

Dymorfizm płciowy
południowoafrykańskich
australopiteków

UNIwersytet im. Adama Mickiewicza w Poznaniu
SERIA ANTROPOLOGIA NR 25

Katarzyna A. Kaszycka

Dymorfizm płciowy południowoafrykańskich australopiteków



POZNAN 2010

ABSTRACT. Kaszycka Katarzyna A., *Dymorfizm płciowy południowoafrykańskich australopiteków* [Sexual Dimorphism in the South African Australopithecines]. Wydawnictwo Naukowe Uniwersytetu im. Adama Mickiewicza (Adam Mickiewicz University Press), Poznań 2010. Seria Antropologia nr 25. Pp. 243. ISBN 978-83-232-2195-1. ISSN 0137-1460. Polish text with English summary.

The aim of this research was to determine the degree and pattern of sexual dimorphism in the South African Plio-Pleistocene hominids – the australopithecines – and to relate these to extant African apes (of known sex, behavior and ecology) in order to make suggestions about aspects of social behavior of these early hominids. The results are based on metrical analyses of craniofacial and dental remains. The magnitude of sexual dimorphism was evaluated by various statistical methods, based on assessing parameters of distribution of variables. This work reveals that the South African “robust” australopithecines possessed a combination of small canine size dimorphism and increased (almost gorilla-like) level of facial dimorphism. It is argued here, however, that *Australopithecus robustus* lived in multimale/multifemale groups, rather than in the single male harem groups of today’s gorillas.

Katarzyna A. Kaszycka, Instytut Antropologii, Wydział Biologii, Uniwersytet im. Adama Mickiewicza, ul. Umultowska 89, 61-614 Poznań

Recenzent: prof. dr hab. Barbara Hulanicka

© Katarzyna A. Kaszycka 2009

© Wydawnictwo Naukowe UAM, Poznań 2009

Projekt okładki: Katarzyna A. Kaszycka

Na okładce: rekonstrukcja wyglądu masywnych australopiteków (na podstawie rekonstrukcji K.A. Kaszyckiej [2001] plastycznie opracował Karol Sabath)

Redaktor: Ewa Dobosz

Redaktor techniczny: Dorota Borowiak

Łamanie: Jacek Goslar

ISBN 978-83-232-2195-1

ISSN 0137-1460

WYDAWNICTWO NAUKOWE UNIWERSYTETU IM. ADAMA MICKIEWICZA

61-701 POZNAŃ, ul. FREDRY 10

www.press.amu.edu.pl

Sekretariat: tel. 61 829 46 46, e-mail: wydnauk@amu.edu.pl

Dział sprzedaży: tel. 61 829 46 40, e-mail: press@amu.edu.pl

Wydanie II. Ark. wyd. 15,00. Ark. druk. 15,25.

Druk i oprawa: Totem s.c., Inowrocław, ul. Jacewska 89

Spis treści

PODZIĘKOWANIA	7
1. WSTĘP	
1.1. Południowoafrykańskie australopiteki. Wprowadzenie	9
1.2. Dymorfizm płciowy	14
1.3. Cele pracy	18
2. MATERIAŁY	
2.1. Charakterystyka materiału kopalnego	19
2.1.1 Stanowiska i osobniki <i>Australopithecus africanus</i>	22
2.1.2. Stanowiska i osobniki <i>Australopithecus robustus</i>	25
2.2. Materiał porównawczy	29
2.3. Zestaw pomiarów	32
3. METODY	
3.1. Wybór wskaźnika dymorfizmu	37
3.2. Ocena dymorfizmu na materiale kopalnym. Charakterystyka metod	38
3.3. Trafność wyboru metody szacowania dymorfizmu. „Dobroć metody”	42
3.4. Wzorce zmienności i dymorfizmu. Statystyka rang	43
3.5. Analiza skupień	44
4. ROZMIARY I WZÓR DYMORFIZMU MAŁP CZŁEKOKSZTAŁTNYCH	
4.1. Dymorfizm uzębienia	46
4.1.1. Podstawowe charakterystyki statystyczne	46
4.1.2. Rozmiary dymorfizmu płciowego	49
4.2. Dymorfizm czaszki	61
4.2.1. Podstawowe charakterystyki statystyczne	61
4.2.2. Rozmiary dymorfizmu płciowego	61
4.3. „Dobroć” metody szacowania dymorfizmu	71
4.3.1. Dymorfizm płciowy pomiarów zębów	71
4.3.2. Dymorfizm płciowy pomiarów czaszki	79
4.3.3. Dziewiętnaście wybranych cech czaszki	91
4.4. Wzorce zmienności i dymorfizmu płciowego małp	93
4.4.1. Profile cech zębów	93
4.4.2. Profile cech czaszki	93

5. ZMIENNOŚĆ MIĘDZYGATUNKOWA HOMINIDÓW

5.1. Analiza zębów <i>Australopithecus africanus</i> i <i>A. robustus</i>	100
5.2. Analiza czaszek australopiteków	111
5.3. Wzorce zmienności	117
5.3.1. Profile cech zębów	117
5.3.2. Profile cech czaszki	117

6. DYMORFIZM PŁCIOWY AUSTRALOPITEKÓW

6.1. Szacowanie dymorfizmu australopiteków na podstawie zębów . .	122
6.1.1. Zmienność i rozkłady	122
6.1.2. Oszacowany dymorfizm płciowy	123
6.1.3. Profile zmienności i dymorfizmu zębów australopiteków na tle małp	131
6.2. Szacowanie dymorfizmu australopiteków na podstawie czaszki . .	131
6.2.1. Oszacowany dymorfizm płciowy	131
6.2.2. Profile zmienności i dymorfizmu czaszek australopiteków na tle małp	142
6.2.3. Korelacja i szacowanie wskaźnika dymorfizmu ze współczyn- nika zmienności	149
6.3. Grupowanie według płci metodą analizy skupień	151
6.3.1. Procedury i materiały	151
6.3.2. Wyniki analizy skupień w odniesieniu do małp	152
6.3.3. Wyniki analizy skupień w odniesieniu do <i>Australopithecus</i> <i>robustus</i>	159
6.4. Konfrontacja i dyskusja wyników	164

7. EKOLOGICZNO-SPOŁECZNE IMPLIKACJE DYMORFIZMU AUSTRALOPITEKÓW

7.1. Dyskusja na temat rozmiarów dymorfizmu	169
7.2. Dymorfizm płciowy i jego ekologiczne uwarunkowania	174
7.3. System kojarzeń a dymorfizm płciowy	178
7.3.1. Haremy i opóźnione dojrzewanie samców <i>Australopithecus</i> <i>robustus</i> . Koncepcja Lockwooda	180
7.3.2. Wnioskowanie na temat zachowań australopiteków	186

8. PODSUMOWANIE. 194

ANEKSY 198

1. Ryciny uzupełniające do rozdziału 4	199
2. Materiały porównawcze (goryle i szympany)	219

PIŚMIENICTWO 223

SEXUAL DIMORPHISM IN THE SOUTH AFRICAN AUSTRALOPITHE- CINES (Summary)	241
--	-----

Podziękowania

Chciałabym wyrazić swą wdzięczność wielu osobom, które służyły mi pomocą. Przede wszystkim, podziękowania zechce przyjąć Jan Strzałko (Uniwersytet im. Adama Mickiewicza w Poznaniu) za cenne sugestie, wsparcie metodologiczne i przeczytanie wcześniejszej wersji manuskryptu. Zobowiązana też jestem Milfordowi H. Wolpoffowi (University of Michigan, Ann Arbor, USA) za konsultacje naukowe oraz Bogusławowi Pawłowskiemu (Uniwersytet Wrocławski i PAN Wrocław) i Barbarze Hulanickiej (PAN Wrocław) za komentarze dotyczące niektórych aspektów tej monografii.

Wyrażam wdzięczność dyrektorom, kustoszom i pracownikom trzech instytucji naukowych za życzliwość oraz zgodę na badania i fotografowanie oryginalnych materiałów kostnych; w szczególności pomocni byli: Mike Raath (University of the Witwatersrand, Johannesburg, RPA), J. Francis Thackeray (Transvaal Museum, Pretoria, RPA) oraz Malcolm Harman (Powell-Cotton Museum, Birchington, Kent, Anglia).

Dziękuję Krzysztofowi Kościńskiemu (Uniwersytet im. Adama Mickiewicza w Poznaniu) za udostępnienie stworzonego przez niego programu komputerowego, Steve'owi Josephsonowi (University of Utah, Salt Lake City, USA) za konsultacje w sprawie metody MoM oraz Jacoppo Moggi-Cecchi (Università di Firenze, Włochy) za weryfikację materiałów zębowych z Drimolen. Wdzięczna jestem Karolowi Sabathowi (Instytut Paleobiologii PAN, Warszawa) za konsultacje fotograficzne, Fredowi Grine'owi (Stony Brook University, Stony Brook, USA) za udzielenie zgody na publikację ilustracji, Davidowi J. Chornowi (University of Aberdeen, Szkocja) za weryfikację językową tekstu streszczenia, Goranowi Štrkaljowi (Macquarie University, Sydney, Australia; wówczas University of the Witwatersrand, Johannesburg, RPA) za przygotowanie mojego pobytu w Johannesburgu, a także Charlesowi Lockwoodowi (University College London, Anglia) – za obietnicę udostępnienia czaszki z Drimolen do badań, z czego, z powodu tragicznej śmierci Charlesa, niestety nie dane mi było skorzystać.

Badania wykonano w ramach projektu badawczego Ministerstwa Nauki i Szkolnictwa Wyższego nr 2P04C 058 29.

1 Wstęp

1.1. Południowoafrykańskie australopiteki. Wprowadzenie

Terminem australopiteki, określa się grupę wczesnych istot człowiekowatych (hominidów)*, znaną z plio-plejstocénskich stanowisk Afryki Południowej (RPA), Wschodniej (Tanzania, Kenia, Etiopia, Malawi), i Centralnej (Czad), z których wywodzą się przodkowie człowieka. Nazwa rodzajowa *Australopithecus* została wprowadzona przez R. Darta (1925) i dosłownie znaczy „południowa małpa”; termin ten ma obecnie znaczenie czysto taksonomiczne. W tradycyjnej systematyce zalicza się je do rodziny Hominidae, razem z rodzajami *Ardipithecus* (White et al. 1996), *Orrorin* (Senut et al. 2001) i *Homo* (Linnaeus 1758). Zazwyczaj do rodziny tej włącza się również tzw. sahelantropa (Brunet et al. 2002), choć nie wszyscy (np. Wolpoff et al. 2002, 2006) się z tym zgadzają.

Australopiteki były średniej wielkości, dwunożnymi istotami, o ludzkich cechach uzębienia (choć ich zęby trzonowe były znacznie większe od ludzkich, a szczęki masywne) i małym mózgu (400–600 cm³, który mieścił się w zakresie zmienności tego narządu u dużych małp człekokształtnych). Na czaszkach australopiteków często występowały grzebienie kostne wskazujące na silne umięśnienie narządu żucia. Najwcześniejsze formy tych hominidów żyły na terenach stosunkowo gęsto zadrzewionych, późniejsze – na otwartej sawannie. Odżywiały się przede wszystkim pokarmem roślinnym (w tym wymagającym intensywnego żucia). Dietę uzupełniały pokarmem pochodzenia zwierzęcego, również padliną. Produkty zjadane były w stanie surowym, bowiem istoty te nie posługiwały się ogniem. Późniejsze gatunki używały i wytwarzały narzędzia

* W pracy tej termin „hominidy” nie ma waloru taksonomicznego i będzie używany jako nazwa zwyczajowa, a nie systematyczna, dla określenia kładu dwunożnych istot człowiekowatych po oddzieleniu się szympansa.

kamienne, jednakże prawdopodobnie w celach przetwarzania pokarmu, a nie łowieckich – wbrew wcześniejszym opiniom okazało się, że australopiteki nie były aktywnymi drapieżnikami, ale – raczej – zdobyczą. Australopiteki z pewnością nie miały też zdolności artykułowanej mowy, o czym świadczy budowa podstawy ich czaszek (jest płaska) i struktura powierzchni kory mózgowej (brak ośrodków mowy). Sądzi się także, że charakteryzowały się dość dużym dymorfizmem płciowym, co skłaniało niektórych antropologów do stawiania hipotez dotyczących organizacji społecznej bazującej na zhierarchizowanej strukturze grupy.

W materiałach kopalnych z Afryki wyróżnia się dziś kilka gatunków tych hominidów, różniących się, najogólniej mówiąc, szczegółami morfologii czaszki, aparatu żucia (w tym morfologią i wielkością zębów), rozmiarami mózgu, rozmiarami ciała oraz czasem i miejscem występowania. Szczątki australopiteków zaliczano w przeszłości do kilku różnych rodzajów, obecnie jednak zalicza się do jednego rodzaju (*Australopithecus*) lub dwóch (*Australopithecus* i *Paranthropus*).

Historia odkryć

Australopiteki „karierę” rozpoczęły w pierwszej połowie XX wieku. W listopadzie 1924 roku, w Afryce Południowej, znaleziono czaszkę tzw. dziecka z Taung (**ryc. 1**). Jego odkrywca – południowoafrykański anatom – Raymond Dart (1925) rozpoznał w tej czaszce nowy typ kopalnej istoty człowiekowatej, którą nazwał *Australopithecus africanus*.

W lipcu 1936 roku, na innym południowoafrykańskim stanowisku – Sterkfontein – odkryty został pierwszy dorosły osobnik o podobnych cechach (były to zgnieciona czaszka i odlew mózgu, znane dzisiaj jako znaleziska o numerach katalogowych TM 1511/STS 60). Południowoafrykański paleontolog Robert Broom (1936) rozpoznał w nim, co prawda, istotę blisko spokrewnioną z osobnikiem z Taung, ale na podstawie różnic w odlewach mózgów i górnych pierwszych zębach trzonowych (M1), jedyńskich zębach bezpośrednio porównywalnych z zębami dziecka z Taung, zaklasyfikował tego osobnika do innego gatunku – *Australopithecus transvaalensis* (Broom 1936, 1938a), zmieniając później także nazwę rodzajową z *Australopithecus* na *Plesianthropus* (Broom 1938b).

Stanowisko Kromdraai z kolei dostarczyło szczątków pierwszego „masywnego” australopiteka (czerwiec 1938 r.). Osobnik ten – o numerze katalogowym TM 1517 (niekompletna czaszka, połowa żuchwy i kilka kości szkieletu pozaczaszkowego) został nazwany *Paranthropus robustus* (Broom 1938b). Niedługo po zakończeniu II wojny światowej w Afryce Południowej odkryto dwa dalsze stanowiska. We wrześniu 1947 roku, w Makapansgat znaleziono fragment potylicy (MLD 1). Dart (1948), który

Ryc. 1. Dziecko z Taung – czaszka pierwszego, odkrytego w 1924 roku australopiteka (fot. K.A. Kaszycka)



opisywał tego osobnika, nazwał go *Australopithecus prometheus*, wierząc, że gatunek ten nauczył się kontrolować ogień, którego domniemane ślady znaleziono w warstwach jaskini. W listopadzie 1948 roku, pierwsze szczątki (żuchwa z zębami, o numerze katalogowym SK 6) odkryto w Swartkrans. Broom (1949) rozpoznał je jako spokrewnione z „parantropem” z Kromdraai, ale, na podstawie różnic w rozmiarach zębów (dolne zęby trzonowe osobnika SK 6 były większe niż u TM 1517, a Broom wierzył, że oba znaleziska należały do osobników męskich), nowy osobnik został gatunkowo odseparowany od *Paranthropus robustus* i nazwany *Paranthropus crassidens*.

W pierwszej połowie XX wieku problem nazewnictwa i anatomicznej zmienności kopalnych form człowieka traktowano zatem dość swobodnie. Naukowcy przypisywali nową nazwę gatunkową prawie każdemu nowo odkrytemu znalezisku, a każdy nowy wariant struktury anatomicznej uznawano za wyznacznik odrębnego gatunku, jeśli nie rodzaju. W sumie w latach 1924–1948 w Afryce Południowej odkryto pięć stanowisk i wyodrębniono pięć gatunków wczesnych hominidów – dla każdego stanowiska inny. Taką oto sytuację w systematyce australopiteków zastał John Robinson – znany później zoolog i paleoantropolog, który w 1946 roku, rozpoczął karierę jako pracownik działu Paleoantologii Kręgowców w Transvaal Museum w Pretorii, kierowanego wówczas przez 80-letniego już Roberta Brooma. Początkowo razem z Broomem, później samodzielnie, Robinson prowadził systematyczne prace wykopaliskowe w jaskiniach ówczesnego Transwalu – Sterkfontein i Swartkrans.



Ryc. 2. Czaszka *Australopithecus africanus* ze Sterkfontein (STS 5) (fot. K.A. Kaszycka)



Ryc. 3. Czaszka *Australopithecus robustus* ze Swartkrans (SK 48) (fot. K.A. Kaszycka)

Krótko po śmierci Brooma (1951 r.) Robinson (1954a) poddał rewizji klasyfikację australopiteków i przedstawił hipotezę, zgodnie z którą zmienność morfologiczną, obserwowaną na pięciu znanych wówczas stanowiskach południowoafrykańskich, można wyjaśnić obecnością dwóch taksonów: tak zwanych form „gracylnych” *Australopithecus* (w tej pracy *A. africanus* – **ryc. 2**) i form „masywnych” *Paranthropus* (w tej pracy *Australopithecus robustus* – **ryc. 3**). Formy „masywne” – większe, charakteryzowały się szeroką, płaską twarzą i płaskim czołem; miały większe tylne zęby, ale małe kły; większe były ich szczęki oraz wyraźnie zaznaczone przyczepy mięśniowe na czaszkach, w tym grzebienie kostne (strzałkowe i karkowe). Formy „gracylne” – mniejsze, miały wąską, prognatyczną twarz, niskie, ale zaznaczone czoło, oraz mniejsze tylne uzębienie i większe kły.

Robinson (1961, 1964) zaproponował ekologiczne uzasadnienie zróżnicowania południowoafrykańskich hominidów na dwa taksony, przedstawiając hipotezę odmiennych przystosowań pokarmowych: *Paranthropus* miał być wyspecjalizowanym wegetarianinem – boczną, wymarłą linią naszych przodków, *Australopithecus* – wszystkożercą i bezpośrednim przodkiem rodzaju *Homo*. Hipoteza Robinsona opierała się na trzech przesłankach: (1) stosunkowo większego przedniego uzębienia u form gracylnych, (2) większego rozwoju aparatu żucia u form masywnych i (3) pęknięć szkliwa zębów u form masywnych. Według Robinsona, pierwsza przemawiała za obecnością mięsa w pokarmie, a druga i trzecia zakładały obecność składników roślinnych (z dodatkiem piasku). Obecnie zdania na ten temat są rozbieżne – część antropologów używa nazewnictwa Robinsona (Robinson 1954a, 1956, 1961, 1964, 1965, 1967, 1972), z podziałem na dwa rodzaje (np. Clarke 1977b, 1985a, 1988a, 1988b, 1994; Olson 1985; Dean 1986; Aiello & Dean 1990; Keyser 2000), inni zaliczają te dwa taksony do jednego rodzaju *Australopithecus* (np. Pilbeam & Simons 1965; Simons 1967; Tobias 1967, 1968, 1978; Campbell 1978, Wolpoff 1999, by wymienić tylko niektórych).

Datowanie

Kwestia datowania południowoafrykańskich stanowisk i hominidów (ze względu na brak datowań bezwzględnych) do dziś pozostaje problematyczna. Brak wulkanicznych złóż uniemożliwia zastosowanie metod radiometrycznych (osady w jaskiniach południowoafrykańskich nie zawierają niezbędnych do datowania izotopów), a wiek stanowisk jest poza zasięgiem datowania uranowego i, oczywiście, radiowęglowego. Także stratyfikacja w obrębie jaskiń, z których pochodzą brekcje zawierające skamieniałości jest złożona, ze względu na przemieszczenia warstw (Brain 1958, 1981). W związku z tym datowanie stanowisk z Afryki Południowej opiera się głównie na porównaniach faunistycznych i przesłankach geomorfologicznych.

W porównaniach faunistycznych wykorzystuje się skamieniałości przewodnie, jak na przykład kości kopalnych świń (Harris & White 1979), antylop (Vrba 1982, 1985a, 1985b), małp zwierzkształtnych (Delson 1984, 1988) czy drapieżników (Turner 1990), do ustalenia względnego wieku warstw ze stanowisk zawierających szczątki australopiteków. Analizy wykonane przez McKee et al. (1995) na podstawie połączonej przewodniej fauny ssaków (246 gatunków z 159 rodzajów i 44 rodzin) sugerują jako najbardziej prawdopodobną następującą sekwencję chronologiczną stanowisk: Makapansgat Member 3 → Makapansgat Member 4 → Taung („Dart deposits”) → Sterkfontein Member 4 → Sterkfontein Member 5 (częściowo) i Kromdraai B → Kromdraai A i Swartkrans Member 1 → Swartkrans Member 2 → Swartkrans Member 3.

Przesłanek geomorfologicznych dostarcza na przykład paleomagnetyzm. Oparta na nim metoda datowania względnego skał wykorzystuje fakt, że pole magnetyczne Ziemi jest zmienne w czasie, i wykazuje na przemian „normalną” bądź „odwróconą” biegunowość, a niektóre skały nabierają podczas powstawania trwałych właściwości magnetycznych pod wpływem ziemskiego pola magnetycznego. Materiał wypełniający jaskinie rzadko jednak zachowuje wystarczająco wiarygodny zapis położenia biegunów magnetycznych Ziemi (np. Jones et al. 1986).

Poczyniono też pewne starania, by wydatować południowoafrykańskie stanowiska innymi metodami, na przykład wykorzystując dane dotyczące prawdopodobnego momentu otwarcia jaskini (Partridge 1973). Stosowano również analizę sedymentologiczną i paleośrodowiskową (Partridge 1982a), czy wreszcie – metodę termoluminescencji (Vogel 1985). Ta ostatnia metoda datowania bezwzględnego oparta jest na utrwalaniu się w minerałach skutków oddziaływania promieniowania. Za pomocą wymienionych metod uzyskano jednak wyniki albo niesatysfakcjonujące, albo pojawiły się rozbieżności poglądów co do ich wiarygodności (np. De Swart 1974, Helgren & Butzer 1974, Bishop 1978, Partridge 1986).

Według najnowszych datowań, wiek form zaliczanych do gatunku *Australopithecus africanus* można określić na okres około 4,0–2,5 mln lat (Partridge et al. 2003), a *Australopithecus robustus* – na około 2,0–1,6 mln lat (Partridge 2000).

1.2. Dymorfizm płciowy

Dymorfizm płciowy (genetycznie uwarunkowane różnice między organizmami męskimi i żeńskimi) jest powszechnym zjawiskiem wśród współczesnych i kopalnych naczelnych. Jest on (obok zmienności ontogenetycznej, geograficznej, a u form kopalnych także czasowej) ważnym komponentem zmienności wewnątrzgatunkowej.

Istnieją dwie podstawowe kategorie cech dymorficznych: I-rzędowe cechy płciowe (związane bezpośrednio z reprodukcją) i II-rzędowe cechy płciowe (u małp należą do nich dymorfizm wielkości i masy ciała oraz rozmiarów kłów), kształtujące się w wyniku doboru płciowego, czyli takie, których forma decyduje o sukcesie w znalezieniu partnera rozrodczego. Ten drugi przejaw dymorfizmu jest silnie związany z gatunkowo zróżnicowanymi strategiami rozrodczymi naczelnymi. Ponieważ płciowe różnice w wielkości ciała rozpoznawane są na kościach, zarówno w obrębie szkieletu pozaczaszkowego, jak i na czaszce, ten rodzaj dymorfizmu płciowego można obserwować również na materiałach kopalnych.

Dymorfizm płciowy dotyczy zarówno wielkości, jak i kształtu poszczególnych części ciała i może różnić się nasileniem między poszczególnymi cechami oraz między gatunkami. W zasadzie wśród naczelnymi, małpy, bądź wręcz brak dymorfizmu płciowego wielkości ciała i rozmiarów kła, występuje u małpiatek (lemury i wyraki), średni dymorfizm charakteryzuje małpy Nowego Świata (szerokonose), zaś największy – małpy Starego Świata (wąskonose). Podobieństwo zakresu dymorfizmu konkretnych cech nie musi oznaczać podobieństwa wzorca (zestawu cech przejawiających dymorfizm). Na przykład z badań Lockwooda (1999) wynikało, że u szympansa i goryla nizinnego dymorfizm płciowy wielkości ma różny zakres (natężenie), ale bardzo podobne wzorce.

Według Martina et al. (1994) istnieją dwa mechanizmy, dzięki którym mogą być osiągnięte różnice wielkości między dorosłym samcem a samicą danego gatunku. Są to różnice w tempie wzrastania (samce rosną szybciej) oraz różnice w czasie trwania wzrastania (samce rosną dłużej, zaś samice dojrzewają szybciej – tzw. „bimaturyzm” płciowy). W badaniach materiałów kopalnych zrozumienie natury i uwarunkowań dymorfizmu płciowego ważne jest z dwóch powodów.

- Po pierwsze, dymorfizm utrudnia rozpoznawanie kopalnych gatunków (Pilbeam & Zwell 1972, Richmond & Jungers 1995, Kelley & Plavcan 1998). Tam, gdzie płci poszczególnych osobników nie można wiarygodnie oznaczyć, dymorfizm płciowy może imitować zmienność międzygatunkową (np. Gingerich & Schoeninger 1979, Plavcan & Cope 2001). Często zatem paleoantropolog staje przed dylematem: dwie płcie, czy dwa gatunki?

- Po drugie, ponieważ u dzisiejszych naczelnymi dymorfizm płciowy z reguły jest skorelowany z międzysamcową rywalizacją o partnerki płciowe, co znajduje wyraz w systemie kojarzeń (Leutenegger & Kelly 1977; Gaulin & Sailer 1984; Kay et al. 1988; Plavcan & van Schaik 1992, 1997; Mitani et al. 1995; Plavcan 2003), często może być jedyną wskazówką na temat społecznych zachowań wymarłych gatunków (Wolpoff 1976a, Fleagle et al. 1980, Leutenegger & Shell 1987, Kelley 1989, McHenry 1994, Plavcan 2000).

W materiałach kopalnych dotyczących hominidów dymorfizm płciowy jest szacowany na podstawie najlepiej zachowanych fragmentów kostnych (przede wszystkim czaszek, żuchw i zębów). Wprawdzie bezpośrednio rekonstrukcje rozmiarów ciała (a tym samym rozmiarów dymorfizmu) wykonuje się raczej na podstawie kości szkieletu pozaczaszkowego (McHenry 1986, 1991, 1992; Jungers 1988), jednak kości te, jeśli są izolowane, często nie mogą być przypisane do gatunku. Tak więc rozmiary ciała próbuje się szacować pośrednio, na podstawie pomiarów czaszek (np. Dechow 1983, Aiello & Wood 1994, Kappelman 1996). Dymorfizm płciowy czaszki budzi też zainteresowanie ze względu na możliwość odniesienia do systematyki.

Oszacowanie dymorfizmu rozmiarów ciała ze szczątków czaszkowo-twarzowych jest uzasadnione dość wyraźną korelacją dymorfizmu czaszkowo-twarzowego z dymorfizmem ogólnych rozmiarów ciała (Wood 1976, Gingerich 1981, O'Higgins et al. 1990, O'Higgins & Dryden 1993). Istnieje jednak znaczne zróżnicowanie wzorców dymorfizmu czaszkowo-twarzowego wśród naczelnych (O'Higgins et al. 1990, Wood et al. 1991, O'Higgins & Dryden 1993, Plavcan 2002). U większości gatunków naczelnych (w tym hominidów) pomiary mózgowczaszki, między innymi podstawy czaszki, cechuje mniejszy dymorfizm niż pomiary twarzy i żuchwy (Leigh & Cheverud 1991, Masterson & Hartwig 1998, Lockwood 1999, Plavcan 2001, Wood & Lieberman 2001). Ale też poszczególne pomiary danej kości (np. żuchwy) mogą wykazywać istotne zróżnicowanie zarówno wewnątrz-, jak i międzygatunkowe (Plavcan 2001).

Sugeruje się, że blisko spokrewnione gatunki naczelnych mogą wykazywać bardziej zbliżone wzorce dymorfizmu czaszkowo-twarzowego niż gatunki spokrewnione odległe (Plavcan 2001, 2002). Znajomość wzorców dymorfizmu może zatem być pomocna w rozpoznawaniu gatunków i, być może, w analizie filogenetycznej (Plavcan 2001). Odrębne wzorce mogą też być narzędziem przydatnym w odróżnianiu dymorfizmu płciowego od zmienności międzygatunkowej (Wood et al. 1991, Lockwood 1999). Podstawowe znaczenie ma ustalenie, czy zmienność jednej lub wielu cech jest większa w kopalnej próbie, czy w znanym gatunku traktowanym jako grupa odniesienia.

Jedną z kluczowych cech charakteryzujących istoty człowiekowate, oprócz dwunożności, jest redukcja wielkości kła i zmniejszenie się dymorfizmu płciowego tego zęba. U australopiteków zasadniczo występuje zredukowany dymorfizm kła, choć u najwcześniejszych przedstawicieli hominidów jest on jeszcze znaczny (White et al. 1994, Leakey et al. 1995). Wydaje się, że wczesne hominidy miały bardzo dymorficzne twarze (Lockwood 1999), pozostając umiarkowanie dymorficzne, jeśli chodzi o szkielet pozaczaszkowy (McHenry 1991, 1992, 1994; Plavcan 1998).

W literaturze wyrażano pogląd, że, w zależności od gatunku, dymorfizm masy ciała australopiteków wahał się od wartości charakterystycznej dla szympansa (u *A. robustus*; np. McHenry 1992, 1994) do wartości charakterystycznej dla goryla (u *A. boisei*; np. Plavcan & van Schaik 1997). Według Wolpoffa (1999) jednak, oba „masywne” gatunki australopiteków (*A. robustus* i *A. boisei*) cechowały takie same wskaźniki dymorfizmu masy ciała. Choć wydaje się, że wczesne hominidy ogólnie charakteryzują się dużym dymorfizmem czaszki i masy ciała (ale patrz Reno et al. 2003 i Larsen 2003), istnieją jednak spory co do rozmiarów i znaczenia tego dymorfizmu (Wolpoff 1975a; Steudel 1980; McHenry 1982, 1991, 1992; Hartwig-Scherer 1993; Richmond & Jungers 1995; Lockwood et al. 1996; Plavcan & van Schaik 1997; Plavcan et al. 2005; Lockwood et al. 2007).

Jak wspominałam, na podstawie dymorfizmu płciowego wnioskuje się o zachowaniach społecznych naczelnych. Istniejące obecnie dane dla wczesnych hominidów nie są jednoznaczne – sugerują kombinację (1) małego dymorfizmu płciowego kła, co wskazywałoby na niski poziom międzysamcowej rywalizacji i promiskuityzm (np. Kelley 1989), lub monogamię (Lovejoy 1981, Reno et al. 2003) oraz (2) dużego dymorfizmu masy ciała, i wobec tego wysokiego poziomu międzysamcowej rywalizacji i poliginię (Wolpoff 1976a; Leutenegger & Shell 1987; Foley & Lee 1989; McHenry 1994; Lockwood et al. 2007).

Na temat dymorfizmu płciowego wczesnych hominidów dużo pisano w kontekście zróżnicowania gatunku *Australopithecus afarensis* (np. Johanson & Edey 1981; Zihlman 1985; Cole & Smith 1987; Kimbel & White 1988; Lovejoy et al. 1989; McHenry 1986, 1991; Lockwood et al. 1996; Reno et al. 2003, 2005; Lee 2005), dość szczegółowo, choć mniej, o gatunkach *A. africanus* (Lockwood 1999) i *A. boisei* (Wood 1991, Wood & Lieberman 2001), a stosunkowo niewiele – o dymorfizmie *A. robustus*. Jeszcze do niedawna panował pogląd (Lockwood 1999), że spośród australopiteków tylko *A. robustus* nie wykazuje istotnego zróżnicowania wielkości. W listopadzie 2007 roku Lockwood i współpracownicy (2007) ogłosili w *Science*, że dymorfizm płciowy tego gatunku australopiteka dorównuje wielkością dymorfizmowi jednej z najbardziej dymorficznych małp spośród dzisiaj żyjących naczelnych – gorylowi.

Powiększenie zatem, w ostatnich latach, ważnej kopalnej próby okazów gatunku *Australopithecus robustus* o nowe znaleziska (m.in. ze stanowiska Drimolen w Afryce Południowej) poszerzyło zakres zmienności tej formy i stworzyło możliwość zbadania wielkości i wzorca jego dymorfizmu płciowego na znacznie obszerniejszym materiale. Dodatkowo pojawiła się możliwość zastosowania nowej metody szacowania rozmiarów dymorfizmu – Assigned Resampling Method – metody powtarzanych losowań par wartości zmiennej (Lee 1999, 2001, 2005).

1.3. Cele pracy

Bezpośrednim celem tej pracy jest określenie rozmiarów i ustalenie wzorca dymorfizmu płciowego plio-plejstocenijskich hominidów – australopiteków (gatunki *Australopithecus robustus* i *Australopithecus africanus*), pochodzących ze stanowisk Afryki Południowej. Wielkość i wzorce dymorfizmu gatunków kopalnych zostaną przedstawione w kontekście porównawczym, to jest skonfrontowane z dymorfizmem najbliższymi z nimi spokrewnionymi współczesnymi gatunkami afrykańskimi wielkimi małp człekokształtnymi (goryla i szympansa) o znanej płci, behawiorze i ekologii.

Celem ostatecznym jest poszerzenie wiedzy o australopitekach i weryfikacja niektórych hipotez dotyczących ekologicznych uwarunkowań hominizacji, w tym pewnych aspektów zachowań społecznych naszych odległych przodków, a tym samym pogłębienie rozumienia ewolucji istot człowiekowatych, w tym nas samych.

2 Materiały

2.1. Charakterystyka materiału kopalnego

Materiałem do badań były czaszki, żuchwy i zęby przedstawicieli dwóch gatunków australopiteków – *Australopithecus africanus* i *Australopithecus robustus*, na których wykonano pomiary i analizy elementów kostnych. Oryginalne materiały kopalne zdeponowane są w Transvaal Museum w Pretorii (RPA) i w Department of Anatomical Sciences, University of the Witwatersrand w Johannesburgu (RPA) (patrz np. Johanson & Edgar 1996, Schwartz & Tattersall 2005). Co prawda materiał kostny tych hominidów jest fragmentaryczny – w materiałach kopalnych rzadko zachowują się w miarę kompletne czaszki, częściej to są szczęki i żuchwy, a najczęściej zęby (patrz **ryc. 4**) – niemniej jest to kilkaset osobników, z których właśnie zachowały się zęby i co najmniej kilkadziesiąt z innymi fragmentami czaszek (patrz Kaszycka 2002).

Materiał należący do gatunku *Australopithecus africanus* pochodził z trzech stanowisk (odkrytych w latach 1924–1947):

- 1924 Taung (Dart 1925),
- 1936 Sterkfontein (Member 4 & 5) (Broom 1936),
- 1947 Makapansgat (Member 3 & 4) (Dart 1948).

Materiał należący do gatunku *Australopithecus robustus* pochodził z pięciu stanowisk (odkrytych w latach 1938–1998):

- 1938 Kromdraai (Broom 1938),
- 1948 Swartkrans (Broom 1949),
- 1992 Drimolen (Keyser et al. 2000),
- 1997 Gondolin (Menter et al. 1999),
- 1998 Coopers (Steininger & Berger 2000).

To co składa się dziś na stanowiska południowoafrykańskie, niegdyś było szeregiem jaskiń (jaskinie w Afryce Południowej powstają w rozpuszczalnych, dolomitowych skałach wapiennych), ale australopiteki jaskiń tych

A



B



Ryc. 4. Stan zachowania materiałów kopalnych australopiteków: (A) szczeka STS 52; i żuchwa osobnika STS 52; (B) zęby osobnika StW 252; (fot. K.A. Kaszycka)

nie zamieszkiwały. W pobliżu wylotów jaskiń często rosną drzewa. Bob Brain (1981) wykazał, że kości australopiteków najprawdopodobniej dostawały się do jaskiń za pośrednictwem lampartów, których były ofiarami (lampart swoją zdobycz pożera na drzewie). Tam, wraz z innymi szczątkami ofiar oraz gruzem skalnym czy piaskiem, stały się składnikami brekcji wypełniającej z czasem jaskinię. Potwierdzeniem tezy Braina jest czaszka młodocianego australopiteka ze stanowiska Swartkrans (SK 54) z otworami na kościach ciemieniowych (patrz **ryc. 5**). Kły kopalnego lamparta dokładnie pasują do otworów w czaszce hominida.

Spośród pięciu historycznych stanowisk południowoafrykańskich (odkrywanych w latach 1924–1948), trzy – Sterkfontein, Swartkrans i Kromdraai znajdują się bardzo blisko siebie, około 50 km na północny zachód od Johannesburga, koło miasta Krugersdorp, w prowincji, która obecnie nazywa się Gauteng (dawny Transvaal), na obszarze znanym jako dolina Sterkfontein. Makapansgat leży od nich w odległości niecałych 300 km na północny wschód, w prowincji Limpopo (dawniej Północny Transwal), a Taung – w odległości ponad 300 km na południowy zachód, w prowincji Northern Cape. Znaleźiska z „nowych” stanowisk, takich jak Drimolen, Coopers i Gondolin pochodzą dopiero z lat 90. XX wieku. Stanowiska Drimolen i Coopers znajdują się w prowincji Gauteng, Gondolin – leży około 20 km od nich na północny zachód, w prowincji North-West (**ryc. 6**).

A



B



Ryc. 5. Australopitek – zdobywcą, a nie łowcą: (A) lampart ciągnący upolowanego młodego australopiteka (rekonstrukcja z wystawy w *Transvaal Museum* w Pretorii, RPA); (B) czaszka australopiteka ze Swartkrans (SK 54) z żuchwą kopalnego lamparta (fot. K.A. Kaszycka)

Przez okres izolacji naukowej Republiki Południowej Afryki, w okresie apartheidu (pierwsze wolne wybory w tym kraju odbyły się w kwietniu 1994 r.), badania paleoantropologiczne w południowej Afryce prowadzono w dwóch grupach: grupie z Transvaal Museum na stanowisku Swartkrans, pod kierownictwem Johna Robinsona, a potem Boba Braina (1965–1993), i grupie z University of the Witwatersrand na stanowisku Sterkfontein, pod kierownictwem Philipa Tobiasa i Alana Hughesa (od 1967 r. do dziś są to 42 lata nieprzerwanych prac wykopaliskowych). Z początkiem lat 90. ubiegłego wieku reaktywowano prace wykopaliskowe w Makapansgat, Kromdraai i Taung, a także odkryto nowe stanowiska, między innymi: Gladysvale, Drimolen i Gondolin.



Ryc. 6. Lokalizacja stanowisk południowoafrykańskich australopiteków analizowanych w tej pracy (za Senegas et al. 2005, zmodyfikowane)

2.1.1. Stanowiska i osobniki *Australopithecus africanus*

Sterkfontein

Jaskinie w Sterkfontein od dawna kojarzone są z odkryciami gatunku *Australopithecus africanus*. Stanowisko to stanowi najbogatszą koncentrację kopalnych kości wczesnych hominidów z pojedynczego miejsca, a najnowsze doniesienia wskazują, że mogą one być datowane na okres około 4,0–2,5 mln lat (Partridge 2000; Kuman & Clarke 2000; Partridge et al. 2000a, 2003).

