih hominina – kostur je gracilniji, lubanja je kratka i visoka, s malim licem i velikog volumena, na kojoj dolazi do formacije brade.

Najstariji fosili pronađeni su na području Afrike i Bliskog Istoka, dok se datiranjem ostaci smještaju u period između 200 000 do 60 000 godina prije sadašnjosti. Jedna od potvrda teroije „Noine arke“ jest i činjenica da postoji vremensko odstojanje od desetak tisuća godina između najstarijih ostataka u Africi i onih u ostatku svijeta. Migracijom je moderni čovjek stigao do Australije prije oko 40 000 godina, a postoje pretpostavke da je doseljavanjem na Javu potisnuo populacije vrste *Homo erectus*, dok se u Europi isto dogodilo vrsti *neanderthalensis*.

Pronalazak fosilnih ostataka vrste *Homo neanderthalensis* bio je od velike pomoći u osvješćivanju znanstvene zajednice o evoluciji čovjeka i evoluciji uopće, iako su prvi fosili otkriveni prije Darwinove knjige „*Podrijetlo vrsta*“, dokazavši postojanje „primitivnog čovjeka“, prethodnika modernog čovjeka.



Slika 34. Ostaci vrste *Homo neanderthalensis* s nalazišta na Bliskom Istoku. Smatra se kako su na području Bliskog Istoka neandertalci živjeli uz vrstu *Homo sapiens*, ali ne zajedno, već su mijenjali lokacije ovisno o mikroklimatskim promjenama. Preuzeto iz (Lewis i Foley, 2004)

Najviše ostataka te vrste otkriveno je u špiljama južne Francuske, ono što je bitnije – velik dio tih ostataka čine gotovo potpuni kosturi, što daje točniji uvid u njihovu anatomiju, dijelom i način života. Neandertalci su živjeli u vremenu posljednjeg ledenog doba u Europi, bili su robustniji od današnjeg čovjeka kako bi mogli preživjeti u hladnijoj klimi, ali niži. Smatra se kako su neandertalci i moderni ljudi divergirali prije oko 500 000 godina i otada imali paralelnu evoluciju na području Europe i Afrike.

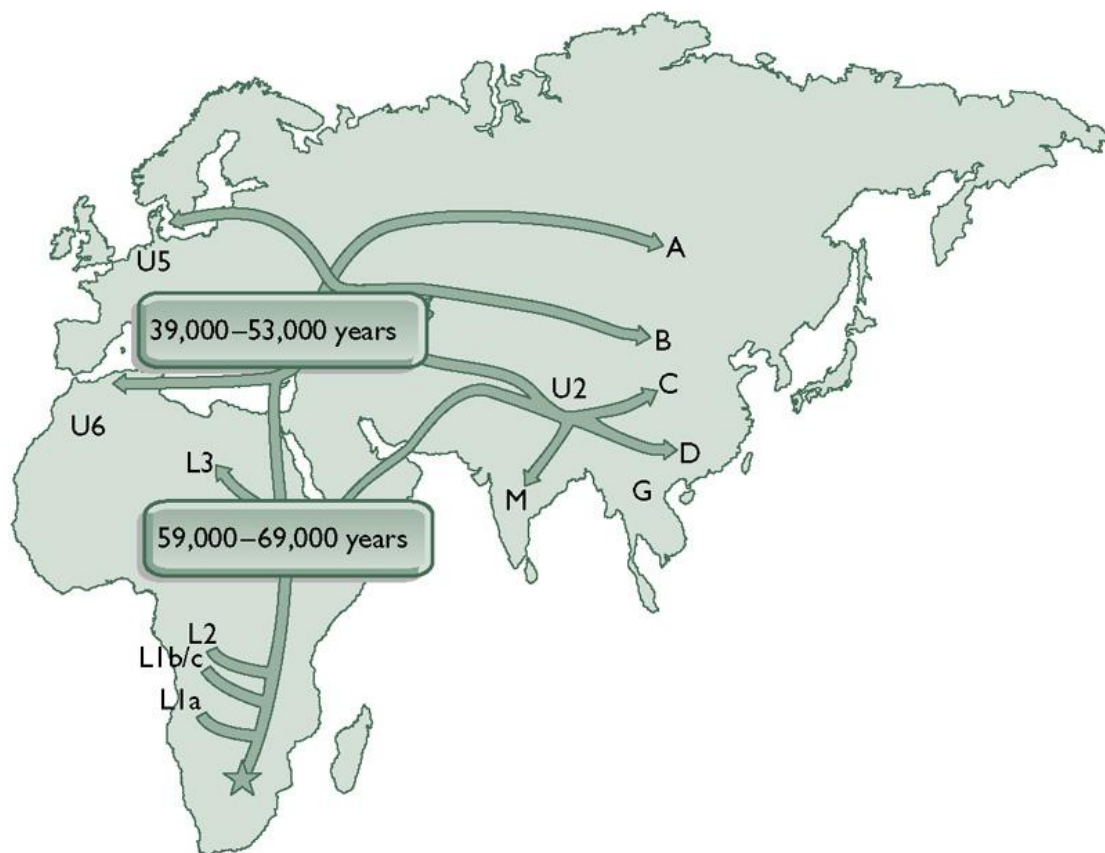
Iz ostataka neandertalaca znanstvenici su 1997. uspjeli ekstrahirati fragmente DNA i sekvencionirati ih kako bi ih se moglo usporediti s genomom današnjeg čovjeka. Filogenetski, svi su uzorci DNA sličniji međusobno nego što jesu s genomom današnjeg čovjeka, a nedotaje im i velika genetička varijabilnost, što upućuje da je i kod njih došlo do „bottleneck“

