

Pojawienie się rodziny *Hominidae*

Marek Sikorski

THE APPEARANCE OF THE HOMINIDAE FAMILY is still very controversial, which is caused by great diversity and incompleteness of hominoid fossils. This problem refers to both taxonomic and phylogenetic interpretation of paleontological data, and also dating methods. The article widely discusses various attitudes, presented in literature.

Wstęp

Etap antropogenezy, w którym pojawili się pierwsi przedstawiciele linii ewolucyjnej człowiekowatych (*Hominidae*), jest obiektem nie słabnącego zainteresowania. Wciąż jednak mało wiadomo o tym niezwykle interesującym fragmencie ewolucji prymatów, w którym spośród hominoidów wyłoniły się istoty, dające początek gałęzi drzewa rodowego zakończonej naszym własnym gatunkiem. Brakuje też bezpośrednich, jasnych przesłanek pozwalających odpowiedzieć na pytanie, czy było to wydarzenie wyjątkowe, jednorazowe, może przypadkowe, które zaszło w jakiejś określonej populacji na ograniczonym obszarze, czy może raczej zjawisko bardziej powszechne. Czy, w związku z tym, chodziłoby tu o rozwój mono- czy

polifiletyczny praczłowiekowatych? Wielu badaczy podejmuje problemy związane z rekonstrukcją morfologiczną najwcześniejszych naszych przodków. Ciągłe aktualne pozostaje więc pytanie o genezę człowiekowatych. Sprawą najbardziej podstawową wydaje się ustalenie czasu i miejsca pojawienia się pierwszych hominidów, do czego niezbędne jest odszukanie szczątków mogących należeć do tej linii.

Niniejsze opracowanie jest próbą możliwie obiektywnego i wszechstronnego omówienia panujących w paleoantropologii poglądów na ten temat.

Rozwój prymatów – przodków hominidów

Ostatnich 65 mln lat dziejów Ziemi (kenozoik – uważany za erę ewolucji prymatów) było okresem na tyle długim, że

w czasie tym zaszły na jej powierzchni znaczące zmiany geologiczne (np. zmiany w ukształtowaniu kontynentów, powstanie rowów tektonicznych, wypiętrzanie się niektórych obszarów), dochodziło prawdopodobnie do kolizji z asteroidami, zmieniał się klimat, a w związku z tym szata roślinna znacznych części kontynentów. Wydarzenia te nie pozostawały bez wpływu na faunę. Niektóre gatunki zwierząt wymarły, inne migrowały. Zmieniające się warunki środowiska wywarły niewątpliwie wpływ również na ewolucję naczelných, w tym człowiekowatych.

W poszukiwaniu przodków wyższych naczelných, wśród których z kolei próbuje się odnaleźć pierwszych przedstawicieli hominidów, trzeba cofnąć się do okresu kredowego. Z danych paleontologicznych wynika, że na przełomie kredy i trzeciorzędu miało miejsce jakieś wydarzenie [GARTNER, MCGURIC 1978, ALVAREZ 1980, RYSZKIEWICZ 1987, 1989], którego skutek był taki, że w krótkim czasie załamała się równowaga ekologiczna, ustalona przez dziesiątki milionów lat trwania mezozoiku. Właściwie nie wiadomo, jak długo trwał ten proces. Wiadomo jednak, że w jego wyniku nastąpił koniec egzystencji wielu przedstawicieli fauny tego okresu, a w kilka milionów lat później pojawiły się niemal wszystkie znane dziś typy przystosowane ssaków. Mniej więcej w tym czasie pojawiają się też pierwsze naczelne. Zgodnie z jedną z koncepcji, najwcześniejsze naczelne powstały jeszcze przed początkiem ery kenozoicznej [WOLPOFF 1980]. Pod koniec mezozoiku niektóre małe ssaki owadożerne miały zmieniać swą dietę na zawierającą więcej owoców i pokarmu roślinnego w ogóle. Jedną z takich form miałyby być rodzaj *Purgatorius* (początkowo reprezentowany przez pojedynczy ząb z Montany).

Jakkolwiek późnokredowe wymieranie umożliwiło rozwój ssaków, w tym również prymatów, to jednak wydaje się, że wydarzenia z nim związane nie spowodowały zmian w ogólnych warunkach klimatycznych planety.

W najwcześniejszym okresie kenozoiku, paleocenie, zmiany ekologiczne, towarzyszące wymieraniu (a być może nawet je powodujące) wielu gadów mezozoicznych, zapewniły nowe środowiska, nowe nisze ekologiczne. Z tego okresu, z Ameryki Północnej i Europy, znanych jest już więcej form, które zalicza się do czterech rodzin (*Plesiadapidae*, *Carpelestidae*, *Paromomyidae*, *Picroclontidae*) i łączy w jedną nadrodzinę *Plesiadapoidea* (za: Jolly i Plog 1979 [WOLPOFF 1980]), w której upatruje się przodków późniejszych naczelných.

W eocenie pojawiają się następni przedstawiciele naczelných. O ile dopuszcza się możliwość, że żaden z przedstawicieli nadrodziny *Plesiadapoidea* nie jest przodkiem prawdziwych późniejszych naczelných, to raczej powszechnie uważa się, że grupa eoceńskich, północnoamerykańsko – europejsko – azjatyckich prymatów niewątpliwie do nich należy. Przedstawicieli tej grupy zalicza się (za: Jolly i Plog 1979 [WOLPOFF 1980]) do zespołów: *Lemuriformes*, z rodziną *Adapidae*, wśród której niektórzy dopatrują się przodków współczesnych *Lorisiformes* (za: STRZAŁKO [1985]), *Tarsiformes* (z rodziną *Tarsidae* oraz *Anaptomorphidae*) oraz do rodzajów: *Poncaungia* i *Amphipithecus*, których przynależność taksonomiczną trudno ustalić. V. MAZAK [1985] wspomina o jeszcze jednej eoceńskiej nadrodziny – *Omomyoidea* z rodzajem *Omomys*, której znaleziska pochodzą z Ameryki Północnej, Europy i Azji. Wśród wszystkich tych grup różni badacze poszukują przodków wyższych prymatów.

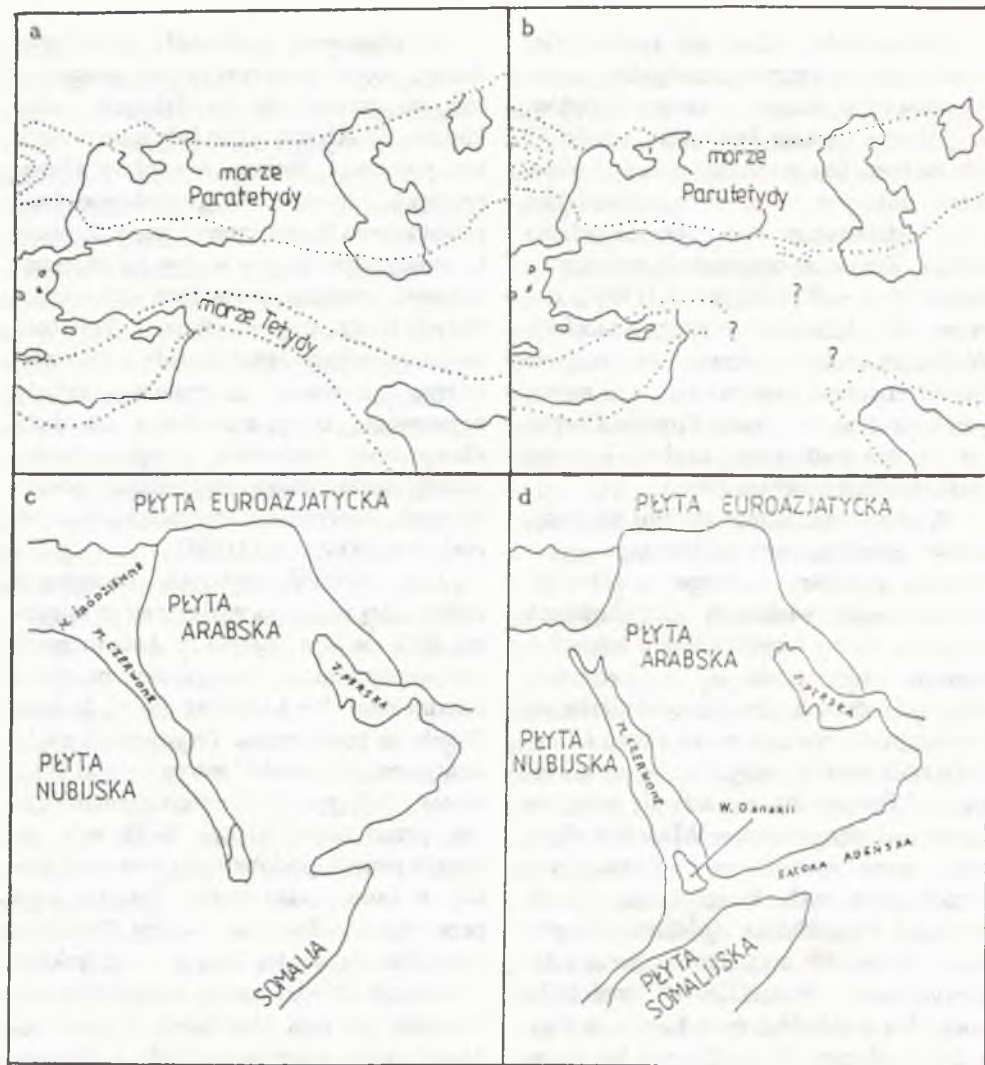
Ewoluowało jednak nie tylko życie; trwał dryf kontynentów, zachodziły istotne zmiany w zarysie oceanów i lądów. W połowie trwania kenozoiku, około 35 mln lat temu (na przełomie eocenu i oligocenu), zmiany te, a być może jeszcze jakieś inne, dodatkowe przyczyny (może kolejna kolizja Ziemi z ogromnych rozmiarów meteorytem – RYSZKIEWICZ [1989]), doprowadziły do kolejnego kryzysu biosfery. W historii ssaków lądowych to przejście między eocenem i oligocenem nosi nazwę „wielkiego cięcia” (franc. Grande Coupure), co ma podkreślać nagłość i zasięg zachodzących wówczas zmian.