Pierwsze odkrycia ze Sterkfontein (lata 1936, 1938) związane są z nazwiskiem Roberta Brooma (i z Transvaal Museum), który w sumie znalazł 19 osobników (Broom 1936, Broom & Schepers 1946) o numerach katalogowych rozpoczynających się literami „TM” (skrót od Transvaal

Museum). Po II wojnie światowej (lata 1947–1949), Broom, w asyście Johna Robinsona, kontynuował wykopaliska na obszarze zwanym Sterkfontein Type Site (od miejsca znalezienia osobnika typowego – holotypu *A. africanus*), znajdując między innymi słynną czaszkę STS 5, znaną później jako Mrs. Ples (Broom et al. 1950). Kolejny – trzeci już okres wykopalisk odbywał się pod kierownictwem Robinsona, na obszarze zwanym jako Sterkfontein Extension (1957–1958), gdzie znaleziono pięć dalszych osobników (o numerach katalogowych „SE”) i około 200 narzędzi (Robinson 1962).

W 1966 roku University of the Witwatersrand (po zakupieniu stanowiska) zakłada długoterminowe prace wykopaliskowe, pod kierownictwem P.V. Tobiasa i A. Hughesa (Tobias & Hughes 1969), które trwają nieprzerwanie do dziś (od 1991 r. pod kierownictwem R. Clarka). Pierwszy nowy osobnik (StW 1) został znaleziony w czerwcu 1968 roku; ostatni (do tej pory) ma numer StW 586. Ogólnie, w drugiej połowie XX wieku liczba odkryć ze Sterkfontein zwiększyła się do ponad 500 osobników wczesnych hominidów pochodzących głównie z pokładu 4 (Member 4); wśród nich znajduje się siedem czaszek, 25 pojedynczych kości czaszek i żuchw, reszta (ok. 500 sztuk) to zęby (Moggi-Cecchi et al. 2006).

W Sterkfontein znajduje się sześć pokładów (Partridge 1978). Wśród tych, w których znaleziono szczątki hominidów, Member 2 jest najstarszy (datowany na ok. 4,0 mln lat; Partridge 2000, Partridge et al. 2003). W tym pokładzie właśnie znajduje się najbardziej kompletny z dotąd znalezionych szkielet australopiteka – StW 573 (Clarke 1998), który Tobias nazwał *Little foot* (Clarke & Tobias 1995) i który (od ponad 10 lat) jest systematycznie wydobywany z brekcji (Clarke 1999, 2002a).

Member 4 jest najbogatszy w skamieniałości i datowany faunistycznie na około 2,8–2,3 mln lat (Vrba 1982, 1985a; Delson 1984, 1988; McKee et al. 1995). Inne oszacowania wieku dla Member 4 podają 2,8–2,6 mln lat (Tobias & Clarke 1996; Kuman & Clarke 2000). Hominidy znalezione w Member 4 zostały, z paroma wyjątkami, zaliczone do *Australopithecus africanus*. Kilka opracowań naukowych sugerowało co prawda, że niektóre osobniki mogą reprezentować inny takson (Clarke 1988a, 1988b, 1994; Kimbel & White 1988; Kimbel & Rak 1993; Lockwood 1997; Lockwood & Moggi-Cecchi 1998; Moggi-Cecchi et al. 1998; Lockwood & Tobias 2002). Wyniki innych badań jednak nie potwierdziły regularnej niejednorodności wśród kopalnych prób hominidów ze Sterkfontein Member 4 (np. Wood 1991b, Calcagno et al. 1999, Wolpoff 1999).

Z Member 5 w Sterkfontein pochodzą głównie narzędzia. Według P. Tobiasa (Hughes & Tobias 1977), stamtąd pochodzi również *Homo habilis* (osobnik o numerze katalogowym StW 53), a według Clarka także „parantrop” (*P./A. robustus*) – znaleziony ząb trzonowy (M1, StW 566) miał być zbliżony wielkością do osobnika z Kromdraai – TM 1536.

Do próby *Australopithecus africanus* użytej w tej pracy, oprócz osobników ze Sterkfontein Member 4 – o numerach katalogowych TM, STS 1–71 i StW 2–586 (patrz Tobias et al. 1977, Kaszycka 2002, Schwartz & Tattersall 2005, Moggi-Cecchi et al. 2006), dodatkowo zaliczono osobnika StW 53 z Member 5, jako że jego przynależność do *Homo habilis* (Hughes & Tobias 1977, Clarke 1985a, Tobias 1991) jest nieprzekonująca (patrz np. Wolpoff 1996, 1999; Braga 1998; Kuman & Clarke 2000). Poza tym jego datowanie nie jest pewne – osobnik ten wywodzi się z oddzielnego wypełnienia (*infill*) wewnątrz Extension Site (West Pit), które nie jest powiązane ani z aszelską (Clarke 1985b), ani z olduwajską technologią, a przypuszczalnie je poprzedza (Clarke 1994; Kuman 1994a, 1994b). W rzeczywistości, osobnik ten może pochodzić z przedziału czasu zbliżonego do przypisywanego australopitekom ze Sterkfontein Member 4.

Taung

Stanowisko Taung (o wieku zbliżonym do wieku Sterkfontein Member 4 – ok. 2,6–2,4 mln lat temu, np. McKee 1993) znajduje się niedaleko miasta Kimberley, w prowincji Northern Cape. Jest to jedno z najbardziej znanych południowoafrykańskich stanowisk, unikatowe ze względu na fakt, że odkryto tam (1924 r.) tylko jednego osobnika – dziecko *Australopithecus africanus* (Dart 1925, Dart & Craig 1967). Podczas sześciu sezonów prac wykopaliskowych pod kierunkiem Jeffa McKee (lata 80. i 90. ubiegłego stulecia) nie odkryto żadnych dalszych szczątków hominidów. Dodatkowo, fauna towarzysząca znalezisku ma wyjątkowy skład – stanowią ją głównie kości małych zwierząt, a na wielu z nich (m.in. skamieniałych czaszkach pawianów) odkryto niezwykle uszkodzenia. Oprócz tego w Taung znaleziono skorupki dużych ptasich jaj – co sugeruje obecność dużych ptaków gniazdujących wówczas na tym terenie.

W 1995 roku, po przeprowadzeniu intensywnych badań, Berger & Clarke (1995, 1996) ogłosili rozwiązanie zagadki: około trzy–czteroletnie dziecko australopiteka zostało zabite przez orła, który zatopił szpony w jego głowie, i uniósł do swego gniazda. Na dodatek okazało się też, że liczne czaszki małych zwierzokształtnych mają identyczne ślady uszkodzeń jak te na czaszce dziecka z Taung (Berger 2006). Dzisiejsze orły (np. orzeł czarny, wojownik zbrojny czy wojownik koroniasty) tak właśnie zabijają inne naczelne – koczokodany (werwety).

Makapansgat

Australopithecus africanus z Makapansgat jest datowany na około 3,0 mln lat (Vrba 1985a). Stanowisko to leży niedaleko od Mokopane (dawniej Potgietersrus) w prowincji Limpopo (dawniej Północnej, a jeszcze wcześniej – Północny Transwal). Pochodzi stąd 35 skamieniałości – o numerach

MLD 1–48 (patrz Tobias et al. 1977, Kaszycka 2002, Schwartz & Tattersall 2005), większość z nich – z hałd wydobytego wapienia, choć niektóre także odkryte *in situ* w pokładzie 4 (Member 4), na przykład najbardziej kompletna czaszka – MLD 37/38. Jaskinia zawierała czyste złoża wapienia, który wydobywano od wczesnych lat 20. XX wieku. Od 1947 roku Raymond Dart prowadził tu prace wykopaliskowe, podczas których znaleziono pierwszego hominida (Dart 1948). Od 1993 roku prace wykopaliskowe prowadzono pod kierunkiem Jeffa McKee, a następnie Kevina Kuykendalla i K. Reed. Podczas wykopalisk w 1999 i 2000 roku znaleziono dwa fragmenty żuchw (o numerach katalogowych MLD 47 i MLD 48; Crawford et al. 2004).

Z Makapansgat pochodzi najszerzej znany zbiór „archeologicznych” materiałów ze stanowisk w jaskiniach Afryki Południowej. Dwa dokonane tam odkrycia Dart uważał za szczególnie ważne. Pierwsze to nagromadzenie żuchw i kości kończyn przednich kopalnych antylop – głównie zakończone podwójnymi guzkami dolne części kości ramiennych. Drugie – seria czaszek pawianów o charakterystycznych uszkodzeniach. Dart wykluczył wyjaśnienie, że nagromadzenie kości w jaskini było dziełem mięsożernych drapieżników, a fragmenty kości antylop uznał za narzędzia hominidów (i zaproponował pojęcie tzw. kultury ostodontokeratycznej – tj. kości, zębów i rogów), sugerując, że australopiteki systematycznie posługiwały się kośćmi zwierzęcymi jako maczugami przy polowaniu na pawiany. Dart uznał więc wczesne hominidy za drapieżców. Kiedy jednak zbadano, jak drapieżniki i padlinożercy (lamparty i hieny) postępują ze zwłokami zwierzęcymi, interpretację tę zakwestionowano. Fragmentacja kości antylop mogła być pochodzenia całkowicie naturalnego, co nie wyklucza oczywiście używania przez australopiteki z Makapansgat kości zwierzęcych jako narzędzi, ale nie daje także podstawy do przypisywania im drapieżnego trybu życia i zachowań kulturowych.

2.1.2. Stanowiska i osobniki *Australopithecus robustus*

Kromdraai

Stanowisko Kromdraai znajduje się około 2 km na wschód od Sterkfontein i 3 km od Swartkrans (na przeciwnych brzegach Blaaubank River), w dolinie Sterkfontein w prowincji Gauteng w Afryce Południowej (ok. 10 km na północ od miasta Krugersdorp). Po szeregu jaskiń składających się na to stanowisko pozostały dziś trzy oddzielne złoża, nazwane Kromdraai A – KA (stanowisko zwierzęce), KB (stanowisko z hominidami) i KC. W Kromdraai B wyróżniono pięć pokładów osadowych; australopiteki znaleziono jedynie w pokładzie 3 (datowanym na ponad 1,8 mln lat; McKee 1995).

Historię prac wykopaliskowych na tym stanowisku można podzielić na cztery okresy. Pierwszy wiąże się z nazwiskiem Roberta Brooma (lata 1938, 1941 i 1947) – (np. Broom 1938); drugi z nazwiskiem Boba Braina (rok 1955; Brain 1958, 1975); trzeci – Elizabeth Vrby (rok 1977; Vrba 1981); ostatni – czwarty z nazwiskiem Francisa Thackeraya (lata 1993 – z przerwami do dziś; Berger et al. 1994). W lipcu 1994 roku, po kilkunastoletniej przerwie w pracach wykopaliskowych na tym stanowisku, Thackeray (z pomocą H. Fourie i K.A. Kaszyckiej) znalazł *in situ* w brekcji pierwszego osobnika – ząb mleczny hominida.

Taksonomiczną istotność osobników z tego stanowiska badała ostatnio Kaszycka (2002). Stanowisko Kromdraai B do tej pory dostarczyło 27 okazów, zaliczonych do pojedynczego gatunku hominidów, włączając holotyp – *Australopithecus (Paranthropus) robustus*. Braga & Thackeray (2003), co prawda sugerowali, że jeden z osobników z Kromdraai B (KB 5223 – niekompletne, dolne uzębienie) odróżnia się od *A. robustus* i reprezentuje wczesnego *Homo* (contra Kaszycka 2002 i Grine 2004, osobisty komunikat), ale taka wizja nie została powszechnie zaakceptowana przez żadnego z antropologów. Minimalna suma osobników (o numerach katalogowych TM i KB) wydobytych w latach 1938–1994 wynosi 13 (patrz Kaszycka 2002); czternastym jest znaleziony niedawno w zbiorach Transvaal Museum siekacz (KB 5389).

Swartkrans

Paleontologiczna eksploracja Swartkrans rozpoczęła się w 1948 roku wraz z odkryciem pierwszego hominida w tej jaskini (Broom 1949); w latach 1949–1951 kontynuowali ją Broom i Robinson. Od 1965 roku zaczęto prowadzić tam systematyczne prace wykopaliskowe, pod kierownictwem Boba Braina, których efekty opublikowano w monografii pod redakcją Braina w 1993 roku (Brain 2004). Początkowym celem badań w Swartkrans było potwierdzenie teorii Darta (opublikowanej na podstawie jego obserwacji ze stanowiska Makapansgat) o polujących, mięsożernych hominidach. Jednakże okazało się, że odkrycia z tej jaskini opowiadają zupełnie inną historię – wczesne hominidy nie były myśliwymi, ale zdobywcą (ulegając takim drapieżnikom, jak lamparty i hieny), aż do czasu gdy ich technologiczne zdobycze (narzędzia) pozwoliły na odwrócenie się tych ról (Brain 1981).

Stratygrafia jaskini Swartkrans wyróżnia pięć pokładów. Australopiteki występują w Member 1, 2 i 3. W ostatnim okresie (1979–1985) badań *in situ* jaskini (1) wydobyto około 100 skamieniałości czaszek i zębów hominidów i około 40 fragmentów szkieletu pozaczaszkowego; (2) udowodniono czasową koegzystencję australopiteków z *Homo erectus* w Swartkrans Member 1 i 2; a także (3) wydobyto narzędzia kamienne

(zaliczone do kultury oldowańskiej; Clark 1993) oraz kościane (Brain & Shipman 1993, Backwell & d'Errico 2004), a w Swartkrans Member 3 znaleziono ślady ognia (Brain & Sillen 1988) – spośród około 60 tys. fragmentów skamieniałych kości, 270 było nadpalonych. Swartkrans Member 1 jest datowane na około 1,8–1,6 mln lat (Vrba 1985a).

Z mojej próby hominidów ze stanowiska Swartkrans – o numerach katalogowych SK, SkW i SKx (patrz Tobias et al. 1977; Grine 1989, 1993; Kaszycka 2002; Schwartz & Tattersall 2005) – wyłączyłam następujące osobniki z Member 1: SK 80/847, SK 15, SK 45 i SK 27, ponieważ wykazują one związek z rodzajem *Homo* (np. Clarke 1977a, 1977b), być może *Homo erectus* (Clarke 1985a); uwzględniłam natomiast trzy osobniki (izolowane siekacze) uważane przez Grine'a za przedstawicieli *Homo*: SKx 610, SKx 2354/5 i SKx 21204 – metrycznie nie przekraczały bowiem zakresu zmienności *Australopithecus robustus*.

Drimolen

Drimolen jest jednym z najnowszych, bogatych w skamieniałości stanowisk wczesnych hominidów (odkryte w 1992 r. przez geologa Andre Keysera). Znajduje się ono około 7 km na północ od jaskiń doliny Sterkfontein, w powiecie Krugersdorp. W pierwszej połowie XX wieku z jaskińi wydobywano wapień. Z Drimolen do tej pory wydobyto kilkadziesiąt osobników zaliczonych do *Australopithecus robustus* i *Homo* sp. o numerach katalogowych DNH 1–82 (patrz Keyser et al. 2000), w tym jedną kompletną czaszkę (z żuchwą) i drugą kompletną żuchwę (patrz Schwartz & Tattersall 2005). Datowanie (na podstawie korelacji faunistycznych) wskazuje na wiek 2,0–1,5 mln lat (Keyser 2000).

Oba najbardziej kompletne osobniki: DNH 7 – czaszka (najprawdopodobniej osobnika żeńskiego *A. robustus*) i DNH 8 – żuchwa (przypuszczalnie męska), zostały wydobyte w październiku 1994 roku (Keyser 2000). Przez kolejne pięć lat skamieniałości znajdowały się pod opieką Rona Clarke'a, który je czyścił z brekcji i rekonstruował. Niestety, przez kilkanaście lat od odkrycia, Keyser – sam nie będąc antropologiem – nie udostępnił kości do badań. Ostatecznie zgodę na opisanie czaszki uzyskał amerykański antropolog – Charles Lockwood (absolwent University of the Witwatersrand), który wkrótce miał zostać kuratorem skamieniałości znajdujących się w zbiorach tegoż uniwersytetu. Rozpoczął on prace nad opisem i wstępnymi pomiarami osobnika DNH 7 na początku 2007 roku (patrz Lockwood et al. 2007), ale latem 2008 roku niestety zginął tragicznie, nie ukończywszy prac.

Według Keysera et al. (2000), hominidy z Drimolen cechuje podobieństwo zarówno do osobników z Kromdraai, jak i ze Swartkrans, co potwierdza jednocześnie tezę o jednym morfologicznie zróżnicowanym gatunku *Australopithecus robustus*.

Gondolin

Stanowisko Gondolin leży około 20 km na północny zachód od dobrze znanych stanowisk Sterkfontein, Swartkrans i Kromdraai i 35 km od Pretorii w prowincji North-West. Po raz pierwszy zwrócono na nie uwagę w 1977 roku (MacKenzie 1994); a w roku 1979 Elizabeth Vrba przeprowadziła tu prace wykopaliskowe (Watson 1993). Stanowisko ponownie zaczęto badać w listopadzie 1997 roku, koncentrując się na hałdach brekcji (określanych jako Gondolin Dump A lub GDA). Znalezione dwa dolne zęby trzonowe hominidów (Menter et al. 1999): GDA-1 – zaklasyfikowany do rodzaju *Homo* (Kuykendall & Conroy 1999) oraz GDA-2, który z powodu swoich rozmiarów (ząb przekracza zakres zmienności zębów trzonowych u masywnych australopiteków) został określony przez odkrywców jako *P. cf. robustus*. Według Kuykendalla & Conroya (1999), lewy dolny M2 osobnika GDA-2 morfologicznie przypomina zęby południowoafrykańskich przedstawicieli australopiteków, ale metrycznie zbliżony jest do zębów *Australopithecus boisei* ze wschodniej Afryki.

Cooke (cytowany przez Watsona 1993) na podstawie badań faunistycznych sugerował przybliżone datowanie stanowiska Gondolin na czas między 1,5–1,9 mln lat temu. Thackeray et al. (2002) przytaczali wiek około 1,8 mln lat, co potwierdza też analiza magnetostratygraficzna (Herries et al. 2006) – czas trwania krótkiego podokresu normalnej polaryzacji (Olduvai), w obrębie odwróconego okresu Matuyama, który datuje się na 1,95–1,78 mln lat temu.

Coopers

Stanowisko Coopers leży około 45 km na północny zachód od Johannesburga, pomiędzy Sterkfontein i Kromdraai. Jego wiek szacowany jest na 2,0–1,5 mln lat, analogicznie jak wiek Kromdraai B (Delson 1988, Vrba 1983), Swartkrans Member 1 (Vrba 1982, Delson 1988) i Drimolen (Keyser et al. 2000). Trzy różne skamieniałe depozyty zidentyfikowane w Coopers oznaczono literami A, B i D.

W 1938 roku w brekcji jaskini Coopers (nazwanej od nazwiska ówczesnego właściciela), Shaw (1939, 1940) znalazł górny ząb trzonowy (M3) hominida. Broom & Schepers (1946) oraz Robinson (1956) uznali, że ponieważ przypomina on zęby ze Sterkfontein, może należeć do gatunku *Australopithecus africanus*. Ząb ten, przechowywany na University of the Witwatersrand w Johannesburgu, niestety zaginął. Później – w 1954 roku – wykopaliska w Coopers prowadził Brain (1958). Materiał wydobyty z depozytów A i B podczas tych i wcześniejszych wykopalisk (Shaw, lata 40. XX wieku) przechowywany był w Transvaal Museum w Pretorii. Właśnie tam, w 1989 roku, Martin Pickford podczas oględzin materiału zwierzęcego zidentyfikował górny przyśrodkowy siekacz (I1) hominida

(COA 1). Berger, Pickford i Thackeray (1995) wykluczyli jego związek z *A. robustus* i uznali, że należy on albo do *A. africanus* albo do wczesnego *Homo*.

W 1998 roku, podczas oględzin zbiorów z Coopers Cave przechowywanych w Transvaal Museum, Christine Steininger znalazła kolejny błędnie zidentyfikowany fragment – szkielet górnotwarzowy hominida (COB 101) (Steininger & Berger 2000). Fragment ten został opisany przez Steininger (2003), a prowadzone od tamtego czasu prace wykopaliskowe w Coopers zaowocowały znalezieniem dodatkowych dwóch zębów hominidów.

2.2. Materiał porównawczy

Materiałem porównawczym niezbędnym dla oszacowania podobieństw czy różnic wzorców i wielkości dymorfizmu płciowego oraz wnioskowania między innymi na temat zachowań społecznych kopalnych hominidów, były czaszki (o znanej płci) i zęby najbliższe z nimi spokrewnionych współczesnych afrykańskich małp człekokształtnych (szympansa i goryla) gatunków o dobrze poznanym behawiorze i ekologii. Z dwóch wybranych do badania form, szympans zasadniczo jest uważany za gatunek umiarkowanie dymorficzny płciowo, zarówno pod względem masy ciała, jak i cech szkieletu. W przeciwieństwie do szympansa, goryl jest znany jako gatunek o największym obserwowanym poziomie dymorfizmu wśród żyjących małp człekokształtnych (Wolpoff 1976a, 1976b; Clutton-Brock 1985; Dean & Benyon 1991; Kelley 1995; Daeglin 1996; Plavcan 2001, 2002) (patrz **ryc. 7 i 8**).

Badane szkielety małp pochodziły z kolekcji Percy H.G. Powell-Cottona znajdującej się w Powell-Cotton Museum w Birchington, hrabstwo Kent, Anglia (Harman 2005). Muzeum to mieści różnego rodzaju kolekcje – zwierzęce, botaniczne i etnograficzne, zebrane przez majora Powell-Cottona – podróżnika i myśliwego, w czasie jego wielokrotnych ekspedycji do Afryki (oraz Indii) w latach 1887–1939.

Afrykańskie małpy człekokształtne z kolekcji Powell-Cottona, należące do sympatrycznych gatunków *Pan troglodytes* (szympans) i *Gorilla gorilla* (goryl), zostały zastrzelone w ich naturalnym środowisku na terenie ówczesnego Konga Francuskiego (rok 1927) i Kamerunu (lata 1929–1936), albo przez samego Powell-Cottona (patrz **ryc. 9**), albo innych myśliwych (bądź tubylców) i później kupione przez niego do kolekcji; cztery osobniki allopatrycznego podgatunku szympansa *P.t. schweinfurthii* pochodzą z ówczesnego Konga (i były zastrzelone w latach 1905–1906). Istnieją dane dotyczące lokalizacji, w tym długości i szerokości geograficznej, daty zastrzelenia i płci (oznaczonej na podstawie pierwszorzędowych cech

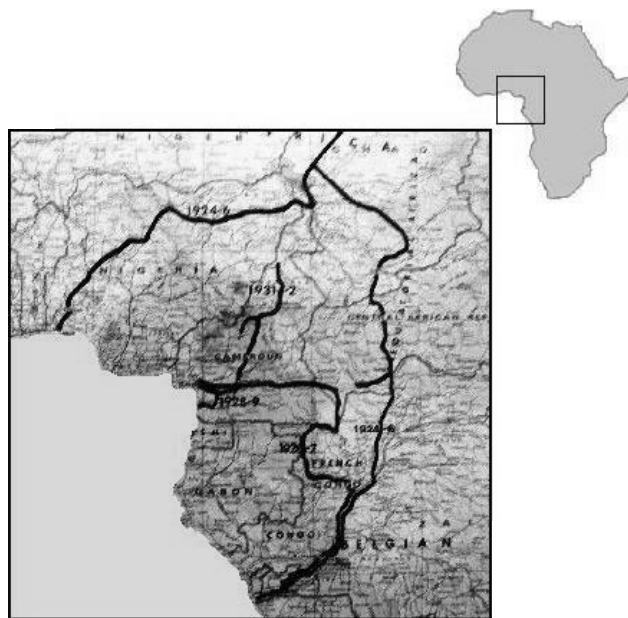


Ryc. 7. Dymorfizm płciowy czaszek goryli – po lewej samiec, po prawej samica (fot. K.A. Kaszycka)



Ryc. 8. Dymorfizm płciowy czaszek szympanśów – po lewej samiec, po prawej samica (fot. K.A. Kaszycka)

płciowych) dla wszystkich osobników. Poza tym w stosunku do niektórych osobników z kolekcji, sporządzono notatki – w terenie – dotyczące masy ciała i wybranych pomiarów ciała (Harman 2005). Oprócz czaszek i szkieletów, w kolekcji są również zachowane wypreparowane skóry niektórych osobników.



Ryc. 9. Ekspedycje Powell-Cottona na teren centralnej Afryki. (Dzięki uprzejmości Powell-Cotton Museum, Birchington, Kent, Anglia)

Czaszki pomierzono osobnikom dorosłym (tj. takim, które miały wyróżnione trzecie zęby trzonowe); zęby (ale tylko stałe) mierzono również osobnikom młodocianym (kiedy były one całkowicie niestarte), pomijano natomiast silnie starte zęby osobników starych. Na materiał szympansa składają się w sumie 82 osobniki: 78 – szympansa zwyczajnego i 4 osobniki podgatunku *Pan t. schweinfurthii* (wg Shea et al. 1993, podgatunki *Pan troglodytes* są bardzo podobne, jeśli chodzi o kształt czaszki), z czego pomiary czaszek dotyczyły 56 osobników, a zębów – 55 osobników. Materiał goryli to w sumie 95 osobników, spośród których pomierzono czaszki 62 osobników, a zęby 66 osobników (patrz **tab. 1** i Aneks).

Tabela 1. Materiał porównawczy (szympansy i goryle) – całkowita liczba zmierzonych osobników (N) oraz maksymalna liczba samców (M) i samic (F) w pojedynczych pomiarach zębów i czaszek

Gatunek	N	Zęby		Czaszka	
		M	F	M	F
<i>Pan troglodytes</i>	82	26	29	25	31
<i>Gorilla g. gorilla</i>	95	32	34	30	30

2.3. Zestaw pomiarów

Pomiary zębów

Zęby, jako najtrwalszy element szkieletu, najlepiej zachowują się w materiale kopalnym. Nie dziwi zatem, że zęby australopiteków (podobnie jak skamieniałości wszystkich innych ssaków) licznie przewyższają wszystkie inne szczątki razem wzięte. Poza tym, w przeciwieństwie do innych części szkieletu, zęby raz uformowane nie zmieniają już swojej morfologii (z wyjątkiem choroby lub starcia). Mają one więc duże znaczenie diagnostyczne.

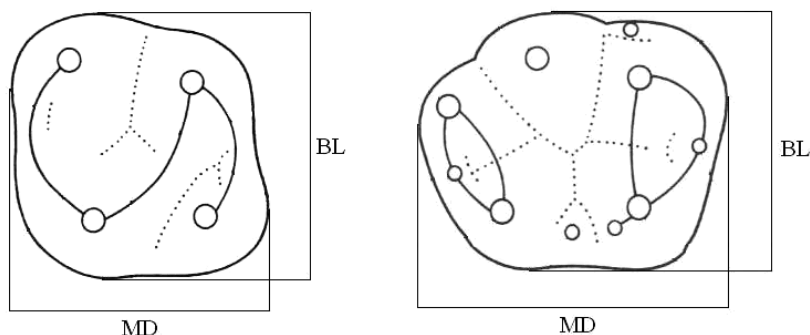
Cechy zębów, które wykorzystano w tej pracy, to pomiary standardowe: mezjo-dystalna długość, wargowo-językowa lub policzkowo-językowa szerokość i – w przypadku kłów – wysokość korony. Mierzyłam wszystkie górne i dolne zęby, uzyskując w sumie 34 pomiary. Definicje standardowych pomiarów zębów są następujące (patrz **ryc. 10** i np. Wood 1991a):

(1) długość mezjo-dystalna [MD]: maksymalna odległość pomiędzy mezjalnym (bliższym) a dystalnym (dalszym) brzegiem korony, mierzona równoległe do podłużnej osi zęba;

(2) szerokość wargowo-językowa [LL] lub policzkowo-językowa [BL]: maksymalna odległość pomiędzy wargowym (bądź policzkowym) a językowym brzegiem korony, mierzona prostopadłe do linii MD pomiaru;

(3) wysokość (w przypadku kła): odległość od wierzchołka korony do linii szkliwa wzdłuż linii pośrodkowej strony językowej zęba.

Wszystkie zęby zostały zmierzone przez autorkę tej monografii, z wyjątkiem zębów australopiteków ze stanowiska Drimolen – w tym wypadku wykorzystano jedyne dostępne dane znajdujące się w dwóch publikowanych pracach Keysera (Keyser 2000, Keyser et al. 2000). Są to zęby pomierzone przez Moggi-Cecchiego i przez niego skorygowane (Moggi-Cecchi



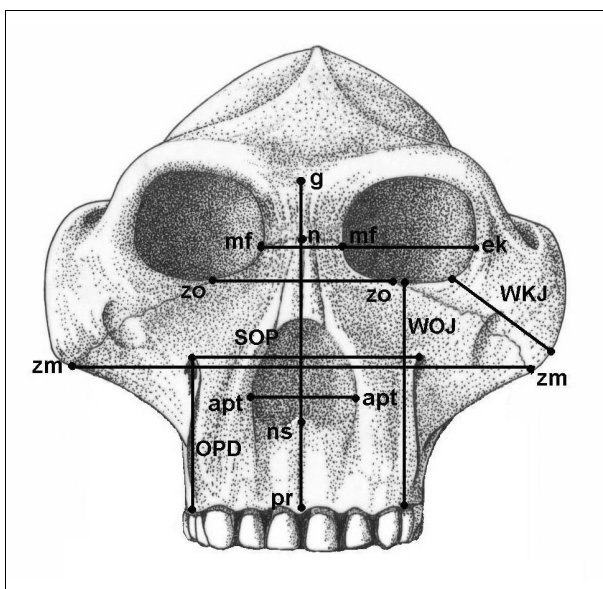
Ryc. 10. Schemat powierzchni zgryzowej górnego (po lewej) i dolnego (po prawej) zęba trzonowego – pomiary długości [MD] i szerokości [BL]

2007, osobista informacja). U współczesnych gatunków małp zęby mierzone tylko po jednej stronie ciała – wszędzie tam, gdzie były lepiej zachowane bądź był do nich lepszy dostęp. U kopalnych gatunków hominidów zęby mierzone po obu stronach ciała, a jeśli zachowały się oba, do obliczeń przyjmowano średnią z pomiarów zębów – lewego i prawego. Należy też zaznaczyć, że identyfikacja zębów o numerach katalogowych StW ze Sterkfontein, w kilku wypadkach nie była zgodna z katalogiem opublikowanym przez J. Moggi-Cecchi et al. (2006).

Pomiary czaszki

Na zestaw liniowych pomiarów czaszek składały się pomiary standardowe (Martin & Saller 1957, Knussmann 1988) i niestandardowe (np. Wood 1991a, Lockwood 1999). Pomiary te miały nie tylko pokryć jak największą część zmienności morfologicznej czaszki, ale także pozwolić na porównywanie bardzo niekiedy fragmentarycznego materiału kopalnego. W związku z tym niektóre pomiary siłą rzeczy są skorelowane (np. *n-pr* i *g-pr*).

Ze 143 oryginalnie zmierzonych przeze mnie cech czaszek (z czterech kompleksów anatomicznych: twarz, podniebienie, żuchwa i mózgowiec) ostatecznie wybrałam 43 (patrz **tab. 2** i **ryc. 11**), tak aby liczebność co najmniej jednego kopalnego gatunku hominida (*A. africanus* lub *A. robustus*) była większa niż pięć osobników. Z ostatecznych obliczeń usunięto też niektóre pomiary, które mogły budzić wątpliwości, mimo że liczebności prób przewyższały pięć. Były to: (1) pomiary długości i szerokości zębodołu



Ryc. 11. Niektóre pomiary twarzy wykonane na czaszkach australopiteków i małp. Oznaczenia skrótów pomiarów jak w tabeli 2

Tabela 2. Lista 43 pomiarów czaszki wykorzystanych w analizach (z podziałem na cztery kompleksy anatomiczne)

NR	SYMBOL	MARTIN	POMIAR I JEGO DEFINICJA
			TWARZ / FACE
F01	n-pr	M48	wysokość twarzy górna [<i>nasion–prosthion</i>]
F02	g-pr		wysokość [<i>glabella–prosthion</i>] – dodatkowy pomiar wysokości gómotwarzowej
F03	n-nis	M55	wysokość nosa [<i>nasion–nasospinale</i>]
F04	ns-pr	M48(1)	wysokość podnosowa (wysokość alweolarna szczęki) [<i>nasospinale–prosthion</i>]
F05	WOZ	M48(3)	wysokość oczodołowo-zębodołowa – najmniejsza odległość między dolnym brzegiem oczodołu a brzegiem zębodołu
F06	WOJ		wysokość oczodołowo-jugalna – najmniejsza odległość między dolnym brzegiem oczodołu a brzegiem zębodołu szczęki pomiędzy zębami C/P3
F07	OPG		wysokość otworu podoczodołowego (górnego) – najmniejsza odległość między górnym brzegiem otworu podoczodołowego a dolnym brzegiem oczodołu
F08	OPD		wysokość otworu podoczodołowego (dół) – najmniejsza odległość między górnym brzegiem otworu podoczodołowego a brzegiem zębodołu szczęki
F09	WKJ		wysokość kości jarzmowej (<i>malar depth</i>) – najmniejsza odległość między dolnym brzegiem oczodołu a dolnym brzegiem łuku jarzmowego
F10	mf-ek	M51	szerokość oczodołu [<i>maxillofrontale–ektokonchion</i>]
F11	mf-mf	M50	szerokość międzyoczna wewnętrzna przednia [<i>maxillofrontale–maxillofrontale</i>]
F12	zm-zm	M46	szerokość twarzy środkowa [<i>zygomaxillare–zygomaxillare</i>]
F13	zo-zo		najmniejsza szerokość szczęk [<i>zygoorbitale–zygoorbitale</i>]
F14	SOP		szerokość między otworami podoczodołowymi – najmniejsza odległość między przysiódkowymi brzegami tych otworów
F15	apt-apt	M54	szerokość otworu nosowego [<i>apertion–apertion</i>] – pomiar między najbardziej bocznie położonymi krawędziami otworu gruszkowatego
F16	GST		górno-dolna grubość wału nadoczodołowego (<i>supraorbital torus</i>)
			PODNIĘBIENIE / PALATE
P01	ol-sr	M62(1)	długość wyrostka podniebiennego szczęki [<i>orale–staurion</i>]
P02	ekm-ekm	M61	szerokość łuku zębodołowego [<i>ektomolare–ektomolare</i>] – pomiar w środkowym punkcie drugiego trzonowca (M2)
P03	enm-enm	M63	szerokość podniebienia [<i>endomolare–endomolare</i>] – pomiar w środkowym punkcie M2
P04	IC-sr		długość tylnego odcinka szczęki między tylną krawędzią kanału przysiecznego (<i>incisive canal</i>) a punktem <i>staurion</i>

P05	min ICD	M63(2)	przednia szerokość podniebienia – najmniejsza odległość między kłami (<i>minimal intercanine distance</i>) przednia szerokość łuku zębodołowego (<i>maximal intercanine distance</i>); pomiar zmodyfikowany; różni się od pomiaru według Martina & Sallera (1957) i Lockwooda (1999), bo mierzy szerokość łuku nie między C/P3 a w środkowym punkcie zębodołu kła (w miejscu <i>anterior pillar</i> – Rak, 1983)
P06	max ICD	M61(2)	
P07	min P4		najmniejsza szerokość łuku zębodołowego na poziomie P4 (<i>minimal interalveolar P4 distance</i>)
P08	max P4		maksymalna szerokość łuku zębodołowego na poziomie P4 (<i>maximal interalveolar P4 distance</i>)
P09	P3-M2		pozakłowa długość łuku zębodołowego – długość alweolarna odcinka między zębami C/P3–M2/M3 (mierzona po stronie wewnętrznej, a nie zewnętrznej, jak u Lockwooda 1999)
P10	M1-M3		długość alweolarna odcinka M1–M3 (w punkcie <i>interalveolarion</i>)
P11	C-M3		długość łuku zębodołowego na odcinku C–M3 (przednia krawędź kła – tylna krawędź M3)
ŻUCHWA / MANDIBLE			
M01	WT/P4		wysokość trzonu na poziomie P4 (w jego punkcie przyśrodkowym)
M02	WT/M1		wysokość trzonu na poziomie M1
M03	WT/M2	M69(2)	wysokość trzonu na poziomie M2
M04	WT/M3		wysokość trzonu na poziomie M3
M05	OBG		wysokość otworu bródkowego (w środkowym jego punkcie) do górnego brzegu łuku zębodołowego
M06	GT/P4		grubość trzonu na poziomie P4
M07	GT/M1		grubość trzonu na poziomie M1
M08	GT/M2		grubość trzonu na poziomie M2
M09	GT/PL		grubość trzonu na poziomie <i>prominentia lateralis</i>
M10	P3-M2		pozakłowa długość alweolarna żuchwy – długość odcinka C/P3–M2/M3
M11	M1-M3		długość odcinka M1–M3 (w punkcie <i>interalveolarion</i>)
MÓZGOCZASZKA / CRANIUM			
C01	ba-o	M7	długość otworu wielkiego [<i>basion–opisthion</i>]
C02	fol-foł	M16	szerokość otworu wielkiego [<i>foraminolaterale–foraminolaterale</i>] – odległość między bocznymi krawędziami otworu w najdalszej ich wzajemnej odległości
C03	DKP		długość kłykci potylicznych
C04	SKP		szerokość kłykci potylicznych
C05	WAM		wysokość otworu słuchowego (<i>acoustic meatus</i>) w wymiarze górnio-dolnym

Pomiary standardowe (Martin & Saller 1957, Knussmann 1988) i niestandardowe (np. Wood 1991a, Lockwood 1999).
Pomiary zaznaczone pogrubioną czcionką użyte w pracy Lockwooda et al. (2007) oraz tutaj w analizie skupień (patrz rozdz. 6).

kła w szczęcie i żuchwie (co mniej więcej odpowiada długości i szerokości samego kła); (2) pomiary niektórych odcinków zębów w szczęcie i żuchwie (I1–I2, P3–P4, M1–M2, M1–M3 – ze względu na ich wysoką korelację z pomiarami pojedynczych zębów); (3) a także takie pomiary czaszki, których zmienność wyrażona współczynnikiem zmienności (CV) była szczególnie duża (np. zbliżenie linii skroniowych na kościach ciemieniowych).

Wszystkie czaszki pomierzone były przez autorkę tej pracy, z wyjątkiem jednej – ze stanowiska Drimolen (DNH 7), co do której wykorzystano jedyne dostępne dane znajdujące się w literaturze (Lockwood et al. 2007). U małp, cechy (w wypadku pomiarów parzystych) mierzone były po jednej stronie czaszki (zazwyczaj lewej, chyba że prawa była lepiej zachowana), u australopiteków – po tej, która była zachowana.

Kopalne hominidy mierzono w okularach powiększających firmy Carl Zeiss w celu dokładniejszego zlokalizowania punktów antropometrycznych. Pomiary były zbierane przy użyciu cyfrowych, elektronicznych cyrkli suwakowych odczytujących wartości z dokładnością do 0,01 mm: cyrkla igłowego (do pomiarów zębów) firmy Paleo-Tech Hillson-Fitz-Gerald (Hillson et al. 2005) oraz cyrkla suwakowego 8” firmy Mitutoyo. W wypadku niektórych pomiarów czaszki, które ostatecznie pominięto ze względu na małą liczebność, używano też cyrkla kabłąkowego. Dane rejestrowano automatycznie (w notebooku firmy Twinhead) poprzez złącze USB, w arkuszach kalkulacyjnych programu Microsoft Office Excel.