efekta. Također, rezultati ukazuju na to da nije došlo do križanja između neandertalaca i modernog čovjeka tijekom perioda njihovog suživota u Europi.

5. 3. GENETIČKI DOKAZI PODRIJETLA MODERNOG ČOVJEKA

Genetički alati u paleoarheologiji koriste se još od 1980-tih, kad se pojavila „hipoteza o mitohondrijskoj Evi“, koja se odnosi na najmlađeg zajedničkog pretka po majčinoj liniji. Drugim riječima, ona ističe kako svi današnji ljudi vuku podrijetlo od jedne žene koja je bila pripadnica populacije vrste *Homo sapiens* nakon što je došlo do „bottleneck“ efekta, što se dokazuje rezultatima analize mitohondrija modernih ljudi.

Mitohondriji su organeli koji u stanicama proizvode energiju, smatra se da su nekad bili samostalni prokariotski organizmi, a kao jedan od dokaza uzima se i postojanje njihove vlastite DNA unutar samog organela. Mitohondrijska DNA nasljeđuje se preko majke (jajne stanice), dok su slučajevi prijenosa očevog mitohondrija rijetki. Mitohondrijska DNA kodira za 37 gena i također akumulira mutacije 10 puta brže od jezgrene DNA, što znači da i u kratkom periodu dolazi do nakupljanja većeg broja mutacija nego što je to slučaj u jezgrinom genomu. (Slika 35.)



Slika 35. Migracije i mitohondrijska DNA. Mitohondrijska DNA može se koristiti za istraživanje migracija i distribuciju određenog haplotipa. Zvezdica prikazuje pretpostavljeno izvoriste migracije populacije kojoj je pripadala “mitohondrijska Eva”, dok linije prikazuju širenje i mutacije u pojedinim linijama, kao i njihov pretpostavljeni doseg. Slova

označavaju pojedine haplogrupe mitohondrija, a njihov smještaj na karti pokazuje njihov pretpostavljeni doseg. Preuzeto iz (Lewis i Foley, 2004)

„Hipoteza o mitohondrijskoj Evi“ govori o jednoj ženskoj jedinki, pripadnici populacije *Homo sapiens* stare oko 200 000 godina koja je migracijama naselila Euroaziju, istisnuvši populacije arhaične vrste *sapiens* ili vrste *erectus*. S obzirom na mali postotak varijacije tipova mitohondrijske DNA u svjetskoj populaciji, došlo se do zaključka kako su moderni ljudi evoluirali nedavno i brzo (prije oko 140 do 280 tisuća godina) ili je ljudska populacija doživjela veliko izumiranje, iz čega je proizašla mala skupina ljudi, što je smanjilo genetičku varijabilnost. Takva se pojava naziva „bottleneck efekt“. Afričke populacije imaju najvišu stopu varijacije, što implicira da je Eva bila pripadnica neke populacije vrste *Homo sapiens* koja je živjela na području Afrike pa migrirala izvan kontinenta. S druge strane, moguće je i da je afrička populacija bila najveća i stoga je imala najveću varijabilnost. Istraživanje Allana Wilsona pokazalo je da postoji ukupno 133 mitohondrijskih tipova i da ih možemo svrstati u dvije grupe: afrički i svi ostali tipovi, pri čemu afrički tipovi imaju stariji korijen. Wilsonovo istraživanje kasnije je ponovljeno s nešto pouzdanijim uzorcima, što je dovelo do istog rezultata, ali isključilo mogućnost da je u recentnoj prošlosti ljudske populacije došlo do „bottleneck efekta“. Međutim, kasniji su testovi pokazali kako se zbog velikog broja uzoraka ne može konstruirati pozdano evolucijsko stablo, točnije, tehnike parsimonije daju jednak broj stabala s afričkim korijenom kao i onih bez njega. Statistička pouzdanost djelomično je obnovljena sekvencioniranjem mitohondrijskog genoma koje je pokazalo podudarnost s Wilsonovim istraživanjem, ali analiza genetičkih podataka i danas je nedovoljno pouzdana da bi se uzela kao dokaz teorije.