W oligocenie klimat zmienił się radykalnie. Wiecznie zielone lasy typu tropikalnego i subtropikalnego zostały zastąpione (na większych szerokościach geograficznych) lasami klimatu umiarkowanego, dość suchego, o mroźnych, śnieżnych zimach. Znacznie obniżyła się temperatura. Wzrosła sezonowość klimatu [RYSZKIEWICZ 1989]. Te zmiany klimatyczne i florystyczne musiały się odbić na faunie ówczesnego świata. Właśnie z oligocenu znane są pierwsze znaleziska wyższych naczelných, które zalicza się do rodzajów *Parapithecus*, *Apidium*, *Oligopithecus*, *Propliopithecus*, *Aeolopithecus* i *Aegyptopithecus*. Wszystkie te znaleziska pochodzą z Afryki (rejon Fayum w Egipcie), z okresu 32 do 28 mln lat temu. Pierwsze dwa rodzaje, *Parapithecus* i *Apidium*, zaliczane do nadrodziny *Parapithecoidae*, posiadały w szczękach po trzy przedtrzonowce, podczas gdy pozostałe, zaliczane już do nadrodziny *Hominoidea* [MAZAK 1980], posiadają formułę zębową charakterystyczną dla wszystkich małp wąskonosych – 2, 1, 2, 3. Wydaje się, że pojawienie się tej grupy oraz jej podział musiały nastąpić wcześniej i być może są w jakiś sposób związane z kryzysem przełomu eocenu i oligocenu.

W oligocenie zachodziły prawdopodobnie istotne zmiany w zarysie kontynentów, co prowadziło do dalszych zmian klimatu. W Afryce, gdzie żyły interesujące nas populacje, zmiana warunków klimatycznych powodowała prawdopodobnie powstawanie lasosawanny i stepu. Zmiany te mogły mieć istotny wpływ na ukierunkowanie ewolucji przyszłych człowiekowatych (rodz. *Aegyptopithecus*). Trwałość swą populacje te zawdzięczały w znacznej mierze sprawności centralnego układu nerwowego, który umożliwiał im dużą elastyczność zachowań i, mimo braku jakichś szczególnych specjalizacji pokarmowych, kontynuację ewolucji rozmiarów ciała (za: STRZAŁKO [1985]).

Dla ewolucji wyższych naczelných najbardziej istotnym wydarzeniem miocenu była kolizja Afryki z kontynentem euroazjatyckim i utworzenie przejścia między nimi [LA LUMIERE 1981]. Jeszcze 20 mln lat temu morze Tetydy rozdzielało kontynent afrykański i euroazjatycki [PILBEAM 1984] (rys. 1). We wczesnym miocenie, przed mniej więcej 16–18 mln lat, doszło prawdopodobnie do pierwszej kolizji i zamknięcia morza Tetydy, czyli przerwania połączenia między Oceanem Indyjskim (a ściślej Morzem Arabskim) i Morzem Śródziemnym (utworzyły się łańcuchy gór Azji Mniejszej). Wydaje się, że od chwili zderzenia Afryki z Eurazją i powstania połączenia, około 17 mln lat temu, przynajmniej w pewnych okresach mogła mieć miejsce migracja fauny między tymi kontynentami. Jak się przypuszcza, wśród migrujących zwierząt znajdowały się również niektóre afrykańskie hominoidy [PILBEAM 1984].

Najstarszymi znaleziskami hominoidów z miocenu są afrykańskie formy z rodzaju *Proconsul* (sprzed około 20 mln lat), *Limnopithecus* (czasem zaliczany do *Proconsul*), *Dendropithecus* (w którym



Rys. 1. Rejon kolizji kontynentu afrykańskiego z eurazjatyckim:

a) około 20 mln lat temu, b) około 17 mln lat temu, c) w późnym miocenie, d) w pliocenie, (a, b [PILBEAM 1984]; c, d [LUMIERE 1981])

niektórzy autorzy dopatrują się pewnych cech wspólnych z gibbonami) i *Rangwapithecus*. Z miocenu pochodzą też znaleziska z Eurazji, a wśród nich rodzaj *Dryopithecus* (15–10 mln lat), do którego zalicza się obecnie formy dawniej uważane za odrębne, jak np.: *Paleosimia*, *Sugri-*

vapithecus, *Udabnopithecus*, *Hungaropithecus*, *Austriacopithecus*, *Griphopithecus*, *Rhenopithecus*, *Hispanopithecus*, *Paidopithecus*, *Sivapithecus* (przez jednych uważany za azjatycką formę driopiteka, dla innych rodzaj o pewnych cechach hominidalnych, stojący bliżej *Ramapithecus*), *Ramapithe-*

cus (prawdopodobnie pierwszy hominid), *Oreopithecus* (12–14 mln lat temu) i *Mabocopithecus*, uważany czasem za afrykańską formę oreopiteka. Z tego samego okresu pochodzą też: *Pliopithecus* (którego szczątki znajdowane są na wszystkich kontynentach Starego Świata, a ich wiek określa się na 12–20 mln lat), oraz *Epipliopithecus* z Europy i *Micropithecus* ze wschodniej Afryki (których cechy nawiązują odpowiednio do cech współczesnych rodzajów *Hylobates* i *Symphalangus*). Z miocenu znana jest również forma o nazwie rodzajowej *Prohylobates*, którą uważa się za jednego z najstarszych przedstawicieli *Cercopithecoidea*. Pod koniec miocenu, być może nawet później, pojawiają się nowe formy hominoidów, zaliczane do rodzaju *Gigantopithecus*, które – jak się przypuszcza – wymarły dopiero w plejstocenie.

Hominoidy tego okresu, jak widać, są już wyraźnie zróżnicowane i szeroko rozprzeszczerzone na kontynentach Starego Świata. Ich duży zasięg i kolejność pojawiania się w różnych regionach Eurazji i Afryki potwierdzają hipotezę, że o ile pierwsza radiacja ewolucyjna hominoidów, której znaleziska pochodzą sprzed 32–28 mln lat, obejmowała swym zasięgiem tylko Afrykę, to druga (pojawienie się miocenских hominoidów) i trzecia (pojawienie się pierwszych przypuszczalnych hominidów z rodzaju *Ramapithecus*) mogły mieć tak szeroki zasięg dzięki kolizji sprzed 16–18 mln lat [MAZAK 1980].