Fotografie wykorzystane w tej monografii wykonano za pomocą cyfrowego aparatu fotograficznego Panasonic Lumix DMC-FZ30, a fotografie makro – przy użyciu dodatkowej soczewki Soligor 55 mm +3.

3 Metody

3.1. Wybór wskaźnika dymorfizmu

Dymorfizm płciowy oznacza morfologiczne zróżnicowanie wewnątrz gatunku osobników należących do różnych płci. W obrębie szkieletu naczelnych oznacza to różnice wielkości pomiarów samców i samic, przy czym z reguły płcią większą są samce. Jeśli dymorfizm badany jest międzygatunkowo, nie bez znaczenia jest wybór metody jego pomiaru. Różnice płciowe można wyrazić – najogólniej – różnicą między miarami położenia (średnimi) lub ich ilorazem.

Przydatność wielu wskaźników dymorfizmu płciowego, wynikającą z matematycznych właściwości, zbadał Smith (1999). W swej analizie Smith uwzględnił następujące miary dymorfizmu wykorzystywane w literaturze zoologicznej i antropologicznej (M oznaczać będzie średnią wartość cechy u osobników męskich, a F – u żeńskich). Są to:

(1) najprostszy, intuicyjny wskaźnik będący ilorazem pomiarów męskich przez żeńskie (M/F);

(2) wskaźnik $(M-F)/M = 1 - (F/M)$ – używany w literaturze antropologicznej i prymatologicznej (np. Tobias 1975, Jablonski & Ruliang 1995);

(3) wskaźnik $(M-F)/[(M+F)/2]$ (Storer 1966 – używany w literaturze ornitologicznej);

(4) „dwustopniowy” wskaźnik (Lovich & Gibbons 1992) zdefiniowany jako iloraz pomiaru większej płci przez mniejszą płć, przy czym jeśli $M \geq F$, dymorfizm oblicza się z formuły (1) – tj. M/F , jeśli $F > M$, dymorfizm = $2 - F/M$;

(5) wskaźnik logarytmiczny: $\ln(M/F) = \ln M - \ln F$.

Jak jednak podkreśla Smith (1999), w wypadku wskaźników (2) i (3) – używanych w antropologii i ornitologii – oprócz tego, że jeden z autorów wyżej wymienionych wskaźników sam był antropologiem (Tobias 1975), a drugi ornitologiem (Storer 1966), żadnego specjalnego uzasadnienia dla użycia tych wskaźników w odniesieniu do materiałów nie

podano, a późniejsze zastosowania wynikały jedynie z faktu, że ktoś je wcześniej stosował.

Wielkość dymorfizmu płciowego w odniesieniu do współczesnych małp człekokształtnych była w tej pracy oszacowana bezpośrednio – jako wskaźniki odnoszące średnie wartości pomiarów osobników męskich do średnich wartości pomiarów osobników żeńskich – wskaźnik 1 (M/F). W świetle pracy Smitha (1999) należy on do najlepszych wskaźników obliczania dymorfizmu – razem ze wskaźnikami (4) i (5) – a jest, dodatkowo, najprostszy w obliczaniu.

3.2. Ocena dymorfizmu na materiale kopalnym. Charakterystyka metod

Metodyka określania wielkości dymorfizmu płciowego różna jest dla materiałów współczesnych i kopalnych, ponieważ płęć osobników we współczesnych próbach jest znana, a ponadto osobniki te są daleko bardziej kompletne. W wypadku materiału kopalnego, metoda porównawcza (odniesienia do siebie) średnich zasadniczo nie ma zastosowania, gdyż płęć okazy kopalnego prawie nigdy nie może być określona w sposób pewny, a fragmentaryczność znalezisk ogranicza możliwości porównywania elementów anatomicznych. Oszacowanie dymorfizmu płciowego gatunków kopalnych jest zatem rzeczą trudną. Wymaga to albo wcześniejszego oszacowania płci poszczególnych osobników, co obarczone jest znacznym ryzykiem błędu, albo wnioskowania na podstawie rozkładów zmienności poszczególnych cech.

W ocenie płci poszczególnych osobników wczesnych hominidów stosuje się między innymi następujące kryteria (Kaszycka 1985): wielkość i masywność czaszek, wielkość przyczepów mięśni, występowanie lub brak grzebieni strzałkowych, pojemność czaszki, wielkość kłów (szczególnie wysokość i labio-lingwalna szerokość korony) czy wielkość zuchwy (szczególnie wysokość i szerokość trzonu oraz wysokość i grubość spojenia).

Problem oszacowania zakresu dymorfizmu płciowego w próbach kości pochodzących od niezidentyfikowanych co do płci osobników kopalnych można rozwiązać na kilka sposobów (np. Plavcan 1994). Opracowano szereg metod statystycznych szacowania dymorfizmu na podstawie parametrów rozkładów pomiarów z próby. Najważniejsze z nich, wymienione są poniżej.

(1) Mean Method (metoda średniej) lub

(2) Median Method (metoda mediany) – np. Godfrey et al. (1993);

(3) CV Method (metoda współczynnika zmienności) – np. Pilbeam & Zwell (1972), Fleagle et al. (1980), Kay (1982), Leutenegger & Shell (1987), Kimbel & White (1988), Cope (1993), Plavcan (1994);

(4) Finite Mixture Analysis (FMA) – Godfrey et al. (1993);

(5) Method-of-Moments (MoM) (metoda momentów) – Josepson et al. (1996);

(6) Assigned Resampling Method (ARM) – Lee (2001);

(7) Binomial Dimorphism Index (BDI) (wskaźnik dymorfizmu dwumianowy) – Reno et al. (2003)

i inne, na przykład wnioskowanie z bimodalności rozkładów (Wolpoff 1975b, 1976a, 1976b) czy metoda rozstępu między wartościami minimalnymi i maksymalnymi (MMR; np. Richmond & Jungers 1995, Lockwood et al. 1996, Arsuaga et al. 1997, Lockwood 1999).

Wielkość dymorfizmu płciowego australopiteków w przedstawianej pracy została oceniona wszystkimi siedmioma wymienionymi wyżej metodami, w tym opracowanymi specjalnie w celu badań na ograniczonych liczebnie zbiorach. Ocena wielkości i wzorców dymorfizmu płciowego została przeprowadzona na podstawie cech morfologii czaszek, żuchw i zębów.

Metoda średniej i metoda mediany

Podział próby na dwie podgrupy za pomocą średniej (dotyczy to również mediany) jest najprostszą techniką szacowania dymorfizmu. Próba złożona z osobników obu płci jest dzielona na dwie części (osobniki z wartościami powyżej średniej uznaje się za samce, poniżej średniej – za samice). Stosunek wartości średnich utworzonych w ten sposób podgrup jest oszacowaniem dymorfizmu płciowego.

Metoda średniej (lub mediany) zakłada, że rozkłady osobników męskich i żeńskich nie zachodzą na siebie (całkowita bimodalność rozkładów) – sytuację jednak rzadko występującą u naczelnych, z wyjątkiem takiej, kiedy dymorfizm płciowy jest bardzo duży. Uzyskane tą metodą średnie podzbiorów („samców” i „samic”) stwarzają wrażenie istnienia dymorfizmu płciowego nawet wówczas, gdy faktycznie go brak (Plavcan & van Schaik 1997). Mimo wszystko jednak, metodę średniej uważa się za dającą całkiem dobre przybliżenie rzeczywistego dymorfizmu (Godfrey et al. 1993, Plavcan 1994, Rehg & Leigh 1999, Kościński & Pietraszewski 2004), pod warunkiem, że dymorfizm nie jest zbyt mały, a zmienność zbyt wysoka (wewnątrzpłciowy $CV = 14$).

Metoda mediany, poza założeniem, że każdy pomiar osobnika męskiego jest większy niż żeńskiego (jak w wypadku metody średniej), zakłada również taką samą liczbę samców i samic w badanym zbiorze.

Metoda współczynnika zmienności (CV)

Badając współczesne gatunki naczelnych, zauważono (np. Fleagle et al. 1980, Kay 1982, Leutenegger & Shell 1987), że współczynniki zmienności w populacji są wysoko skorelowane z dymorfizmem płciowym (mierzo-
nym jako wskaźnik M/F). Metoda CV oparta jest na spostrzeżeniu, że im większa jest różnica między średnimi dla płci (średnie dwóch podzielo-
nych na płcie podgrup coraz bardziej się rozsuwają), tym większa zmien-
ność populacji, to znaczy większa wariancja (i odchylenie standardowe)
w połączonej próbie. Wskaźnik dymorfizmu zależy więc od współczynni-
ka zmienności ($CV = SD/\text{średnia} \times 100$), ale także od współczynników
zmienności w obrębie każdej płci. Jeśli można oszacować wewnątrz-
płciowy współczynnik zmienności u jakiegoś blisko spokrewnionego
gatunku o znanym dymorfizmie płciowym, to możliwe staje się oszaco-
wanie dymorfizmu próby kopalnej.

Uwagi krytyczne do tej metody przedstawili między innymi Martin & Andrews (1984) oraz Vitzthum (1990), zauważając, że gdy pomiary dotyczą zębów, współczynniki zmienności dla połączonych prób u wielu naczelnych nie są wcale większe niż współczynniki zmienności dla jednej płci. Przyjmowanie zaś założenia o znanym wewnątrzpłciowym CV powoduje, że metoda ta może być obciążona trudnym do oszacowania błędem. Niemniej Plavcan & van Schaik (1997) są zdania, że metoda CV jest użyteczna, szczególnie dla szacowania dymorfizmu płciowego zębów, gdyż wewnątrzpłciowa zmienność zębów jest z reguły niewielka (Gingerich & Schoeninger 1979, Cope 1993, Plavcan 1993).

Plavcan (1994) szacuje średni wewnątrzpłciowy CV zębów pozakłowych naczelnych na 5,5%, a jego równanie do wyliczania wskaźnika dymorfizmu płciowego (WDP) metodą CV wygląda następująco:

$$WDP_{(CV\ 5,5)} = \text{Exp}(0,0214 \times CV - 0,047)$$

W badanych w tej pracy próbach złożonych z afrykańskich małp człekokształtnych, wewnątrzpłciowy CV zębów pozakłowych wynosił średnio około 7%, a równanie do wyliczania dymorfizmu (Kościński 2007, niepublikowane) wyglądało następująco:

$$WDP_{(CV\ 7)} = \text{Exp}(0,0240 \times CV - 0,116)$$

Wewnątrzpłciowy CV cech czaszek małp człekokształtnych wynosił natomiast średnio około 10% i wówczas dymorfizm liczono według równania (Kościński & Pietraszewski 2004):

$$WDP_{(CV\ 10)} = \text{Exp}(0,0259 \times CV - 0,193)$$

Finite Mixture Analysis (FMA)

Metoda Finite Mixture Analysis (Godfrey et al. 1993) jest jedyną metodą, która została stworzona nie do szacowania „faktycznego” dymorfizmu płciowego, ale jego górnej granicy – to jest maksymalnego dymorfizmu, który nie zmienia rozkładu cechy z jednomodalnego w dwumodalny. Jak szacują Godfrey et al. (1993), w dużych próbach (powyżej 100 osobników) nawet 28% dymorfizm może w rozkładzie nie ujawnić się w postaci dwumodalnej. Metoda FMA, z powodu swojego założenia, ma zatem dla celów obecnej pracy wyłącznie znaczenie porównawcze.

Method-of-Moments (MoM) – metoda momentów

W statystyce momentem nazywa się sumę wartości, jakie przybiera zmienna podzielona przez liczebność. Metoda momentów przedstawiona przez Josepsona et al. (1996) oparta jest na tak zwanym czwartym momencie wokół średniej (pierwsze trzy to: (1) suma odchyleń od średniej, (2) suma kwadratów tych odchyleń i (3) suma sześciątów odchyleń od średniej) rozkładu połączonych płci, by oszacować dwie średnie (samców i samic) i wspólne odchylenie standardowe dwóch rozkładów. Metoda MoM wykorzystuje fakt, że im większa różnica między średnimi dla obu płci, tym mniejszy czwarty moment rozkładu ($m_4 = \sum x_i^4 / n$).

Metoda momentów zakłada normalność rozkładów i równe odchylenie standardowe dla płci. Według jej autorów, daje ona dobre wyniki, gdy rozkłady cech samców i samic zachodzą na siebie minimalnie, choć też całkiem dobrze działa, gdy zachodzenie rozkładów jest spore (wskaźnik dymorfizmu $> 1,3$). Według Kościńskiego & Pietraszewskiego (2004), metoda momentów jest najlepsza, gdy próba jest duża liczebnie (ok. 50 osobników), a wewnątrzpłciowy CV jest niewielkie (ok. 5%).

Assigned Resampling Method (ARM)

Stosunkowo niedawno Lee (1999) zaproponowała nową metodę – Assigned Resampling Method, czyli metodę powtarzanych losowań par wartości zmiennej. Ocenia ona rozmiary dymorfizmu płciowego w próbie o nieoznaczonej płci poprzez utworzenie rozkładu nowej zmiennej, jaką jest iloraz większego z wylosowanych pomiarów przez mniejszy. Jeśli oba wylosowane pomiary są mniejsze niż $(\bar{x} - 0,5 \times SD)$ lub oba większe niż $(\bar{x} + 0,5 \times SD)$, wyniku losowania się nie uwzględnia. Pary pomiarów są wielokrotnie losowane (ze zwrotem) z próby o wspólnym dla obu zmieszanych płci rozkładzie; średnia rozkładu proporcji w parach (nowej zmiennej) jest w metodzie ARM oszacowaniem dymorfizmu płciowego.

Metoda ARM Lee (1999, 2001, 2005) jest jedyną metodą, która nie zakłada ani typu rozkładu, ani określonej proporcji płci w próbie, ani wreszcie zmienności wewnątrzpłciowej badanych cech. Metody ARM nie wykorzystywano dotąd w odniesieniu do prób złożonych z materiałów kopalnych, zatem jej zastosowanie było nową propozycją metodyczną.

Binomial Dimorphism Index (BDI) – wskaźnik dymorfizmu dwumianowy

Metoda Binomial Dimorphism Index (Reno et al. 2003) znana była poprzednio pod nazwą Technique Dimorphism (Lovejoy et al. 1989). Jej założenia są następujące: (1) obie płcie są obecne w próbie, (2) każdy osobnik ma jednakowe prawdopodobieństwo bycia samcem i samicą, ale (3) kiedy dwa osobniki są różnej płci, ten większy jest samcem.

By zastosować algorytm metody BDI, osobniki najpierw zostają uszeregowane według wielkości. Jest $n - 1$ kombinacji w proporcjach płci (od 1 samica/wszystkie pozostałe samce do 1 samiec/wszystkie pozostałe samice) i $n - 1$ wskaźników, z których dymorfizm płciowy może być oszacowany (M/F). Wartość dymorfizmu wyliczona metodą BDI jest średnią ważoną z tych $n - 1$ oszacowań, przy czym waga dla każdego oszacowania jest prawdopodobieństwem obliczonym z rozkładu dwumianowego.

Według Reno et al. (2003), za pomocą metody BDI, podobnie jak metody CV, uzyskuje się wiarygodne wyniki, natomiast trzecia z porównywanych przez wspomnianych autorów metod – MMR (rozstępu między wartościami minimalnymi i maksymalnymi) znacznie przeszacowuje poziom dymorfizmu.

3.3. Trafność wyboru metody szacowania dymorfizmu. „Dobroć metody”

Jednym z podstawowych celów tej pracy jest oszacowanie wielkości dymorfizmu płciowego dwóch gatunków plio-plejstocenских australopiteków, reprezentowanych fragmentami szkieletu osobników o nieznaney płci. Niektórym jedynie kopalnym osobnikom przypisuje się płeć męską lub żeńską, zazwyczaj na podstawie subiektywnych ocen poszczególnych badaczy (np. osobnika ze Sterkfontein STS 5 większość antropologów uważa za przedstawiciela płci żeńskiej, Thackeray et al. [2002] natomiast – przypisuje mu płeć męską).

Punktem wyjścia realizacji tego zamiaru było zbadanie wielkości dymorfizmu płciowego zębów i czaszek dwóch współcześnie żyjących gatunków naczelných (genetycznie blisko spokrewnionych z australopi-

tekami) – stosunkowo nisko dymorficznych szympanśów oraz wysoko dymorficznych goryli. Na wybranych zestawach pomiarów samców i samic małą wyliczono rzeczywiste wskaźniki dymorfizmu (M/F), a następnie, na próbie wszystkich osobników, dla tych samych pomiarów oszacowano dymorfizm wymienionymi poprzednio metodami: metodzie „średniej”, „mediany”, FMA, MoM, ARM, metodzie CV i BDI.

Oszacowane w ten sposób wartości wskaźników dymorfizmu płciowego poszczególnych cech porównano ze wskaźnikiem rzeczywistym obliczonym ze średnich wartości dla płci. Miara dobroci oszacowania dymorfizmu określoną metodą, była różnica między wskaźnikiem rzeczywistym danej cechy i wskaźnikiem oszacowanym, uśredniona następnie ze wszystkich uwzględnionych (bądź niektórych wybranych) cech.

$$D_{ij} = WDP_j - wdp_{ij}$$

D_{ij} – różnica między wskaźnikiem dymorfizmu j -tej cechy i oszacowania dymorfizmu tej cechy uzyskanego i -tą metodą.

WDP_j – wskaźnik dymorfizmu „rzeczywisty” dla danej cechy (j)

wdp_{ij} – wskaźnik dymorfizmu oszacowany daną metodą (i) dla danej cechy (j)

Dobroć danej metody oceniano na podstawie parametrów rozkładów powyższych różnic D , przede wszystkim średnich arytmetycznych tych rozkładów

$$D_i = 1/k \sum_{j=1}^k D_{ij}$$

k – liczba cech

Do oceny wykorzystano też wariancje i kowariancje wskaźników dymorfizmu płciowego obliczonych i oszacowanych dla poszczególnych cech w obrębie danej metody.

3.4. Wzorce zmienności i dymorfizmu. Statystyka rang

W celu dokonania wyboru, która metoda szacowania dymorfizmu płciowego najlepiej nadaje się do określenia dymorfizmu u australopiteków (najlepsza dla goryli, najlepsza dla szympanśów, uśredniony wynik obu metod), posłużono się testem nieparametrycznym – statystyką rang. W statystyce rang, mające charakter ilościowy pomiary dwóch zbiorów zmiennych (cech), zastępuje się rangami (zbiorami uporządkowanych

numerów) i ocenia zgodność uporządkowania obu zbiorów, zwanych dalej wzorcami lub profilami. Porównano profile, a w szczególności profile złożone ze współczynników zmienności (współczynniki zmienności CV są skorelowane ze wskaźnikami dymorfizmu), cech czaszki i zębów u goryli i szympansov – gatunków, na których oceniano dobroć metod szacowania dymorfizmu płciowego, z profilami tych samych cech u gatunków kopalnych hominidów.

Profil zmienności cech (czy profil dymorfizmu) jest więc umownie uporządkowanym szeregiem wartości liczbowych charakteryzujących jakiś zbiór danych wybranego zespołu cech czaszki lub zębów. Zgodność uporządkowania dwóch takich szeregów (dwie takie same cechy mają w swoich szeregach tę samą pozycję porządkową, czyli „rangę”) mierzy współczynnik korelacji rang Spearmana (r_s). Przyjmuje on wartość +1, gdy pary rang uszeregowane są w tym samym porządku, -1 – gdy są w porządku odwrotnym względem siebie, oraz wartość 0 – gdy rangi uporządkowane są względem siebie całkowicie losowo. Współczynnik korelacji rang Spearmana pozwala ocenić współzgodność nieprzypadkowego uporządkowania dwóch profili.

3.5. Analiza skupień

Jednym z możliwych sposobów podejścia do zagadnienia zróżnicowania płciowego w zbiorze danych będących pomiarami osobników o niezidentyfikowanej płci jest zastosowanie metody statystycznej zwanej analizą skupień (np. Hartigan 1975) w wersji określanej jako „grupowanie metodą k -średnich” (*Statistica 7.1*). Metoda ta pozwala na pogrupowanie danych w skupienia z wykorzystaniem określonej metody oceny odległości obiektów od siebie. Analiza skupień nie jest testem statystycznym, ale „kolekcją” różnych algorytmów, które „grupują obiekty w skupienia” i jest wartościowym narzędziem, gdy chcemy poklasyfikować zbiór informacji w sensowne grupy maksymalnie różniące się wartościami średnich poszczególnych cech. W wypadku zróżnicowania płciowego poszukiwane charakterystyki grupowane są w dwóch zespołach.

Z punktu widzenia obliczeń, metoda skupień jest „odwrotnością” analizy wariancji (ANOVA). Program obliczeniowy polega na przenoszeniu obiektów między losowo utworzonymi grupami, aż do uzyskania minimalnej zmienności wewnątrz każdej grupy i maksymalnej zmienności użytych cech między grupami – zatem będzie formował dwa skupienia, które będą tak różne, jak to tylko możliwe. Dobroć podziału można ocenić wartościami F analizy wariancji dla poszczególnych cech, podzielenych na k zespołów.

Wyniki zastosowania analizy skupień zależą oczywiście od wyboru cech. Podział zbioru osobników na grupy płci jest tym lepszy, im bardziej dymorficzne są cechy; zależy także od reprezentatywności zbioru. Aby metodę analizy skupień zastosować do australopiteków (przeprowadzono ją na próbie 17 osobników gatunku *Australopithecus robustus*), wykonano wcześniej obliczenia na wybranym zestawie cech w seriach goryli i szympanów, co pozwoliło skonfrontować wyniki z rzeczywistymi danymi o płci osobników.

Wszystkie analizy zastosowano z użyciem programów statystycznych *Microsoft Office Excel* lub *Statistica* (StatSoft. Inc. 2005 *Statistica for Windows*).

4 Rozmiary i wzór dymorfizmu małych człekokształtnych

4.1. Dymorfizm uzębienia

4.1.1. Podstawowe charakterystyki statystyczne

Podstawowe charakterystyki statystyczne materiału porównawczego (goryle i szympany), na podstawie którego wykonana była próba znalezienia wzorca pozwalającego oszacować dymorfizm płciowy zębów australopiteków, przedstawiono w tabelach 3 i 4. Zawarto w nich: średnie połączonych grup płci ($M\ m+f$) i średnie poszczególnych płci (Mm i Mf), wartość testu t -Studenta (t) różnic międzypłciowych, liczbę stopni swobody (df), poziom istotności (p), liczebności (N) w płciach oraz dane o zmienności – odchylenia standardowe (SD) dla całości próby i w poszczególnych płciach, współczynniki zmienności (CV) dla całości próby i w poszczególnych płciach, oraz wskaźniki dymorfizmu płciowego (Mm/Mf). Cechami, które analizowano w pierwszej kolejności, były pomiary zębów, w szczególności kłów.

W wypadku zębów goryli (**tab. 3**), pomiędzy średnimi zdecydowanej większości pomiarów u samców (m) i samic (f) istnieją statystycznie istotne różnice (w tabeli zaznaczono je pogrubioną czcionką), a samce zawsze mają większe pomiary niż samice. Na 17 pomiarów zębów górnych, tylko trzy różnice okazały się statystycznie nieistotne – pomiary MD długości P4, M1 i M2. Podobnie, na 17 pomiarów zębów dolnych także tylko trzy nieistotnie się różnią między samcami a samicami goryli – pomiary MD długości I1, P4 i M1.

W wypadku zębów szympanów (**tab. 4**) sytuacja wygląda zupełnie inaczej: statystycznie istotne różnice (w tabeli zaznaczone pogrubioną czcionką) pomiędzy średnimi pomiarów zębów samców (m) i samic (f) dotyczą tylko trzech pomiarów zębów górnych (wszystkie pomiary kła) i czterech pomiarów zębów dolnych (pomiary kła i pomiar szerokości P3).

Tabela 3. Goryle (zęby) – podstawowe charakterystyki statystyczne i różnice międzypłciowe

Pomiar	M m+f	M m	M f	t (m-f)	df	p	N m	N f	SD m+f	SD m	SD f	CV m+f	CV m	CV f	Mm/Mf
SZCZĘKA															
Max I1 MD	14,39	14,78	14,08	2,65	38	0,0118	18	22	0,89	0,98	0,68	6,19	6,64	4,86	1,05
Max I1 BL	10,78	11,25	10,38	3,36	38	0,0018	18	22	0,92	0,94	0,70	8,50	8,36	6,70	1,08
Max I2 MD	9,75	10,12	9,46	2,64	39	0,0120	18	23	0,85	0,76	0,83	8,76	7,49	8,73	1,07
Max I2 BL	9,76	10,31	9,31	4,20	38	0,0002	18	22	0,90	0,74	0,77	9,25	7,19	8,23	1,11
Max C MD	18,44	22,19	15,30	18,68	55	0,0000	26	31	3,72	1,66	1,10	20,19	7,49	7,22	1,45
Max C BL	13,93	16,39	11,76	16,68	62	0,0000	30	34	2,57	1,23	0,99	18,48	7,50	8,42	1,39
Max C H	26,06	32,58	18,29	23,84	44	0,0000	25	21	7,47	2,40	1,46	28,66	7,35	7,98	1,78
Max P3 MD	11,71	12,06	11,35	3,17	53	0,0025	28	27	0,90	0,82	0,86	7,71	6,77	7,54	1,06
Max P3 BL	15,27	15,78	14,72	4,15	54	0,0001	29	27	1,09	1,01	0,90	7,15	6,40	6,13	1,07
Max P4 MD	11,22	11,47	11,00	1,90	48	0,0641	24	26	0,90	0,92	0,85	8,05	8,00	7,69	1,04
Max P4 BL	15,01	15,48	14,51	3,88	49	0,0003	26	25	1,01	0,93	0,84	6,70	6,01	5,79	1,07
Max M1 MD	14,99	15,19	14,82	1,58	62	0,1200	30	34	0,96	1,06	0,83	6,39	7,00	5,60	1,03
Max M1 BL	15,20	15,76	14,71	4,93	62	0,0000	30	34	1,00	0,94	0,77	6,59	5,99	5,23	1,07
Max M2 MD	15,99	16,22	15,76	1,54	57	0,1283	29	30	1,14	1,27	0,96	7,12	7,83	6,12	1,03
Max M2 BL	16,15	16,72	15,61	3,96	57	0,0002	29	30	1,20	1,25	0,87	7,45	7,50	5,56	1,07
Max M3 MD	14,82	15,30	14,34	3,27	54	0,0019	28	28	1,19	1,24	0,94	8,06	8,13	6,53	1,07
Max M3 BL	14,93	15,51	14,36	3,79	54	0,0004	28	28	1,26	1,18	1,08	8,46	7,63	7,52	1,08
ŻUCHWA															
Mand I1 MD	8,26	8,42	8,12	1,48	43	0,1473	21	24	0,68	0,72	0,62	8,25	8,60	7,70	1,04
Mand I1 BL	9,13	9,52	8,80	3,62	43	0,0008	21	24	0,75	0,63	0,69	8,21	6,63	7,85	1,08
Mand I2 MD	9,35	9,62	9,09	3,10	46	0,0033	23	25	0,64	0,70	0,47	6,90	7,27	5,21	1,06
Mand I2 BL	10,48	11,08	9,87	5,16	46	0,0000	24	24	1,01	0,73	0,89	9,64	6,58	8,99	1,12
Mand C MD	13,95	15,93	12,21	9,95	45	0,0000	22	25	2,26	1,51	1,04	16,23	9,45	8,55	1,30
Mand C BL	15,49	18,33	13,27	14,36	55	0,0000	25	32	2,85	1,68	0,95	18,40	9,16	7,18	1,38
Mand C H	23,33	28,88	18,04	18,87	39	0,0000	20	21	5,78	2,51	0,78	24,78	8,69	4,33	1,60
Mand P3 MD	14,97	16,09	13,97	5,37	55	0,0000	27	30	1,82	1,82	1,11	12,18	11,33	7,94	1,15
Mand P3 BL	13,56	14,00	13,15	2,04	54	0,0460	27	29	1,61	1,80	1,31	11,85	12,84	9,93	1,06
Mand P4 MD	11,94	12,14	11,75	1,72	52	0,0910	27	27	0,84	0,97	0,65	7,07	8,02	5,57	1,03
Mand P4 BL	13,11	13,55	12,67	3,48	52	0,0100	27	27	1,03	0,98	0,89	7,83	7,22	7,00	1,07
Mand M1 MD	15,93	16,08	15,78	1,61	63	0,1133	32	33	0,75	0,83	0,65	4,74	5,19	4,11	1,02
Mand M1 BL	13,41	13,75	13,08	3,75	63	0,0004	32	33	0,79	0,83	0,59	5,88	6,02	4,54	1,05
Mand M2 MD	17,77	18,13	17,41	2,27	59	0,0269	30	31	1,28	1,33	1,13	7,19	7,35	6,51	1,04
Mand M2 BL	15,08	15,61	14,57	4,02	59	0,0002	30	31	1,13	1,20	0,78	7,49	7,68	5,38	1,07
Mand M3 MD	17,30	17,86	16,74	3,01	48	0,0041	25	25	1,41	1,40	1,21	8,17	7,85	7,23	1,07
Mand M3 BL	14,63	15,19	14,11	3,70	50	0,0005	25	27	1,17	1,18	0,92	8,03	7,74	6,53	1,08

MD – długość, BL – szerokość, H – wysokość.

Tabela 4. Szypansy (zęby) – podstawowe charakterystyki statystyczne i różnice międzypłciowe

Pomiar	M m+f	M m	M f	t (m-f)	df	p	N m	N f	SD m+f	SD m	SD f	CV m+f	CV m	CV f	Mm/Mf
SZCZĘKA															
Max I1 MD	12,12	12,23	12,02	0,81	46	0,4239	22	26	0,93	0,88	0,98	7,68	7,16	8,15	1,02
Max I1 BL	9,48	9,31	9,61	-1,60	42	0,1177	19	25	0,64	0,66	0,61	6,78	7,14	6,30	0,97
Max I2 MD	8,78	8,73	8,83	-0,53	42	0,5978	20	24	0,62	0,63	0,63	7,10	7,25	7,10	0,99
Max I2 BL	8,45	8,36	8,52	-0,93	41	0,3582	19	24	0,58	0,59	0,57	6,88	7,11	6,73	0,98
Max C MD	13,10	15,01	11,58	12,48	50	0,0000	23	29	1,97	1,05	0,93	15,08	7,01	7,99	1,30
Max C BL	10,27	11,51	9,20	10,13	52	0,0000	25	29	1,43	1,11	0,48	13,88	9,67	5,24	1,25
Max C H	18,78	22,84	15,97	19,43	42	0,0000	18	26	3,60	1,33	1,01	19,16	5,83	6,33	1,43
Max P3 MD	8,09	8,11	8,07	0,20	43	0,8448	20	25	0,76	0,83	0,72	9,38	10,20	8,87	1,01
Max P3 BL	10,38	10,46	10,32	0,54	43	0,5894	20	25	0,85	0,99	0,73	8,17	9,50	7,03	1,01
Max P4 MD	7,38	7,35	7,41	-0,35	41	0,7311	19	24	0,59	0,63	0,56	7,94	8,59	7,57	0,99
Max P4 BL	10,19	10,29	10,11	0,83	41	0,4107	19	24	0,70	0,73	0,68	6,91	7,13	6,77	1,02
Max M1 MD	10,66	10,68	10,63	0,38	52	0,7048	26	28	0,54	0,55	0,53	5,03	5,19	4,95	1,01
Max M1 BL	11,32	11,33	11,30	0,18	52	0,8546	26	28	0,62	0,50	0,72	5,46	4,40	6,37	1,00
Max M2 MD	10,68	10,77	10,61	0,72	47	0,4740	22	27	0,73	0,75	0,72	6,83	6,98	6,76	1,01
Max M2 BL	11,49	11,48	11,50	-0,11	47	0,9161	22	27	0,72	0,54	0,84	6,25	4,74	7,35	1,00
Max M3 MD	9,78	9,85	9,73	0,56	42	0,5756	20	24	0,72	0,88	0,56	7,34	8,97	5,73	1,01
Max M3 BL	10,86	11,03	10,72	1,50	42	0,1400	20	24	0,70	0,79	0,59	6,41	7,14	5,49	1,03
ŻUCHWA															
Mand I1 MD	7,98	8,10	7,86	1,33	46	0,1900	23	25	0,62	0,62	0,61	7,75	7,65	7,72	1,03
Mand I1 BL	8,71	8,75	8,67	0,51	45	0,6157	22	25	0,53	0,53	0,53	6,03	6,08	6,08	1,01
Mand I2 MD	8,44	8,42	8,45	-0,13	48	0,9010	23	27	0,64	0,66	0,64	7,62	7,80	7,62	1,00
Mand I2 BL	9,11	9,15	9,08	0,43	45	0,6726	21	26	0,58	0,61	0,56	6,34	6,72	6,13	1,01
Mand C MD	10,97	12,09	10,26	7,34	44	0,0000	18	28	1,22	0,79	0,85	11,08	6,51	8,27	1,18
Mand C BL	11,38	12,68	10,41	8,25	47	0,0000	21	28	1,48	1,17	0,75	12,99	9,26	7,23	1,22
Mand C H	17,18	20,57	15,48	13,04	34	0,0000	12	24	2,67	1,36	0,96	15,52	6,61	6,18	1,33
Mand P3 MD	9,70	9,80	9,63	0,51	43	0,6111	19	26	1,08	1,24	0,96	11,08	12,63	9,96	1,02
Mand P3 BL	9,13	9,59	8,80	2,55	43	0,0145	19	26	1,08	1,25	0,82	11,88	13,01	9,36	1,09
Mand P4 MD	8,06	8,15	7,99	0,84	40	0,4073	18	24	0,59	0,60	0,58	7,41	7,23	7,23	1,02
Mand P4 BL	8,75	8,88	8,66	1,01	40	0,3209	18	24	0,71	0,80	0,63	8,06	8,99	7,25	1,03
Mand M1 MD	11,24	11,39	11,10	1,77	51	0,0819	25	28	0,62	0,59	0,63	5,55	5,15	5,69	1,03
Mand M1 BL	9,78	9,87	9,69	1,31	51	0,1947	25	28	0,49	0,44	0,52	5,01	4,51	5,38	1,02
Mand M2 MD	11,65	11,76	11,55	1,00	49	0,3204	23	28	0,73	0,82	0,65	6,27	7,00	5,59	1,02
Mand M2 BL	10,54	10,64	10,45	1,15	49	0,2567	23	28	0,58	0,57	0,58	5,49	5,36	5,56	1,02
Mand M3 MD	11,10	11,17	11,06	0,45	41	0,6584	19	24	0,79	0,85	0,76	7,14	7,65	6,85	1,01
Mand M3 BL	10,17	10,26	10,10	0,71	41	0,4823	19	24	0,69	0,77	0,63	6,79	7,55	6,19	1,01

MD – długość, BL – szerokość, H – wysokość

4.1.2. Rozmiary dymorfizmu płciowego

Różnice płciowe wielkości kłów

U obu badanych małp człekokształtnych najwyraźniejsze różnice płciowe dotyczą kłów. U goryla, dymorfizm płciowy wielkości kłów górnych waha się od około 40% (w wymiarze szerokościowym), poprzez 45% (w wymiarze długościowym) do około 80% (w wymiarze wysokości); odnośnie do kłów dolnych – od 30% (w wymiarze długościowym), poprzez około 40% (w wymiarze szerokościowym) do 60% (wysokość kła).

U szympansa, dymorfizm płciowy wielkości kłów jest mniejszy niż u goryla; niemniej różnice są też bardzo wyraźne – dymorfizm kłów górnych – 25–30% (w wymiarach szerokościowych i długościowych) do około 45% (w wymiarze wysokości); odnośnie do kłów dolnych od około 20% (w wymiarach szerokościowych i długościowych) do 33% (wysokość kła).

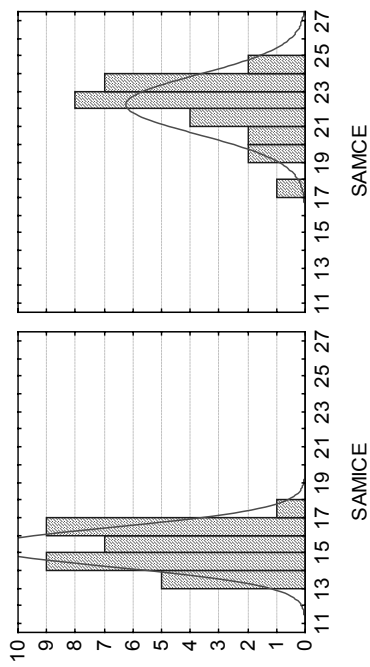
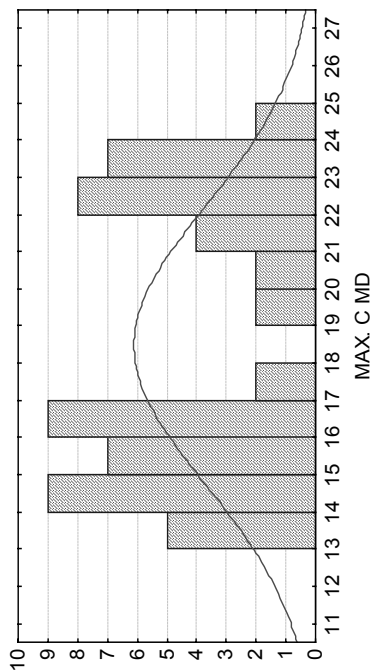
Porównanie rozkładów częstości, współczynników zmienności i wskaźników dymorfizmu pomiarów kłów szczęki i żuchwy obu gatunków małp człekokształtnych przedstawiono na rycinach 12–23 (histogramy rozkładów wielkości kłów w całej próbie i oddzielnie według płci). Ilustrują one fakt, że u goryli (**ryc. 12–17**): (1) rozkłady częstości pomiarów długości i szerokości kłów szczęki samców i samic prawie na siebie nie zachodzą; (2) rozkłady częstości pomiarów długości i szerokości kłów żuchwy zachodzą na siebie w większym stopniu, ale rozkłady w łączonych grupach płci pozostają wyraźnie dwumodalne. (3) Dla pomiarów wysokości górnego i dolnego kła, rozkłady częstości są całkowicie rozsunięte i dodatkowo rozdzielone przerwą.

Odnośnie do szympanсів (**ryc. 18–23**), nachodzenie na siebie rozkładów częstości pomiarów kła jest wyraźniejsze, chociaż rozkłady wysokości kła są – tak jak u goryla – rozsunięte.

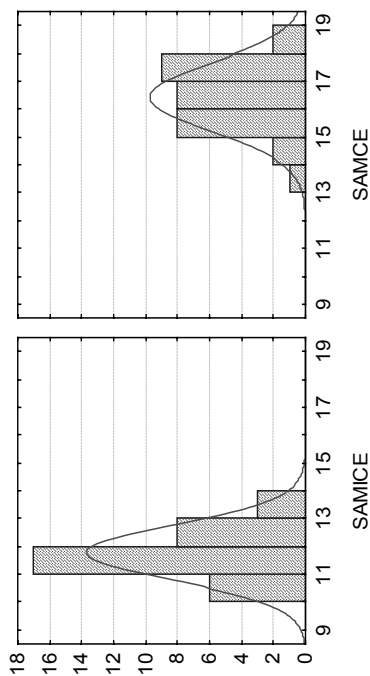
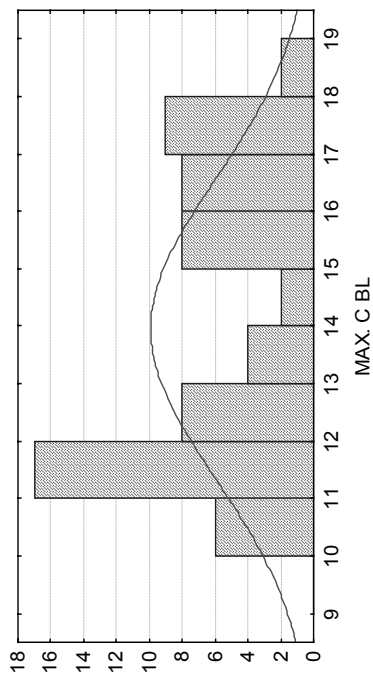
Zależność między współczynnikiem zmienności a wskaźnikiem dymorfizmu

Wskaźnik dymorfizmu płciowego (mierzony jako iloraz średniej samców Mm przez średnią samic Mf) jest wysoce skorelowany ze współczynnikami zmienności całej próby (CV_{m+f}). Zazwyczaj, im większy jest dymorfizm, tym większe są różnice między średnimi dla płci (średnie są rozsunięte) i większe współczynniki zmienności CV (patrz tab. 3–4).