Osim mitohondrijske DNA, koriste se i geni iz jezgrene DNA, i to su uglavnom mikrosatelitne regije (regije s kratkim uzastopnim ponavljanjima) koje mutiraju brzo i mogu se koristiti za određivanje starosti. Osim njih, koriste se i *Alu* elementi⁸ (transpozonske sekvence) koji predstavljaju kratke segmente DNA, duge do 300 baznih parova koji se umeću u genom retrotranspozicijom, što znači da se izuzetno rijetko mogu točno izrezati i uglavnom se ne izrezuju. *Alu* elementi najčešći su transpozonski elementi u ljudskom genomu i općenito prisutni u genomu evolucijski odvedenijih primata.

⁸ Ime *Alu* dolazi od restrikcijske endonukleaze iz bakterije *Arthrobacter luteus* koja ih može izrezati iz genoma.

Genom čovjeka predstavljaju ukupno 23 kromosomska para, podložna rekombinaciji zbog čega nije moguće točno pratiti određena svojstva do najranijih predaka, s iznimkom kromosoma Y. Dijelovi Y kromosoma mogu rekombinirati s kromosomom X, ali veći dio ne može i stoga se ti dijelovi mogu koristiti u evolucijskim istraživanjima jer se prenose isključivo s oca na sina i vrlo rijetko se mijenjaju. Istraživanja Y kromosoma pokazuju iste rezultate kao i ona mitohondrijske DNA – najveća raznolikost nađena je među afričkim populacijama, a datiranje starosti populacije od koje je sve krenulo iznosi između 100 i 150 tisuća godina.

I u slučaju modernog čovjeka došlo se do malih uzoraka DNA s nalazišta na jezeru Mungo u Australiji, gdje je analiza mitohondrijske DNA pokazala veću stopu divergencije od one koju imaju današnji ljudi. Rezultati i njihova interpretacija i danas su predmet rasprave i debate, posebice stoga što ukazuju na mogućnost križanja arhaičnih i modernih hominina.

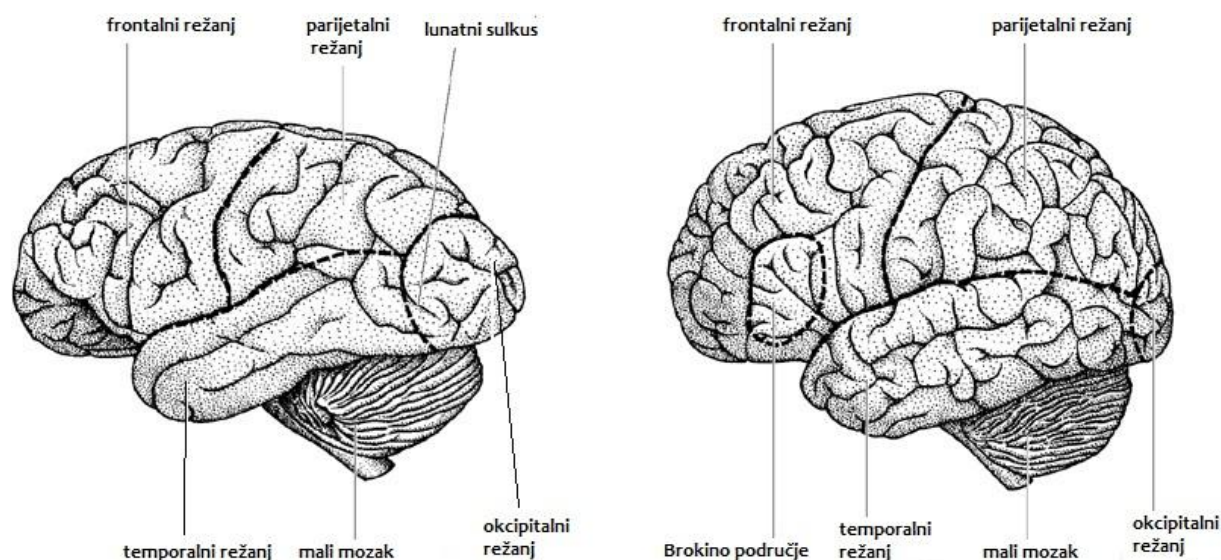
6. ENCEFALIZACIJA

Jedno od glavnih obilježja koje karakterizira rod *Homo* svakako je tendencija povećanju volumena lubanje, time i veličine mozga– moglo bi se reći da je proces encefalizacije zajedno s dobro razvijenim bipedalizmom ono što zasigurno povezuje vrste ovog roda, sve ostalo su anatomske varijacije.