„Kryzys messyński” (koniec miocenu) – wiązany najczęściej z zamknięciem od zachodu Morza Śródziemnego, co spowodować miało jego wyschnięcie – zaznaczył się na terenie Afryki i Eurazji drastycznym rozszerzeniem zasięgu otwartych terenów stepowych i sawannowych oraz rozrzedzeniem lasów. Następujący po nim pliocen to okres, z którego pochodzą

szczątki istot powszechnie już zaliczane do rodziny *Hominidae*. Są to tzw. australopiteki, których występowanie określa się na 5,5 – 1,3 mln lat temu.

Czas pojawienia się pierwszych przedstawicieli *Hominidae*

Problem określenia czasu prawdopodobnego pojawienia się pierwszych istot, które można zaliczyć do linii rozwojowej hominidów (czyli czasu oddzielenia się naszej linii ewolucyjnej) dotyczy nie tylko interpretacji taksonomicznej i filogenetycznej danych paleontologicznych, ale również metod ich datowania. Do licznych metod ustalania chronologii względnej i bezwzględnej, w których wykorzystuje się dane paleontologiczne, stosunkowo niedawno doszły metody biochemiczne, tzw. molecular clocks dates, czyli zegary molekularne.

Wprowadzenie tych nowych metod ustalania wieku oraz pokrewieństwa poszczególnych linii rozwojowych naczelnych spowodowało wiele zamieszania. Pojawiły się doniesienia biologów molekularnych, którzy na podstawie swych obliczeń utrzymywali, że cała radiacja adaptatywna hominoidów rozegrała się w ciągu ostatnich 10 mln lat (przy dotychczasowych założeniach, że potrzebnych było na to około 35 mln lat), a linia hominidów oddzieliła się zaledwie 4 mln lat temu (przy dotychczasowych ustaleniach 15–16 mln lat). Wśród antropologów pojawili się zwolennicy jednej i drugiej koncepcji. Wydaje się, że ostatnio przynajmniej niektórzy zwolennicy zarówno wczesnego, jak i późnego pojawienia się pierwszych hominidów są skłonni nieco ustąpić.

Jeszcze w latach sześćdziesiątych i na początku siedemdziesiątych naszego stulecia wielu antropologów moment separacji linii rozwojowej hominidów widziało w okresie od kredy do oligocenu. W latach siedemdziesiątych i na początku osiemdziesiątych nikt prawie już tak nie twierdził. Obecnie większość antropologów jest zdania, że pojawienie się hominidów miało miejsce znacznie później, chociaż ciągle daleko jest do jednomyślności w tej kwestii. Według M.H. WOLPOFFA [1980], maksymalny zakres dla pojawienia się pierwszych przedstawicieli naszej linii rozwojowej zamyka się w okresie od 4 do 18 mln lat temu. Jak twierdzi Wolpoff, większość dostępnych danych sugeruje, że miały się one pojawić nie wcześniej niż 16 mln lat i nie później niż 6 mln lat temu. Jest to okres dość długi i właściwie większość (jeśli nie wszystkie) ze współczesnych poglądów umiejscawiają separację pierwszych hominidów w tym czasie.

M.H. WOLPOFF [1980] podobnie jak wielu innych sugeruje, że tylko jedna grupa prymatów z tego okresu, to jest „*ramapithecine*” (Wolpoff nie definiuje tej grupy w taksonomicznym znaczeniu), wykazuje wystarczające podobieństwo do późniejszych hominidów, aby można było wśród jej przedstawicieli doszukiwać się przodków rodziny człowiekowatych. Zdaniem Wolpoffa, istnieją co najmniej dwa dowody wskazujące na to, że przodkiem tym była mała forma afrykańska. Pierwszym jest bliska (jeśli nie filogenetyczna) relacja między jednym z gatunków azjatyckich a współczesnymi orangutanami. Drugi jest dowodem pośrednim. Otóż faktem jest, że najwcześniejsze, w pełni rozpoznawalne hominidy (australopiteki) i najwcześniejsze narzędzia kamienne znajdowane są właśnie w Afryce. Wyłącznie afrykańskim ramapitekiem jest

forma *Ramapithecus wickeri* z Fort Ter-nan, datowana na około 13,9–15 mln lat. Przytoczone poglądy sugerują więc, że Wolpoff skłania się do koncepcji dość wczesnych początków radiacji adaptatywnej hominidów.

E.L. SIMONS [1981], podobnie zresztą jak Wolpoff, poszukuje pierwszych hominidów wśród form zaliczanych do radiacji adaptatywnej ramapiteków i proponuje okres 12–15 mln lat jako możliwy dla pojawienia się pierwszych przedstawicieli naszej linii rozwojowej. Jak się wydaje, kryteria wyznaczenia tego okresu są jednak inne. Simons zwraca uwagę na fakt, że według dostępnych danych paleontologicznych, rodzaj ssaków w znaczeniu taksonomicznym przeżywa około 6–8 mln lat. Odkryte ślady stóp w Laetoli w Tanzanii (prawdopodobnie australopiteka), które mają blisko 4 mln lat, a także fragmenty dolnych kończyn z tego samego okresu z formacji Hadar w Etiopii, wskazują na pełną dwunożność, przynajmniej u niektórych hominidów tego okresu [JOHANSON i WHITE 1979]. Wydaje się więc, że 4 mln lat nie stanowiły granicy czasowej ich egzystencji i mogły one pojawić się kilka mln lat wcześniej, zwłaszcza, że znaleziony w Lothagam pojedynczy fragment żuchwy z pierwszym trzonowcem, zaliczany do tego rodzaju, datowany jest na około 5,5–6 mln lat. To przypuszczenie może potwierdzać fakt, że z okresu wcześniejszego niż 4 mln lat (tzw. przerwa plioceńska w materiale paleontologicznym, której przyczyny trudno ustalić) brak jest nie tylko szczątków hominidów czy hominoidów, ale również pozostałości wielu innych grup ssaków.

Szczałki istot zaliczanych do ramapiteków (możliwych przodków australopiteków) znajdowane są już na wszystkich kontynentach Starego Świata. Podczas gdy jedno z nich, jak te z Pasalar w Turcji

(13–15 mln lat) czy z Fort Ternan w Afryce (13,9 mln lat), pochodzą ze środkowego miocenu, to inne, jak z Pyrgos w Grecji, Lufeng w Chinach czy Gandekas w Pakistanie, mają około 8 mln lat. Z kolei znaleziska z regionu Haritalyangar w Indiach datowane są na 9 do 12 mln lat, a z Płaskowyżu Potwar w Pakistanie na 7 mln lat, przy czym mogą być nawet młodsze [SIMONS 1981].

Jak uważa Simons, tak długi przedział czasowy występowania tych form ma swoje teoretyczne konsekwencje. Najwcześniejsze i najpóźniejsze znaleziska są tak odległe od siebie w czasie, że mogły one wykraczać poza ramy czasowe wyznaczone dla egzystencji pojedynczego rodzaju, wobec czego kilka gatunków, przypisywanych obecnie do jednego lub dwu rodzajów, może się okazać gatunkami należącymi do innych rodzajów. W każdym razie, jak z powyższych danych wynika, można przyjąć, że egzystencja zarówno australopiteków, jak i ramapiteków (czyli rodzajów poprzedzających rodzaj *Homo*) zamyka się dla każdego z nich w przedziale czasowym wyznaczonym dla istnienia pojedynczego rodzaju. Powyższe rozumowanie prowadzi do wniosku, że dla pojawienia się pierwszych przedstawicieli naszej linii rozwojowej, przy założeniu, że przodkami australopiteków były ramapiteki (Simons nie podaje, która to miała być forma), najbardziej prawdopodobnym okresem jest przedział czasowy 12–15 mln lat temu. Okres ten mniej więcej zgadza się z poglądem Wolpoffa, że formą wyjściową dla hominidów była mała forma afrykańska *Ramapithecus wickeri*, chociaż, z drugiej strony, znane są też inne formy „*ramapithecine*” z tego okresu.

Drugą ważną implikacją wyznaczania tak długiego okresu występowania „*ramapithecine*” jest fakt, że najpóźniejsze ramapiteki (z okresu 8–7 mln lat temu)

wchodzą już w ramy czasowe wyznaczone przez zwolenników późnej separacji linii ewolucyjnej *Hominidae*, do których Simons się jednak nie zalicza.