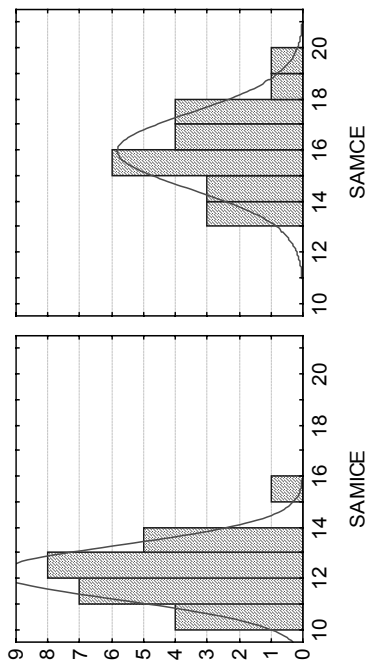
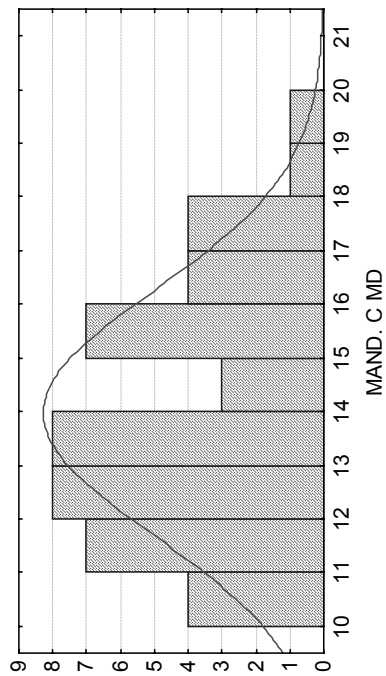
Na wykresach (ryc. 24–27) przedstawiono porównanie współczynników zmienności (CV) i wskaźników dymorfizmu płciowego (WDP) długościowych i szerokościowych pomiarów zębów szczęki i żuchwy u goryla i szympansa.



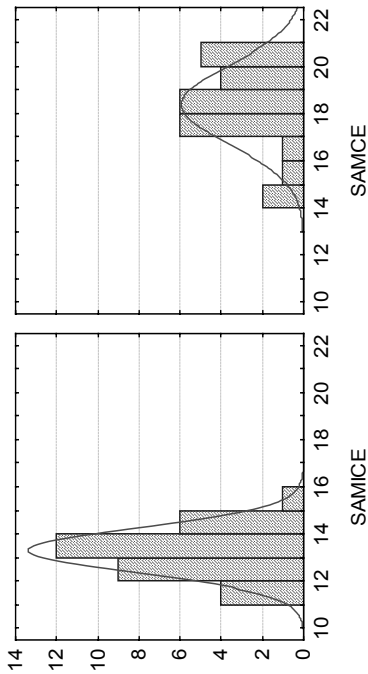
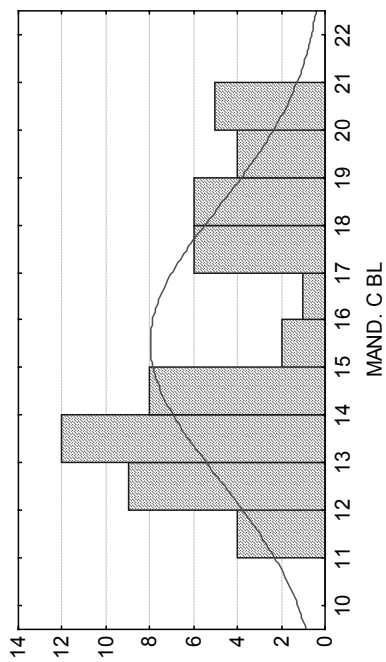
Ryc. 12. Goryle – MD długość górnego kła. Histogram rozkładu częstości pomiarów kła w całej próbie (na górze) i według płci (na dole). $CV = 20,19$; $WDP = 1,45$



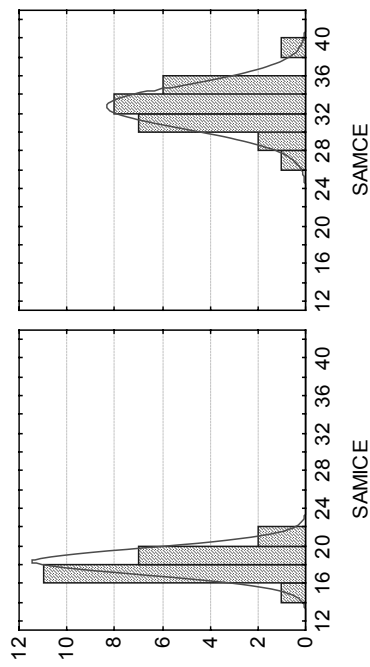
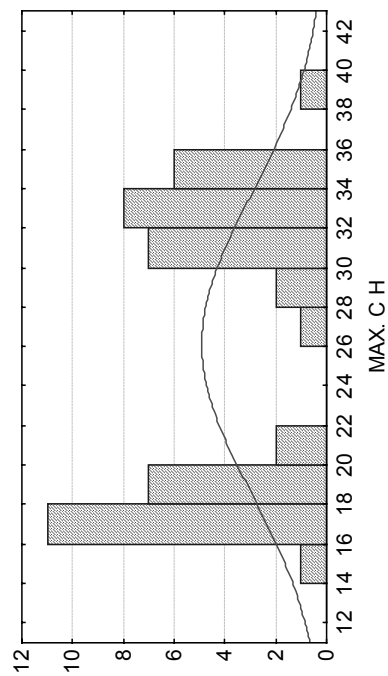
Ryc. 13. Goryle – BL szerokość górnego kła. Histogram rozkładu częstości pomiarów kła w całej próbie (na górze) i według płci (na dole). $CV = 18,48$; $WDP = 1,39$



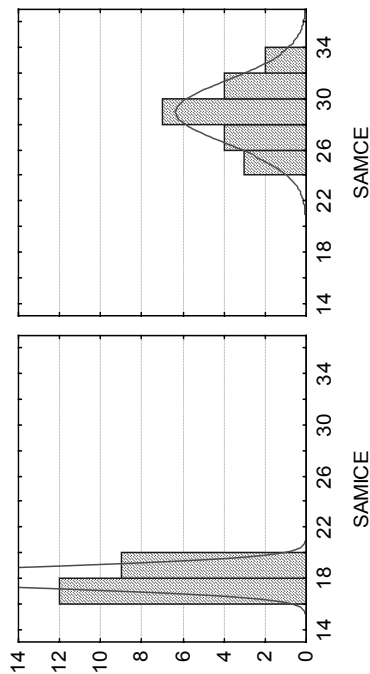
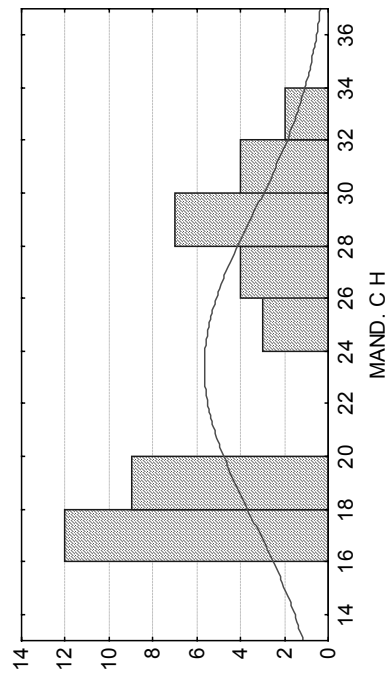
Ryc. 14. Goryle – MD długość dolnego kła. Histogram rozkładu częstości pomiarów kła w całej próbie (na górze) i według płci (na dole). $CV = 16,23$; $WDP = 1,30$



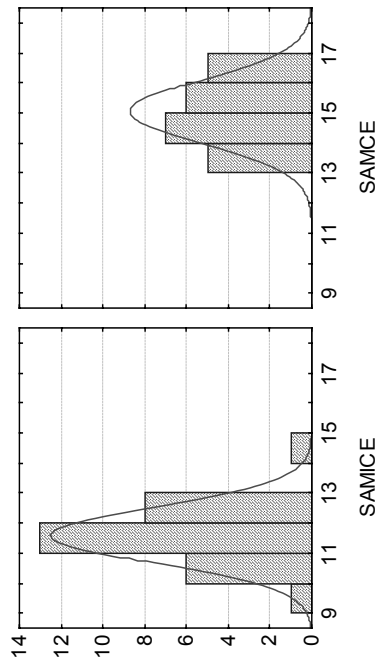
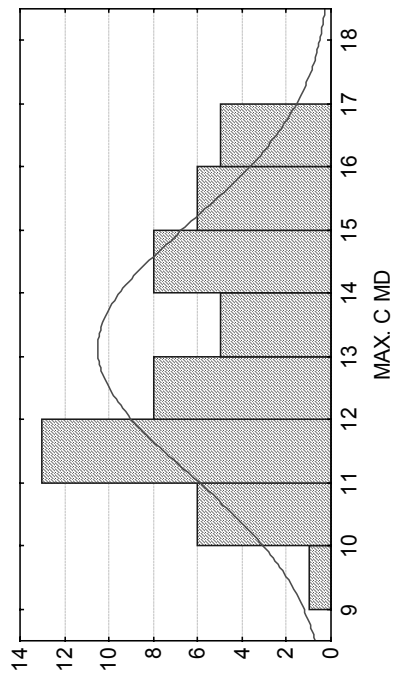
Ryc. 15. Goryle – BL szerokość dolnego kła. Histogram rozkładu częstości pomiarów kła w całej próbie (na górze) i według płci (na dole). $CV = 18,40$; $WDP = 1,38$



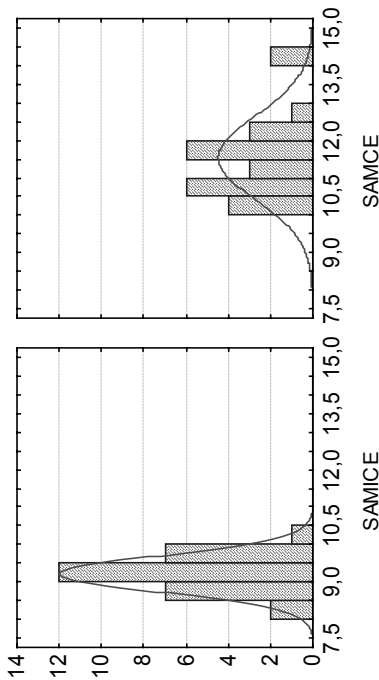
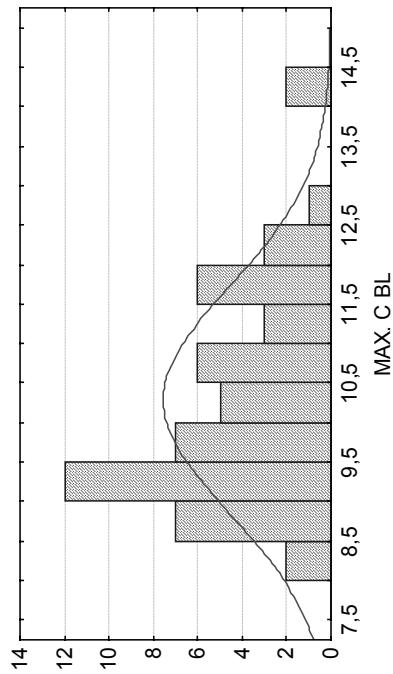
Ryc. 16. Goryle – wysokość górnego kła. Histogram rozkładu częstotliwości pomiarów kła w całej próbie (na górze) i według płci (na dole). $CV = 28,66$; $WDP = 1,78$



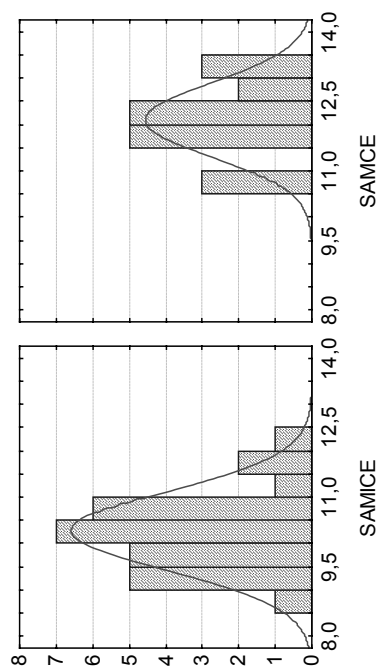
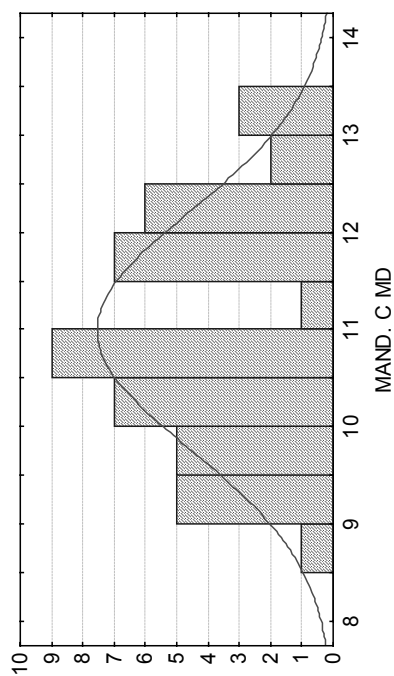
Ryc. 17. Goryle – wysokość dolnego kła. Histogram rozkładu częstotliwości pomiarów kła w całej próbie (na górze) i według płci (na dole). $CV = 24,78$; $WDP = 1,60$



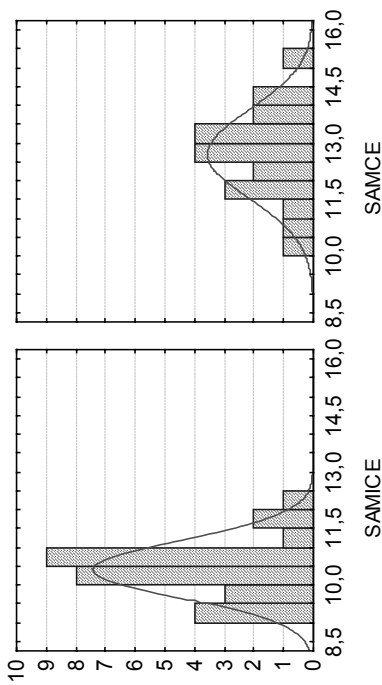
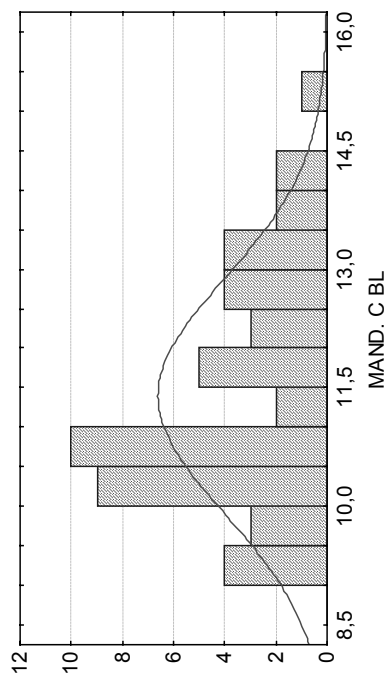
Ryc. 18. Szypansy – MD długość górnego kła. Histogram rozkładu częstości pomiarów kła w całej próbie (na górze) i według płci (na dole). $CV = 15,08$; $WDP = 1,30$



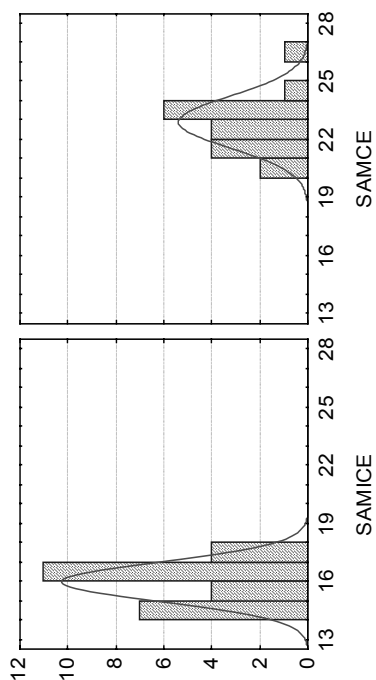
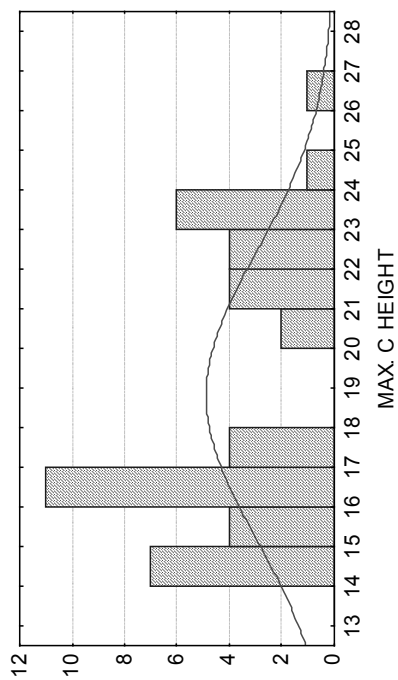
Ryc. 19. Szypansy – BL szerokość górnego kła. Histogram rozkładu częstości pomiarów kła w całej próbie (na górze) i według płci (na dole). $CV = 13,88$; $WDP = 1,25$



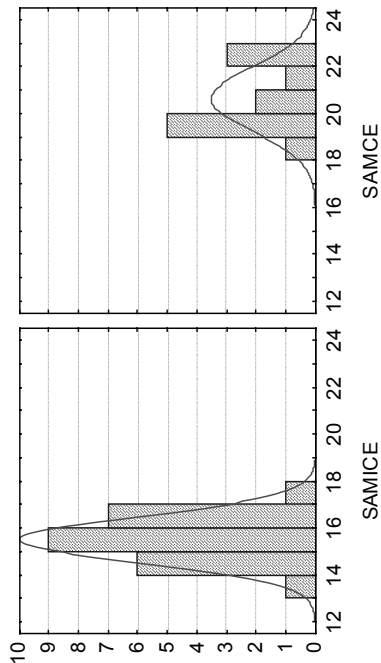
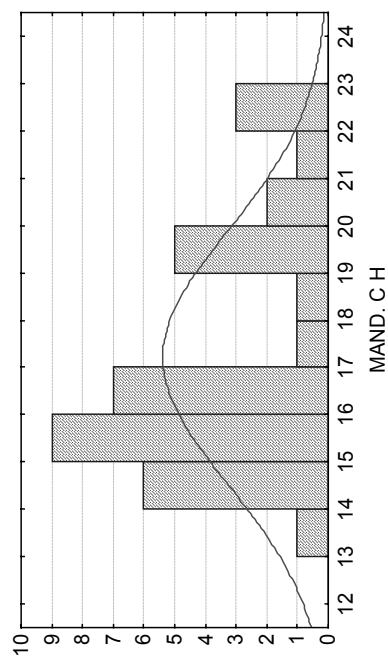
Ryc. 20. Szypansy – MD długość dolnego kła. Histogram rozkładu częstości pomiarów kła w całej próbie (na górze) i według płci (na dole). $CV = 11,08$; $WDP = 1,18$



Ryc. 21. Szypansy – BL szerokość dolnego kła. Histogram rozkładu częstości pomiarów kła w całej próbie (na górze) i według płci (na dole). $CV = 12,99$; $WDP = 1,22$



Ryc. 22. Szypansy – wysokość górnego kła. Histogram rozkładu częstości pomiarów kła w całej próbie (na górze) i według płci (na dole); $CV = 19,16$; $WDP = 1,43$



Ryc. 23. Szypansy – wysokość dolnego kła. Histogram rozkładu częstości pomiarów kła w całej próbie (na górze) i według płci (na dole); $CV = 15,52$; $WDP = 1,33$

Duży dymorfizm i wysokie wartości współczynników zmienności (CV) pomiarów kła, oraz mały dymorfizm i niskie wartości współczynników zmienności pomiarów wszystkich zębów pozakłowych są charakterystyczne dla zębów szczęki obu gatunków wielkich małych człekokształtnych (**ryc. 24 i 25**), przy czym najmniejsza zmienność cechuje pierwszy ząb trzonowy (M1).

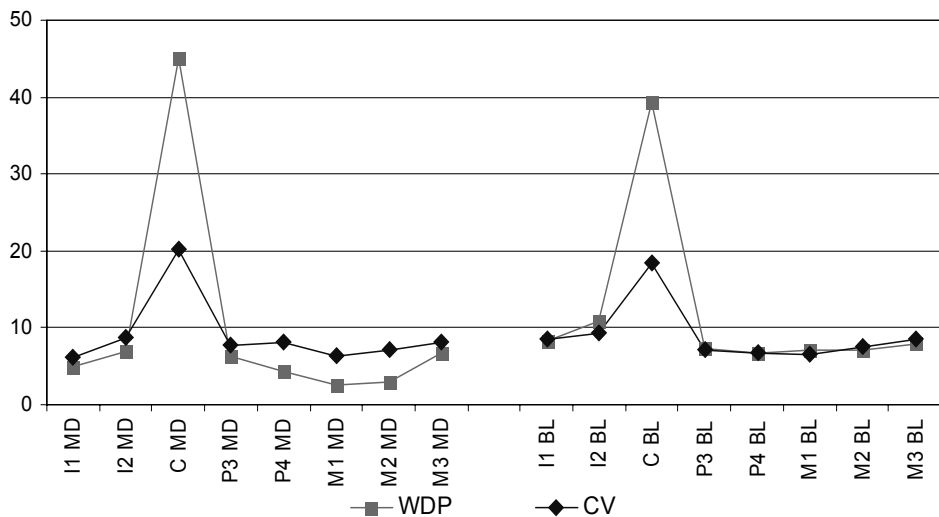
Odnosnie do zębów żuchwy (**ryc. 26 i 27**) podwyższony dymorfizm (i podwyższone współczynniki zmienności są typowe dla pierwszego przedtrzonowca (dla goryla – w wymiarze MD, dla szympansa – BL). Podwyższona zmienność przy stosunkowo niskim dymorfizmie MD wymiaru dolnego P3 u szympansa jest wyjątkiem (wynika jednak nie – jak w wypadku kła – z rozsunęcia średnich i małej zmienności w obrębie poszczególnych płci, ale z podwyższonych współczynników zmienności (CV) w obrębie płci przy całkowicie zachodzących na siebie rozkładach). Odnosnie do zębów dolnych, najmniej zmienne są również pierwsze trzonowce (M1).

Różnice płciowe w innych zębach niż kły

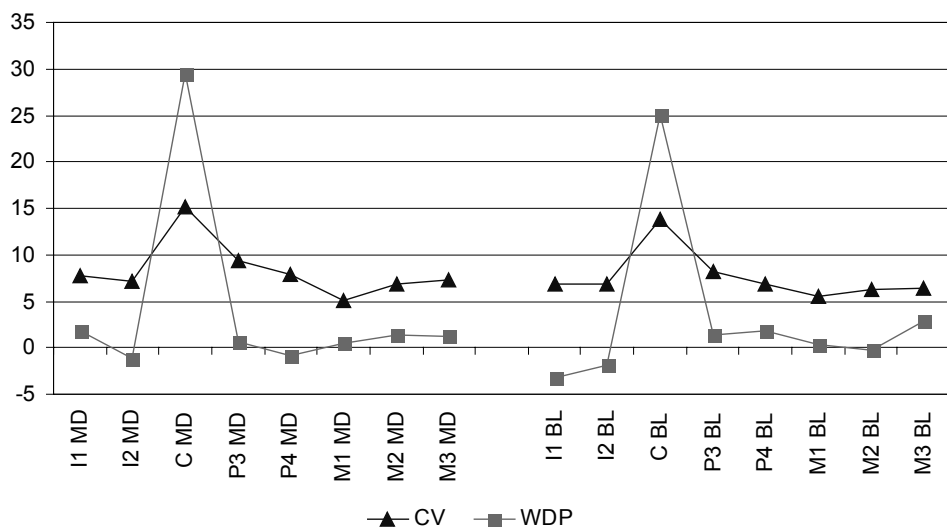
U goryli dymorfizm płciowy zębów innych niż kły waha się od 2 do 15% (patrz tab. 3). Najmniejszy dymorfizm cechuje pierwsze zęby trzonowe (w szczególności MD długość dolnego M1); najbardziej dymorficzny, poza kłem, jest pierwszy dolny przedtrzonowiec (w szczególności jego długość), a także boczne siekacze (w szczególności pomiary szerokości górnych i dolnych I2, których dymorfizm osiąga 11–12%).

U szympansa (patrz tab. 4) różnice międzypłciowe pomiarów zębów są znacznie mniejsze i wahają się w przedziale 0–3% (a w wypadku czterech pomiarów szczęki: BL I1, MD I2, BL I2 i MD P4, to samice charakteryzują większe wartości pomiarów od samców). Spośród innych zębów niż kły, tylko szerokość dolnego pierwszego przedtrzonowa (P3) wykazuje powiększony, sięgający 9% dymorfizm płciowy.

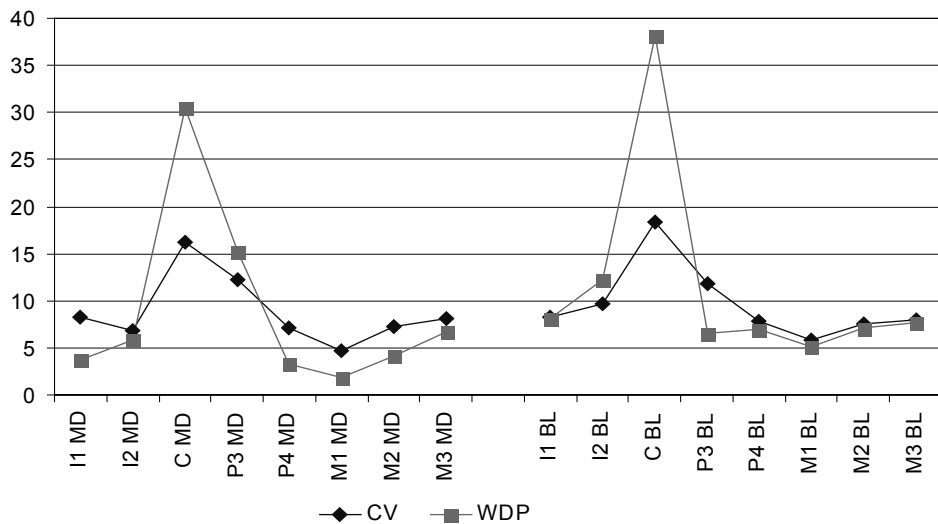
Rozkłady częstości, współczynniki zmienności i wskaźniki dymorfizmu czterech najbardziej dymorficznych (po kłe) pomiarów zębów obu gatunków małych człekokształtnych (trzech dla goryli: górny i dolny BL I2 i dolny MD P3 oraz jednego dla szympansa: dolny BL P3) przedstawiono na **rycinach 28–31**. Dymorfizm płciowy tych cech jest dość duży, duże są również współczynniki zmienności dla całej próby, ale rozkłady częstości zachodzą na siebie całkowicie (mimo istotnego rozsunęcia średnich). Dzieje się tak, ponieważ zależność między dymorfizmem a współczynnikiem zmienności (CV) w całej próbie zależy też od wewnątrzpłciowej zmienności, a CV połączonych płci, zębów innych niż kły nie są wcale większe niż CV samców lub samic oddzielnie. Potwierdza się zatem (np. Almquist 1974), że zęby inne niż kły są mało przydatne w określaniu rozmiarów dymorfizmu płciowego małych człekokształtnych.



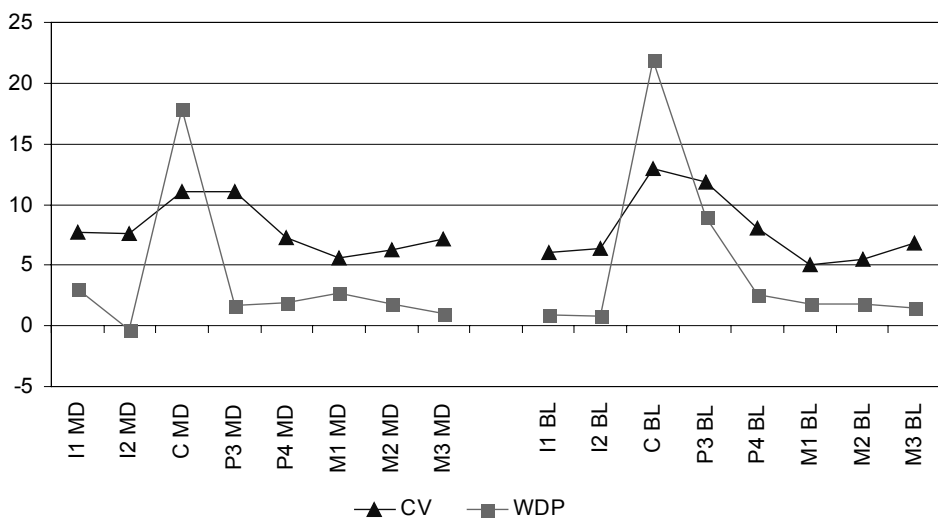
Ryc. 24. Goryle (zęby szczęki). Porównanie współczynników zmienności (CV) i wskaźników dymorfizmu (WDP [%]) dla pomiarów długości [MD] i szerokości [BL] zębów. Współczynnik korelacji rang Spearmana pomiędzy profilami $r_s = 0,732$ ($p < 0,05$)



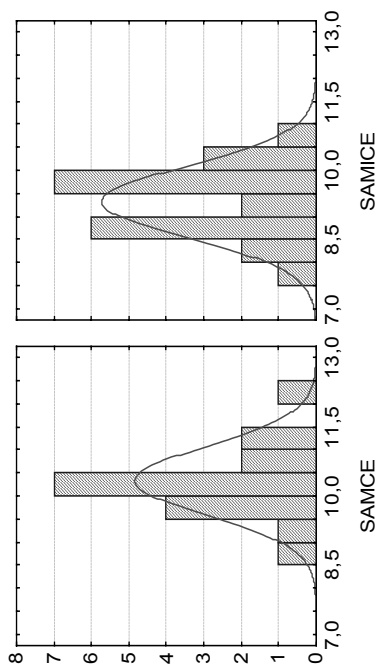
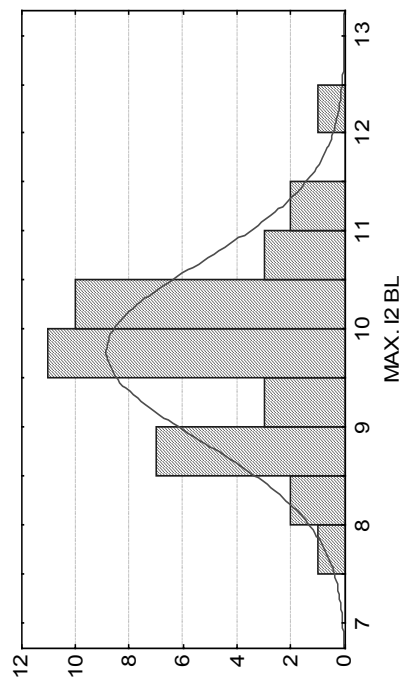
Ryc. 25. Szympany (zęby szczęki). Porównanie współczynników zmienności (CV) i wskaźników dymorfizmu (WDP [%]) dla pomiarów długości [MD] i szerokości [BL] zębów. Współczynnik korelacji rang Spearmana pomiędzy profilami $r_s = 0,429$



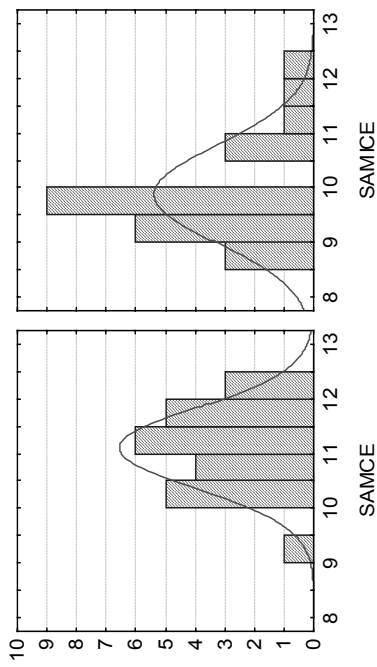
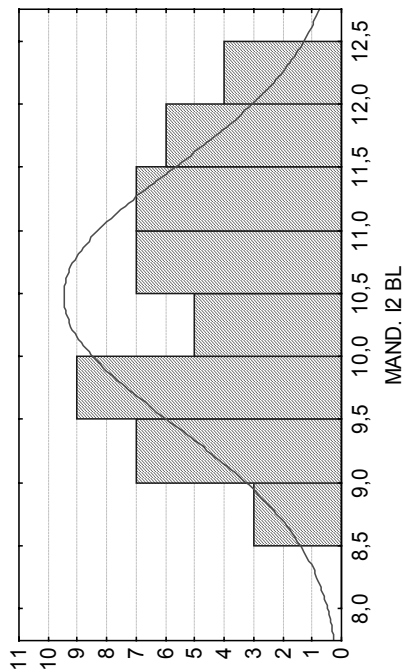
Ryc. 26. Goryle (zęby zuchwy). Porównanie współczynników zmienności (CV) i wskaźników dymorfizmu (WDP [%]) dla pomiarów długości [MD] i szerokości [BL] zębów. Współczynnik korelacji rang Spearmana pomiędzy profilami $r_s = 0,768$ ($p < 0,05$)



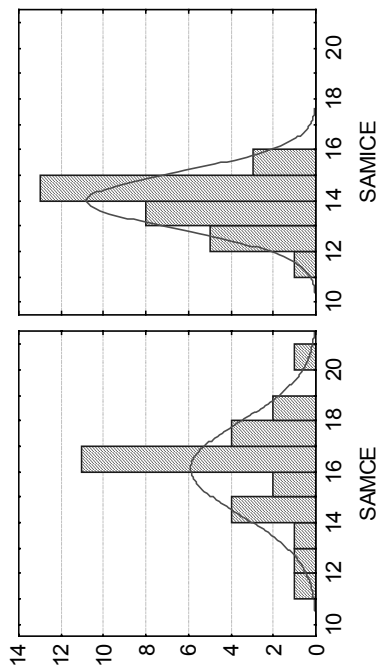
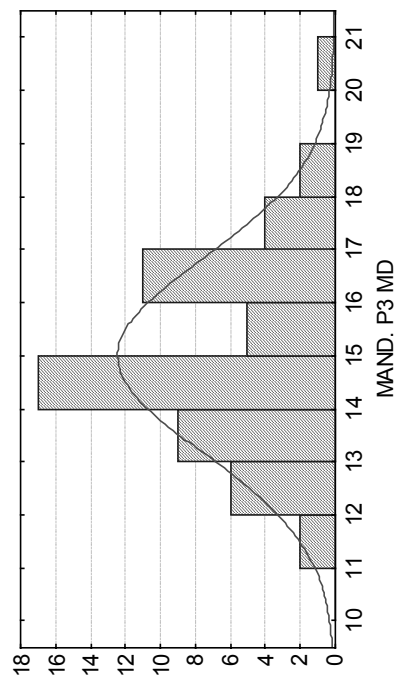
Ryc. 27. Szympany (zęby zuchwy). Porównanie współczynników zmienności (CV) i wskaźników dymorfizmu (WDP [%]) dla pomiarów długości [MD] i szerokości [BL] zębów. Współczynnik korelacji rang Spearmana pomiędzy profilami $r_s = 0,479$



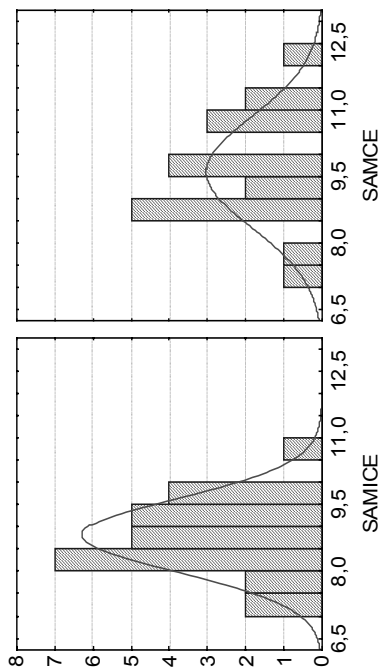
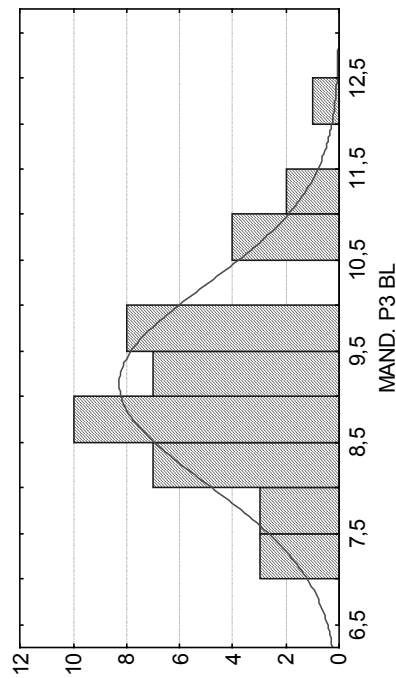
Ryc. 28. Goryle – BL szerokość górnego bocznego siekacza. Histogram rozkładu częstości pomiarów zęba w całej próbie (na górze) i według płci (na dole). $CV = 9,25$; $WDP = 1,11$



Ryc. 29. Goryle – BL szerokość dolnego bocznego siekacza. Histogram rozkładu częstości pomiarów zęba w całej próbie (na górze) i według płci (na dole). $CV = 9,64$; $WDP = 1,12$



Ryc. 30. Goryle – MD długość pierwszego dolnego przedtrzonowca. Histogram rozkładu częstości pomiarów zęba w całej próbie (na górze) i według płci (na dole). $CV = 12,18$; $WDP = 1,15$



Ryc. 31. Szympansy – BL szerokość pierwszego dolnego przedtrzonowca. Histogram rozkładu częstości pomiarów zęba w całej próbie (na górze) i według płci (na dole). $CV = 11,88$; $WDP = 1,09$

4.2. Dymorfizm czaszki

4.2.1. Podstawowe charakterystyki statystyczne

Inne niż na zębach rozmiary i wzorce dymorfizmu płciowego ukazują cechy pomiarowe czaszek. Pomiaru te pogrupowano w cztery funkcjonalnie powiązane zespoły: twarz, podniebienie, żuchwa i mózgowc Czaszka. Wyniki pomiarów dla goryli i szympanсів zestawiono w podobnych co do układu tabelach zawierających podstawowe charakterystyki statystyczne (patrz tab. 5 i 6).