Mozak je metabolički zahtjevan organ, troši oko 18 % ukupne energije koja mora biti u obliku glukoze, tek u periodima gladi može koristiti i ketonska tijela. Među sisavcima dva se roda ističu razvijenim mozgom, to su primati i zubati kitovi. Među primatima opet odskaku antropoidi, posebice rod *Homo*. U čovjekolikih majmuna mozak odrasle jedinke veći je od mozga novorođenčeta 2,3 puta, dok je mozak odraslog čovjeka veći od mozga novorođenčeta 3,5 puta. Kod ljudskog novorođenčeta, mozak je triput veći, a tijelo dvaput dulje nego što je to slučaj kod novorođenčadi čovjekolikih majmuna. Također, kod čovjeka se ubrzani rast mozga nastavlja do godinu dana nakon rođenja, dok je kod ostalih primata to uglavnom razdoblje trudnoće. S druge strane, ljudsko je novorođenče bespomoćnije u odnosu na ono čovjekolikih majmuna, njegov period djetinjstva zapravo je uvod u društvo i uči ga socijalizaciji i ponašanju.

Kod proučavanja fosilnih ostataka, dvije su stvari po kojima se prosuđuje razvijenost mozga – to su veličina lubanje i otisci brazda s površine mozge koje ostaju na unutarnjem dijelu lubanje. Smatra se da se mozak počinje povećavati već kod australopitecina, iako je njegov volumen tada iznosio skromnih 400 cm³, što je jednako volumenu mozga u današnjih čovjekolikih majmuna, ali treba imati na umu da su australopitecini bili manji od njih, kao i mogućnost da su preci čovjekolikih majmuna imali manji volumen lubanje. Do ekspanzije veličine mozga dolazi tek kod roda *Homo* i vrsta *habilis* i *heidelbergensis*, čiji je volumen mozga iznosio od 650 do 800 cm³ (prije između 2,5 i 1,8 milijuna godina), a daljnji napredak vidi se kod vrsta *erectus* i *ergaster* gdje se volumen povećava na 850 do 1000 cm³ (u periodu od prije 1,8 milijuna do prije 300 000 godina), dok arhaični oblici vrste *sapiens* pokazuju povećanje i do 1400 cm³, što je više nego u modernog čovjeka. Kao točnija mjera koristi se kvocijent encefalizacije, EQ, koji se definira kao omjer veličine mozga u odnosu na veličinu tijela.

Što se tiče same građe mozga, može se govoriti o organizaciji sličnijoj ljudima ili organizaciji sličnijoj čovjekolikim majmunima.(Slika 36.)



Slika 36. Prikaz tipične građe mozga u čovjekolikih majmuna i čovjeka. Ljudski mozak (desno) razlikuje se od čimpanzinog (lijevo) ne samo veličinom i naboranošću, već i malim okcipitalnim režnjem i velikim parijetalnim. Prikaz nije usklađen po veličini. Preuzeto iz (Lewis i Foley, 2004)

Mozak se općenito sastoji od dvije hemisfere, od kojih svaka ima četiri režnja : frontalni, parijetalni, temporalni i okcipitalni, pri čemu parijetalni i temporalni režanj predominiraju kod čovjeka, dok su kod čovjekolikih majmuna slabo razvijeni. Do zaključaka o organizaciji mozga u australopitecina došlo se zahvaljujući položaju lunatnog sulkusa, brazde koja odvaja okcipitalni režanj od ostatka mozga. Razvijen je u svih antropoida, dok se kod čovjeka pojavljuje rijetko i posteriorno, a u svih ostalih antropoida njegov je položaj anteriorniji. Istraživanja su pokazala kako je u australopitecina i kasnijih hominida njegov položaj vidljiv, ali nejasno je koliko posteriorno ili anteriorno mora biti kako bi se organizacije mozga proglasila sličnijom čovjeku ili čovjekolikom majmunu. (Holloway et al., 2004.) U okviru socijoloških i paleoantropoloških istraživanja točnijom se uzima hipoteza koja pretpostavlja kako je do reorganizacije mozga u strukturu sličniju onoj u čovjeka došlo tek kod prvih vrsta roda *Homo*, iako fosilni dokazi nisu dovoljno jednoznačni da bi uputili u pravom smjeru.

Veći volumen mozga ne znači nužno i veću inteligenciju, ali bolja organizacija može značiti i bolji preduvjet za njen razvoj. Inteligencija se definira kao sposobnost snalaženja u situacijama u kojima nam stečena znanja nisu od koristi, a njena mjerenja i danas su kontroverzna jer uvijek se barem dijelom temelje na disciplinama za koje je nužno školovanje, poput matematike, i stoga mnogi tvrde da je nemoguće mjeriti je. U slučaju kad su objekti istraživanja fosilni ostaci nekad živućih jedinki, problem je još složeniji. Ono što znanost može iskoristiti u ovom smislu uglavnom su oruđa ili analize staništa, prikazi svakodnevnog života u rezbarijama ili slikama. Oruđe, na primjer, pokazuje kako je vrsta koja

ga je izrađivala morala imati sposobnost predodžbe o posljedicama svog postupka, konkretno udaranja o kamen, jer su oštri rubovi mogli nastati samo preciznim udarcima o kamen, a čak i mala greška ili prejak udarac mogli su uništiti dotad postignuto.