Zwolennikiem tezy, że linie człowieka i afrykańskich małp człekokształtnych rozeszły się około 8–7 mln lat temu, jest D. PILBEAM [1984]. Podobnie jak niektórzy paleoantropolodzy, kładzie on szczególny nacisk nie na dane dostarczone przez anatomię porównawczą, ale na informacje z biologii molekularnej.

Według D. PILBEAMA [1984], radiacja wszystkich wielkich małp człekokształtnych z pnia przodków miała miejsce w środkowym miocenie, a hominidy oddzieliły się od linii łączącej je z afrykańskimi małpami człekokształtnymi w późnym miocenie, czyli – jak już wspomniano – około 8–7 mln lat temu. Autor ten uważa ponadto, w czym jest zgodny z wcześniejszymi ustaleniami paleontologów i danymi z anatomii porównawczej, że najpierw nastąpiło oddzielenie się goryla a następnie szympansa. Zwolennicy tej koncepcji głoszą, że nie istnieje wyraźna sprzeczność między danymi paleontologicznymi a danymi biologii molekularnej. Krytycy metod biochemicznych, do których zalicza się Simons, twierdzą, że paleontologia nie musi być jedynym źródłem prawdziwych rozstrzygnięć dotyczących relacji filogenetycznych, jednak istnieje cały szereg dowodów na to, że daty wyznaczone przez biochemików, dotyczące całego drzewa rodowego naczelných, w wielu miejscach nie są zgodne z danymi ustalonymi na podstawie interpretacji znalezisk, które są w końcu jedynym bezpośrednim źródłem informacji na ten temat. Według Pilbeama i zwolenników późnej separacji hominidów, zbyt dużą uwagę przywiązuje się do skamieniałości jako źródła informacji o przebiegu ewolucji. Fragmentaryczność

Tabela 1. Porównanie czasu separacji form naczelných ustalanego metodą tradycyjną i molecular clock [E.L. SIMONS 1981]

Dywergencja przodków	Znaleziska lub geologiczne dowody i datowanie (mln lat)	Datowanie według molecular clock (mln lat)
<i>Papio-Theropithecus</i>	Wiek najstarszego <i>Theropithecus</i> (<i>Simopithecus</i>) 4	Brak różnic immunochemicznych 0
<i>Galaginae-Lorisinae</i>	<i>Progalago</i> (<i>Galaginae</i>) i <i>Mioeuoticus</i> (<i>Lorisinae</i>) 20	10
orangowate-gibonowate	<i>Epipliopithecus</i> i <i>Micropithecus</i> wyraźnie podobne jeśli chodzi o morfologię twarzy do gibonów 16	10
człękoksztaltne-zwierzokształtne	<i>Parapiithecus</i> i <i>Propiopiithecus</i> należące do dwóch odrębnych rodzin sprzed około 29 mln lat (dla wyodrębnienia się rodziny potrzeba 5–10 mln lat) 34–39	22
wąskonosy-szerokonosy	Podział na Nowy i Stary Świat w wyniku powstania Oceanu Atlantyckiego oraz zbyt długi dystans dla pokonania przez przodków małp szerokonosych jego części południowej 50+	36
<i>Ramapithecus-Sivapithecus</i> powstałe z driopiteków mogą być według niektórych opinii odpowiednio przodkami <i>Homo</i> i <i>Pongo</i>	Najwcześniej datowane znaleziska <i>Ramapithecus</i> i <i>Sivapithecus</i> 15	4–8

znalezisk, a także ich skład (przeważnie fragmenty szczęk i zębów), nie dostarcza, według zwolenników tej koncepcji, wystarczających danych istotnych dla taksonomii. Inną przyczyną błędnych interpretacji może być duża różnorodność hominoidów środkowego i późnego miocenu.

Wydaje się, że słabym punktem zastosowania molekularnych metod oznaczania czasu jest fakt, iż przy założeniu, że ewolucja molekularna postępuje w stałym tempie, można uzyskać czas zaledwie pół miliona lat dla rozejścia się rodzajów *Homo* i *Pan* (za: Goodman 1981 [SIMONS 1981]), co pozostaje w jaskrawej sprzeczności z innymi danymi. Dane te oraz ustalenia Simonsa (tabela 1) dają podstawę do przypuszczeń, że wyższe naczelne, a może nawet większość naczelných, wykazywało zwolnione tempo ewolucji molekularnej.

Do zwolenników wczesnej separacji linii rozwojowej hominidów należy również V. MAZAK [1980]. Mazak przyjmuje

w swym uzasadnieniu za najbardziej istotny fakt, że pierwsze wyraźne cechy hominidalne pojawiają się w znaleziskach pochodzących sprzed 14 mln lat. Do początków różnicowania hominoidów w kierunku hominidów musiało więc dojść wcześniej, 18–15 mln lat temu. R.H. TUTTLE [1981], autor gibonopodobnego modelu przodka człowieka, sugeruje, że fakt ten mógł mieć miejsce albo w miocenie 22,5 – 5 mln lat temu, albo w pliocenie 5–2 mln lat temu.

Do zwolenników późnej separacji hominidów należą z kolei A. L. ZIHLMAN i wsp. [1978], którzy przedstawili hipotezę o szympanspodobnym przodku człowieka. Według tej koncepcji, przynajmniej jedna z form ramapiteka miała dać początek (około 6–4 mln lat temu) formie podobnej do współczesnego gatunku szympansa *Pan paniscus*. Istota ta stała się formą wyjściową dla wszystkich współczesnych afrykańskich małp człekokształtných (*Pan paniscus*, *Pan Troglodytes*, *Gorilla gorilla*) oraz hominidów.

Wydaje się, że już ten krótki zestaw poglądów, dotyczących kwestii ustalenia początków radiacji adaptatywnej hominidów, obrazuje trudności z ostatecznym rozstrzygnięciem tego problemu. Wraz z pojawianiem się nowych danych powstawały i powstają wciąż nowe koncepcje. Złożoność problemu potęguje fakt, że nowe poglądy proponują często uparci do niedawna zwolennicy innych rozwiązań.

Interpretacja znalezisk

Znaleziska, wśród których poszukuje się pierwszych przedstawicieli człowiekowatych, pochodzą z różnych stanowisk rozsianych prawie na całym obszarze Starego Świata, od regionów tropikalnych do obszarów o klimacie umiarkowanym.

Większość autorów jest zdania, że poszukiwania należy prowadzić wśród grupy form zaliczanych do radiacji adaptatywnej ramapiteków. Problem jednak polega na tym, że paleontolodzy nie są zgodni, które ze znalezisk należy do tej grupy zaliczyć.

Warto tu też wspomnieć, że istniały koncepcje, według których przodków linii człowiekowatych doszukiwano się (w sensie filogenetycznym lub poprzez analogię) wśród miocenских znalezisk określanych jako oreopiteki, zaliczanych czasem do odrębnej rodziny hominoidów *Oreopithecidae* [MAZAK 1980], do której oprócz rodzaju *Oreopithecus* [KURPIŃSKI, RAJCHEL 1973, STĘŚLIKA 1974] włącza się afrykańskie znaleziska z wyspy Maboko na Jeziorze Wiktorii w Kenii (*Mabocopithecus*). Do zwolenników tych koncepcji należą autorzy hipotezy wodnej małpy [HARDY 1960, MORGAN 1982, 1984], w której mówi się o wystąpieniu wodnej fazy w toku antropogenezy.

Prawie wszyscy zgadzają się z tezą, że w miocenie miały miejsce co najmniej dwie wielkie radiacje adaptatywne hominidów. Grupę form zaliczanych do pierwszej, której początki ustala się na wczesny miocen, tj. na około 25 mln lat temu, określa się terminem driopiteków (nazwa pochodzi od jednego z zaliczanych tu rodzajów – *Dryopithecus*). Czasem grupie tej nadaje się rangę rodziny *Dryopithecidae* [PILBEAM 1977], częściej jednak podrodziny *Dryopithecinae* w ramach rodziny *Pongidae*, do której zalicza się jeszcze co najmniej podrodzinę *Ponginae* ze współczesnymi przedstawicielami małp człekokształtnych.

Do miocenских przedstawicieli driopiteków powszechnie włącza się takie rodzaje afrykańskie, jak: *Proconsul*, *Limnopithecus*, *Rangwapithecus* oraz eurazjatycki rodzaj *Dryopithecus* (do którego włączane są czasami jeszcze znaleziska z Gruzji – *Udabnopithecus*); Simons (za: WOLPOFF [1980]) zalicza do nich także formy oligoceńskie z Fayum: *Oligopithecus*, *Aeolopithecus*, *Propliopithecus* i *Aegyptopithecus*, które z kolei Mazak wydziela w odrębną rodzinę *Pliopithecidae*.