U wysoce dymorficznych goryli (**tab. 5**), spośród 43 uwzględnionych pomiarów czaszki, tylko cztery nie wykazują statystycznie istotnych różnic płciowych (w tabeli zaznaczonych pogrubioną czcionką). Pozostałe 39 pomiarów charakteryzuje się różnicami istotnymi na poziomie od 0,00001 do 0,045. W wypadku szympanсів (**tab. 6**) na 43 pomiary 18 istotnie różni się płciowo, natomiast 25 nie wykazuje takich różnic. Wszystkie cztery pomiary nieistotnie różne u goryli nie różnicują istotnie również szympanсів.

4.2.2. Rozmiary dymorfizmu płciowego

W badanym materiale dymorfizm płciowy pomiarów czaszki goryli (patrz tab. 5) faktycznie waha się od 1% (pomiar *b-op*) do 35% (pomiar *mf-mf*). Najbardziej dymorficzne są pomiary twarzy (wśród 16 uwzględnionych w tej pracy cech dymorfizm wahał się od 9% do 35%, w tym dla siedmiu pomiarów osiągał 10–19%, dla kolejnych siedmiu wynosił 20–29%, a jeden, wspomniany już wyżej pomiar *mf-mf*, przekroczył 30%). Wśród pomiarów podniebienia (11 cech), dymorfizm wahał się od 3% do 22%, w tym sześć pomiarów nie przekroczyło 10%, cztery osiągały 12–15% i jeden przekroczył 20%). Odnosnie do pomiarów żuchwy (11 cech), dymorfizm płciowy wahał się od 3% do 14%, przy czym w siedmiu pomiarach był niższy, a w czterech – wyższy niż 10%. Najmniej dymorficzne okazały się pomiary mózgowc Czaszki, a mianowicie pomiary podstawy czaszki i otworu słuchowego zewnętrznego – w pięciu cechach tej okolicy, dymorfizm wahał się od 1% do 12%. W tabeli 5 pogrubioną czcionką zaznaczone są wartości wskaźników dymorfizmu przekraczające 20%.

U szympanсів (patrz tab. 6) dymorfizm płciowy pomiarów czaszki jest wyraźnie niższy niż u goryli i waha się od 0% (pomiar *enm-enm* oraz pozakłowej długości łuku żęodołowego P3-M2) do 15% (pomiar *mf-mf*). Ten ostatni pomiar okazał się zresztą najbardziej dymorficzny dla obu gatunków małp człekokształtnych. W wypadku trzech pomiarów u szympansa (P05 – przedniej szerokości podniebienia, M05 – wysokości otworów bródkowych i C03 – długości kłykc potylicznych) większe okazały się samice (o 1–4%).

Tabela 5. Goryle (czaszka) – podstawowe charakterystyki statystyczne i różnice międzypciowe

Cecha	M m+f	M m	M f	t (m-f)	df	p	N m	N f	SD m+f	SD m	SD f	CV m+f	CV m	CV f	Mm/Mf
TWARZ															
F01 n-pr	116,85	124,63	107,52	6,14	53	0,0000	30	25	13,33	12,04	7,66	11,41	9,66	7,12	1,16
F02 g-pr	120,25	130,32	110,85	7,65	56	0,0000	28	30	13,73	11,87	7,06	11,42	9,11	6,37	1,18
F03 n-ns	96,05	104,88	88,11	7,82	55	0,0000	27	30	11,64	10,48	5,06	12,12	9,99	5,74	1,19
F04 ns-pr	23,27	24,26	22,32	2,64	55	0,0108	28	29	2,93	2,25	3,22	12,58	9,26	14,42	1,09
F05 WOZ	72,71	80,59	65,34	9,33	56	0,0000	28	30	9,85	7,82	4,21	13,55	9,70	6,45	1,23
F06 WOJ	78,39	85,67	71,59	7,68	56	0,0000	28	30	9,91	8,46	5,23	12,64	9,88	7,30	1,20
F07 OPG	24,72	27,55	22,09	5,68	56	0,0000	28	30	4,55	3,70	3,62	18,41	13,44	16,37	1,25
F08 OPD	52,06	57,25	47,22	8,21	56	0,0000	28	30	6,84	5,39	3,82	13,13	9,42	8,10	1,21
F09 WKJ	40,55	44,70	36,53	6,83	57	0,0000	29	30	6,14	5,83	2,94	15,14	13,04	8,06	1,12
F10 mf-ek	46,17	48,84	43,58	6,70	57	0,0000	29	30	4,00	3,33	2,69	8,67	6,81	6,17	1,12
F11 mf-mf	17,98	20,74	15,41	5,55	56	0,0000	28	30	4,51	4,71	2,27	25,07	22,70	14,72	1,35
F12 zm-zm	116,35	125,28	107,10	8,43	57	0,0000	30	29	12,30	9,96	6,07	10,58	7,95	5,67	1,17
F13 zo-zo	57,93	62,92	51,10	4,31	43	0,0001	26	19	10,75	10,61	6,38	18,55	16,86	12,49	1,23
F14 SOP	57,70	62,51	53,06	6,22	55	0,0000	28	29	7,42	7,26	3,70	12,85	11,61	6,98	1,18
F15 apt-apt	33,91	35,90	32,06	4,91	56	0,0000	28	30	3,53	3,21	2,74	10,40	8,94	8,55	1,12
F16 GST	12,41	13,96	10,86	4,65	58	0,0000	30	30	3,00	2,96	2,14	24,20	21,22	19,73	1,29
PODNIĘBIENIE															
P01 ol-sr	70,48	75,22	65,33	5,20	46	0,0000	25	23	8,21	6,89	6,24	11,65	9,16	9,55	1,15
P02 ek-m-ekm	68,26	70,49	66,03	4,24	58	0,0001	30	30	4,62	4,94	2,94	6,76	7,01	4,46	1,07
P03 enm-enm	37,67	39,26	36,08	3,72	58	0,0004	30	30	3,64	3,91	2,55	9,66	9,96	7,06	1,09
P04 IC - sr	49,08	52,33	45,54	3,35	46	0,0016	25	23	7,74	6,65	7,39	15,77	12,72	16,22	1,15
P05 min ICD	40,41	41,21	39,58	1,36	57	0,1793	30	29	4,63	5,89	2,64	11,45	14,30	6,67	1,04
P06 max ICD	66,36	72,76	59,50	9,76	56	0,0000	30	28	8,42	6,53	3,08	12,69	8,98	5,18	1,22
P07 min P4	37,51	39,66	35,50	4,60	56	0,0000	28	30	4,01	4,19	2,55	10,68	10,57	7,19	1,12
P08 max P4	66,42	69,27	63,76	5,53	56	0,0000	28	30	4,67	4,63	2,78	7,02	6,68	4,36	1,09
P09 P3-M2	50,41	51,23	49,62	2,13	55	0,0375	28	29	2,95	3,22	2,45	5,84	6,29	4,95	1,03
P10 M1-M3	42,18	43,51	40,79	3,98	53	0,0002	28	27	2,85	2,96	1,98	6,76	6,80	4,84	1,07
P11 C-M3	82,12	87,86	76,57	9,20	55	0,0000	28	29	7,31	5,76	3,18	8,91	6,56	4,15	1,15

ŻUCHWA															
M01 WT/P4	41,32	43,95	38,59	5,43	53	0,0000	28	27	4,52	4,36	2,75	10,94	9,91	7,14	1,14
M02 WT/M1	40,45	43,17	37,73	5,80	54	0,0000	28	28	4,43	4,16	2,71	10,95	9,63	7,19	1,14
M03 WT/M2	40,07	42,59	37,63	5,39	55	0,0000	28	29	4,25	4,00	2,86	10,60	9,39	7,59	1,13
M04 WT/M3	40,73	43,25	38,30	4,37	55	0,0001	28	29	4,92	4,89	3,57	12,07	11,32	9,33	1,13
M05 OBG	24,22	24,97	23,52	2,08	54	0,0425	27	29	2,68	2,92	2,28	11,08	11,68	9,70	1,06
M06 GT/P4	20,39	21,15	19,65	3,73	55	0,0005	28	29	1,68	1,38	1,64	8,26	6,54	8,34	1,08
M07 GT/M1	19,98	20,48	19,50	2,54	55	0,0141	28	29	1,54	1,30	1,61	7,69	6,34	8,27	1,05
M08 GT/M2	22,61	23,01	22,23	1,58	55	0,1192	28	29	1,87	1,62	2,03	8,25	7,05	9,13	1,03
M09 GT/PL	26,17	27,05	25,27	3,19	53	0,0024	28	27	2,24	1,97	2,16	8,54	7,29	8,55	1,07
M10 P3-M2	57,98	59,99	56,05	4,72	55	0,0000	28	29	3,70	3,67	2,56	6,39	6,11	4,57	1,07
M11 M1-M3	50,05	51,17	48,92	2,58	50	0,0127	26	26	3,31	3,72	2,42	6,61	7,27	4,94	1,05
MÓZGOCZASZKA															
C01 ba-o	33,40	33,53	33,28	0,34	52	0,7357	27	27	2,63	2,95	2,32	7,88	8,80	6,97	1,01
C02 fol-foi	29,45	30,29	28,67	3,05	54	0,0035	27	29	2,13	2,29	1,64	7,22	7,58	5,71	1,06
C03 DKP	23,63	24,59	22,75	3,35	52	0,0015	26	28	2,20	1,78	2,21	9,31	7,25	9,71	1,08
C04 SKP	14,08	14,92	13,30	3,51	52	0,0009	26	28	1,87	1,97	1,39	13,26	13,19	10,49	1,12
C05 WAM	8,04	8,42	7,66	1,95	54	0,0566	28	28	1,51	1,76	1,10	18,76	20,95	14,41	1,10

Opis skrótów pomiarów w tabeli 2.

Tabela 6. Szypansy (czaszka) – podstawowe charakterystyki statystyczne i różnice międzypłciowe

Cecha	M m+f	M m	M f	t (m-f)	df	p	N m	N f	SD m+f	SD m	SD f	CV m+f	CV m	CV f	Mm/Mf
TWARZ															
F01 n-pr	88,85	91,79	86,23	2,56	51	0,0134	25	28	8,29	8,84	6,92	9,33	9,63	8,02	1,06
F02 g-pr	93,50	96,59	90,74	2,51	51	0,0154	25	28	8,90	9,66	7,28	9,52	10,00	8,03	1,06
F03 n-ns	61,93	64,41	59,72	3,74	51	0,0005	25	28	5,10	5,61	3,37	8,24	8,71	5,64	1,08
F04 ns-pr	28,93	29,21	28,68	0,42	51	0,6745	25	28	4,52	4,68	4,45	15,64	16,03	15,51	1,02
F05 WOZ	50,67	52,75	48,74	3,26	48	0,0020	24	26	4,75	4,10	4,55	9,38	7,78	9,34	1,08
F06 WOJ	56,65	58,48	55,17	2,05	45	0,0458	21	26	5,68	5,84	5,20	10,03	9,98	9,42	1,06
F07 OPG	15,51	16,33	14,78	1,99	49	0,0522	24	27	2,87	2,17	3,23	18,48	13,31	21,86	1,11
F08 OPD	38,76	39,48	38,09	1,34	48	0,1861	24	26	3,70	3,35	3,94	9,54	8,48	10,35	1,04
F09 WKJ	26,53	26,99	26,17	0,95	52	0,3454	24	30	3,15	2,67	3,48	11,86	9,90	13,31	1,03
F10 mf-ek	38,63	39,26	38,12	1,97	54	0,0539	25	31	2,20	2,39	1,93	5,70	6,09	5,06	1,03
F11 mf-mf	17,33	18,66	16,25	2,70	54	0,0093	25	31	3,50	2,41	3,89	20,19	12,89	23,93	1,15
F12 zm-zm	91,61	93,98	89,77	2,73	53	0,0086	24	31	5,99	5,49	5,80	6,54	5,84	6,46	1,05
F13 zo-zo	55,52	56,35	54,87	1,03	23	0,3146	11	14	3,56	3,12	3,86	6,41	5,53	7,04	1,03
F14 SOP	52,21	53,68	51,11	2,43	52	0,0187	23	31	4,01	3,63	3,98	7,68	6,76	7,79	1,05
F15 apt-apt	26,55	28,01	25,37	3,45	52	0,0011	24	30	3,07	2,49	3,02	11,57	8,89	11,89	1,10
F16 GST	8,19	8,78	7,71	3,20	54	0,0023	25	31	1,34	1,29	1,19	16,33	14,76	15,42	1,14
PODNIĘBIENIE															
P01 ol-sr	53,85	56,13	52,04	2,79	41	0,0080	19	24	5,16	5,39	4,25	9,57	9,60	8,17	1,08
P02 ek-m-ekm	59,24	59,42	59,09	0,39	52	0,6978	24	30	3,00	2,63	3,31	5,07	4,43	5,59	1,01
P03 enm-enm	36,45	36,44	36,45	-0,02	51	0,9832	23	30	2,64	2,42	2,84	7,24	6,64	7,78	1,00
P04 IC-sr	38,42	40,06	37,13	2,29	41	0,0270	19	24	4,37	4,26	4,08	11,36	10,64	10,98	1,08
P05 min ICD	37,29	37,05	37,51	-0,53	51	0,6016	25	28	3,13	3,23	3,08	8,39	8,71	8,21	0,99
P06 max ICD	56,50	58,79	54,71	4,08	46	0,0002	21	27	3,97	3,23	3,59	7,03	5,50	6,56	1,07
P07 min P4	37,72	37,92	37,59	0,39	48	0,6972	20	30	2,91	2,96	2,92	7,72	7,81	7,78	1,01
P08 max P4	58,19	58,62	57,89	0,78	47	0,4412	20	29	3,20	3,06	3,32	5,51	5,22	5,73	1,01
P09 P3-M2	34,16	34,29	34,04	0,47	46	0,6432	22	26	1,85	2,15	1,58	5,40	6,28	4,63	1,01
P10 M1-M3	28,67	29,41	28,10	2,73	44	0,0092	20	26	1,73	2,08	1,15	6,03	7,06	4,08	1,05
P11 C-M3	57,89	59,67	56,54	4,60	49	0,0000	22	29	2,85	2,72	2,14	4,93	4,56	3,79	1,06

ŻUCHWA															
M01 WT/P4	30,81	31,35	30,42	1,25	48	0,2163	21	29	2,59	3,05	2,18	8,42	9,72	7,18	1,03
M02 WT/M1	29,32	29,85	28,95	1,19	48	0,2390	21	29	2,65	2,82	2,50	9,03	9,45	8,63	1,03
M03 WT/M2	28,14	28,59	27,82	1,19	48	0,2405	21	29	2,28	2,22	2,30	8,10	7,78	8,27	1,03
M04 WT/M3	28,53	28,97	28,20	1,16	48	0,2506	21	29	2,31	2,17	2,39	8,10	7,50	8,46	1,03
M05 OBG	18,78	18,42	19,04	-0,87	47	0,3909	20	29	2,44	2,24	2,58	12,98	12,15	13,53	0,97
M06 GT/P4	15,78	16,51	15,25	2,85	48	0,0064	21	29	1,65	1,77	1,36	10,47	10,73	8,90	1,08
M07 GT/M1	15,11	15,77	14,63	3,00	48	0,0042	21	29	1,43	1,50	1,18	9,44	9,53	8,04	1,08
M08 GT/M2	15,76	16,13	15,49	1,70	48	0,0965	21	29	1,34	1,37	1,27	8,49	8,49	8,20	1,04
M09 GT/PL	18,06	18,67	17,59	2,50	49	0,0158	22	29	1,60	1,61	1,45	8,87	8,62	8,27	1,06
M10 P3-M2	39,25	39,34	39,18	0,35	44	0,7288	19	27	1,54	1,33	1,69	3,93	3,39	4,32	1,00
M11 M1-M3	33,12	33,30	32,98	0,68	42	0,5007	19	25	1,51	1,53	1,52	4,57	4,59	4,61	1,01
MÓZGOCZASZKA															
C01 ba-o	28,03	28,55	27,64	1,89	49	0,0642	22	29	1,73	1,43	1,86	6,17	4,99	6,73	1,03
C02 fol-foi	24,00	24,31	23,78	0,96	51	0,3422	22	31	1,97	2,01	1,95	8,22	8,25	8,21	1,02
C03 DKP	16,61	16,27	16,88	-1,24	51	0,2206	23	30	1,77	1,53	1,92	10,68	9,43	11,39	0,96
C04 SKP	10,56	10,82	10,36	1,87	52	0,0665	23	31	0,91	0,99	0,80	8,59	9,14	7,73	1,04
C05 WAM	7,46	7,73	7,23	1,79	50	0,0795	24	28	1,03	1,03	0,99	13,79	13,34	13,66	1,07

Opis skrótów pomiarów w tabeli 2.

Tak jak u goryli, najbardziej dymorficzne u szympanśów są pomiary twarzy (zakres 2–15%; średnio 6,8%). Pomiary żuchwy (zakres 0–8%; średnio 3,8%), podniebienia (zakres 0–8%; średnio 3,5%) i mózgowcaszki (zakres 2–7%; średnio 4%) były – średnio rzecz biorąc – równie mało dymorficzne. U szympansa tylko cztery pomiary (twarzy) były dymorficzne w przedziale 10–15% (w tabeli zaznaczone pogrubioną czcionką).

Zależność między wielkością różnicy między średnimi a wskaźnikiem dymorfizmu

Zależność między istotnością średnich różnic międzypłciowych pomiarów (*Mm* a *Mf*) a wskaźnikiem dymorfizmu liczonym jako wskaźnik *Mm/Mf* jest istotna, choć niezbyt duża – u szympansa wynosi –0,70; u goryla –0,36 (patrz **ryc. 32**). Należy zwrócić uwagę, że korelacja jest niezbyt ścisła:

- Wartość *p* może być wysoka (nieistotna różnica między płciami), a dymorfizm duży – np. u szympansa pomiar Fo7: $p > 0,05$; $WDP = 1,11$
- lub odwrotnie – wartość *p* niska (istotna różnica między płciami), a dymorfizm mały – np. u szympansa pomiar P11: $p < 0,00001$; $WDP = 1,06$.

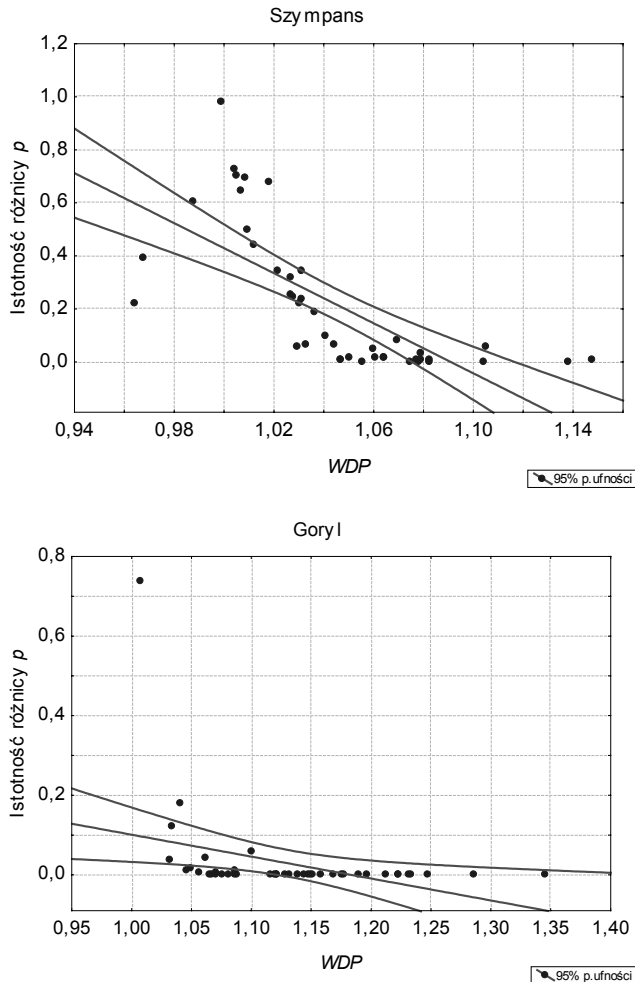
Zależność między współczynnikiem zmienności a wskaźnikiem dymorfizmu

Na wykresach (**ryc. 33–36**) przedstawiono porównanie współczynników zmienności (*CV*) i wskaźników dymorfizmu (*WDP*) pomiarów czaszki (w dwóch zespołach cech – twarzy z mózgowcaszką oraz podniebienia z żuchwą) goryla i szympansa. Zgodność uporządkowania wielkości współczynników zmienności lub wskaźników dymorfizmu dwóch szeregów (gatunków) mierzy współczynnik korelacji rang Spearmana, który pozwala ocenić statystyczną istotność współzgodności obu profili. Należy zaznaczyć, że wskaźniki dymorfizmu na tych wykresach są zmodyfikowane w ten sposób, by liczbowo odpowiadały współczynnikom zmienności; $WDP = 1,10$ na wykresie będzie przedstawiony jako 10, $WDP = 1,15$ – jako 15, i tak dalej.

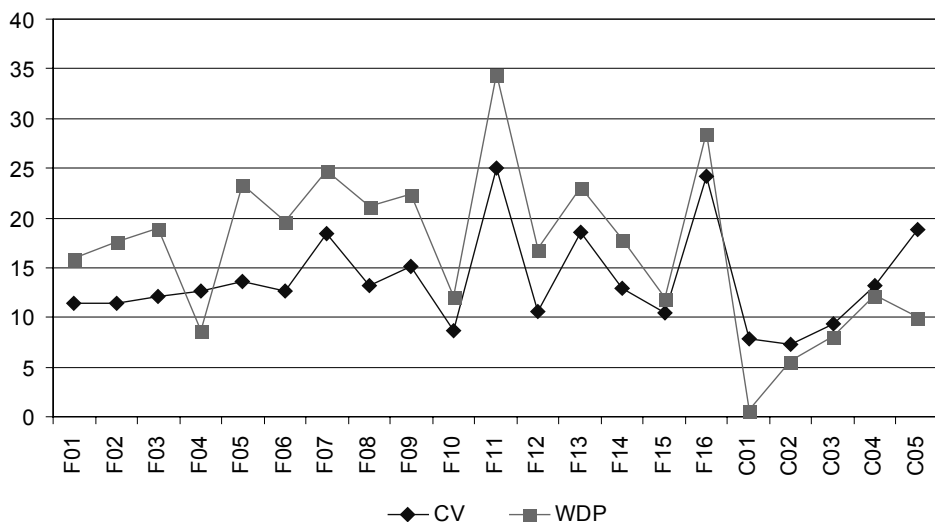
Na wykresach (**ryc. 37 i 38**) przedstawiono korelacje Pearsona – zależność między współczynnikiem zmienności a wskaźnikiem dymorfizmu (dla całości cech czaszki) u goryli i szympanśów.

W odniesieniu do goryla, współczynniki korelacji (r_s Spearmana i r Pearsona) (patrz **ryc. 33, 34 i 37**) są istotne statystycznie ($r = 0,81$), co oznacza, że współczynniki zmienności i wskaźniki dymorfizmu płciowego wykazują podobne wzorce i na podstawie wartości współczynnika zmienności można szacować wartość wskaźnika dymorfizmu. Oba szeregi profili – *CV* i *WDP* przebiegają prawie równolegle, z tym że odmiennie układu się kilka cech, na przykład Fo4 – *ns-pr* czy Co1 – *ba-o*, gdzie wartości *WDP* wyraźnie spadają, przy czym ta druga w ogóle nie jest dymorficzna.

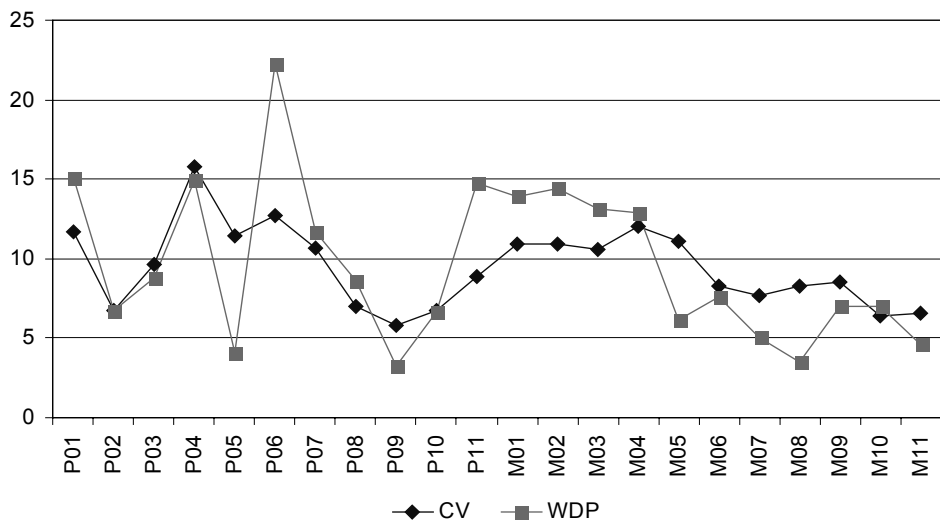
W odniesieniu do szympansa (patrz **ryc. 35, 36 i 38**) współczynnik korelacji Pearsona ($r = 0,54$) jest niższy niż u goryla, ale istotny statystycznie; współczynnik korelacji rang Spearmana wyliczony dla grupy cech twarzy z mózgowąszką jest istotny statystycznie, dla grupy cech podniebienia z żuchwą – nie. Oba szeregi profili – CV i WDP cech czaszek szympansov biegna dla duzej liczby cech równolegle, a w kilku cechach: Fo4, Co3, Mo5 wartosci CV i WDP różnią się zasadniczo – przy duzej zmienności, wskaźnik dymorfizmu jest bliski zeru.



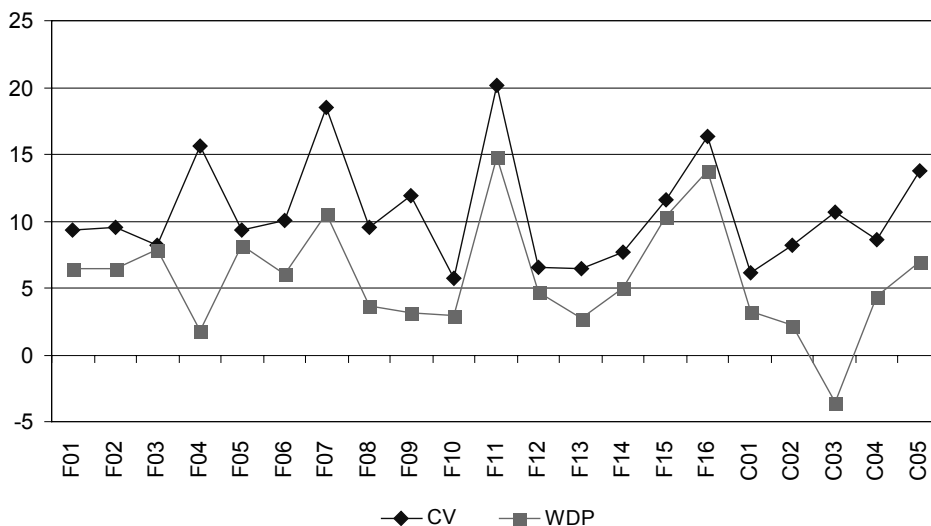
Ryc. 32. Korelacja między wskaźnikiem dymorfizmu płciowego (WDP) a wartością p (istotnością różnicy międzypłciowej) dla pomiarów czaszek małp człekokształtnych – szympansov (na górze) i goryli (na dole). Współczynnik korelacji Pearsona dla szympansov $r = -0,704$; dla goryli $r = -0,359$



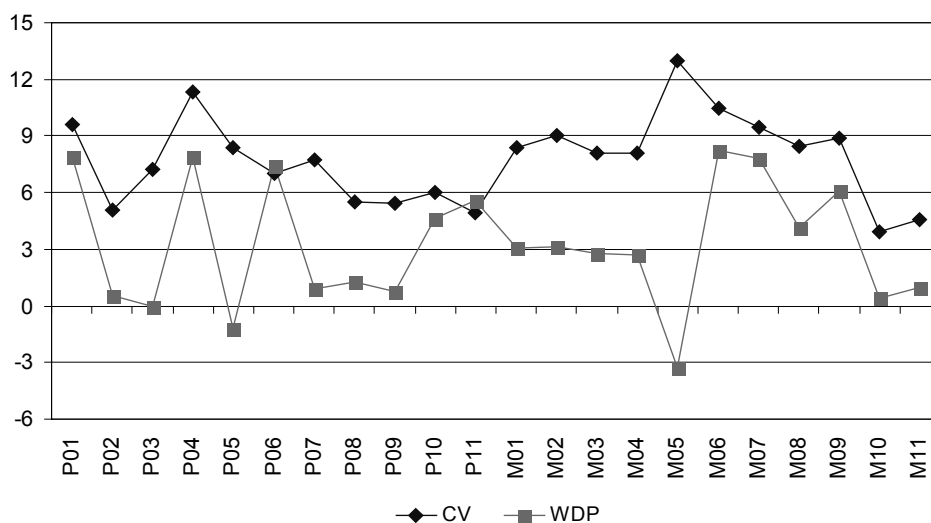
Ryc. 33. Goryle (twarz i mózgoczaszka). Porównanie współczynników zmienności (CV) i wskaźników dymorfizmu płciowego (WDP [%]) pomiarów czaszki. Współczynnik korelacji rang Spearmana pomiędzy profilami $r_s = 0,766$ ($p < 0,05$). Opis skrótów pomiarów w tabeli 2



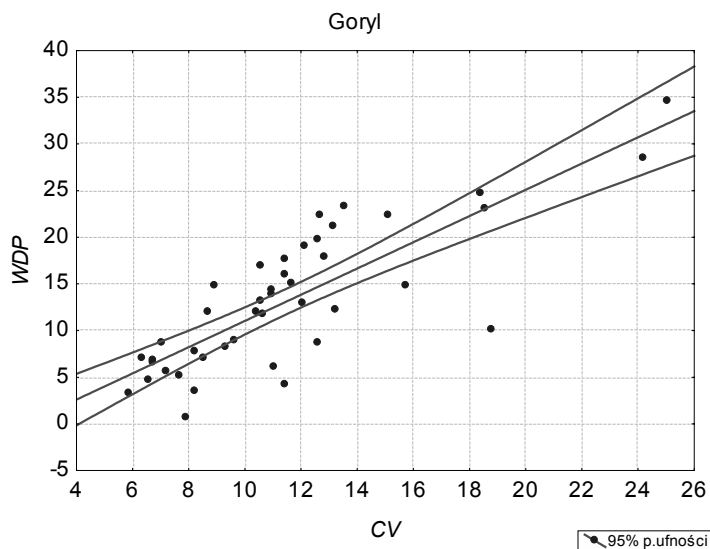
Ryc. 34. Goryle (podniebienie i żuchwa). Porównanie współczynników zmienności (CV) i wskaźników dymorfizmu płciowego (WDP [%]) pomiarów czaszki. Współczynnik korelacji rang Spearmana pomiędzy profilami $r_s = 0,656$ ($p < 0,05$). Opis skrótów pomiarów w tabeli 2



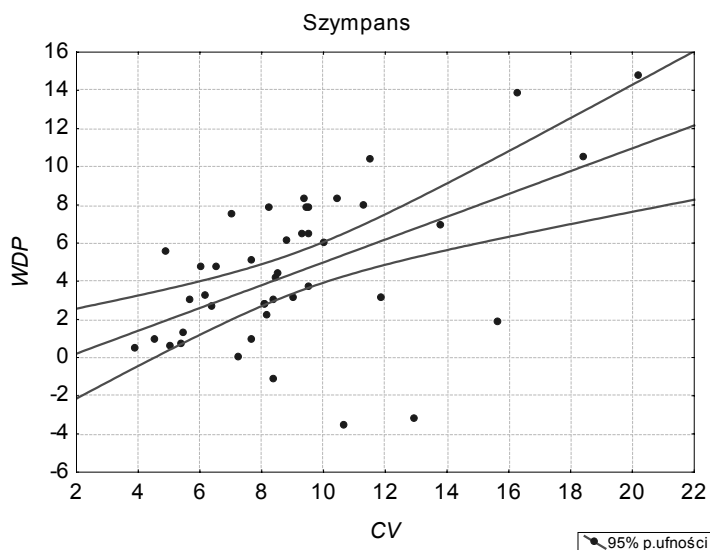
Ryc. 35. Szympansy (twarz i mózgowczaszka). Porównanie współczynników zmienności (CV) i wskaźników dymorfizmu płciowego (WDP [%]) pomiarów czaszki. Współczynnik korelacji rang Spearmana pomiędzy profilami $r_s = 0,457$ ($p < 0,05$). Opis skrótów pomiarów w tabeli 2



Ryc. 36. Szympansy (podniebienie i żuchwa). Porównane współczynników zmienności (CV) i wskaźników dymorfizmu płciowego (WDP [%]) pomiarów czaszki. Współczynnik korelacji rang Spearmana pomiędzy profilami $r_s = 0,421$. Opis skrótów pomiarów w tabeli 2



Ryc. 37. Korelacja między współczynnikiem zmienności (CV) a wskaźnikiem dymorfizmu płciowego (WDP) dla całości cech czaszek goryli. Współczynnik korelacji Pearsona $r = 0,812$



Ryc. 38. Korelacja między współczynnikiem zmienności (CV) a wskaźnikiem dymorfizmu płciowego (WDP) dla całości cech czaszek szympanśów. Współczynnik korelacji Pearsona $r = 0,539$

4.3. „Dobroć” metody szacowania dymorfizmu

Obliczone wskaźniki rzeczywistego dymorfizmu płciowego cech zębów i czaszek w dwóch seriach afrykańskich małp człekokształtnych pozwoliły sprawdzić skuteczność metod szacowania dymorfizmu na materiale, w którym indywidualne oznaczenia płci nie są znane. Siedem takich metod (patrz rozdział „Metody”) zastosowano do zbadanych wcześniej goryli i szympanсів, traktując każdą z tych grup jako zbiór osobników o nieznaney płci. Wyniki tych oszacowań zawarto w tabelach 7 i 8 (odnośnie do zębów) i tabelach 9 i 10 (odnośnie do czaszek).

Oddzielnie wykonano obliczenia dla cech zębów i czaszek, ze względu na wyraźnie różne nasilenie dymorfizmu w tych dwóch grupach cech, i sygnalizowaną przez autorów metod, zależność ich skuteczności od rzeczywistych rozmiarów różnic płciowych.

4.3.1. Dymorfizm płciowy pomiarów zębów

Wskaźniki dymorfizmu płciowego (rzeczywiste i oszacowane) cech zębów w grupie goryli i szympanсів przedstawiono w tabelach 7 i 8. Przypomnę, że do oznaczenia metod zastosowano następujące skróty: Mean – metoda „średniej”, Median – metoda „mediany”, FMA – Finite Mixture Analysis, MoM – metoda momentów, ARM – Assigned Resampling Method, CV – metoda współczynnika zmienności oraz BDI – Binomial Dimorphism Index (metoda dwumianowa).

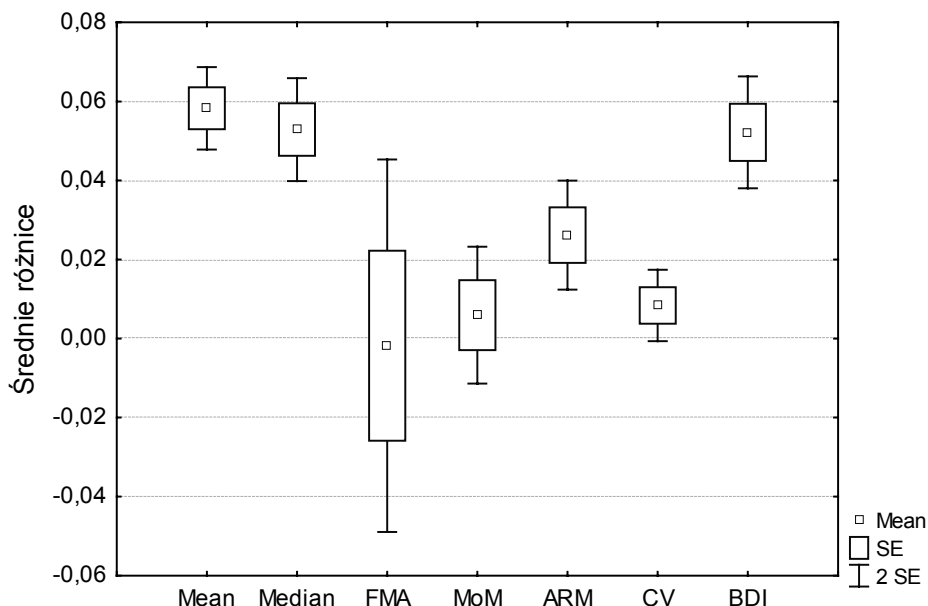
O tym, jak trafnie można za pomocą poszczególnych metod oszacować rzeczywisty (Mm/Mf) dymorfizm płciowy pomiarów zębów, można wnioskować na podstawie współczynników korelacji między rozkładami wartości wskaźników dymorfizmu – zmierzonymi (zmienna Mm/Mf) i oszacowanymi (zmiennymi są kolejne metody szacowania). Jeśli do obliczeń wykorzystano się komplet pomiarów zębów, łącznie z bardzo silnie dymorficznymi kłami, to otrzymane współczynniki korelacji (r) Pearsona są bardzo wysokie, co widać na wykresach rozrzutu. Ponieważ jednak rozkłady zawierające pomiary kłów są silnie zniekształcone, lepiej odwołać się do korelacji uzyskanych po wyłączeniu tych pomiarów.

Nieco inaczej „dobroć metody” szacowania dymorfizmu wyraża uśredniona różnica między rzeczywistymi i oszacowanymi wskaźnikami dymorfizmu. Różnice takie przedstawione są na rysunkach, na których poza średnimi wartościami różnicy pokazany jest zakres błędu standardowego rozkładu różnic (rozkłady tych różnic przedstawione są w postaci histogramów).

Goryle

Rzeczywisty dymorfizm płciowy zębów goryla oraz wskaźniki oszacowane siedmioma metodami statystycznymi przedstawiono w **tabeli 7**. Na rycinach przedstawione są kolejne kroki liczenia „dobroci metody”: (1) korelacje między wskaźnikiem rzeczywistym a oszacowanym, (2) średnie różnice między wartością rzeczywistą a oszacowaną (i ich błędy) oraz (3) histogramy rozkładów błędów oszacowania dymorfizmu w różnych wariantach – dla wszystkich zębów łącznie (34 pomiary), dla zębów z wyłączeniem kłów (28 pomiarów) i również dla samych kłów (6 pomiarów).

Wszystkie zęby. Współczynniki korelacji (r) Pearsona między wskaźnikami dymorfizmu rzeczywistymi a oszacowanymi różnymi metodami przedstawiono w Aneksie (ryc. A-1). Są one bardzo wysokie (od $r = 0,92$, z metody FMA, do $r = 0,99$ z pozostałymi metodami). Poniżej (**ryc. 39**) przedstawiono wykresy średnich różnic między wartością rzeczywistą a oszacowaną (i ich błędy), a w Aneksie (ryc. A-2) – histogramy rozkładów błędów oszacowań dymorfizmu płciowego zębów różnymi metodami (tj. różnic między rzeczywistym wskaźnikiem dymorfizmu a wskaźnikiem oszacowanym).