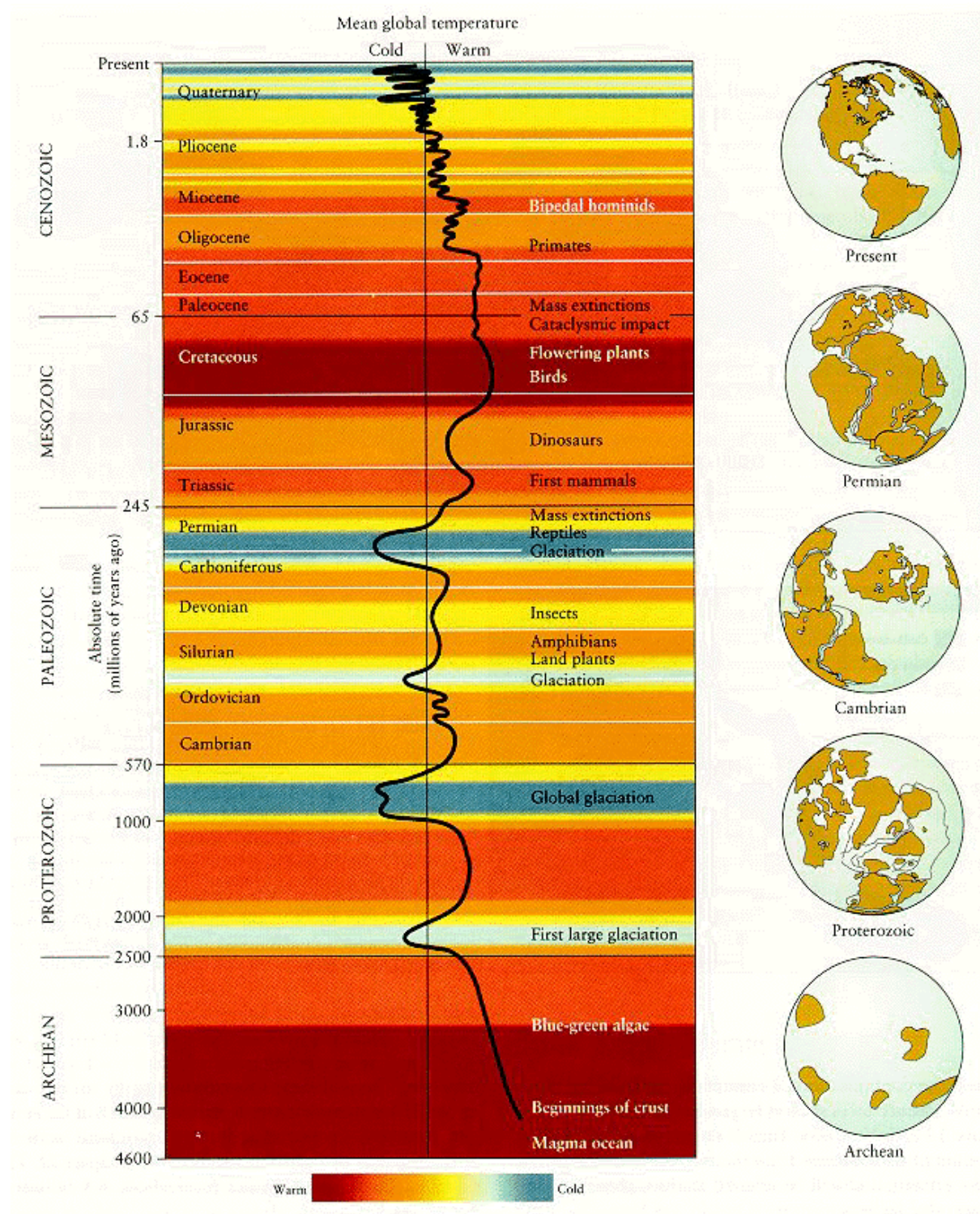
Smatra se kako je razvoj inteligencije potaknut i razvojem društva, posebice kad govorimo o razvoju brige za dijete i to još u slučaju vrste *erectus/ergaster*. Dokaz tome jest veličina porođajnog kanala zdjelice dječaka iz Nariokotome i podaci o volumenu lubanje (oko 900 cm³). Nakon poroda, mozak djeteta udvostruči svoj volumen normalnim rastom do zrelosti. Ako je novorođenčad u vrste *erectus* imala volumen mozga od 275 cm³ i ako se taj volumen do zrelosti utrostručio (kao u današnjeg čovjeka), to nas dovodi do konačnog volumena nešto manjeg od 900 cm³, dok je volumen mozga vrste *erectus / ergaster* bio veći od 870 cm³, što znači je u te vrste bio prisutan obrazac razvoja mozga sličan onome u modernih ljudi. To opet znači da je novorođenče tijekom nekog vremena bilo u potpunosti ovisno o brizi starijih jedinki, što zahtijeva i socijalnu organizaciju koja uključuje i takve jednike.