O prokonsulu (rys. 2) pisze się najczęściej jako o rodzaju, którego cechy pozwalają uważać go za przodka obu współczesnych rodzin – *Pongidae* i *Hominidae* (za: STRZAŁKO [1985]). Czasem jednak sugeruje się, że należy on raczej do linii rozwojowej pongidów. V. MAZAK [1980] twierdzi nawet, że prokonsula nie można w żadnym razie stawiać na początku linii rozwojowej (jako formy wyjściowej), wiodącej z jednej strony do współczesnych małp człekokształtnych, z drugiej zaś do współczesnego człowieka. Taka grupa form (według tego poglądu) musiała istnieć znacznie wcześniej i chodzi tu prawdopodobnie o oligoceńskiego egiptopiteka (*Aegyptopithecus*) (rys. 3).



Rys. 2. *Proconsul* – rekonstrukcja Alana Walkera i Martina Pickforda. Kropkami zaznaczone są części znalezione przez Toma Whitwortha w 1951 r., na czarno części odnalezione w zbiorach muzealnych przez A. Walknera i M. Pickforda. Pozostałe części zaznaczone tylko konturami nie zostały do tej pory odnalezione [PILBEAM 1984]



Rys. 3. Rekonstrukcja czaszki oligoceńskiej małpy wąskonosej *Aegyptopithecus* – Fayum, Egipt (za: STRZAŁKO [1985])

Prokonsula natomiast należy umieścić w linii ewolucyjnej pongidów. Na koniec należy jednak dodać, że istniały i takie poglądy, w których umieszcza się prokonsula na początku linii rozwojowej człowieka (za: MAZAK [1980]).

Jeśli chodzi o grupę form zaliczanych do radiacji adaptatywnej ramapiteków, wśród której – jak już wspomniano – najczęściej poszukuje się przodków hominidów, to sytuacja jest jeszcze bardziej skomplikowana. Początki tej radiacji ustala się z grubsza na środkowy miocen, 18–15 mln lat temu. Także w przypadku tej grupy istot, podobnie jak w poprzednio omawianej, istnieją różne poglądy na określenie jej poziomu taksonomicznego. D. PILBEAM [1977] wydzielił ją w odrębną rodzinę *Ramapithecidae*, charakteryzującą się, w przeciwieństwie do *Dryopithecidae*, stosunkowo dużym uzębieniem

pokrytym grubym szkliwem. W skład tej rodziny miałyby wchodzić dwie podrodziny: *Ramapithecinae* (z rodzajami: *Ramapithecus*, *Rudapithecus* i *Gigantopithecus*), obejmująca formy z małymi kłami, o mniejszym dymorfizmie płciowym, oraz *Sivapithecinae* (w skład której autor zalicza rodzaj *Sivapithecus*, *Bodvapithecus*, *Ankaropithecus* i *Ouranopithecus*), skupiająca formy raczej małpopodobne, z dużymi kłami, o większym dymorfizmie płciowym.

Dla określenia radiacji adaptatywnej istot, wśród których należy poszukiwać przodków hominidów (czy też pierwszych hominidów), Wolpoff używa (o czym już wspomniano) terminu „*ramapithecine*”. Autor proponuje, aby terminu tego nie używać w ścisłym taksonomicznym znaczeniu, a jedynie dla podkreślenia podobieństw w tej grupie i faktu, że stanowi ona ekwiwalentną jednostkę taksonomiczną w stosunku do radiacji adaptatywnej „*dryopithecine*”. Sugeruje on przy tym, że jest to grupa licznych, powiązanych ze sobą form, wśród których znajduje się rodzaj *Ramapithecus*, jak również takie

Tabela 2. Nazewnictwo i podział miocenских ramapiteków według wielkości ciała [M.H. WOLPOFF 1980]

FORMY	AFRYKA	BLISKI WSCHÓD	POŁUDNIOWA I ŚRODKOWA EUROPA	AZJA (Indie, Pakistan, Chiny)
Małe	<i>Kenyapithecus wickeri</i> (Fort Ternan)	<i>Sivapithecus alpani</i> (Candir)	<i>Rudapithecus hungari-</i> <i>cus</i> (Rudabanya)	<i>Ramapithecus punja-</i> <i>bicus</i>
Średnie	<i>Sivapithecus africanus</i> (?)	<i>Ramapithecus wickeri</i> (Pasalar)	<i>Bodvapithecus alpal-</i> <i>anus</i> (Rudabanya)	<i>Sivapithecus sivalensis</i> <i>Ramapithecus</i> <i>lufengensis</i>
Duże		<i>Sivapithecus darwini</i> (Pasalar)	<i>Ouranopithecus mace-</i> <i>doniensis</i> (Ravin de la Pluie)	<i>Sivapithecus indicus</i>
		<i>Ankarapithecus meteai</i>	<i>Gracopithecus frey-</i> <i>bergi</i> (Pyrgos)	<i>Sivapithecus yun-</i> <i>nanensis</i>
Bardzo duże			<i>Ouranopithecus mace-</i> <i>doniensis</i> (Ravin de la Pluie)	<i>Gigantopithecus</i> <i>bilaspurensis</i> (?)

rodzaje, jak *Kenyapithecus*, *Sivapithecus*, *Ankaropithecus*, *Rudapithecus*, *Bodvapithecus*, *Ouranopithecus*, *Gracopithecus* czy *Gigantopithecus* (tabela 2).

Należałoby w tym miejscu wyjaśnić, że użyta tu terminologia jest uproszczona. Wiele znalezisk zaliczanych do wymienionych rodzajów posiadało odrębne, zdaniem Wolpoffa, błędnie nadane nazwy. Niektóre były zaliczane do innych z wymienionych rodzajów, innym zmieniano wielokrotnie przynależność taksonomiczną.

Wydaje się, że zaprezentowane nazewnictwo tych form można sprowadzić do trzech rodzajów: *Ramapithecus*, *Sivapithecus* i *Gigantopithecus*. Co prawda autorzy licznych artykułów na temat antropogenezy często posługują się tą szeroką gamą nazw rodzajowych, nie zawsze jednak w znaczeniu taksonomicznym, lecz raczej jako pewnego rodzaju identyfikatorami poszczególnych znalezisk, pochodzących przeważnie z różnych stanowisk.

Propozycji uproszczeń nazewnictwa przedstawiciele „*ramapithecine*” jest wiele. I tak, na przykład, odnośnie form zalicza-

nych do rodzaju *Ramapithecus*, powszechnie sądzi się, że nazwę rodzajową *Kenyapithecus* (LEAKEY 1962) należy zastąpić terminem *Ramapithecus*, rzadziej dotyczy to rodzaju *Rudapithecus*. Natomiast, pomimo że wielu autorów włącza znalezisko greckie *Gracopithecus* (KÖNIGSWALD 1972) do *Ramapithecus*, to jednak w piśmiennictwie rzadziej używa się tych nazw jako synonimów. Z drugiej jednak strony trzeba przyznać, że poszczególne znaleziska różnią się w pewnym stopniu między sobą, zarówno morfologią, jak i czasem występowania, co powoduje, że nie wszyscy zgadzają się na takie uproszczenia.

Jeśli jednak nawet posłużymy się tą najprostszą terminologią, tj. sprowadzimy wszystkie nazwy rodzajowe do trzech, to musimy stwierdzić, że w każdym z tych rodzajów można doszukać się cech właściwych hominidom. Na przykład wszystkie trzy posiadają grube szkliwo na zębach trzonowych. Warto tu dodać za SIMONSEM [1981], że podobieństwa te, prawdopodobnie wynikające z pokrewieństwa, mogą być także efektem odpowiedzi na te

same zmiany środowiskowe. Ta druga możliwość, według autora tej sugestii, jest jednak mniej prawdopodobna.