Ryc. 39. Goryle (zęby). Dobroć metody szacowania dymorfizmu płciowego – średnie różnice między rzeczywistym a oszacowanym (za pomocą różnych metod) wskaźnikiem dymorfizmu

Tabela 7. Goryle (zęby) – wskaźniki dyformizmu płciowego, rzeczywiste (*Mm/Mf*) i oszacowane

Metoda	s I1 MD	s I1 BL	s I2 MD	s I2 BL	s C MD	s C BL	s C H	s P3 MD	s P3 BL	s P4 MD	s P4 BL	s M1 MD
<i>Mm/Mf</i>	1,050	1,084	1,070	1,108	1,450	1,393	1,781	1,063	1,072	1,043	1,067	1,025
Mean	1,103	1,140	1,143	1,158	1,455	1,399	1,781	1,129	1,126	1,136	1,122	1,103
Median	1,103	1,139	1,140	1,157	1,431	1,394	1,723	1,125	1,126	1,136	1,121	1,102
FMA	1,084	1,135	1,131	1,159	1,221	0,000	1,340	1,134	1,095	1,127	1,078	0,000
MoM	1,088	1,000	1,000	1,068	1,454	1,404	1,771	1,000	1,116	1,000	1,118	1,000
ARM	1,084	1,119	1,117	1,130	1,407	1,337	1,716	1,099	1,098	1,110	1,102	1,083
CV(7)	1,033	1,092	1,099	1,112	1,446	1,387	1,772	1,071	1,057	1,080	1,046	1,038
BDI	1,103	1,140	1,142	1,157	1,432	1,391	1,701	1,125	1,125	1,136	1,121	1,103

	s M1 BL	s M2 MD	s M2 BL	s M3 MD	s M3 BL	z I1 MD	z I1 BL	z I2 MD	z I2 BL	z C MD	z C BL	z C H
<i>Mm/Mf</i>	1,072	1,029	1,071	1,067	1,080	1,037	1,082	1,058	1,123	1,305	1,381	1,601
Mean	1,111	1,119	1,128	1,143	1,154	1,144	1,141	1,112	1,179	1,321	1,396	1,601
Median	1,111	1,117	1,123	1,139	1,152	1,143	1,139	1,109	1,179	1,316	1,368	1,583
FMA	0,000	1,112	1,095	1,129	1,130	1,104	1,117	1,113	1,112	1,214	1,202	1,278
MoM	1,097	1,000	1,103	1,000	1,134	1,137	1,000	1,000	1,180	1,313	1,383	1,596
ARM	1,091	1,097	1,098	1,112	1,126	1,117	1,114	1,086	1,154	1,276	1,318	1,548
CV(7)	1,043	1,056	1,065	1,080	1,091	1,086	1,084	1,051	1,122	1,315	1,385	1,614
BDI	1,111	1,118	1,125	1,140	1,152	1,144	1,140	1,110	1,179	1,317	1,370	1,563

	z P3 MD	z P3 BL	z P4 MD	z P4 BL	z M1 MD	z M1 BL	z M2 MD	z M2 BL	z M3 MD	z M3 BL
<i>Mm/Mf</i>	1,152	1,065	1,033	1,070	1,019	1,051	1,041	1,071	1,067	1,077
Mean	1,221	1,204	1,118	1,132	1,080	1,096	1,132	1,126	1,147	1,139
Median	1,213	1,200	1,118	1,133	1,080	1,096	1,132	1,125	1,147	1,137
FMA	1,194	1,186	1,092	1,124	0,000	0,000	1,098	1,102	1,110	1,129
MoM	1,128	1,129	1,113	1,000	1,061	1,081	1,124	1,096	1,118	1,096
ARM	1,168	1,161	1,094	1,106	1,064	1,077	1,111	1,101	1,118	1,106
CV (7)	1,193	1,183	1,055	1,075	0,998	1,025	1,058	1,066	1,083	1,080
BDI	1,215	1,202	1,119	1,133	1,080	1,096	1,131	1,126	1,146	1,137

s – zęby szczęki, z – zęby żuchwy, MD – długość, BL – szerokość, H – wysokość

Im średnia różnica jest bliższa wartości 0,00 i im mniejszy rozstęp błędu standardowego (*SE*), tym oszacowanie jest lepsze (patrz ryc. 39); jak również im więcej jest pomiarów wykazujących małe różnice między wskaźnikiem dymorfizmu rzeczywistym a oszacowanym, tym lepsze oszacowanie daną metodą (patrz Aneks ryc. A-2).

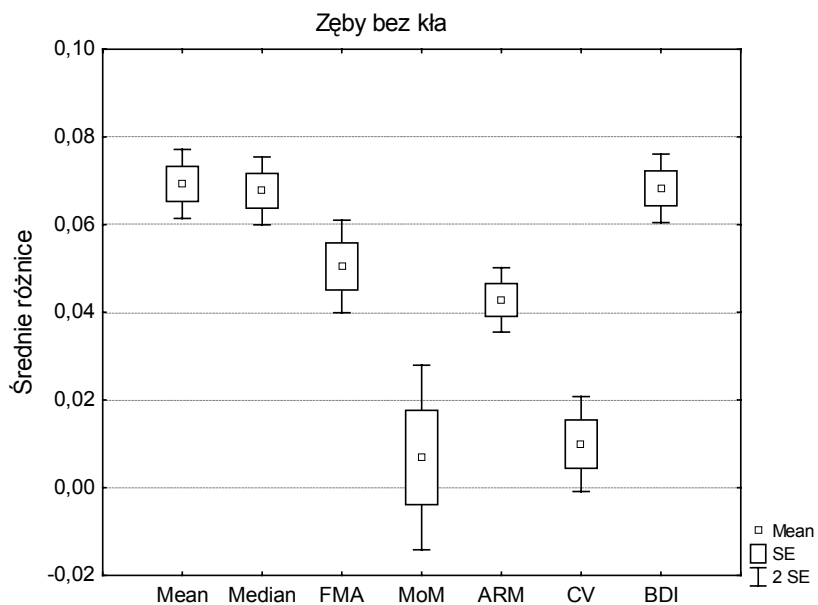
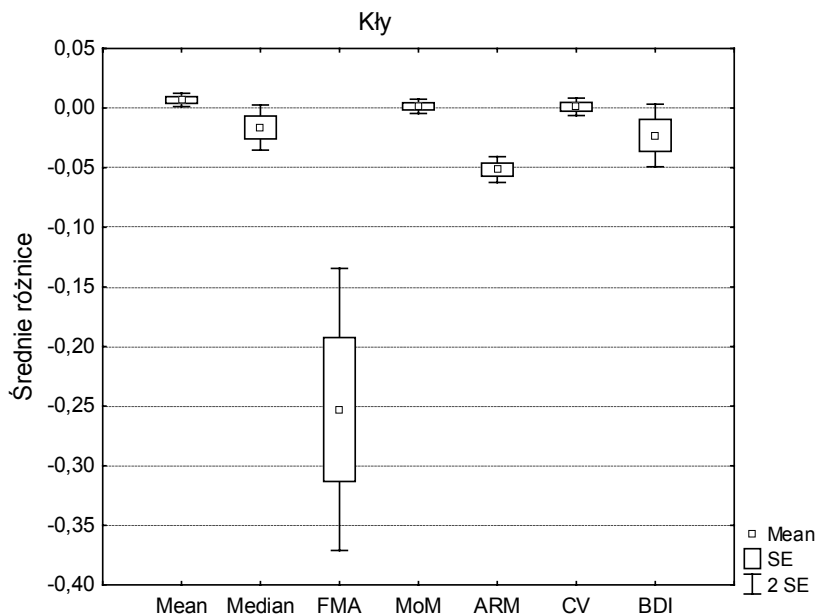
W analizie obejmującej wszystkie zęby goryla, choć oszacowania dymorfizmu metodą FMA osiągały wartość średnią różnic najbliższą wartości zero, dla tej metody jednak ogromny był rozstęp błędu i największe różnice między wskaźnikiem rzeczywistym a oszacowanym. Metody CV i MoM osiągają średnie wartości różnic bliskie 0,01, ale metoda CV ma mniejszy rozstęp błędu niż MoM, zatem jest od niej trochę lepsza. Metoda ARM jest trzecią z kolei pod względem „dobroci”; pozostałe trzy metody: metoda średniej, mediany i BDI, istotnie przeszacowują dymorfizm.

Zęby z podziałem na kategorie. Ponieważ zęby australopiteków nie są tak dymorficzne jak kły obu afrykańskich małp człekokształtnych, zatem analizę powtórzono, wyłączając pomiary kłów. Jak już wspomniano, po takim zabiegu wyraźnie obniżają się współczynniki korelacji między wskaźnikiem dymorfizmu rzeczywistym a oszacowanym.

Takie współczynniki korelacji między wskaźnikiem dymorfizmu rzeczywistym a oszacowanym różnymi metodami przedstawiono w Aneksie (ryc. A-3), a obok, na **rycinie 40** – wykresy średnich różnic między wartością rzeczywistą a oszacowaną (i ich błędy) dla zębów po wyłączeniu kła (i samych kłów). W Aneksie (ryc. A-4) są też histogramy rozkładów błędów oszacowań dymorfizmu płciowego dla zębów bez kłów.

Korelacje rzeczywistego i oszacowanego dymorfizmu płciowego w tej sytuacji są znacznie niższe niż w odniesieniu do próby złożonej z zębów razem z kłami i przybierają wartości od $r = 0,34$ (metoda MoM) do $r = 0,70$ (metoda Mean). Ze względu na najmniejszą średnią różnicę rzeczywistego i oszacowanego dymorfizmu, najlepsze okazały się dwie metody – metoda CV i MoM. Ze względu jednak na rozstęp błędu, zdecydowanie lepsza była metoda CV (metodę MoM cechowała też najsłabsza korelacja między wskaźnikiem rzeczywistym a oszacowanym). Wszystkie pozostałe metody przeszacowywały dymorfizm.

W analizie samych kłów (patrz ryc. 40) najlepsze w odniesieniu do goryla są metody CV, MoM i Mean. Reszta metod trochę zaniżała dymorfizm, a metoda FMA miała ogromny rozstęp błędu. Jednak, jak już wspomniano, ponieważ kopalne hominidy nie mają tak dymorficznych płciowo żadnych zębów, analiza dobroci metody szacowania dymorfizmu sprawdzana na samych kłach nie ma specjalnego znaczenia dla celów tej pracy.



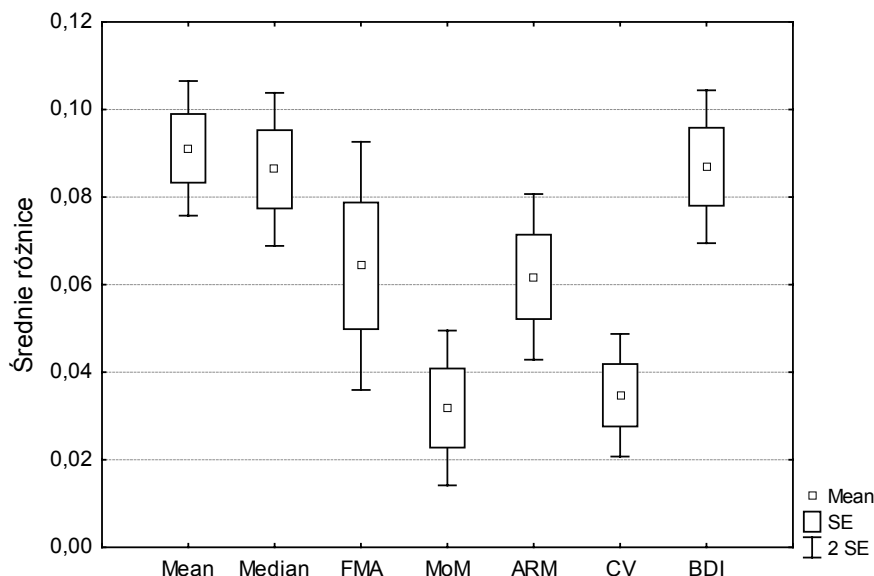
Ryc. 40. Goryle (zęby). Dobroć metody szacowania dymorfizmu płciowego wysoko dymorficznych kłów (na górze) i zębów innych niż kły (na dole) – średnie różnice między rzeczywistym a oszacowanym (za pomocą różnych metod) wskaźnikiem dymorfizmu

Szympansy

Rzeczywisty dymorfizm płciowy zębów szympansa (*Mm/Mf*) oraz wskaźniki dymorfizmu oszacowane siedmioma metodami statystycznymi (na połączonych próbach osobników obu płci) przedstawiono w **tabeli 8**.

„Dobroć metody”: (1) korelacje między wskaźnikiem dymorfizmu rzeczywistym a oszacowanym, (2) średnie różnice między wartością rzeczywistą a oszacowaną (i ich błędy), i (3) histogramy rozkładów błędów oszacowania dymorfizmu, podobnie jak w odniesieniu do goryla, obliczono w różnych wariantach – dla wszystkich zębów łącznie, dla zębów z wyłączeniem kłów oraz (choć w ograniczonym zakresie) dla samych kłów. Ponieważ metody szacowania dymorfizmu u naczelnych zakładają, że z dwóch osobników różnej płci ten większy jest samcem, w pięciu wypadkach zębów szympansa, gdzie pomiary u samic były większe niż u samców, rzeczywisty wskaźnik dymorfizmu (przy wyliczaniu „dobroci metody”) odwrócono ($1/WDP$).

Wszystkie zęby. Korelacje między wskaźnikiem rzeczywistym a oszacowanym różnymi metodami przedstawiono w Aneksie (ryc. A-5). Współczynniki korelacji są dość wysokie (w zakresie od $r = 0,77$ do $r = 0,95$), choć niższe niż te obliczone dla goryla. Poniżej (**ryc. 41**) przedstawiono



Ryc. 41. Szympansy (zęby). Dobroć metody szacowania dymorfizmu płciowego – średnie różnice między rzeczywistym a oszacowanym (przy pomocy różnych metod) wskaźnikiem dymorfizmu

Tabela 8. Szympansy (zęby) – wskaźniki dymorfizmu płciowego, rzeczywiste (*Mm/Mf*) i oszacowane

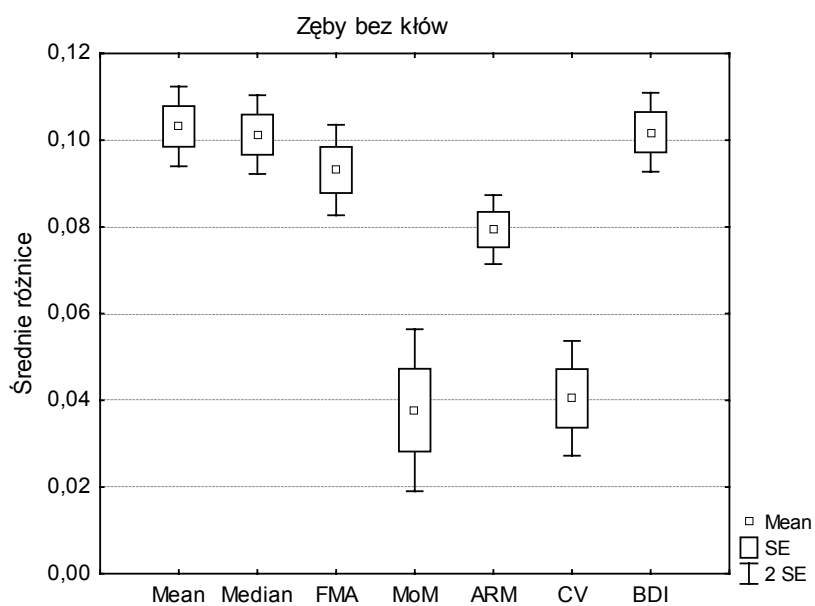
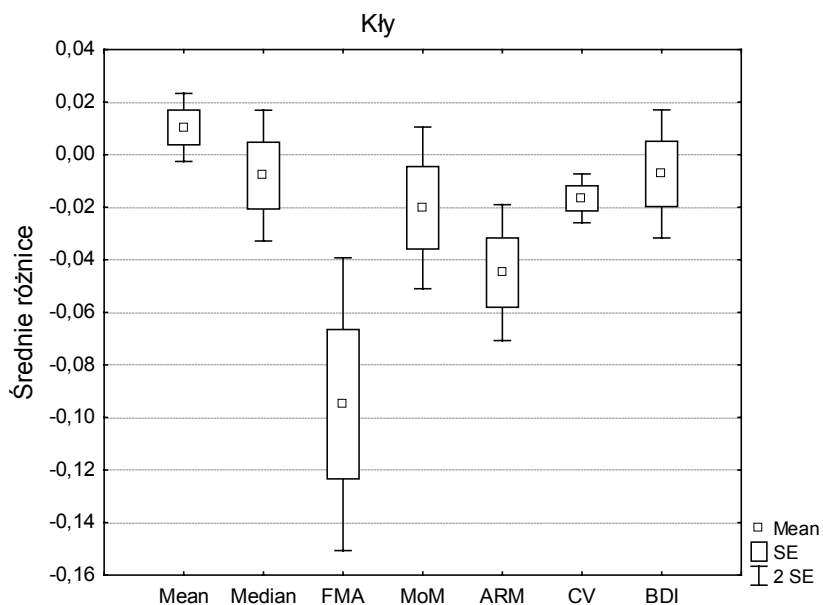
Metoda	s I1 MD	s I1 BL	s I2 MD	s I2 BL	s C MD	s C BL	s C H	s P3 MD	s P3 BL	s P4 MD	s P4 BL	s M1 MD
Mm/Mf	1,018	0,968	0,989	0,981	1,296	1,251	1,430	1,006	1,014	0,992	1,018	1,005
Mf/Mm*		1,033	1,012	1,020				1,009				
Mean	1,125	1,114	1,111	1,121	1,303	1,253	1,430	1,163	1,123	1,142	1,109	1,088
Median	1,122	1,114	1,109	1,112	1,300	1,248	1,393	1,164	1,123	1,142	1,109	1,086
FMA	1,111	1,112	1,130	1,099	1,191	1,200	1,222	1,139	1,176	1,106	1,133	1,066
MoM	1,000	1,000	1,000	1,033	1,298	1,167	1,414	1,047	1,000	1,123	1,000	1,084
ARM	1,105	1,093	1,090	1,095	1,243	1,212	1,377	1,116	1,098	1,116	1,086	1,072
CV(7)	1,071	1,048	1,056	1,050	1,279	1,243	1,410	1,115	1,083	1,078	1,051	1,005
BDI	1,124	1,114	1,110	1,113	1,298	1,247	1,392	1,164	1,124	1,141	1,109	1,087

	s M1 BL	s M2 MD	s M2 BL	s M3 MD	s M3 BL	z I1 MD	z I1 BL	z I2 MD	z I2 BL	z C MD	z C BL	z C H
Mm/Mf	1,003	1,014	0,998	1,013	1,029	1,030	1,009	0,997	1,008	1,178	1,218	1,329
Mf/Mm*			1,002									
Mean	1,092	1,120	1,107	1,114	1,100	1,134	1,103	1,135	1,113	1,209	1,248	1,321
Median	1,091	1,113	1,106	1,107	1,099	1,134	1,103	1,133	1,113	1,203	1,236	1,275
FMA	1,084	1,101	1,089	1,139	1,119	1,092	1,081	1,108	1,080	1,151	1,178	1,189
MoM	1,067	1,097	1,089	1,000	1,000	1,131	1,099	1,122	1,106	1,197	1,223	1,281
ARM	1,072	1,092	1,079	1,090	1,080	1,111	1,083	1,116	1,095	1,176	1,194	1,230
CV(7)	1,015	1,049	1,035	1,062	1,038	1,072	1,029	1,069	1,037	1,162	1,216	1,292
BDI	1,091	1,114	1,106	1,109	1,100	1,135	1,104	1,134	1,113	1,204	1,238	1,279

	z P3 MD	z P3 BL	z P4 MD	z P4 BL	z M1 MD	z M1 BL	z M2 MD	z M2 BL	z M3 MD	z M3 BL
Mm/Mf	1,017	1,089	1,019	1,026	1,027	1,018	1,018	1,018	1,010	1,015
Mean	1,191	1,203	1,128	1,133	1,088	1,088	1,108	1,093	1,123	1,114
Median	1,187	1,199	1,122	1,133	1,088	1,088	1,107	1,093	1,118	1,113
FMA	1,171	1,187	1,114	1,138	1,084	1,072	1,082	1,078	1,107	1,105
MoM	1,058	1,141	1,065	1,000	1,000	1,050	1,102	1,082	1,055	1,000
ARM	1,156	1,156	1,100	1,110	1,070	1,073	1,088	1,075	1,096	1,091
CV(7)	1,162	1,184	1,061	1,081	1,017	1,004	1,035	1,016	1,057	1,048
BDI	1,188	1,202	1,123	1,134	1,088	1,087	1,108	1,093	1,118	1,114

s – zęby szczęki, z – zęby żuchwy, MD – długość, BL – szerokość, H – wysokość

* W przypadku gdy rzeczywisty wskaźnik dymorfizmu *Mm/Mf* był mniejszy niż 1 (średnia pomiarów samic była większa niż średnia pomiarów samców), wskaźnik dymorfizmu odwracano (*Mf/Mm*)



Ryc. 42. Szympany (zęby). Dobroć metod szacowania dymorfizmu płciowego wysoko dymorficznych kłów (na górze) i zębów inne niż kły (na dole) – średnie różnice między rzeczywistym a oszacowanym (za pomocą różnych metod) wskaźnikiem dymorfizmu

wykresy średnich różnic między wartością rzeczywistą a oszacowaną (i ich błędy), a w Aneksie (ryc. A-6) – histogramy rozkładów błędów oszacowań dymorfizmu płciowego.

Pod względem średnich różnic i rozkładów tych różnic metody CV i MoM wypadają podobnie (są najlepsze; choć metodę CV charakteryzuje trochę mniejszy rozkład błędu), ale w odniesieniu do gatunku o stosunkowo niskim dymorfizmie, jaki charakteryzuje szympansa, każda z metod przeszacowuje dymorfizm.

Zęby z podziałem na kategorie. Po wyłączeniu z próby kłów (patrz **ryc. 42** i ryc. A-7) (pomiar kłów u szympansa są – podobnie jak u goryla – wysoce dymorficzne, natomiast inne zęby cechuje minimalny dymorfizm) okazuje się, że choć pod względem średnich różnic i rozkładów tych różnic metody CV i MoM znów wydają się najlepsze, to korelacje między wartością rzeczywistą a oszacowaną różnią się dla tych metod zasadniczo (patrz Aneks ryc. A-8) – w odniesieniu do metody MoM $r = 0,09$ (brak korelacji), a w odniesieniu do metody CV $r = 0,53$ (korelacja istotna statystycznie).

W analizie samych kłów (patrz **ryc. 42**), podobnie jak było to u goryli, metodę FMA cechuje ogromny rozstęp błędów, jest zatem najgorsza, a za najlepsze w wypadku szympansa należy uznać metody Mean i CV.

Podsumowując, należy stwierdzić, że metoda CV w każdym wypadku dostarczała najlepszych oszacowań dymorfizmu płciowego małp; zostanie więc ona zastosowana do oszacowania dymorfizmu zębów kopalnych hominidów.

4.3.2. Dymorfizm płciowy pomiarów czaszki

Możliwości oszacowania dymorfizmu płciowego, opisane w poprzednim rozdziale na podstawie pomiarów zębów, zbadano także z wykorzystaniem pomiarów czaszek tych samych dwóch gatunków małp człekokształtnych – goryli i szympansov.

Goryle

Rzeczywisty dymorfizm płciowy pomiarów czaszki goryla (wskaźnik Mm/Mf) oraz wskaźniki oszacowane siedmioma metodami statystycznymi (na próbie złożonej z połączonych grup płci) przedstawiono w **tabeli 9**.

W celu określenia „dobroci metody”, czyli wskazania metody, za pomocą której najlepiej można oszacować dymorfizm, posłużono się, tak jak w odniesieniu do zębów: (1) korelacjami między wskaźnikiem rzeczywistym a oszacowanymi, (2) średnimi różnicami między wartościami

Tabela 9. Goryle (czaszka) – wskaźniki dymorfizmu płciowego, rzeczywiste (*Mm/Mf*) i oszacowane

Metoda	TWARZ										
	F01 n-pr	F02 g-pr	F03 n-ns	F04 ns-pr	F05 WOZ	F06 WOJ	F07 OPG	F08 OPD	F09 WKJ	F10 mf-ek	F11 mf-mf
<i>Mm/Mf</i>	1,159	1,176	1,190	1,087	1,233	1,197	1,247	1,212	1,224	1,121	1,345
Mean	1,198	1,205	1,215	1,221	1,261	1,241	1,355	1,242	1,269	1,153	1,506
Median	1,198	1,199	1,209	1,213	1,259	1,234	1,355	1,240	1,263	1,150	1,505
FMA	1,151	1,138	1,147	1,177	1,183	1,166	1,277	1,191	1,232	1,117	1,391
MoM	1,191	1,187	1,191	1	1,243	1,225	1,338	1,225	1,106	1,142	1,474
ARM	1,157	1,160	1,168	1,177	1,220	1,198	1,292	1,200	1,205	1,125	1,407
CV(7)	1,171	1,171	1,191	1,204	1,233	1,206	1,385	1,220	1,281	1,096	1,625
CV(10)	1,108	1,108	1,129	1,142	1,171	1,144	1,328	1,159	1,220	1,032	1,578
BDI	1,200	1,200	1,210	1,213	1,256	1,234	1,357	1,240	1,263	1,151	1,508

TWARZ I PODNIEBIENIE

Metoda	TWARZ I PODNIEBIENIE										
	F12 zm-zm	F13 zo-zo	F14 SOP	F15 apt-apt	F16 GST	P01 ol-sr	P02 ekm-ekm	P03 enm-enm	P04 IC-sr	P05 min ICD	P06 max ICD
<i>Mm/Mf</i>	1,170	1,231	1,178	1,120	1,286	1,151	1,067	1,088	1,149	1,041	1,223
Mean	1,188	1,357	1,229	1,191	1,484	1,209	1,108	1,175	1,289	1,177	1,240
Median	1,187	1,346	1,227	1,189	1,483	1,209	1,108	1,168	1,281	1,177	1,237
FMA	1,139	1,276	1,185	1,152	1,388	1,178	1,106	1,120	1,263	1,209	1,178
MoM	1,172	1,313	1,144	1,171	1,419	1,183	1	1,157	1,174	1	1,217
ARM	1,148	1,290	1,184	1,151	1,387	1,161	1,085	1,131	1,219	1,146	1,198
CV(7)	1,148	1,390	1,212	1,143	1,592	1,178	1,047	1,123	1,300	1,172	1,207
CV(10)	1,084	1,333	1,150	1,079	1,543	1,115	0,982	1,059	1,240	1,109	1,145
BDI	1,188	1,348	1,226	1,189	1,486	1,210	1,109	1,168	1,283	1,179	1,235

PODNIEBIENIE I ŻUCHWA

Metoda	P07 min P4	P08 max P4	P09 P3-M2	P10 M1-M3	P11 C-M3	M01 WT/P4	M02 WT/M1	M03 WT/M2	M04 WT/M3	M05 OBG	M06 GT/P4
<i>Mm/Mf</i>	1,117	1,086	1,033	1,067	1,147	1,139	1,144	1,132	1,129	1,062	1,076
Mean	1,192	1,116	1,092	1,113	1,167	1,189	1,191	1,184	1,217	1,193	1,144
Median	1,171	1,116	1,091	1,113	1,161	1,189	1,191	1,183	1,215	1,193	1,144
FMA	1,158	1,096	1,095	1,103	1,113	1,178	1,156	1,150	1,160	1,168	1,105
MoM	1,090	1,069	1	1,038	1,160	1,139	1,163	1,160	1,199	1,151	1,134
ARM	1,149	1,093	1,074	1,090	1,132	1,153	1,161	1,144	1,175	1,156	1,114
CV(7)	1,151	1,054	1,025	1,047	1,103	1,158	1,158	1,148	1,190	1,162	1,086
CV(10)	1,087	0,989	0,959	0,982	1,038	1,095	1,095	1,085	1,127	1,099	1,021
BDI	1,173	1,117	1,092	1,113	1,162	1,190	1,192	1,183	1,217	1,193	1,144

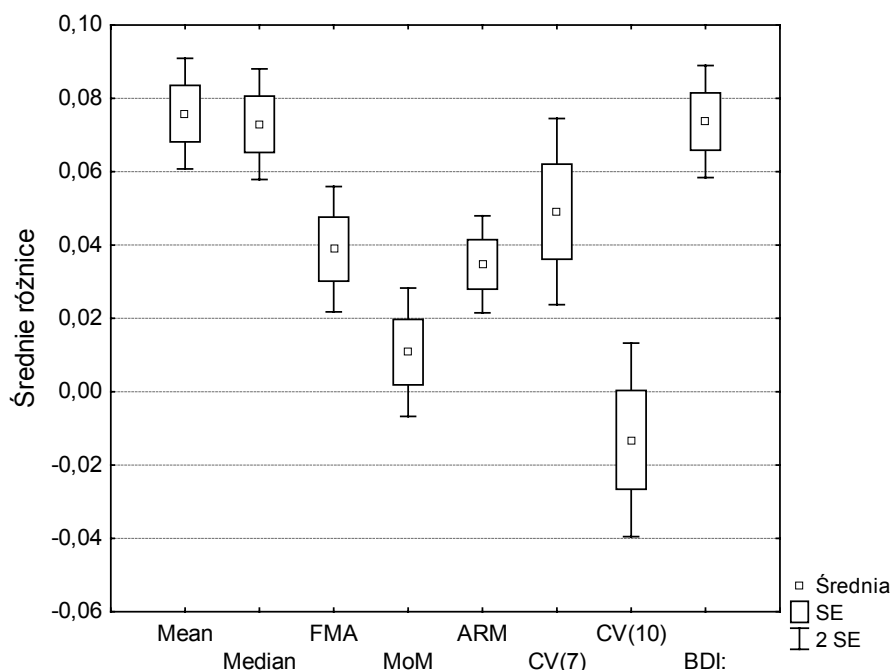
ŻUCHWA I MÓZGOCZASZKA

Metoda	M07 GT/M1	M08 GT/M2	M09 GT/PL	M10 P3-M2	M11 M1-M3	C01 ba-o	C02 fol-foł	C03 DKP	C04 SKP	C05 WAM
<i>Mm/Mf</i>	1,051	1,035	1,070	1,070	1,046	1,007	1,056	1,081	1,122	1,100
Mean	1,127	1,137	1,135	1,105	1,106	1,140	1,122	1,160	1,243	1,339
Median	1,127	1,137	1,134	1,105	1,106	1,138	1,119	1,157	1,236	1,339
FMA	1,118	1,136	1,133	1,094	1,126	1,124	1,104	1,133	1,201	1,322
MoM	1	1	1	1,062	1	1,111	1,062	1,132	1,190	1
ARM	1,106	1,110	1,116	1,080	1,082	1,115	1,093	1,126	1,193	1,290
CV(7)	1,071	1,085	1,093	1,038	1,044	1,076	1,059	1,113	1,224	1,397
CV(10)	1,006	1,021	1,029	0,973	0,978	1,011	0,994	1,049	1,162	1,340
BDI	1,127	1,138	1,135	1,105	1,106	1,138	1,119	1,159	1,237	1,342

Opis skrótów pomiarów w tabeli 2

rzeczywistymi a oszacowanymi (i ich błędami) i (3) rozkładami błędów oszacowania dymorfizmu. Obliczenia wykonano, uwzględniając wszystkie cechy czaszki łącznie (43 pomiary) oraz oddzielnie dla pomiarów twarzy (16 pomiarów), pomiarów podniebienia (11 cech) i pomiarów żuchwy (11 cech). Cech mózgowczaszki, z powodu małej liczby pomiarów, oddzielnie nie analizowano.

Wszystkie pomiary czaszki. Korelacje między wskaźnikami dymorfizmu rzeczywistymi a oszacowanymi różnymi metodami przedstawiono w Aneksie (ryc A-9). Jak widać, większość korelacji jest wysoka (w zakresie od $r = 0,70$ do $r = 0,87$); najniższą korelację wykazywały wyniki metody FMA ($r = 0,70$). Poniżej (**ryc. 43**) przedstawiono wykresy średnich różnic między wartościami rzeczywistymi a oszacowanymi (i ich błędy), a w Aneksie (ryc. A-10) ich uzupełnienie – histogramy rozkładów błędów oszacowań dymorfizmu płciowego wybranych cech czaszki różnymi metodami (tj. różnic między rzeczywistym wskaźnikiem dymorfizmu a oszacowanym).



Ryc. 43. Goryle (czaszka). Dobroć metody szacowania dymorfizmu – średnie różnice między rzeczywistym a oszacowanym (za pomocą różnych metod) wskaźnikiem dymorfizmu

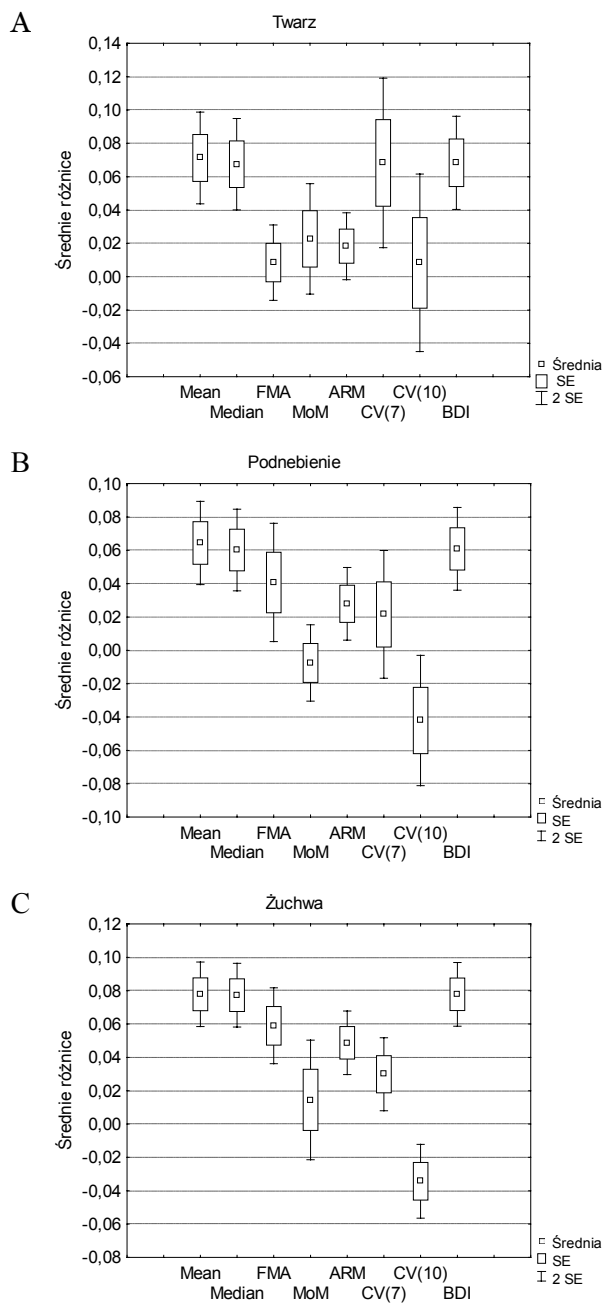
W tej analizie, metody MoM i CV(10) osiągały wartość średnią najbliższą zera. Choć pierwsza metoda średnio trochę zawyżała faktyczny dymorfizm (+0,01), a druga trochę go zaniżała (-0,01), to, pod względem rozstępu błędu, metoda MoM okazała się lepsza. Metoda ARM, tak jak w wypadku zębów, jest trzecią z kolei pod względem „dobroci”. Metody średniej, mediany i BDI, w wypadku cech czaszki również istotnie przeszacowują dymorfizm.

Pomiary twarzy. U naczelných pomiarů různých částí czaszki wykazują zróżnicowany dymorfizm płciowy. Pomiary podstawy czaszki, wykazują na przykład mniejszy dymorfizm niż pomiary żuchwy, a te z kolei mniejszy niż pomiary twarzy (która jest uważana za najbardziej dymorficzny rejon czaszki). Sprawdzono zatem, czy dobroć poszczególnych metod obliczona dla danego rejonu czaszki poprawi się, czy pogorszy w porównaniu z obliczeniami dla całej czaszki.

Korelacje między wskaźnikiem rzeczywistym a oszacowanym różnymi metodami w odniesieniu do cech twarzy przedstawiono w Aneksie (ryc. A-11). Na **rycinie 44A** z kolei, przedstawiono wykresy średnich różnic między wartością rzeczywistą a oszacowaną (i ich błędy).

Korelacje rzeczywistego i oszacowanego dymorfizmu płciowego dla samych cech twarzy są dla wszystkich metod trochę wyższe niż w odniesieniu do próby złożonej ze wszystkich cech czaszki łącznie (współczynniki korelacji od 0,84 do 0,88) i istotne statystycznie. I choć ze względu na najmniejszą średnią różnicę rzeczywistego i oszacowanego dymorfizmu dobre okazały się cztery metody – FMA (jedyne przypadki, kiedy za pomocą tej metody uzyskano dobre rezultaty), MoM, ARM i CV(10), to, ze względu na rozstęp błędów, najlepsze wyniki dały metody FMA i ARM (które przeszacowywały dymorfizm jedynie o 1–2%). Pozostałe metody – Mean, Median, BDI oraz CV(7) przeszacowywały dymorfizm średnio o około 7%. Ze względu na rozstęp błędów, najgorsze rezultaty odnośnie do dymorfizmu cech twarzy goryla dawała metoda CV – i to zarówno CV (10), jak i CV (7).

Pomiary podniebienia. Korelacje między wskaźnikiem rzeczywistym a oszacowanym różnymi metodami w odniesieniu do pomiarów podniebienia przedstawiono w Aneksie (ryc. A-12), a na **rycinie 44B** – wykresy średnich różnic między wartością rzeczywistą a oszacowaną (i ich błędy). W analizie pomiarów podniebienia, które jest nieco mniej dymorficzne od samej twarzy, najlepsza dla goryla okazała się metoda MoM (najwyższa korelacja wynosiła 0,90; średnia błędów między wartością rzeczywistą a oszacowaną najbliższej wartości 0,00 – choć nieco dymorfizm zaniżała (średnio o 1%) – i najmniejszy rozstęp błędów). Korelacje między wartościami rzeczywistymi a oszacowanymi dla pozostałych metod nie były już tak wysokie (wahały się w granicach od 0,43 do 0,77), wszystkie metody przeszacowywały dymorfizm, z wyjątkiem jednej – metody CV(10), która dymorfizm zaniżała.



Ryc. 44. Goryl (czaszka). Dobroć metody szacowania dymorfizmu płciowego cech:
A – twarzy, B – podniebienia i C – żuchwy

Pomiary żuchwy. Korelacje między wskaźnikiem rzeczywistym a oszacowanym różnymi metodami w odniesieniu do pomiarów żuchwy przedstawiono w Aneksie (ryc. A-13). Na **rycinie 44C** natomiast przedstawiono wykresy średnich różnic między wartością rzeczywistą a oszacowaną (i ich błędy).

Korelacje rzeczywistego i oszacowanego dymorfizmu dla cech żuchwy dla wszystkich metod (z wyjątkiem FMA) mają zbliżone wartości r (od 0,75 do 0,80). Ze względu na najmniejszą średnią różnicę rzeczywistego i oszacowanego dymorfizmu, najlepsza okazała się metoda MoM (choć rozstęp błędu był spory – od -0,02 do +0,05), następnie CV(7) i ARM (najmniejszy rozstęp błędu, ale średnio o 5% przeszacowywała dymorfizm). Pozostałe metody, z wyjątkiem CV(10), przeszacowywały dymorfizm o 6–8%.

Podsumowując, można stwierdzić, że w odniesieniu do całości cech czaszki goryla, jak i w poszczególnych jej okolicach, metoda MoM, dostarczała zazwyczaj najlepszych oszacowań. Dla najbardziej dymorficznej części, jaką jest twarz, lepsze od metody MoM były ARM i FMA. Ponieważ jednak metoda FMA stworzona została nie do oszacowania „faktycznego” dymorfizmu, ale jego górnej granicy, nie wydaje się, by warto było ją stosować do szacowania dymorfizmu kopalnych hominidów.