Razlozi povećanja mozga u hominida, i to relativno brzo u posljednjem periodu, tijekom razvoja roda *Homo*, danas se sve češće povezuju s razvojem društvene strukture. Smatra se kako su društvene strukture s vremenom postajale sve složenije, što nije utjecalo na vanjski život skupine već na promjene jedinki koje su morale biti spremne predvidjeti postupke drugih i posljedice tih postupaka, kao i prepoznati u kojem se trenutku očekuje i njihovo djelovanje. U životinjskom svijetu uobičajeno je da borbe loše završe za onu jedinku koja nije nadmoćnija građom ili nekim „tajnim oružjem“, no u skupinama primata jedinke se udružuju, formiraju „saveze“ i „prijateljstva“, promatraju druge koji rade isto. Cilj takvih „saveza“ jest kompetirati u zajednici, omogućiti jedinki da bude što bolje zaštićena u slučaju napada, ali stvara i potencijalne veze koje se mogu iskoristiti za seksualnu reprodukciju, što znači da su jedinke u „savezu“ uspješnije u parenju.

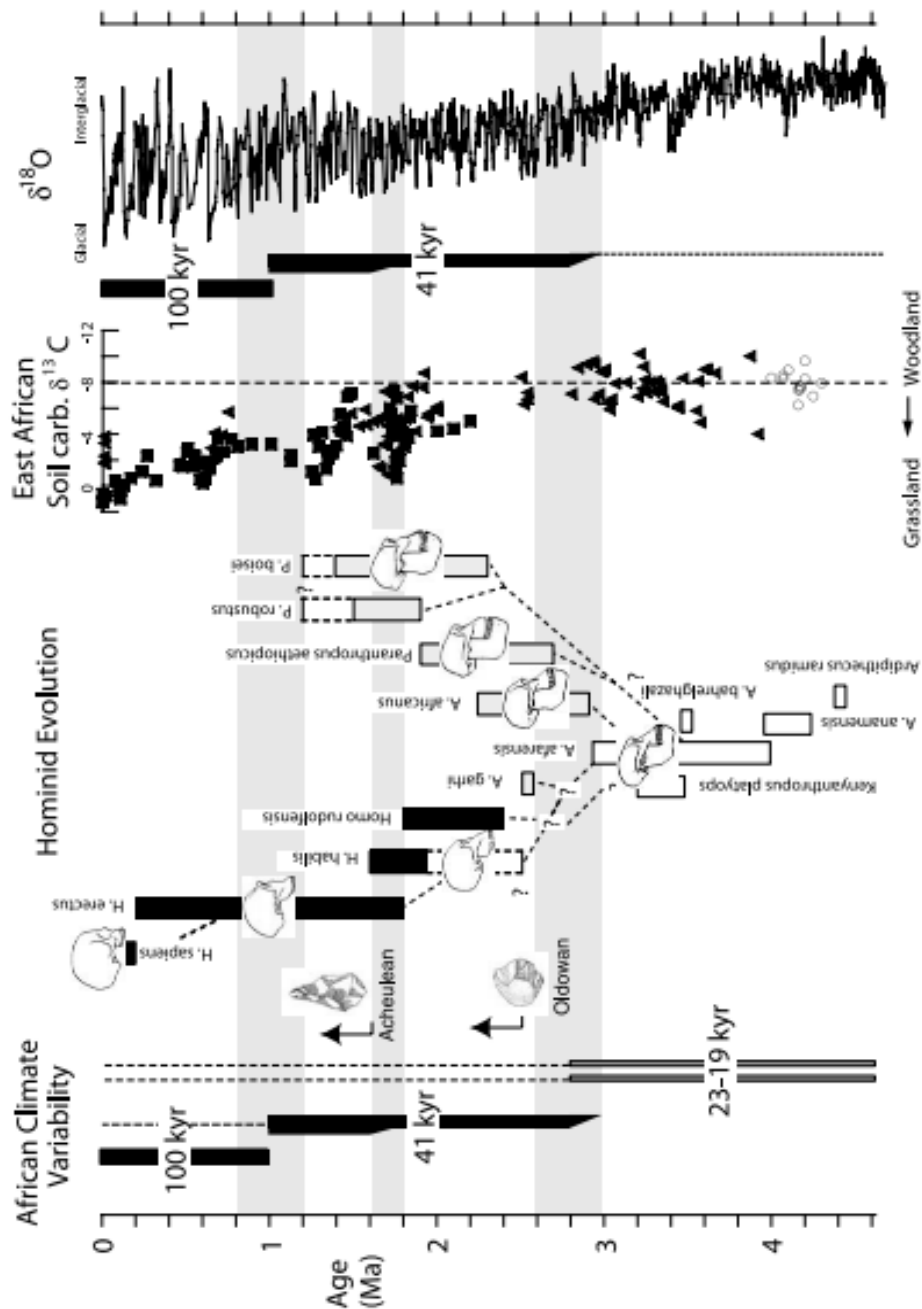
Prilog 1. Geološka prošlost Zemlje.