Z drugiej strony, obok tych cech właściwych hominidom pojawiają się też inne. Na przykład, szczątki zaliczane do rodzaju *Sivapithecus yunnanensis* (Chiny) [SIMONS 1977, 1981, XU, LU 1979, WOLPOFF 1980, LU, XU 1981, WU i wsp. 1982, 1983, 1984, 1985, 1986, ZHANG 1987] oprócz cech hominidalnych posiadają jednocześnie tak duże podobieństwo do współczesnych przedstawicieli azjatyckich pongidów, że wielu badaczy umieszcza je w linii rozwojowej orangutana. Być może niektóre z siwapiteków należy wyłączyć z kręgu form zaliczanych do „*ramapithecine*”. Zdania są podzielone: od skrajnych opinii, według których wszystkie gatunki zaliczane do rodzaju *Sivapithecus* umieszcza się w grupie form „*dryopithecine*”, poprzez mniej radykalne, włączające do driopiteków tylko formy chińskie, do takich koncepcji (już wspomnianych), w których rodzaj *Sivapithecus* zaliczany jest do radiacji adaptatywnej „*ramapithecine*”. Istnieją wreszcie i takie koncepcje, według których przodków współczesnych małp człekokształtnych i ludzi poszukuje się w tej ostatniej grupie form.

Jak już wspomniano, w obrębie „*ramapithecine*” umieszcza się też rodzaj *Gigantopithecus* [TUNG 1962, CHANG i wsp. 1975, GAO 1975, KURPIŃSKI, RAJCHEL 1976, ANDREWS, TOBIEN 1977, PILBEAM i wsp. 1977, SIMONS 1977, 1981, GU 1980, MAZAK 1980, WOLPOFF 1980, WANG i wsp. 1981, WANG 1983, ZHANG 1983]. Od 1935 r., kiedy rodzaj ten po raz pierwszy został opisany przez Koenigswalda na podstawie zęba trzonowego, należącego – według autora – do olbrzymiej małpy, powstało wiele koncepcji dotyczących pozycji systematycznej i związków rodzaju *Gigantopithecus* z drzewem

rodowym *Hominoidea*. W 1956 r. Pei – Weng – Chung umieścił gigantopiteka w podrodzynie *Dryopithecinae* (za: MAZAK [1980]). Z kolei Tchung Ti-cheng [1962] i Simons (1972) (za: KURPIŃSKI, RAJCHEL [1976]) proponują zaliczyć go do podrodziny *Gigantopithecinae* w obrębie rodziny *Pongidae* (do której według Simonsa, należałyby też podrodziny *Dryopithecinae* i *Ponginae*). Natomiast PILBEAM [1977] umieszcza rodzaj *Gigantopithecus* w *Ramapithecidae* a WOLPOFF [1980] zalicza go do „*ramapithecine*”.

Znane są również sugestie licznych autorów (F. Weidenreich, J.K. Woo, F.B. Livingstone, R. Eckhardt, J.T. Robinson i D.W. Frayer), łączące pochodzenie hominidów z przynajmniej niektórymi gigantopitekami (za: WOLPOFF [1980]).

Inną interpretację wczesnych gigantopiteków proponuje Simons. Według tej interpretacji (opiera się ona raczej na wieku znalezisk niż na ich morfologii) formy te są boczną linią pongidów, która dzięki podobnej diecie nabyła cech właściwych hominidom. Simons (1972) proponuje nawet ciąg ewolucyjny dla wyjaśnienia tych relacji filogenetycznych: *Dryopithecus indicus* → *Gigantopithecus bilaspurensis* → *Gigantopithecus blacki* (za: KURPIŃSKI, RAJCHEL [1976]).

O powiązaniach filogenetycznych tego rodzaju z driopitekami pisze też V. MAZAK [1980]. Porównując rozmiary zachowanych fragmentów kośćca, od miocenkich form *Dryopithecus indicus* i *Dryopithecus (Indopithecus) giganteus* (często uważany za przodka gigantopiteków) poprzez młodsze, jak *Gigantopithecus bilaspurensis*, do plejstocenckiego rodzaju *Gigantopithecus blacki* (ciąg ten jest rozbudowaniem koncepcji Simonsa) stwierdza, że jest to typowy przykład zwiększania rozmiarów ciała w linii ewolucyjnej. Na podobną tendencję

wskazywali uczeni chińscy [CHANG i wsp. 1975]. Porównanie dolnych trzonowców tego rodzaju z jaskini Bama w okręgu Kwangsi, z Bilaspur, Liucheng, Hupei i Wuming doprowadziło ich do wniosku, że wraz z upływem czasu formy te ulegały zwiększaniu. Do podobnych wniosków doszedł też Y.ZHANG [1983], porównując zęby policzkowe zaliczane do wcześniejszych i późniejszych przedstawicieli gatunku *Gigantopithecus blacki*. Sugeruje on, że obserwowane różnice podobne są do tych, jakie występują między gracjnymi i silnie zbudowanymi australopitekami.

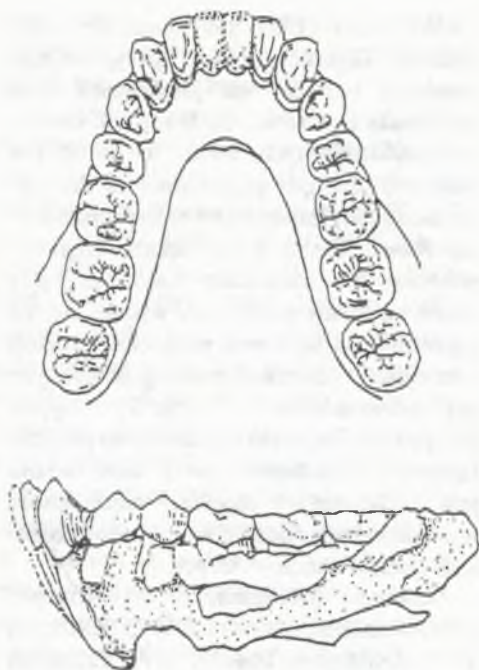
Zdaniem Simpsona (1964), dopóki znano szczątki gigantopiteka tylko z izolowanych zębów, był on zaliczany do hominidów. Późniejsze odkrycia żuchw i zębów wskazują jednak, że istoty te cechują się krańcową specjalizacją i nie wykazują związków z dzisiejszymi formami (za: KURPIŃSKI, RAJCHEL [1976]). Simpson twierdzi, że możliwe jest jakieś szczególne pokrewieństwo gigantopiteków z rodzajem *Pongo* i zalicza rodzaj *Gigantopithecus* do rodziny *Pongidae*.

Chociaż wyniki przedstawione przez L. WANG [1981], uzyskane na podstawie porównań cech gigantopiteka z gorylem i współczesnym człowiekiem, sugerują, że żuchwy tego pierwszego podobne są raczej do pongida niż do hominida, to jednak podobieństwo do człowieka można obserwować w przypadku zębów. Autor tego opracowania, w przeciwieństwie do Simpsona i Leakeya, jest zwolennikiem poglądu, że podobieństwo między gigantopitekami i współczesnymi hominidami może być interpretowane bardziej jako pokrewieństwo niż konwergencja, wskutek czego *Gigantopithecus* jawi się jako forma przejściowa, prowadząca od małp do ludzi, posiadająca pewne cechy pozostałe po niezbyt długim okresie nadrzewnego trybu życia, ale żyjąca na ziemi.

WOLPOFF [1981] przyznaje, że cechy rodzaju *Gigantopithecus*, przypominają hominidy bardziej niż jakikolwiek inny mioceniński hominoid. Jeśli jednak chodzi o klasyfikację tych form, to autor ten twierdzi, że błędy popełniano tu do czasu, kiedy były znane tylko najmniejsze formy *Ramapithecus* i największe *Gigantopithecus*. Od momentu natomiast, gdy znane są formy pośrednie, wydaje się, że gigantopiteki stanowią największy rodzaj w obrębie pojedynczej radiacji adaptatywnej „*ramapithecine*” (tabela 2). Najbardziej przekonującym argumentem przeciw łączeniu gigantopiteków z hominidami jest, zdaniem Wolpoffa, nieobecność szczątków tego rodzaju na późnomiocenich stanowiskach w Afryce.

Rodzaj *Ramapithecus* [ANDREWS 1971, WALKER, ANDREWS 1973, KRETZOI 1975, ANDREWS, TOBIEN 1977, PILBEAM 1977, 1984, PILBEAM i wsp. 1977, SIMONS 1977, 1981, XU, LU 1979, MAZAK 1980, WOLPOFF 1980, LU, XU 1981, WU (WOO JU-KANG) i wsp. 1982, 1983, 1984, 1985, 1986, ZHANG 1987] (rys. 4) najczęściej zalicza się do grupy form, wśród których poszukuje się przodków hominidów.