Szympansy

Rzeczywisty dymorfizm płciowy pomiarów czaszki szympansa (wskaźnik Mm/Mf) oraz wskaźniki oszacowane siedmioma metodami statystycznymi (na połączonych grupach płci) przedstawiono w **tabeli 10**. Dobroć metod obliczono analogicznie jak w odniesieniu do goryli. W trzech wypadkach pomiarów czaszek szympansa, kiedy to pomiary samic były większe od samców, przy wyliczaniu „dobroci metody”, rzeczywisty wskaźnik dymorfizmu odwrócono.

Wszystkie pomiary czaszki. Korelacje między wskaźnikami rzeczywistymi a oszacowanymi różnymi metodami przedstawiono w Aneksie (ryc. A-14). Z wyjątkiem metody MoM, dla której nie ma korelacji między dymorfizmem rzeczywistym a oszacowanym ($r = 0,085$), współczynniki korelacji pozostałych metod były istotne statystycznie i mieściły się w zakresie od 0,63 do 0,64. (W metodzie MoM wystąpiła duża liczba cech, dla których dymorfizm według obliczeń tej metody był nieodróżnialny od braku dymorfizmu).

Tabela 10. Szypansy (czaszka) – wskaźniki dymorfizmu płciowego, rzeczywiste (*Mm/Mf*) i oszacowane

TWARZ

Metoda	F01 n-pr	F02 g-pr	F03 n-ns	F04 ns-pr	F05 WOZ	F06 WOJ.	F07 OPG	F08 OPD	F09 WKJ	F10 mf-ek	F11 mf-mf
<i>Mm/Mf</i>	1,064	1,064	1,079	1,018	1,082	1,060	1,105	1,037	1,031	1,030	1,148
Mean	1,157	1,162	1,135	1,272	1,170	1,179	1,328	1,165	1,201	1,093	1,387
Median	1,155	1,155	1,123	1,270	1,161	1,165	1,328	1,165	1,200	1,092	1,387
FMA	1,151	1,147	1,129	1,281	1,145	1,141	1,386	1,148	1,243	1,096	1,368
MoM	1	1	1	1	1,100	1,130	1	1,107	1	1	1,241
ARM	1,128	1,128	1,100	1,231	1,137	1,137	1,263	1,131	1,167	1,074	1,320
CV(7)	1,114	1,119	1,085	1,296	1,115	1,133	1,387	1,120	1,184	1,021	1,446
CV(10)	1,050	1,055	1,021	1,236	1,051	1,069	1,331	1,056	1,121	0,956	1,391
BDI	1,156	1,157	1,125	1,273	1,161	1,167	1,325	1,165	1,201	1,093	1,388

TWARZ I PODNIEBIENIE

Metoda	F12 zm-zm	F13 zo-zo	F14 SOP	F15 apt-apt	F16 GST	P01 ol-sr	P02 ekm-ekm	P03 enm-enm	P04 IC-sr	P05 min ICD	P06 max ICD
<i>Mm/Mf</i>	1,047	1,027	1,050	1,104	1,138	1,079	1,005	1,000	1,079	0,988	1,075
Mean	1,111	1,111	1,137	1,190	1,283	1,180	1,082	1,120	1,197	1,147	1,118
Median	1,111	1,108	1,133	1,189	1,284	1,162	1,079	1,115	1,195	1,146	1,118
FMA	1,097	1,082	1,106	1,218	1,268	1,129	1,077	1,094	1,155	1,115	1,092
MoM	1,082	1,110	1,120	1	1	1,134	1	1,090	1,163	1,141	1,107
ARM	1,092	1,088	1,108	1,159	1,228	1,136	1,066	1,095	1,155	1,118	1,095
CV(7)	1,042	1,039	1,071	1,175	1,318	1,121	1,006	1,059	1,170	1,089	1,054
CV(10)	0,977	0,974	1,006	1,112	1,259	1,057	0,940	0,995	1,107	1,024	0,989
BDI	1,111	1,110	1,133	1,190	1,286	1,164	1,079	1,116	1,196	1,147	1,118

PODNIĘBIENIE I ŻUCHWA

Metoda	P07 min P4	P08 max P4	P09 P3-M2	P10 M1-M3	P11 C-M3	M01 WT/P4	M02 WT/M1	M03 WT/M2	M04 WT/M3	M05 OBG	M06 GT/P4
<i>Mm/Mf</i>	1,009	1,013	1,007	1,047	1,055	1,030	1,031	1,028	1,027	0,968	1,083
Mean	1,138	1,094	1,138	1,084	1,107	1,098	1,085	1,135	1,149	1,139	1,138
Median	1,126	1,092	1,135	1,084	1,101	1,098	1,084	1,135	1,149	1,137	1,138
FMA	1,100	1,081	1,091	1,085	1,108	1,102	1,068	1,123	1,135	1,130	1,121
MoM	1,116	1,069	1,134	1	1	1	1,074	1,083	1,098	1	1,073
ARM	1,101	1,069	1,110	1,067	1,082	1,075	1,069	1,108	1,118	1,111	1,115
CV(7)	1,072	1,016	1,074	1,014	1,036	1,029	1,002	1,090	1,106	1,081	1,081
CV(10)	1,007	0,951	1,010	0,948	0,971	0,964	0,937	1,025	1,042	1,017	1,017
BDI	1,127	1,092	1,137	1,084	1,102	1,097	1,084	1,137	1,150	1,138	1,138

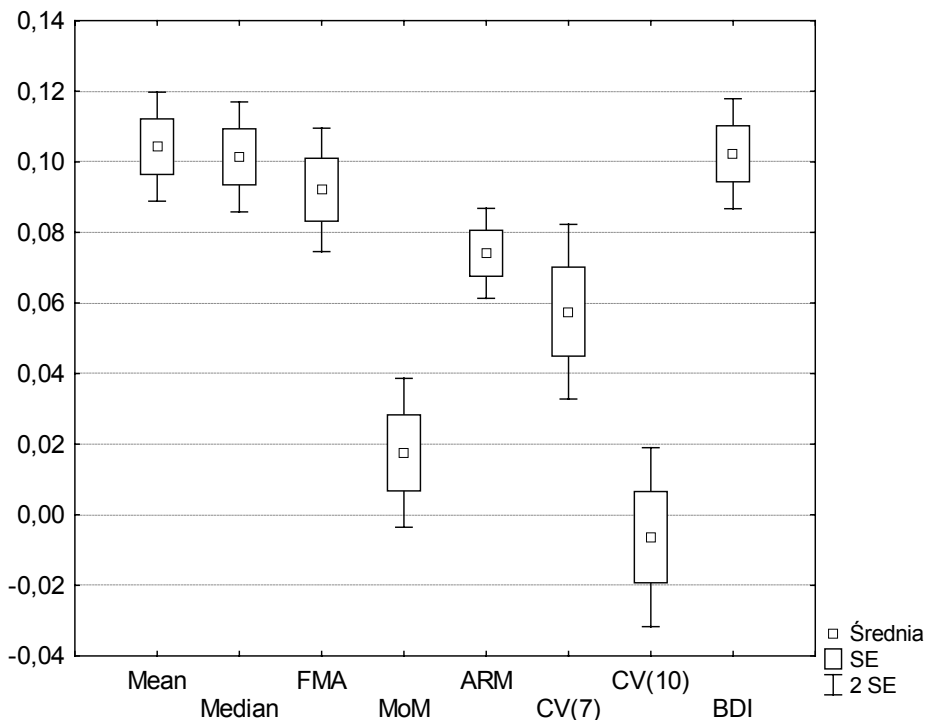
ŻUCHWA I MÓZGOCZASZKA

Metoda	M07 GT/M1	M08 GT/M2	M09 GT/PL	M10 P3-M2	M11 M1-M3	C01 ba-o	C02 fol-foi	C03 DKP	C04 SKP	C05 WAM
<i>Mm/Mf</i>	1,078	1,041	1,061	1,004	1,010	1,033	1,022	0,964	1,044	1,069
Mean	1,154	1,224	1,174	1,159	1,121	1,092	1,066	1,077	1,098	1,185
Median	1,153	1,225	1,174	1,153	1,120	1,088	1,065	1,077	1,098	1,184
FMA	1,139	1,194	1,182	1,127	1,120	1,078	1,052	1,060	1,118	1,173
MoM	1,113	1,175	1	1,136	1	1	1,054	1,072	1	1,128
ARM	1,124	1,185	1,142	1,127	1,094	1,072	1,055	1,064	1,081	1,156
CV(7)	1,112	1,216	1,145	1,102	1,059	1,017	0,978	0,994	1,033	1,151
CV(10)	1,048	1,154	1,081	1,037	0,994	0,952	0,913	0,928	0,967	1,087
BDI	1,155	1,226	1,175	1,155	1,121	1,089	1,065	1,077	1,098	1,185

Opis skrótów pomiarów w tabeli 2

Poniżej (**ryc. 45**) przedstawiono wykresy średnich różnic między wartością rzeczywistą a oszacowaną (i ich błędy), zaś w Aneksie (ryc. A-15) – histogramy rozkładów błędów oszacowań dymorfizmu płciowego wybranych cech czaszki różnymi metodami (tj. różnic między rzeczywistym wskaźnikiem dymorfizmu a oszacowanym).

U szympanów, w odniesieniu do całości cech czaszek (podobnie jak w wypadku całości cech czaszek goryli), metody CV(10) i MoM osiągały wartość średnią błędu najbliższą zera – pierwsza metoda średnio trochę zaniżała dymorfizm (o ok. 1%), druga, nieco go zawyżała (o ok. 2%). Przeciwnie jednak niż u goryla, w metodzie MoM stosowanej u szympansa nie wystąpiła statystycznie istotna korelacja między dymorfizmem rzeczywistym a oszacowanym. Przy tak małym dymorfizmie płciowym, jaki charakteryzuje szympansa, na 43 pomiary aż 18 oszacowań otrzymało wartości 1 – czyli brak dymorfizmu (dla 95% przedziału ufności). W wypadku całości cech czaszki szympansa, wszystkie pozostałe metody (Mean, Median, FMA, ARM, CV(7) i BDI) istotnie przeszacowały dymorfizm.



Ryc. 45. Szympansy (czaszka). Dobroć metody szacowania dymorfizmu płciowego – średnie różnice między rzeczywistym a oszacowanym (za pomocą różnych metod) wskaźnikiem dymorfizmu

Pomiary twarzy. Korelacje między wskaźnikiem dymorfizmu rzeczywistym a oszacowanym różnymi metodami w odniesieniu do cech twarzy przedstawiono w Aneksie (ryc. A-16), a na **rycinie 46A** – wykresy średnich różnic między wartością rzeczywistą a oszacowaną (i ich błędy).

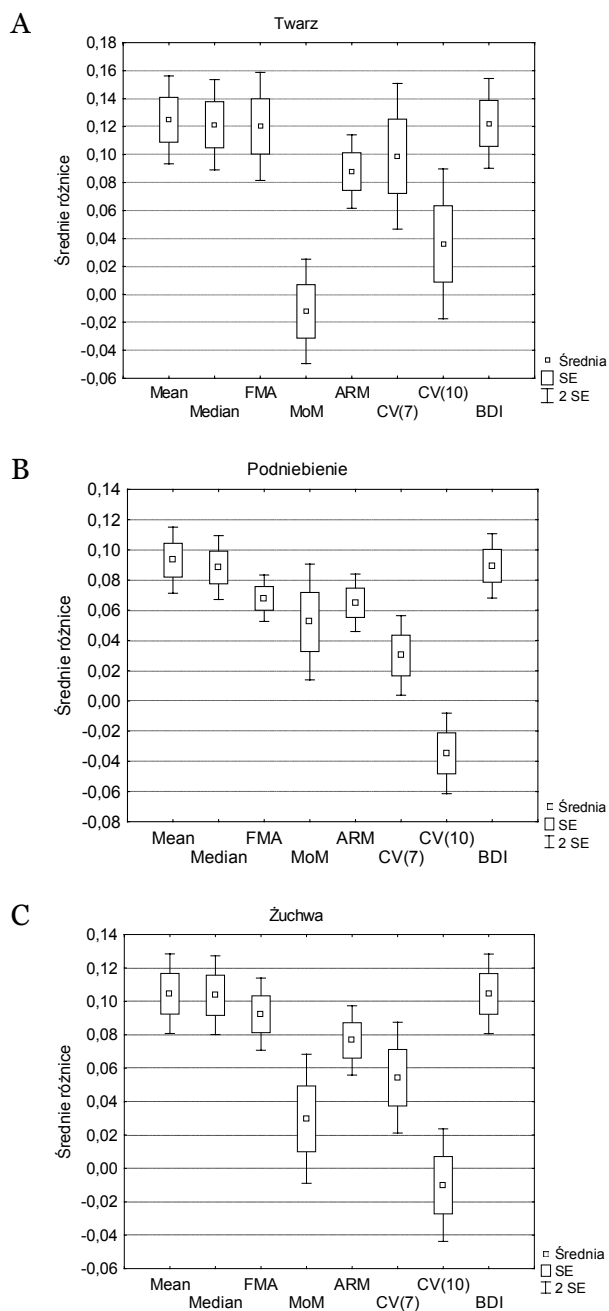
Ze względu na najmniejszą średnią różnicę rzeczywistego i oszacowanego dymorfizmu, najlepsza okazała się metoda MoM, a następnie CV(10). Najmniejszy rozstęp błędu cechował metodę ARM, ale ona przeszacowywała dymorfizm średnio o około 9%. Korelacje rzeczywistego i oszacowanego dymorfizmu płciowego w odniesieniu do samych cech twarzy są podobne, jak korelacje dla całości cech czaszki (zakres od 0,57 do 0,64); dla metody MoM korelacja ta jest nieistotna statystycznie ($r = 0,25$; $p < 0,05$). Biorąc zatem wszystkie składniki „dobroci metody” pod uwagę, dla szacowania dymorfizmu płciowego twarzy szympansa należałoby używać metody CV(10), choć średnio przeszacowuje ona dymorfizm o około 4% i ma bardzo duży rozstęp błędu (od -0,02 do +0,09).

Pomiary podniebienia. Korelacje między wskaźnikami dymorfizmu rzeczywistymi a oszacowanymi różnymi metodami odnośnie do cech podniebienia przedstawiono w Aneksie (ryc. A-17). Na **rycinie 46B** z kolei przedstawiono wykresy średnich różnic między wartością rzeczywistą a oszacowaną (i ich błędy).

W odniesieniu do pomiarów podniebienia szympansa, również żadna z metod szacowania dymorfizmu nie okazała się szczególnie dobra – najbliższe wartości rzeczywistego dymorfizmu dawały metody CV – ale CV(10) zaniżała wartości o około 3%, a CV(7) o 3% je zawyżała. Korelacje między wartością rzeczywistą a oszacowaną były niewielkie (od $r = 0,37$ do $r = 0,53$, z tym, że korelacja dla metody MoM wynosiła jedynie $r = 0,08$).

Pomiary zuchwy. Korelacje między wskaźnikami dymorfizmu rzeczywistymi a oszacowanymi różnymi metodami dla cech zuchwy przedstawiono w Aneksie (ryc. A-18), a na **rycinie 46C** – wykresy średnich różnic między wartością rzeczywistą a oszacowaną (i ich błędy).

Korelacje rzeczywistego i oszacowanego dymorfizmu płciowego dla cech zuchwy przyjmowały dla szympansa najniższe wartości (od $r = 0,19$ do $r = 0,25$). Ze względu na najmniejszą średnią różnicę rzeczywistego i oszacowanego dymorfizmu, najlepsza okazała się metoda CV(10) (zaniżała dymorfizm średnio o 1%), następnie MoM (choć ta metoda średnio o 3% przeszacowywała dymorfizm). Pozostałe metody przeszacowywały dymorfizm średnio o 6–11%.



Ryc. 46. Szympansy (czaszka). Dobroć metody szacowania dymorfizmu płciowego cech:
A – twarzy, B – podniebienia i C – żuchwy

Podsumowując, można stwierdzić, że w odniesieniu do całości cech mało dymorficznej czaszki szympansa, jak i w poszczególnych jej okolicach, metoda CV(10) dostarczała zazwyczaj najlepszych średnich oszacowań dymorfizmu (choć w odniesieniu do twarzy metoda ta trochę zawyżała dymorfizm, natomiast w odniesieniu do podniebienia – zaniżała).

4.3.3. Dziewiętnaście wybranych cech czaszki

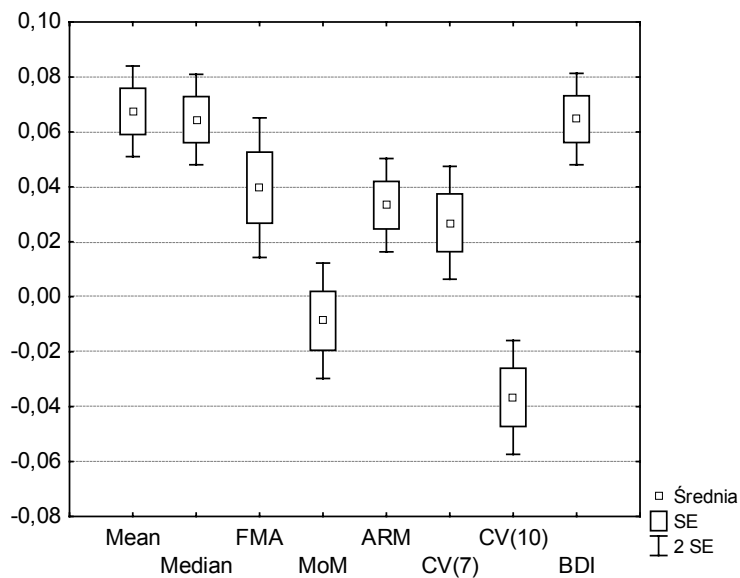
Ostatnim krokiem analizy skuteczności metod szacowania dymorfizmu płciowego u goryli i szympanсів na podstawie pomiarów ich czaszek była redukcja liczby wykorzystywanych w tym celu cech – pomiarów czaszki. Jakkolwiek bowiem liczba osobników kopalnych hominidów jest znaczna, to liczba fragmentów kostnych, na których można wykonać niektóre z pomiarów bywa bardzo ograniczona. By zatem zmniejszyć ryzyko błędu i sprawdzić metody na mniejszej liczbie cech, w odniesieniu do których liczebność prób obu gatunków australopiteków była większa lub równa siedem, powtórzono analizę „dobroci metod” tylko na tych cechach. Cech takich było 20, z czego wybrano 19 (jedną, bardzo zmienną cechę Fo7, o współczynniku zmienności CV = 30 pominięto). Wyniki uzyskane dla tak zredukowanego zestawu cech u goryli i szympanсів pokazane są na rycinach 47 i 48.

Nie zmieniły one wniosków uzyskanych z analizy kompletu cech. W odniesieniu do wysoce dymorficznego goryla najlepsze oszacowania dymorfizmu uzyskiwano za pomocą metody MoM (patrz **ryc. 47** i Aneks, ryc. A-19) (choć średnio zaniżyła dymorfizm o 1%); dla mało dymorficznego szympansa, najlepszych oszacowań dostarczyła metoda CV(10), choć średnio zawyżyła dymorfizm o 1% (patrz **ryc. 48**). Należy jednak podkreślić, że korelacje wskaźników dymorfizmu rzeczywistego i oszacowanego szympansa (patrz tabela poniżej) nie były istotne statystycznie dla żadnej z metod (dla metody MoM korelacja miała nawet znak ujemny). Na podstawie wykresu rozrzutu (Aneks, ryc. A-20) można stwierdzić, że niskie wartości korelacji w znacznej mierze są efektem dużej rozbieżności między rzeczywistym a oszacowanym dymorfizmem pomiaru Fo4 (*ns-pr*) – który ma wysoką zmienność wewnątrzplciową.

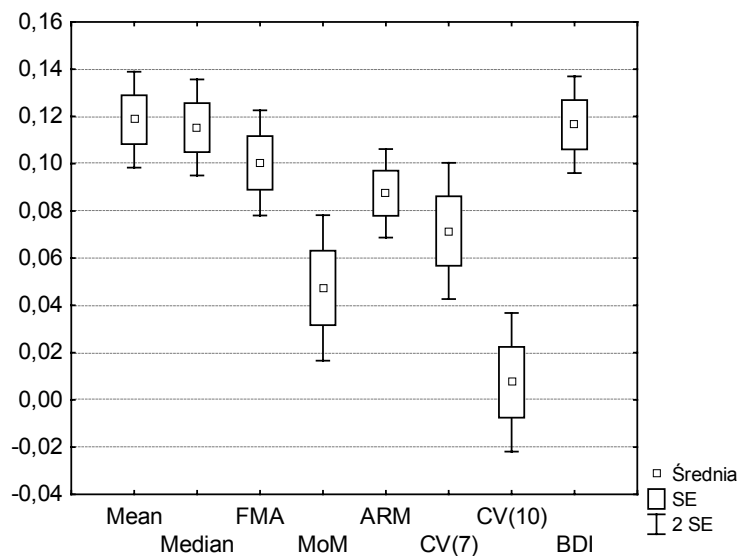
Współczynniki korelacji między wskaźnikiem rzeczywistym (Mm/Mf) a oszacowanym ($N = 19$ cech) dla goryli i szympanсів

Metoda	Mean	Median	FMA	MoM	ARM	CV (7)	CV (10)	BDI
<i>Mm/Mf</i> G.	0,84	0,84	0,55	0,88	0,85	0,78	0,78	0,84
<i>Mm/Mf</i> S.	0,24	0,24	0,33	-0,13	0,25	0,26	0,26	0,24

G. (Goryle) – wsp. korelacji są istotne z $p < 0,05$; S. (Szympansy) – wsp. korelacji nie są istotne ($p > 0,05$)



Ryc. 47. Goryle (wybrane cechy czaszki; $N = 19$). Dobroć metody szacowania dymorfizmu płciowego – średnie różnice między rzeczywistym a oszacowanym (za pomocą różnych metod) wskaźnikiem dymorfizmu



Rys. 48. Szympansy (wybrane cechy czaszki; $N = 19$). Dobroć metody szacowania dymorfizmu płciowego – średnie różnice między rzeczywistym a oszacowanym (za pomocą różnych metod) wskaźnikiem dymorfizmu

4.4. Wzorce zmienności i dymorfizmu płciowego małp

4.4.1. Profile cech zębów

Gatunki różnią się między sobą nie tylko stopniem, ale również wzorcami dymorfizmu płciowego. Profil wskaźników każdego z gatunków reprezentuje jakościowy wzór dymorfizmu płciowego. Podobieństwa (bądź różnice) we wzorcach dymorfizmu płciowego pomiędzy gatunkami ocenione były nieparametryczną miarą współzależności – współczynnikiem korelacji rang Spearmana.

Na wykresach (**ryc. 49–52**) przedstawiono międzygatunkowe wzorce (profile) współczynników zmienności (*CV*) pomiarów i wzorce wskaźników dymorfizmu płciowego (*WDP*) tych pomiarów na zębach (oddzielnie dla szczęki i żuchwy) u dzisiejszych afrykańskich małp człekokształtnych. Choć profile współczynników zmienności szympansa i goryla w odniesieniu do zębów szczęki wyglądają na wykresie podobnie, to podsumowanie podobieństw w postaci korelacji rang Spearmana wykazuje brak współzmienności – współczynniki r_s są statystycznie nieistotne (**ryc. 49**).

W przeciwieństwie do zębów szczęki, porównanie współczynników zmienności zębów żuchwy u małp człekokształtnych pokazuje podobne profile (**ryc. 50**), a współczynnik korelacji rang jest istotny statystycznie.

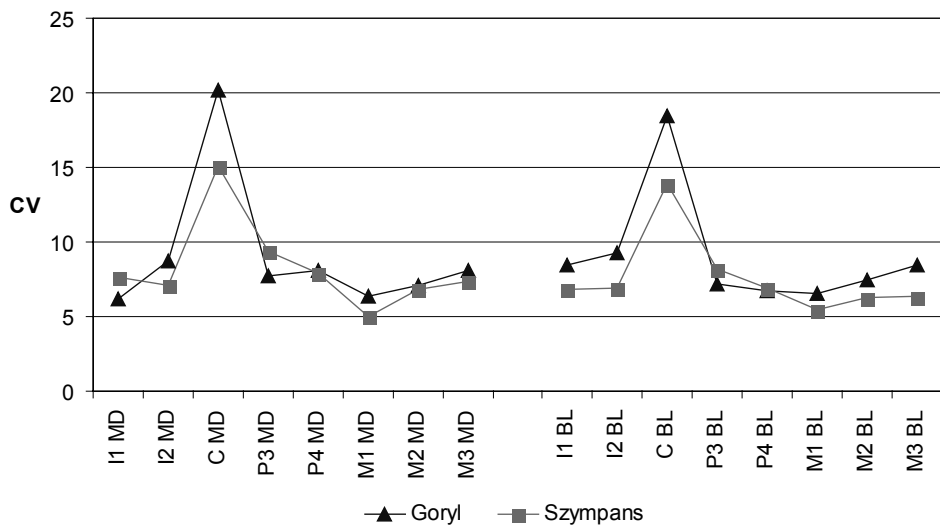
Profile wskaźników dymorfizmu płciowego pomiarów zębów goryli i szympansov nie wykazują podobieństwa ani w zębach szczęki, ani żuchwy (**rys. 51 i 52**) – współczynniki korelacji rang Spearmana są niskie i statystycznie nieistotne.

4.4.2. Profile cech czaszki

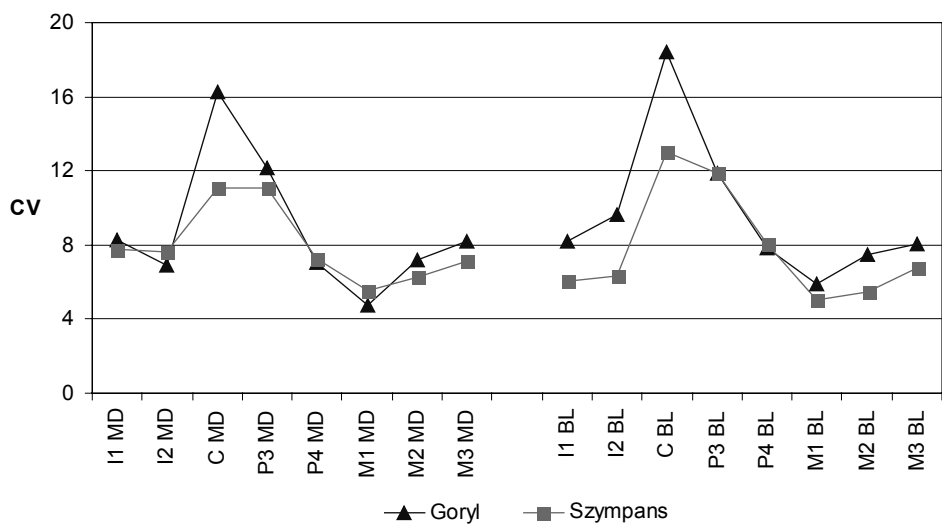
Na podstawie danych czaszkowych sugerowano, że blisko spokrewnione gatunki naczelnych będą wykazywać bardziej zbliżone wzorce dymorfizmu czaszkowo-twarzowego niż gatunki spokrewnione odległe (Plavcan 2001, 2002). Wzorce (profile) zmienności i dymorfizmu płciowego cech czaszki współczesnych afrykańskich małp człekokształtnych sprawdzano w dwóch wariantach:

(1) w odniesieniu do wszystkich 43 cech, choć oddzielnie dla pomiarów twarzy z mózgowczaszką oraz podniebienia z żuchwą (**ryc. 53–56**), oraz

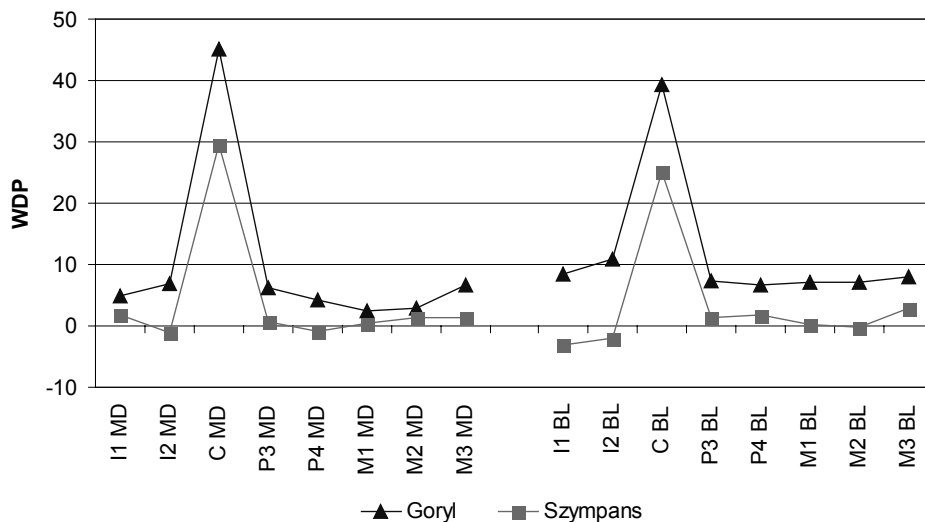
(2) w odniesieniu do zredukowanej liczby cech – 19 pomiarów, co do których liczebność obu gatunków australopiteków wynosiła co najmniej siedem osobników (**ryc. 57 i 58**).



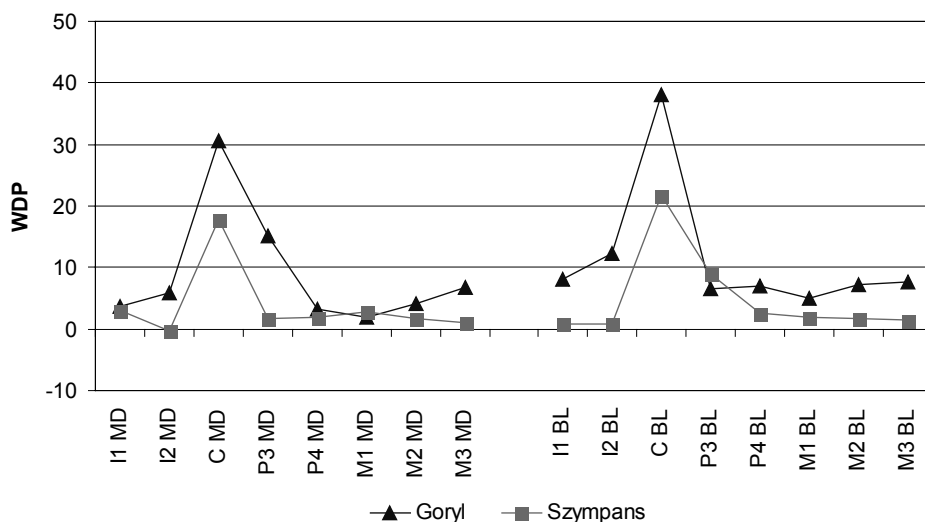
Ryc. 49. Profile współczynników zmienności (CV) pomiarów zębów szczęki u goryli i szympanśów. Współczynnik korelacji rang Spearmana pomiędzy profilami $r_s = 0,424$



Ryc. 50. Profile współczynników zmienności (CV) pomiarów zębów żuchwy u goryli i szympanśów. Współczynnik korelacji rang Spearmana pomiędzy profilami $r_s = 0,706$ ($p < 0,05$)



Ryc. 51. Profile wskaźników dymorfizmu płciowego (*WDP* [%]) pomiarów zębów szczęki u goryli i szympansov. Współczynnik korelacji rang Spearmana pomiędzy profilami $r_s = 0,121$



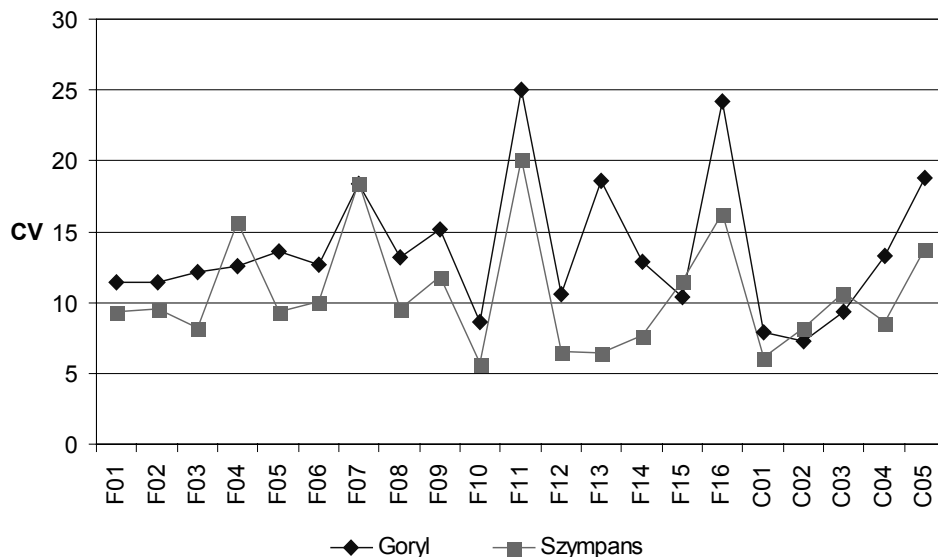
Ryc. 52. Profile wskaźników dymorfizmu płciowego (*WDP* [%]) pomiarów zębów żuchwy u goryli i szympansov. Współczynnik korelacji rang Spearmana pomiędzy profilami $r_s = -0,062$

Profil współczynników zmienności

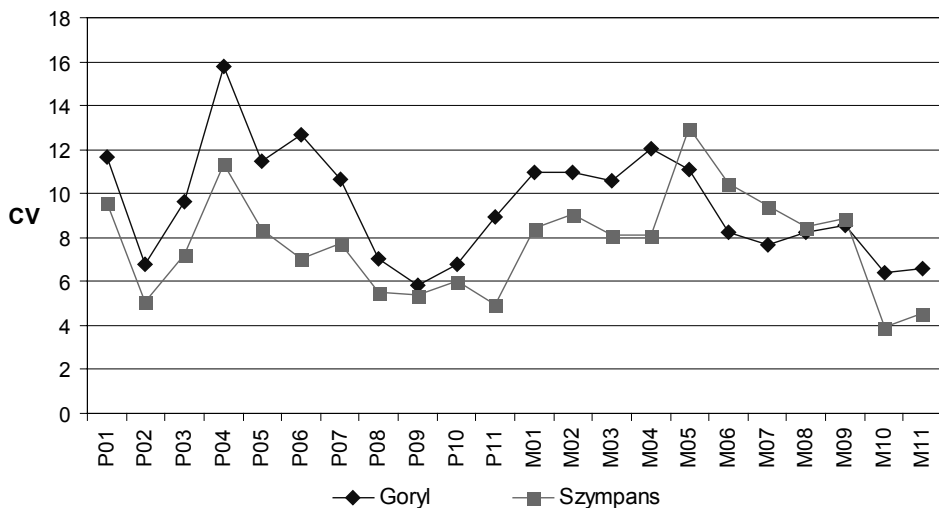
Zestawienie podobieństw i różnic we współczynnikach zmienności szympansa i goryla przedstawiono na wykresach (**ryc. 53 i 54**). Zmienność cech czaszki szympansa jest trochę niższa od tej u goryla, oba szeregi profili biegają prawie równolegle (duża różnica występuje w cesze F13 zo-zo – zmienność tej cechy u goryla jest wysoka, podczas gdy u szympansa – niska).

Odnosnie do kilku pomiarów współczynniki zmienności szympansa są wyższe niż u goryla. Są to: dwie cechy twarzy (F04 i F15), pięć cech zuchwy (M05–M09) i dwie cechy mózgowczaszki (C02 i C03), ale różnice te są rzędu najwyżej 2%. Zgodność uporządkowania szeregów (profilu) współczynników zmienności potwierdzają współczynniki korelacji rang Spearmana, które są istotne statystycznie i wynoszą dla cech twarzy z mózgowczaszką $r_s = 0,57$ i dla cech podniebienia z zuchwą $r_s = 0,58$.

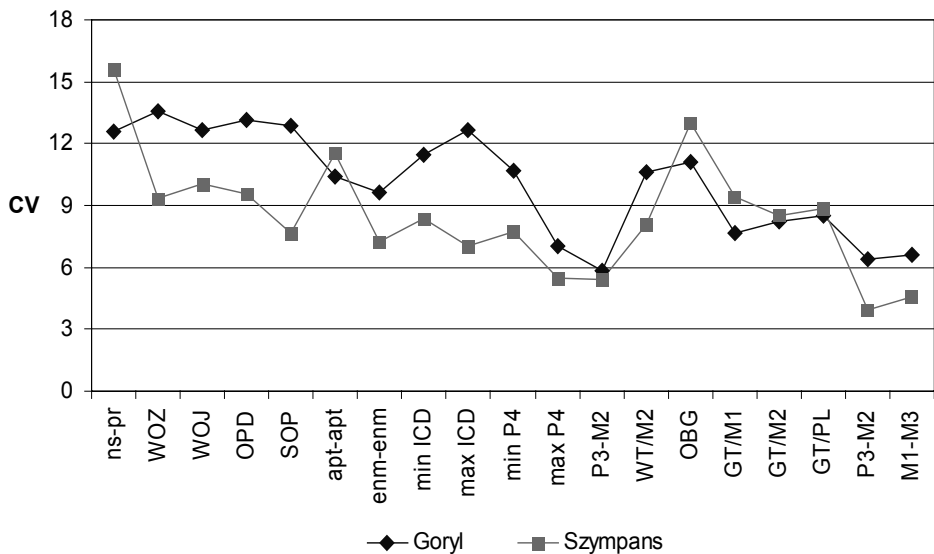
W odniesieniu do profili współczynników zmienności 19 cech czaszki korelacja porządku również jest istotna $r_s = 0,52$; $p < 0,05$; szeregi są więc zgodne (**ryc. 55**).