EON	ERA	PERIOD		EPOHA	VRIJEME/ milijuna god. u prošlost
FANEROZOIK	Kenozoik	Kvartar		Holocen	0.01
				Pleistocen	1.8
		Tercijar	Neogen	Pliocen	5.2
				Miocen	23.8
			Paleogen	Oligocen	33.5
				Eocen	55.6
				Paleocen	65.0
			Mezozoik	Kreda	
	Rana	145.5			
	Jura			Kasna	161.2
				Srednja	175.6
				Rana	199.6
	Trijas			Kasni	228.0
				Srednji	245.0
				Rani	251.0
	Paleozoik	Perm		Lopingijan	260.4
				Guadalupijan	270.6
				Cisuralijan	299.0
		Karbon		Pennsylvanijan	318.1
				Mississippijan	359.2
		Devon		Kasni	385.3
				Srednji	397.5
				Rani	416.0
		Silur		Pridoli	418.7
				Ludlow	422.9
				Wenlock	428.2
				Llandoверij	443.7
		Ordovicij		Kasni	460.9
				Srednji	471.8
				Rani	488.3
		Kambrij		Furongij	501
				srednji	513
				Rani	542
	Eon PROTEROZOIK				
Eon ARCHEAN					4000

Prilog 2. Promjene globalne temperaure i tektonska pomicanja ploča tijekom povijesti Zemlje.



Prilog 3. Promjene afričke klime tijekom evolucije hominida



Sažeti dijagram prikaza važnih događaja evolucije hominida i paleoklimatkih promjena tijekom pliocena i pleistocena. Podaci o paleoklimatskim promjenama dobiveni proučavanjem morskog dna pokazuju da je afrička klima postajala sve sušom u skokovitim promjenama (na slici prikazano na lijevom dijelu slike – pomak položaja okomitih linija

ukazuje na sve sušu klimu, a oštar pomak na brze i velike promjene, od kojih su najveće one prije 2,8 milijuna, 1,7 milijuna i milijun godina).

Središnji dio slike prikaz je pretpostavljenih evolucijskih odnosa fosilnih hominida u tijeku vremena.

Desno se nalazi prikaz promjene količine radioaktivnog ugljika u slojevima tla različite starosti, što se može direktno povezati s vegetacijom koja je prevladavala u datom vremenu. Dijagram konkretno pokazuje kako s vremenom šumsku vegetaciju zamjenjuju trave, što se poklapa s periodima isušivanja. Trokutići, ispunjeni i prazni kružići predstavljaju podatke preuzete iz tri različita rada.

Krajnje desno prikazani su rezultati analize morskog dna sa sedam lokacija koje okružuju sjevernu i istočnu Afriku (četiri u Atlantskom oceanu i tri u Adenskom zaljevu). Rezultati ostataka foraminifera, konkretno udjela izotopa kisika ^{18}O , pokazuju da je do naglih promjena afričke klime došlo u isto vrijeme kad se značajno produljuju glacijalni ciklusi (izmjene glacijala i interglacijala).

- Alba D. M., Moyà-Solà S. (2009) The origin of the great-ape-and-human clade (Primates:Hominidae) reconsidered in the light of recent hominoid findings from the Middle Miocene of the Vallès-Penedès Basin (Catalonia, Spain). *Paleolusitana* **1**:75-83
- Amason U., Gullberg A., Janke A. (1998.) Molecular Timing of Primate Divergences as Estimated by Two Nonprimate Calibration Points. *Journal of Molecular Evolution* **47**:718-727
- Amason U., Janke A. (2002.) Mitogenomic analysis of eutherian relationships. *Cytogenet. Geome Res.* **96**:20-32
- Begun D. R., Geraads D., Güleş E. (2003.) The Çandır hominoid locality : Implications for the timing and pattern of hominoid dispersal events. *Cour.Forsch.-Inst.Senckenberg* **240**: 251-265
- deMenocal P.B. (2004.) African climate change and faunal evolution during the Pliocene-Pleistocene. *Earth And Planetary Science Letters* **220**:3-24
- Fleagle J. G. (2013.) Primate Adaptation & Evolution. Google Books, 3rd ed
- Galik K., Senut B., Pickford M., Gommery D., Treil J., Kuperavage A. J., Eckhardt R. B. (2004.) External and Internal Morphology of the BAR 1002'00 *Orrorin tugenensis* Femur. *Science* **305**:1450-1453
- Gunnell G.F., Miller E.R. (2001.) Origin of Anthroidea: Dental Evidence and Recognition of Early Anthropoids in the Fossil Record, With Comments on the Asian Anthropoid Radiation. *American Journal of Physical Anthropology* **114**:177-191
- Harrison T. (2010.) Apes Among the Tangled Branches of Human Origins. *Science* **327**:531-533
- Holloway R. L., Clarke R. J., Tobias P. V. (2004.) Posterior lunate sulcus in *Australopithecus africanus* : was Dart right? *Comptes Rendus Palevol* **3**:287-293
- Larsen C. S. (2010.) A companion to Biological Anthropology. Google Books, 1st ed
- Lewin R., Foley R. A. (2004.). Principles of Human Evolution. Oxford, Blackwell Publishing, 2nd ed
- Relethford J. H. (2007.) The Human Species : An Introduction to Biological Anthropology. New York, McGraw-Hill, 7th ed