Zdaniem Mazaka rodzaj ten nie jest jednolity, ale rozpada się na co najmniej trzy gatunki. Datowany na około 14 mln lat, *Ramapithecus wickeri* (*Kenyapithecus wickeri* Leakey, 1962) z Afryki ma być poniekąd prymitywniejszy niż *Ramapithecus punjabis* Pilgrim, 1910 z Siwalik Hills (10–12 mln lat) i *Ramapithecus hungaricus* (*Rudapithecus hungaricus* M. Kretzoi, 1967) z Węgier (10–12 mln lat). Do takiego wniosku skłania fakt, że podniebienie wschodnioafrykańskiego gatunku jest stosunkowo dłuższe i mniej wysklepione, a łuk zębowy wygląda na mniej rozarty niż u azjatyckich i europejskich przedstawicieli tego rodzaju, posiadających podniebienie szersze i lek-



Rys. 4. Żuchwa *Ramapithecus lufengensis* [Xu i wsp. 1979]

ko wysklepione, a łuk zębowy bardziej rozwarty.

Na podstawie takich cech hominidalnych, jak: mały kiel, mniejsze zęby przednie przy dość dużych zębach pozakłowych, grube szkliwo zębowe, stosunkowo niskie korony trzonowców, masywny trzon żuchwy, pogrubiony szczególnie w okolicy trzonowców, silnie zbudowana gałąź żuchwy, łuk zębowy przypominający zaokrągloną u dołu literę V, wysklepione podniebienie, stosunkowo mały prognatyzm, V. MAZAK [1980] proponuje umieszczenie tego rodzaju w rodzinie *Hominidae*. W skład tej rodziny, zgodnie z powyższą koncepcją, wchodziłyby dwie podrodziny: *Ramapithecinae*, obejmująca rodzaj *Ramapithecus*, oraz *Homininae*, w skład której weszłyby bardziej zaawan-

sowane formy hominidów. Częściej jednak stosuje się odmienną od proponowanej przez Mazaka systematykę człowiekowatych; w obrębie *Hominidae* wydziela się podrodziny *Australopithecinae* i *Homininae* (za: KASZYCKA [1984, 1985, 1986]). Być może wyjściem byłoby utworzenie trzech podrodzin w obrębie hominidów.

Istnieją propozycje, by zróżnicowanie znalezisk z poszczególnych stanowisk, zaliczanych obecnie do rodzaju *Ramapithecus* lub *Sivapithecus*, wyjaśniać dymorfizmem płciowym. Jak wskazują na to dane paleontologiczne, prawie na każdym stanowisku obok bardziej gracjalnych istot występują także silnie zbudowane formy. I tak na Węgrzech, obok gracjalnych znalezisk, zaliczanych do *Rudapithecus*, znajdowane były silniej zbudowane formy, określane jako *Bodapithecus*. W Turcji, w Pasalar, obok *Ramapithecus* znajdowano szczątki zaliczane do *Sivapithecus*. Podobna sytuacja miała miejsce na pograniczu Indii i Pakistanu, w Chinach (o czym już wspomniano) oraz prawdopodobnie w Afryce.

Jeśli uznać „*ramapithecine*” za pojedynczą radiację adaptatywną miocenówskich hominoidów, z której wyłoniły się hominidy, to problem odszukania tego wczesnego przedstawiciela naszej linii rozwojowej jest niezwykle trudny. Chociaż, jak podaje Wolpoff, formy te wykazują pewne cechy różniące je między sobą, to jednocześnie posiadają cechy wspólne, różniące je od innych form im współczesnych. Poszczególne znaleziska charakteryzują się różnym udziałem procentowym wyszczególnionych cech. Wydaje się, że największą ilość cech hominidalnych mają formy zaliczane do rodzaju *Ramapithecus*. Jednak, jak wiadomo, podobieństwo morfologiczne nie musi koniecznie oznaczać pokrewieństwa, może być jedynie wyni-

kiem konwergencji. Wspólne cechy mechanizmów zębowych istot zaliczanych do „*ramapithecine*” mogą sugerować, że jakkolwiek różniły się one wielkością ciała, to charakteryzowały się tym samym kierunkiem zmian przystosowawczych. Raczej powszechnie uważa się, że mechanizmy zębowe „*ramapithecine*” rozwinęły się w wyniku adaptacji do życia na sawannie, gdzie głównym pożywieniem miały być nasiona i inne twarde części roślin. Okazuje się jednak, że podobny zestaw cech (tj. małe siekacze, kłowo-przedtrzonowy mechanizm służący u większości form do rozdrabniania pokarmu i przystosowanie do użycia wielkiej siły podczas żucia) pojawia się także u pand wielkich, które odżywiają się bambusem oraz niektórych jedzących liście małp Nowego Świata [WOLPOFF 1980]. Podobieństwa morfologiczne nie tylko więc nie są pewnym dowodem na pokrewieństwo, ale także nie muszą świadczyć o podobnej adaptacji form.

Poważnym problemem, komplikującym badania paleoantropologiczne, jest tzw. przerwa mioceno-pliocenowa. Brak znalezisk z tego okresu uniemożliwia prześledzenie, czy może lepiej – pełną rekonstrukcję możliwych powiązań filogenetycznych form miocenowych z pliocenowymi. Trudny do wyjaśnienia jest też fakt braku szczątków z jeszcze szerszego przedziału czasowego, które można by włączyć do linii rozwojowej pongidów, zwłaszcza afrykańskich. Koncepcje, według których przodków współczesnych człekokształtnych małp afrykańskich poszukuje się wśród przedstawicieli radiacji adaptacyjnej „*ramapithecine*” (wszystkie formy tej radiacji posiadają cechy właściwe hominidom) nie wyjaśniają faktu utraty przez dzisiejsze pongidy cech charakterystycznych dla człowiekowatych.

Piśmiennictwo

- ALVAREZ L. W., W. ALVAREZ, F. ASARO, H. V. MICHEL, 1980, *Extraterrestrial cause for the Cretaceous-tertiary extinction*, Science, 208, 1095–1108.
- ANDREWS P., 1971, *Ramapithecus wickeri Mandible from Fort Ternan, Kenya*, Nature, 231, 192–194.
- ANDREWS P., A. WALKER, 1973, *Reconstruction of the Dental Arcades of Ramapithecus wickeri*, Nature, 244, 313–314.
- ANDREWS P., H. TOBIEN, 1977, *New Miocene locality in Turkey with evidence on the origin of Ramapithecus and Sivapithecus*, Nature, 268, 699–701.
- CHANG Y., L. WANG, X. DONG, W. CHEN, 1975, *Discovery of Gigantopithecus tooth from Bama District in Kwangsi*, Vertebrata Paleasiatica, 13, 153 (streszcz. ang.).
- FUNG K., Y. ZHENG, L. WANG, 1981, *An Application of Bayes Discriminant Analysis in determining the systematic position of Gigantopithecus*, Vertebrata Paleasiatica, 19, 275 (streszcz. ang.).
- GAO J., 1975, *Australopithecine teeth and associated Gigantopithecus*, Vertebrata Paleasiatica, 13, 87–88 (streszcz. ang.).
- GARTNER S., J. P. MCGURIC, 1978, *Terminal Cretaceous extinction. Scenario for a catastrophe*, Science, 206, 1272–1276.
- GU Y., 1980, *Note on the buried and distribution of the Gigantopithecus fossilis in the Gigantopithecus cave of Liucheng, Guangxi*, Vertebrata Paleasiatica, 2, 153 (streszcz. ang.).
- HARDY A. C., 1960, *Was man more aquatic in the past?*, New Scientist, 7, 642–645.
- HAYS J. D., W. C. PITMAN III, 1973, *Lithospheric plate motion, sea level changes and climatic and ecological consequences*, Nature, 246, 18–21.
- JOHANSON D. C., T. D. WHITE, 1979, *A systematic assessment of early African hominids*, Science, 203, 321–330.
- KASZYCKA K., 1984, *Zróżnicowanie plio-plejstocenowych Hominidae. I. Charakterystyka morfologiczna i ekologiczna*, Przegl. Antrop., 50, 277–297.
- KASZYCKA K., 1985, *Zróżnicowanie plio-plejstocenowych Hominidae. II. Dymorfizm płciowy*, Przegl. Antrop., 51, 65–77.
- KASZYCKA K., 1986, *Zróżnicowanie plio-plejstocenowych Hominidae. III. Konsekwencje taksonomiczne i antropologiczne*, Przegl. Antrop., 52, 129–150.
- KRETZOI M., 1975, *New ramapithecines and Pliopithecus from the Lower Pliocene of Rudabanya in northeastern Hungary*, Nature, 257, 578–581.
- KURPIŃSKI T., Z. RAJCHEL, 1973, *Próba odtworzenia czaszki Oreopithecus bambolii Gervais*, Przegl. Zoologiczny, 17, 98–103.
- KURPIŃSKI T., Z. RAJCHEL, 1976, *Próba rekonstrukcji czaszki Gigantopithecus blacki I*, Mat. i Prace Antrop., 91, 1–14.