- Richmond B. G., Jungers W. L. (2008.) *Orrorin tugenensis* Femoral Morphology and the Evolution of Hominin Bipedalism. *Science* **319**:1662-1665
- Rose K. M., Bown T. M. (1990.) Additional fossil evidence on the differentiation of the earliest euprimates. *Proc. Natl. Acad.Sci. USA* **88**:98-101
- Ruff C. B., Trinkaus E., Holliday T. W.(1997.) Body mass and encephalisation in Pleistocene *Homo*. *Nature* **387**:173-176
- Sargis E. J.(2002.) Primate Origins Nailed. *Science* **298**:1564-1565
- Senut B.,Pickford M., Gommery D.,Mein P., Cheboi K., Coppens Y.(2001.) First hominid from the Miocene (Lukeino formation, Kenya). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series IIA - Earth and Planetary Science* **332**:137–144
- Simons E.L., Seiffert E. R., Ryan T. M., Attia Y. (2007.) A remarkable female cranium of the early Oligocene anthropoid *Aegyptopithecus zeuxis* (Catarrhini, Propliopithecidae). *PNAS* **104**:8731-8736
- Tabuce R., Marivaux L., Lebrun R., Adaci M., Bensalah M., Fabre P.-H., Fara E., Rodrigues H. G.,Hautier L., Jaeger J. J., Lazzari V., Mcbrouk F., Peigné S., Sudre J., Tafforeau P., Valentin X., Mahboubi M. (2009.) Anthropoid *versus* strepsirrhine status of the African Eocene primates *Algeripithecus* and *Azibius* : craniodental evidence. *Proc. R. Soc. B.* **276**:4087-4094
- White T. D.,Asfaw B.,Beyene Y.,Haile-Selassie Y.,Lovejoy C. O.,Suwa G., WoldeGabriel G. (2009.) *Ardipithecus ramidus* and the Paleobiology of the Early Hominids. *Science* **326**:75-86
- Zollikofer C. P. E., Ponce de León M. S., Lieberman D. E., Guy F., Pilbeam D., Likius A., Mackaye H. T., Vignaud P.,Brunet M. (2005) Virtual cranial reconstruction of *Sahelanthropus tchadensis*. *Nature* **434**:755-759

7. SAŽETAK

Evolucija hominida obuhvaća period od prije oko 60 milijuna godina pa sve do danas i odnosi se na razvoj čovjekolikih majmuna i čovjeka. Evolucijski je proces često bio isprecijan geološkim promjenama: tektonski pokreti Zemljine kore, isušivanja mora, promjene klime. Promjene u uvjetima okoliša u kojima su se razvijali primati djelovao je izravno i na tijek njihove evolucije.

Najraniji hominidi klasificiraju se u tri roda; *Sahelanthropus*, *Orrorin* i *Ardipithecus*, iz kojeg kasnije razvija rod *Australopithecus*, a iz njega u konačnici rod *Homo*. Hominidima smatramo primat koji barem dijelom hodaju uspravno i bipedarno, dok im zubalo pokazuje veliku sličnost sa zubalom vrste *Homo sapiens* – mali očnjaci, niski kutnjaci, ravni sjekutići, nedostatak dijasteme. Razvoj bipedalizma i zubala omogućio je i razvoj snažnih vratnih mišića, što je zajedno s uspravnim držanjem omogućilo povećanje i razvoj mozga.

8. SUMMARY

Evolution of hominids covers the period of the last 60 million years and it refers on the developement of apes and humans. The process of evolution has in a way been conditioned by the changes that arose during time, and they included tectonic movements of the Earths crust, ocean draining and climate change – all of which made severe impact on the habitat of primates, forcing them to adapt.

The oldest known hominids are classified in three genera : *Sahelanthropus*, *Orrorin* and *Ardipithecus*, who gave rise to genus *Australopithecus*, from which genus *Homo* had evolved. Hominids are primates with upright bipedal locomotion, at least partly, while their dentition shows great resemblance to the one we find in humans, with little canines, low molars, vertical incisors and the absence of diastema. Bipedalism and dentition developement allowed strong neck muscles to evolve. That event, along with the upright posture, marked the begining of encephalisation process.