- LU Q., Q. XU, 1981, *Preliminary research on the cranium of Sivapithecus yunnanensis*, *Vertebrata Paleasiatica*, 19, 106 (streszcz. ang.).
- LA LUMIERE L. P., 1981, *Evolution of human bipedalism: a hypothesis about where it happened*, [w:] *The Emergence of Man*, R. Soc., London, 103–107.
- MAZAK V., 1980, *Jak vznikl člověk*, Praha.
- MORGAN E., 1982, *The Aquatic Ape*, Souvenir Press, London.
- MORGAN E., 1984, *The Aquatic hypothesis*, *New Scientist*, 1405, 11–13.
- PEI W., 1962, *Quaternary mammals from the Liucheng Gigantopithecus Cave and other Caves of Kwangsi*, *Vertebrata Paleasiatica*, 6, 218 (streszcz. ang.).
- PILBEAM D., G.E. MAYER, C. BADGLEY, M.D. ROSE, M.H.L. PICKFORD, A.K. BEHRENSMEYER, S.M. IBRAHIM SHAH, 1977, *New hominoid primates from the Sivaliks of Pakistan and their bearing on hominoid evolution*, *Nature*, 270, 689–695.
- PILBEAM D., 1984, *The Descent of Hominoids and Hominids*, *Scientific American*, 250, 84–96.
- QI G., 1985, *Stratigraphic summarization of Ramapithecus fossil locality, Lufeng, Yunnan*, *Acta Anthrop. Sinica*, 4, 67 (streszcz. ang.).
- RYSZKIEWICZ M., 1987, *Mieszkańcy światów alternatywnych*, Warszawa.
- RYSZKIEWICZ M., 1989, *Jak zostać człowiekiem – przepis ewolucyjny*, Warszawa.
- SIMONS E. L., 1977, *Ramapithecus*, *Scientific American*, 236, 28–35.
- SIMONS E. L., 1981, *Man's immediate forerunners*, [w:] *The Emergence of Man*, R. Soc., London, 21–41.
- STĘŚLIĆKA-MYDLARSKA W., 1974, *Stanowisko systematyczne rodzaju Oreopithecus*, *Przegl. Zoologiczny*, 18, 121–124.
- STRZAŁKO J., 1985, *Antropogeneza*, [w:] *Antropologia*, A. Malinowski, J. Strzałko, Warszawa.
- SUN X., Y. WU, 1980, *Paleoenvironment during the time of Ramapithecus lufengensis*, *Vertebrata Paleasiatica*, 18, 255 (streszcz. ang.).
- TUNG T., 1962, *The taxonomic position of Gigantopithecus in Primates*, *Vertebrata Paleasiatica*, 6, 383 (streszcz. ang.).
- TUTTLE R.H., 1981, *Evolution of hominid bipedalism and prehensile capabilities*, [w:] *The Emergence of Man*, R. Soc., London, 89–94.
- WANG L., 1983, *Distinguishing first from second molars of Gigantopithecus by Multivariate Analysis*, *Acta Anthrop. Sinica*, 2, 39 (streszcz. ang.).
- WOLPOFF M.H., 1980, *Paleoanthropology*, New York.
- WOO J., 1962, *The mandibles and dentition of Gigantopithecus*, *Paleontologia Sinica*, 146.
- WU R., D. HAN, Q. XU, Q. GUOGIN, Q. LU, Y. PAN, W. CHEN, X. ZHANG, M. XIAO, 1982, *More Ramapithecus skulls found from Lufeng, Yunnan – report on the excavation of the Site in 1981*, *Acta Anthrop. Sinica*, 1, 106–108 (streszcz. ang.).
- WU R. (WOO JU-KANG), Q. XU, Q. LU, 1983, *Morphological features of Ramapithecus and Sivapithecus and their phylogenetic relationships – Morphology and comparison of the crania*, *Acta Anthrop. Sinica*, 2, 9 (streszcz. ang.).
- WU R. (WOO JU-KANG), Q. LU, Q. XU, 1984, *Morphological features of Ramapithecus and Sivapithecus and their phylogenetic relationships – Morphology and comparison of the mandibles*, *Acta Anthrop. Sinica*, 3, 9 (streszcz. ang.).
- WU R. (WOO JU-KANG), Q. XU, Q. LU, 1985, *Morphological features of Ramapithecus and Sivapithecus and their phylogenetic relationships – Morphology and comparison of the teeth*, *Acta Anthrop. Sinica*, 4, 204 (streszcz. ang.).
- WU R. (WOO JU-KANG), Q. XU, Q. LU, 1986, *Relationships between Lufeng Sivapithecus and Ramapithecus and their phylogenetic position*, *Acta Anthrop. Sinica*, 5, 26–30 (streszcz. ang.).
- XU Q., Q. LU, 1979, *The mandibles of Ramapithecus and Sivapithecus from Lufeng, Yunnan*, *Vertebrata Paleasiatica*, 27, 1–13 (streszcz. ang.).
- ZHANG X., 1987, *New materials of Ramapithecus from Keiyunan, Yunnan*, *Acta Anthrop. Sinica*, 6, 232 (streszcz. ang.).
- ZHANG Y., 1983, *Variability in tooth size of Gigantopithecus blacki and the dietary hypothesis for Australopithecines*, *Acta Anthrop. Sinica*, 2, 217 (streszcz. ang.).
- ZIHLMAN A.L., J.E. CRONION, D.L. CRAMER, V.M. SARICH, 1978, *Pygmy chimpanzee as a possible prototype for the common ancestor of humans, chimpanzees and gorillas*, *Nature*, 275, 744–746.

Summary

This paper attempts to present an objective and extensive discussion of the existing views upon the appearance of the first *Hominidae* representatives.

In the first chapter 'The development of primates – the *Hominidae* ancestors' the evolution and differentiation of primates, against the background of Cenozoic geological and climatic conditions, is presented.

The second chapter 'The time of the emergence of the first *Hominidae* representatives' presents a wide range of problems concerning the time of the hominids divergence. For the last few decades an argument has been going on between paleontologists, whose concepts are based upon the taxonomic and phylogenetic interpretation of the finds, and the biochemists who claimed the adaptive radiation of hominoids to take place within last 10 million years (which formerly was believed to last 35 million years) and determined the date of the *Hominidae* lineage emergence to be 4 million years ago (previously established as 15 – 16 million years ago).

The author favours the concept of the paleontologists, although the morphological similarities do not always manifest the homology. However there are many points in primate phylogeny, which are discordant with the dates determined by immunochemical distance (Table 1).

The third part 'The interpretation of the fossils' deals with the problems concerning isolation of the hominoid fossils out of hominid ones, which is a complex matter because of the diversity and incompleteness of the finds. It is *ramapithecine*, which are regarded most likely to be *Hominidae* ancestors (or their first representatives). The most objective suggestions seem to be those including *Ramapithecus* as well as *Kenyapithecus*, *Sivapithecus*, *Ankarapithecus*, *Rudapithecus*, *Gracopithecus* and *Gigantopithecus* into the *ramapithecine* adaptive radiation (Table 2). Moreover, the presented taxonomy is limited to *Ramapithecine*, *Sivapithecine*, and *Gigantopithecine* genera. Men's earliest immediate forerunners are most often sought among the finds included into the genus of *Ramapithecus*. Those finds, however, widely spread throughout the Old World and often coming different geological layers, show some relevant morphological differences. Most of the available data seem to point out that further research should be carried out among the middle Miocene African finds.