Ryc. 53. Profile współczynników zmienności (CV) pomiarów twarzy i mózgowczaszki u goryli i szympanów. Współczynnik korelacji rang Spearmana pomiędzy profilami $r_s = 0,566$ ($p < 0,05$). Opis skrótów pomiarów w tabeli 2



Ryc. 54. Profile współczynników zmienności (CV) pomiarów podniebienia i żuchwy u goryli i szypansów. Współczynnik korelacji rang Spearmana pomiędzy profilami $r_s = 0,578$ ($p < 0,05$). Opis skrótów pomiarów w tabeli 2



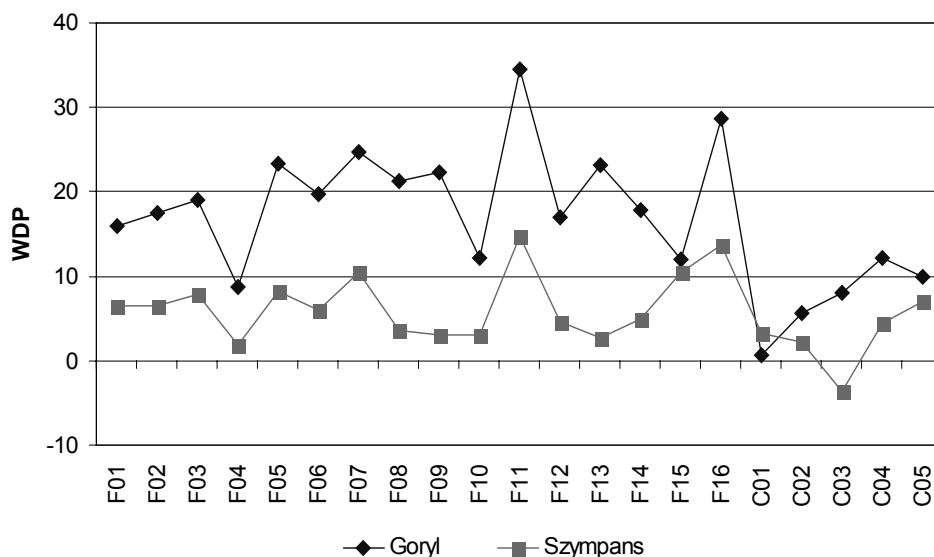
Ryc. 55. Profile współczynników zmienności (CV) wybranych 19 pomiarów czaszki u goryli i szypansów. Współczynnik korelacji rang Spearmana pomiędzy profilami $r_s = 0,52$ ($p < 0,05$). Opis skrótów pomiarów w tabeli 2

Profil wskaźników dymorfizmu płciowego

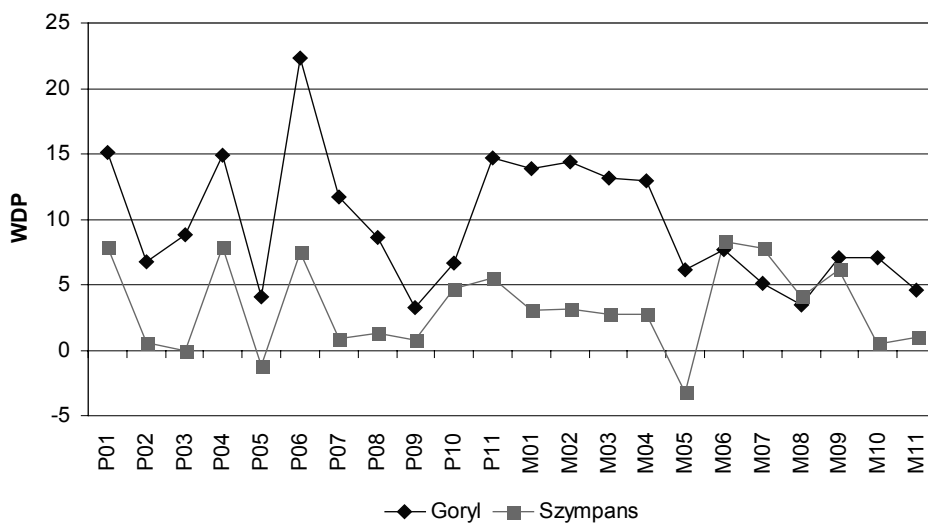
W zasadzie analogicznie jak profile współczynników zmienności przebiegają profile wskaźników dymorfizmu płciowego małp, choć z jedną różnicą. W wypadku współczynników zmienności, różnice między CV goryla a CV szympansa były nieznaczne (ok. 2%), natomiast w wypadku wskaźników dymorfizmu płciowego, międzygatunkowe różnice są duże (ok. 10%).

Ogólnie można stwierdzić, że u szympansa i goryla dymorfizm płciowy ma co prawda różne nasilenie, ale dość podobne wzorce (**ryc. 56 i 57**). Uporządkowania szeregów współczynników dymorfizmu są zgodne, a zgodność ta jest istotna statystycznie (dla cech twarzy z mózgowczaszką $r_s = 0,58$; $p < 0,05$, a dla cech podniebienia z żuchwą $r_s = 0,46$; $p < 0,05$).

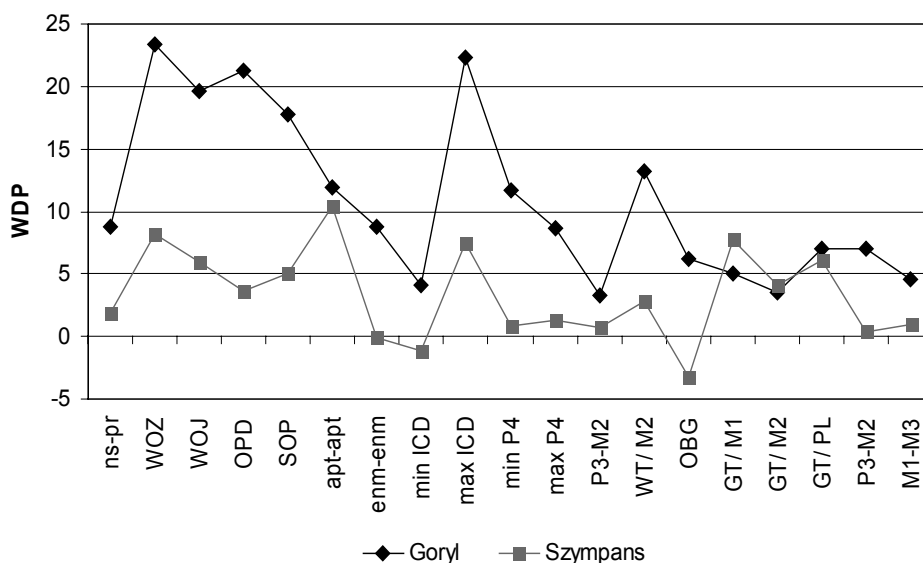
W odniesieniu do profili wskaźników dymorfizmu 19 cech czaszki korelacja porządku również jest istotna $r_s = 0,51$; $p < 0,05$, a szeregi są zgodne (**ryc. 58**).



Ryc. 56. Profile wskaźników dymorfizmu płciowego (WDP [%]) pomiarów twarzy i mózgowczaszki u goryli i szympanów. Współczynnik korelacji rang Spearmana pomiędzy profilami $r_s = 0,577$ ($p < 0,05$). Opis skrótów pomiarów w tabeli 2



Ryc. 57. Profile wskaźników dymorfizmu płciowego (*WDP* [%]) pomiarów podniebienia i żuchwy u goryli i szypansów. Współczynnik korelacji rang Spearmana pomiędzy profilami $r_s = 0,458$ ($p < 0,05$). Opis skrótów pomiarów w tabeli 2



Ryc. 58. Profile wskaźników dymorfizmu płciowego (*WDP* [%]) wybranych 19 pomiarów czaszki u goryli i szypansów. Współczynnik korelacji rang Spearmana pomiędzy profilami $r_s = 0,51$ ($p < 0,05$). Opis skrótów pomiarów w tabeli 2

5 Zmienność międzygatunkowa hominidów

5.1. Analiza zębów *Australopithecus africanus* i *Australopithecus robustus*

Podstawowe charakterystyki statystyczne pomiarów uwzględnionych w pracy osobników reprezentujących dwa gatunki australopiteków – *A. africanus* i *A. robustus* zestawione są oddzielnie dla zębów i dla pomiarów czaszki.

Statystyki dotyczące zębów: liczebność (N), średnia, odchylenie standardowe (SD), błąd standardowy (SE), współczynnik zmienności (CV) oraz rozstęp ($Min - Maks.$) obu gatunków australopiteków przedstawiono w **tabeli 11** (dla *A. africanus*) i **tabeli 12** (dla *A. robustus*). W tabeli 13 natomiast zestawiono wyniki międzygatunkowego (*A. africanus* – Aa i *A. robustus* – Ar) porównania cech zębów – wartości testu t -Studenta (t) różnic między średnimi, stopnie swobody (df), poziom istotności (p), odchylenia standardowe (SD) i ocena ich równości (F, p).

Z wyjątkiem trzech pomiarów zębów: wysokości górnego i dolnego kła (C), a także szerokości górnego bocznego siekacza (I_2), gdzie liczebności prób są niewielkie i wahają się od pięciu do dziesięciu osobników, pozostałe zęby są znacznie liczniej reprezentowane, a ich liczebności wynoszą 10–34 osobników w poszczególnych kategoriach pomiarów. Najliczniej jako skamieniałości reprezentowane są zęby trzonowe osobników każdego z gatunków.

Na podstawie danych z **tabeli 13** można stwierdzić, że pomiędzy średnimi wielu pomiarów zębów „gracylnych” i „masywnych” australopiteków istnieją statystycznie istotne różnice (w tabeli zaznaczona pogrubioną czcionką). Są to: wszystkie wymiary górnych przyśrodkowych siekaczy (I_1), kłów (C) i obu zębów przedtrzonowych (P_3, P_4) oraz wszystkie wymiary dolnych bocznych siekaczy (I_2), kłów (C) i drugich zębów przedtrzonowych (P_4), a także cztery pomiary długości dolnych zębów: przyśrodkowych siekaczy (I_1), pierwszych przedtrzonowców (P_3) oraz pierwszych i trzecich trzonowców (M_1, M_3).

Tabela 11. *Australopithecus africanus* (zęby) – podstawowe charakterystyki statystyczne

Pomiar	N	Średnia	SD	SE	CV	Min	Maks.
SZCZĘKA							
Max I1 MD	13	10,51	0,97	0,27	9,19	9,32	12,50
Max I1 BL	11	8,29	0,48	0,14	5,77	7,45	8,81
Max I2 MD	12	6,79	0,53	0,15	7,85	5,85	7,85
Max I2 BL	9	6,82	0,63	0,21	9,28	5,79	7,84
Max C MD	15	9,91	0,67	0,17	6,72	8,76	10,88
Max C BL	12	10,32	1,12	0,32	10,81	8,73	11,95
Max C H	8	14,34	1,18	0,42	8,20	12,55	15,94
Max P3 MD	23	9,05	0,38	0,08	4,20	8,45	9,73
Max P3 BL	21	12,84	0,87	0,19	6,81	11,23	14,58
Max P4 MD	13	9,46	0,63	0,17	6,64	8,35	10,55
Max P4 BL	12	13,47	0,86	0,25	6,40	12,40	15,21
Max M1 MD	26	12,68	0,77	0,15	6,10	11,20	14,08
Max M1 BL	24	14,15	0,92	0,19	6,47	12,80	16,46
Max M2 MD	23	14,25	1,14	0,24	8,00	12,90	16,90
Max M2 BL	25	15,86	1,26	0,25	7,96	13,73	17,99
Max M3 MD	21	14,09	1,30	0,28	9,22	12,36	16,72
Max M3 BL	23	15,96	1,25	0,26	7,86	13,82	18,15
ŻUCHWA							
Man I1 MD	10	6,25	0,40	0,13	6,43	5,50	6,85
Man I1 BL	12	6,58	0,66	0,19	10,05	5,69	7,90
Man I2 MD	11	7,27	0,48	0,14	6,57	6,29	8,04
Man I2 BL	14	7,72	0,76	0,20	9,86	6,45	9,19
Man C MD	23	9,33	0,62	0,13	6,69	8,38	10,65
Man C BL	28	9,99	0,96	0,18	9,61	7,85	12,21
Man C H	10	14,31	1,33	0,42	9,27	12,20	16,00
Man P3 MD	19	9,41	0,60	0,14	6,34	8,52	10,75
Man P3 BL	22	11,82	1,15	0,25	9,74	9,96	14,04
Man P4 MD	23	10,01	0,83	0,17	8,25	8,40	11,70
Man P4 BL	23	11,90	0,90	0,19	7,53	10,20	13,33
Man M1 MD	27	13,97	0,95	0,18	6,78	12,20	15,22
Man M1 BL	25	13,16	0,92	0,18	7,00	11,40	15,50
Man M2 MD	30	15,63	1,09	0,20	7,00	14,06	17,86
Man M2 BL	31	14,69	1,07	0,19	7,31	12,74	17,32
Man M3 MD	32	15,86	1,24	0,22	7,81	13,43	18,30
Man M3 BL	29	14,65	1,15	0,21	7,87	12,20	16,79

MD – długość, BL – szerokość, H – wysokość

Tabela 12. *Australopithecus robustus* (zęby) – podstawowe charakterystyki statystyczne

Pomiar	N	Średnia	SD	SE	CV	Min	Maks.
SZCZĘKA							
Max I1 MD	20	8,95	0,73	0,16	8,10	7,93	10,80
Max I1 BL	16	7,14	0,55	0,14	7,64	6,27	8,26
Max I2 MD	10	6,61	0,65	0,21	9,82	5,60	7,92
Max I2 BL	9	6,46	0,42	0,14	6,56	5,91	7,20
Max C MD	25	8,52	0,61	0,12	7,16	7,62	9,90
Max C BL	26	9,10	0,80	0,16	8,81	7,87	10,92
Max C H	7	12,12	0,65	0,24	5,33	11,35	12,91
Max P3 MD	22	9,66	0,65	0,14	6,74	8,00	10,73
Max P3 BL	20	13,88	0,63	0,14	4,52	12,80	15,03
Max P4 MD	34	10,36	0,68	0,12	6,56	8,92	12,19
Max P4 BL	30	14,83	0,89	0,16	5,99	12,55	16,17
Max M1 MD	30	12,81	0,63	0,12	4,95	11,15	14,10
Max M1 BL	33	14,35	1,04	0,18	7,27	12,15	16,95
Max M2 MD	28	14,25	1,32	0,25	9,29	11,75	17,25
Max M2 BL	29	15,95	0,99	0,18	6,23	14,10	17,99
Max M3 MD	18	14,52	1,12	0,27	7,74	12,15	16,35
Max M3 BL	20	16,57	0,94	0,21	5,64	14,35	18,08
ŻUCHWA							
Man I1 MD	13	5,42	0,44	0,12	8,13	4,84	6,30
Man I1 BL	11	6,13	0,47	0,14	7,69	5,31	6,92
Man I2 MD	10	6,32	0,82	0,26	12,96	5,23	7,80
Man I2 BL	10	6,56	0,48	0,15	7,34	5,86	7,50
Man C MD	16	7,60	0,56	0,14	7,34	6,85	8,70
Man C BL	16	8,23	0,82	0,21	9,96	7,09	10,61
Man C H	5	11,36	0,90	0,40	7,88	10,60	12,65
Man P3 MD	24	9,91	0,62	0,13	6,27	8,90	11,30
Man P3 BL	20	11,89	1,00	0,22	8,43	9,07	13,04
Man P4 MD	23	11,01	0,64	0,13	5,85	9,90	12,30
Man P4 BL	21	12,85	0,84	0,18	6,53	11,50	14,45
Man M1 MD	29	14,46	0,75	0,14	5,20	13,09	16,08
Man M1 BL	28	13,56	0,97	0,18	7,14	11,90	15,07
Man M2 MD	28	15,94	1,14	0,22	7,18	13,80	18,73
Man M2 BL	27	14,83	1,09	0,21	7,35	13,00	18,05
Man M3 MD	29	16,95	1,26	0,23	7,40	14,30	19,20
Man M3 BL	28	14,51	0,98	0,18	6,73	12,98	16,40

MD – długość, BL – szerokość, H – wysokość

Tabela 13. Australopiteki (zęby). Porównania międzgatunkowe

Pomiar	MAa	MAr	t	df	p	NAa	NAr	SD Aa	SD Ar	iloraz F	p
SZCZĘKA											
Max I1 MD	10,51	8,95	5,29	31	0,000	13	20	0,97	0,73	1,77	0,256
Max I1 BL	8,29	7,14	5,66	25	0,000	11	16	0,48	0,55	1,30	0,689
Max I2 MD	6,79	6,61	0,99	20	0,495	12	10	0,53	0,65	1,48	0,529
Max I2 BL	6,82	6,46	1,39	16	0,184	9	9	0,63	0,42	2,22	0,280
Max C MD	9,91	8,52	6,76	38	0,000	15	25	0,67	0,61	1,19	0,680
Max C BL	10,32	9,10	3,84	36	0,000	12	26	1,12	0,80	1,93	0,167
Max C H	14,34	12,12	4,43	13	0,001	8	7	1,18	0,65	3,31	0,166
Max P3 MD	9,05	9,66	-3,91	43	0,000	23	22	0,38	0,65	2,94	0,015
Max P3 BL	12,84	13,88	-4,35	39	0,000	21	20	0,87	0,63	1,94	0,155
Max P4 MD	9,46	10,36	-4,12	45	0,000	13	34	0,63	0,68	1,17	0,802
Max P4 BL	13,47	14,83	-4,52	40	0,000	12	30	0,86	0,89	1,06	0,966
Max M1 MD	12,68	12,81	-0,65	54	0,516	26	30	0,77	0,63	1,49	0,301
Max M1 BL	14,15	14,35	-0,75	55	0,457	24	33	0,92	1,04	1,30	0,523
Max M2 MD	14,25	14,25	0,00	49	1,000	23	28	1,14	1,32	1,35	0,479
Max M2 BL	15,86	15,95	-0,31	52	0,755	25	29	1,26	0,99	1,61	0,223
Max M3 MD	14,09	14,52	-1,12	37	0,270	21	18	1,30	1,12	1,33	0,554
Max M3 BL	15,96	16,57	-1,79	41	0,082	23	20	1,25	0,94	1,80	0,200
ZUCHWA											
Man I1 MD	6,25	5,42	4,64	21	0,000	10	13	0,40	0,44	1,20	0,796
Man I1 BL	6,58	6,13	1,83	21	0,081	12	11	0,66	0,47	1,96	0,299
Man I2 MD	7,27	6,32	3,27	19	0,004	11	10	0,48	0,82	2,94	0,108
Man I2 BL	7,72	6,56	4,22	22	0,000	14	10	0,76	0,48	2,50	0,173
Man C MD	9,33	7,60	8,88	37	0,000	23	16	0,62	0,56	1,25	0,664
Man C BL	9,99	8,23	6,15	42	0,000	28	16	0,96	0,82	1,37	0,530
Man C H	14,31	11,36	4,44	13	0,001	10	5	1,33	0,90	2,19	0,467
Man P3 MD	9,41	9,91	-2,67	41	0,011	19	24	0,60	0,62	1,09	0,870
Man P3 BL	11,82	11,89	-0,22	40	0,825	22	20	1,15	1,00	1,32	0,549
Man P4 MD	10,01	11,01	-4,58	44	0,000	23	23	0,83	0,64	1,64	0,253
Man P4 BL	11,90	12,85	-3,65	42	0,001	23	21	0,90	0,84	1,14	0,773
Man M1 MD	13,97	14,46	-2,13	54	0,038	27	29	0,95	0,75	1,58	0,235
Man M1 BL	13,16	13,56	-1,55	51	0,127	25	28	0,92	0,97	1,10	0,811
Man M2 MD	15,63	15,94	-1,07	56	0,291	30	28	1,09	1,14	1,09	0,809
Man M2 BL	14,69	14,83	-0,50	56	0,618	31	27	1,07	1,09	1,03	0,929
Man M3 MD	15,86	16,95	-3,42	59	0,001	32	29	1,24	1,26	1,03	0,939
Man M3 BL	14,65	14,51	0,48	55	0,635	29	28	1,15	0,98	1,40	0,389

Aa – *A. africanus*, Ar – *A. robustus*; MD – długość, BL – szerokość, H – wysokość

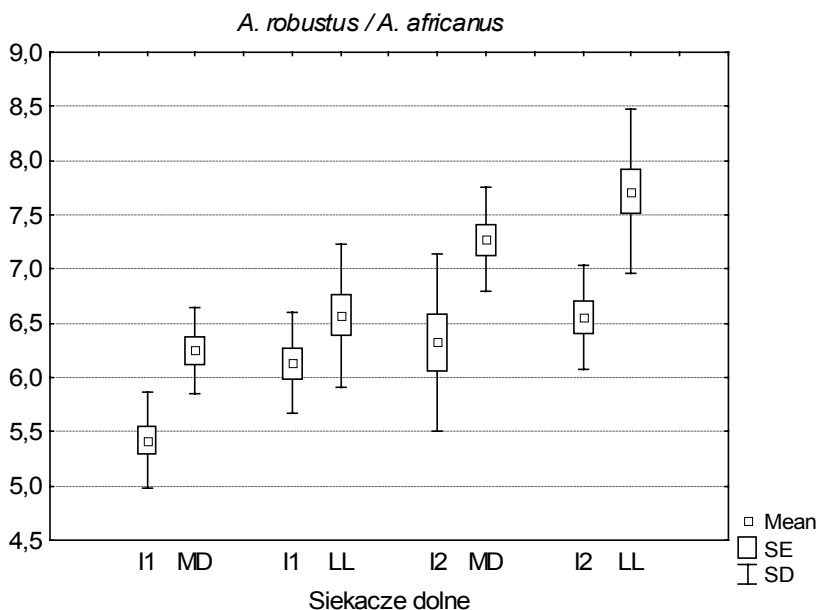
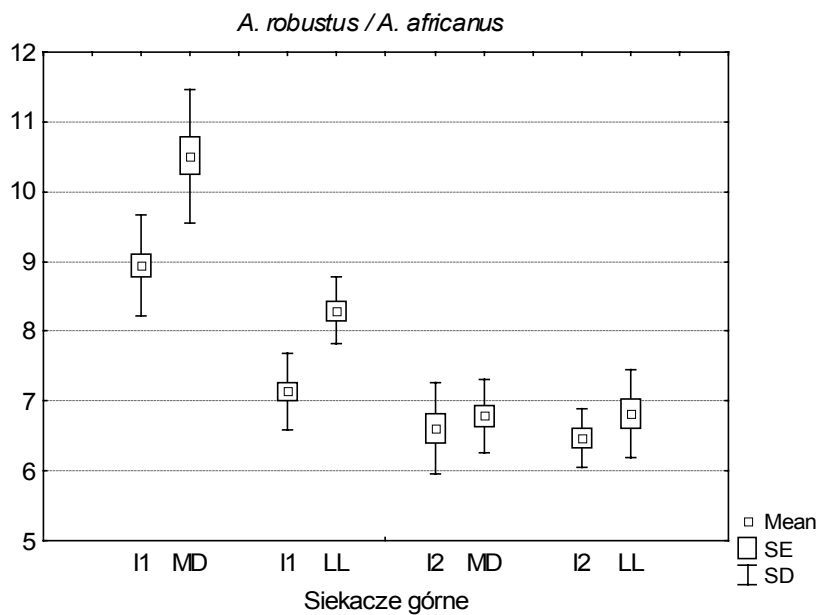
Zęby przednie – siekacze i kły (tak szczęki, jak i żuchwy) są większe u *A. africanus* niż u *A. robustus*. W wypadku zębów tylnych (przedtrzonowców i trzonowców) sytuacja jest odwrotna – to *A. robustus* cechują wyższe wartości pomiarów od *A. africanus*, choć są tu dwa wyjątki – (1) długości górnych M2 są u obu gatunków takich samych rozmiarów, (2) *A. africanus* ma większą szerokość dolnego M3.

Mimo wspomnianej wyżej ogólnej tendencji, absolutne wielkości zębów trzonowych (zarówno górnych, jak i dolnych) u *A. africanus* i *A. robustus* są zbliżone (tj. różnice się nieistotnie statystycznie). Wyjątkiem są tu dwa pomiary dolnego M3 oraz M1, które w wymiarze długościowym (MD; w mm) okazały się istotnie większe u *A. robustus* niż u *A. africanus* (M1 = 14,46 vs. 13,97; $p < 0,05$ oraz M3 = 16,95 vs. 15,86; $p = 0,001$) – patrz tabela 13. Porównanie rozkładów pomiarów wszystkich zębów szczęki i żuchwy (oddzielnie dla czterech kategorii zębów) obu gatunków wczesnych hominidów przedstawiono na wykresach (**ryc. 59–62**).

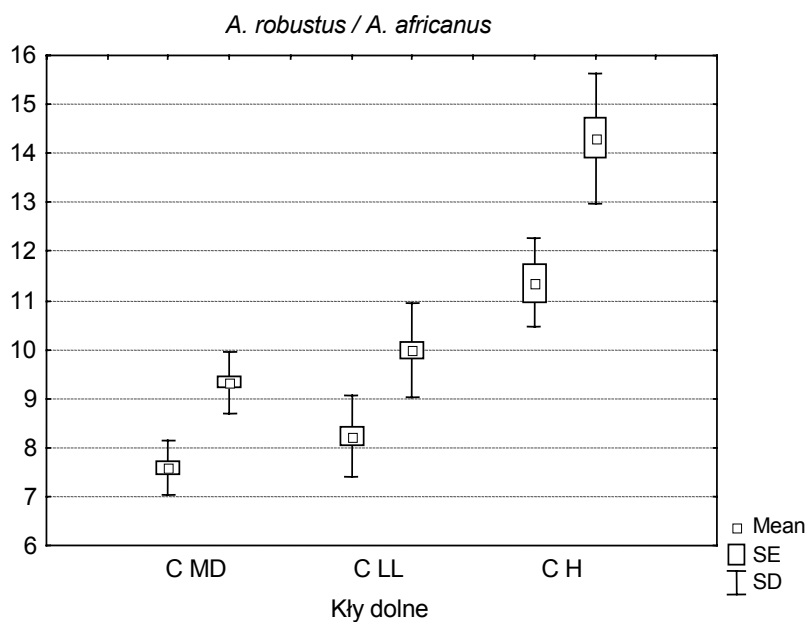
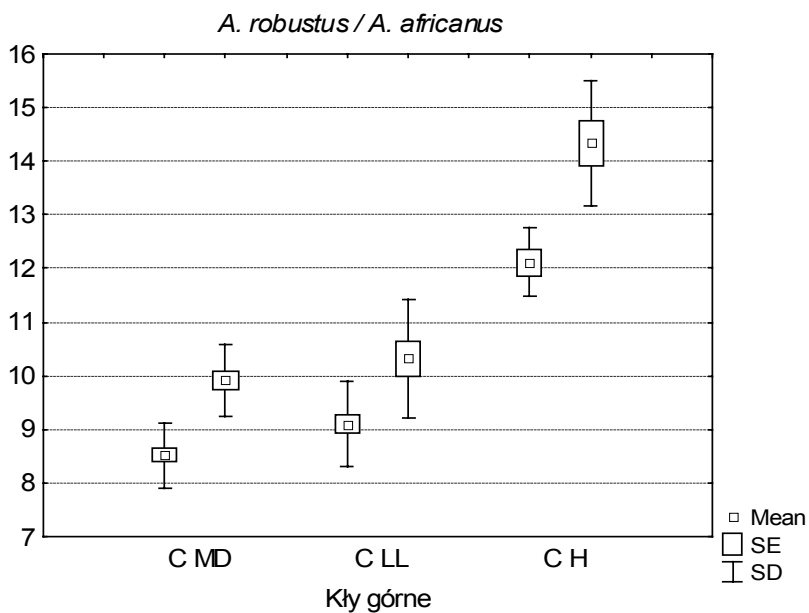
Zbliżone wielkości zębów trzonowych *A. africanus* i *A. robustus* są ciekawym spostrzeżeniem, ponieważ poza różnicami wielkości kłów, to właśnie absolutna wielkość zębów trzonowych jest – od czasów publikacji monografii *The Dentition of the Australopithecinae* (Robinson 1956) – najczęściej w literaturze podawaną właściwością odróżniającą australopiteki „masywne” od „gracylnych”.

Robinson (1954a), poddając w połowie XX wieku rewizji ówczesną klasyfikację australopiteków, przedstawił hipotezę, zgodnie z którą zmienność morfologiczną, obserwowaną na pięciu znanych wówczas stanowiskach południowoafrykańskich, można było wyjaśnić obecnością dwóch taksonów: form „gracylnych” (*A. africanus*) i form „masywnych” (*A. robustus*). Formy te różniły się między innymi morfologią zębów, a w szczególności: (1) kształtem pierwszego dolnego mlecznego trzonowca (dm1); (2) liczbą korzeni górnych pierwszych zębów przedtrzonowych (P3); (3) kształtem i wielkością dolnych kłów; oraz (4) proporcją wielkości zębów przednich (siekaczy i kłów) do zębów tylnych (przedtrzonowców i trzonowców): zęby trzonowe u form masywnych miały być szczególnie duże, u form gracylnych – jak określał Robinson – proporcjonalne.

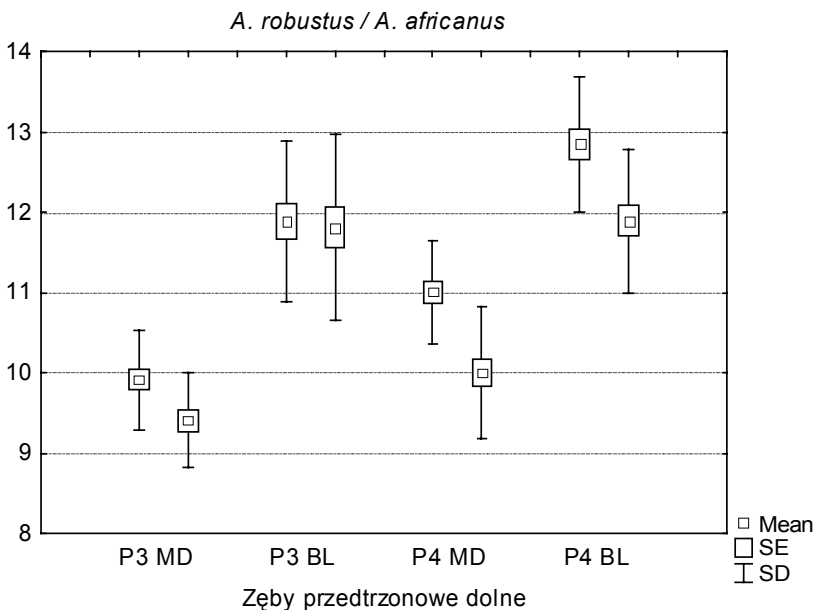
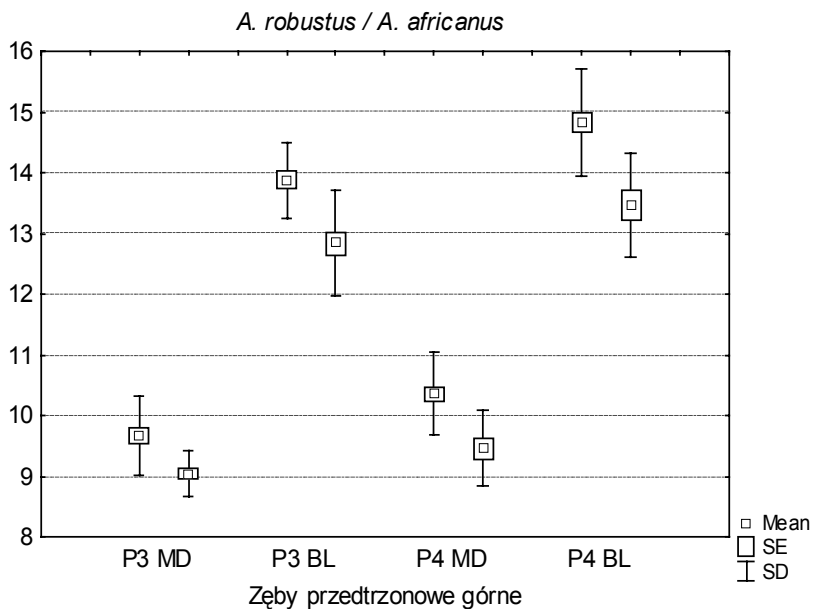
Na podstawie analizy zębów *A. africanus* i *A. robustus* można stwierdzić, że Robinson (1954a, 1956) nie we wszystkim jednak miał rację. Faktycznie (patrz też Kaszycka 2002, 2007): (1) dolny dm1 różni się kształtem i liczbą guzków (4 guzki – u *A. africanus*, 5 – u *A. robustus*); (2) górne P3 średnio różnią się liczbą korzeni (*A. africanus* ma zęby te w większości (72%) 2-korzeniowe, *A. robustus* – w większości (70%) 3-korzeniowe); podobnie zresztą jest także w wypadku górnych P4; (3) dolne kły różnią się: symetrią korony (wyraźnie asymetryczne, wystające ponad linię zgryzu u *A. africanus*, bardziej symetryczne



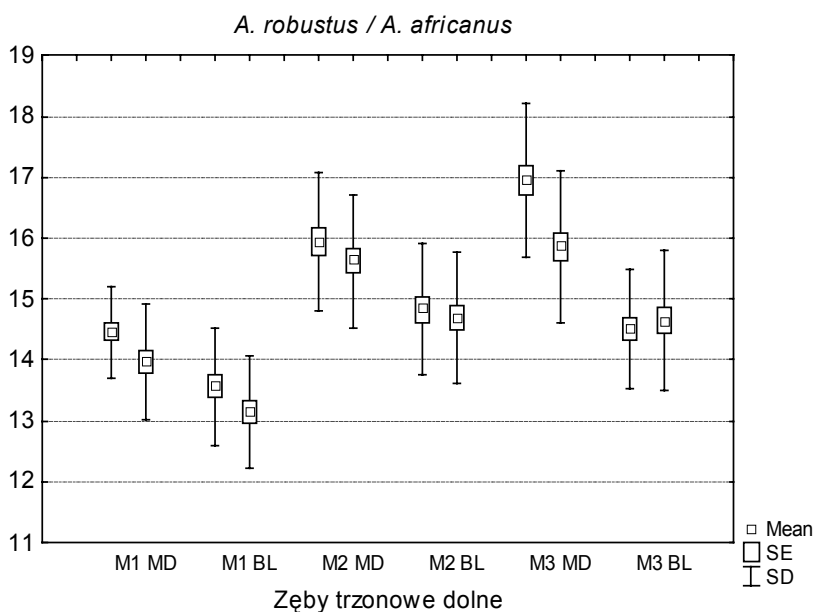
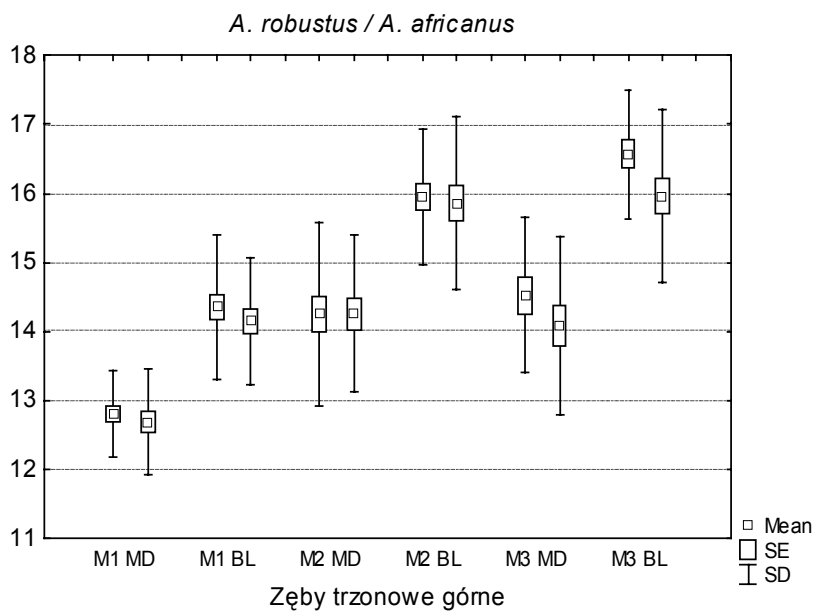
Ryc. 59. Australopiteki – siekacze. Porównanie rozkładów pomiarów zębów szczęki (na górze) i żuchwy (na dole) dla gatunków *A. robustus* (lewy wykres każdej pary) i *A. africanus* (prawy wykres każdej pary). MD – długość, LL – szerokość



Ryc. 60. Australopiteki – kły. Porównanie rozkładów pomiarów zębów szczęki (na górze) i żuchwy (na dole) dla gatunków *A. robustus* (lewy wykres każdej pary) i *A. africanus* (prawy wykres każdej pary). MD – długość, LL – szerokość, H – wysokość



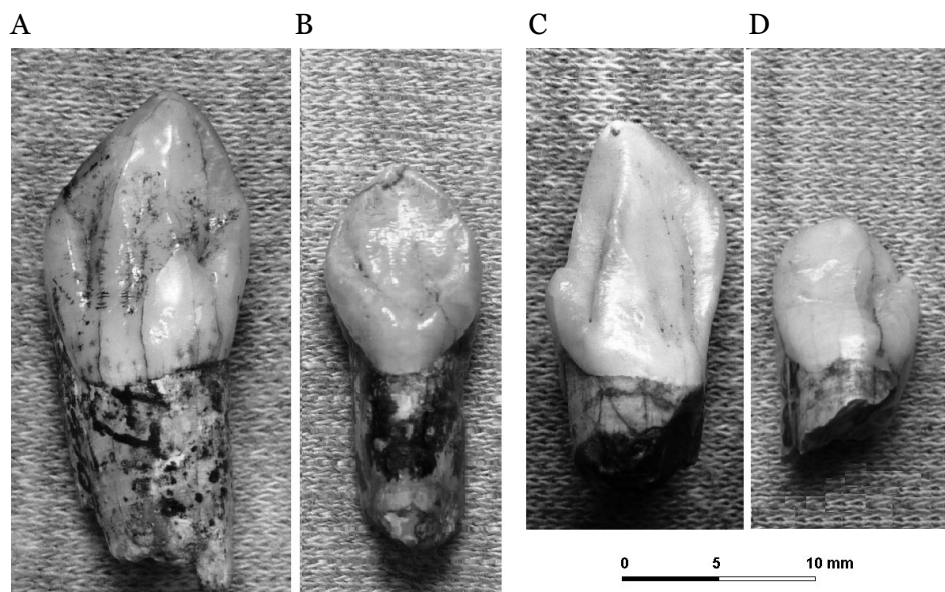
Ryc. 61. Australopiteki – zęby przedtrzonowe. Porównanie rozkładów pomiarów zębów szczęki (na górze) i żuchwy (na dole) dla gatunków *A. robustus* (lewy wykres każdej pary) i *A. africanus* (prawy wykres każdej pary). MD – długość, BL – szerokość



Ryc. 62. Australopiteki – zęby trzonowe. Porównanie rozkładów pomiarów zębów szczęki (na górze) i żuchwy (na dole) dla gatunków *A. robustus* (lewy wykres każdej pary) i *A. africanus* (prawy wykres każdej pary). MD – długość, BL – szerokość

u *A. robustus*) oraz wielkością, i to we wszystkich trzech wymiarach (pomiar w mm): MD (9,33 vs. 7,60; $p < 0,001$), BL (9,99 vs. 8,23; $p < 0,001$) i wysokościowym (14,31 vs. 11,36; $p = 0,001$) na korzyść *A. africanus* (**ryc. 63**); a różnice są istotne statystycznie (patrz tab. 13); (4) jako że u *A. africanus* zęby przednie są większe, a zęby tylne średnio mniejsze – badane gatunki różnią się proporcją zębów przednich do tylnych.

Zbliżona jest natomiast absolutna wielkość zębów trzonowych *A. africanus* i *A. robustus* (zarówno górnych, jak i dolnych). Robinson (1956) w swojej monografii bezpośrednio porównywał zęby hominidów ze Swartkrans i Sterkfontein – te właśnie formy nazywając „masywnymi” i „gracynymi” australopitekami. Taung bowiem to pojedyncze znalezisko, a materiały z Kromdraai i Makapansgat były fragmentaryczne. Od tamtego czasu jednak, kolekcja szczątków australopiteków nie tylko powiększyła się o nowe znaleziska, ale także o nowe stanowiska. Okazuje się zatem, wbrew temu, co podpowiadałaby intuicja, że „gracalne” australopiteki są pod względem wielkości zębów trzonowych, tak samo masywne jak ich „masywni” krewniacy (patrz **ryc. 64**).



Ryc. 63. Porównanie kłów *A. africanus* i *A. robustus*. A i B – Górne kły: *A. africanus* (StW 287) i *A. robustus* (SK 85); C i D – Dolne kły: *A. africanus* (STS 50) i *A. robustus* (SK 87). Międzygatunkowe różnice wszystkich wymiarów korony (długości, szerokości i wysokości) zębów szczęki i zuchwy są istotne statystycznie (fot. K.A. Kaszycka)



A

A. robustus – osobnik SkW 5



B

A. africanus – osobnik STW 498

Ryc. 64. Porównanie pozakłowych zębów żuchwy *Australopithecus robustus* i *Australopithecus africanus*. Dolne zęby przedtrzonowe (z wyjątkiem jednego pomiaru) różnią się istotnie, natomiast zęby trzonowe (z wyjątkiem dwóch pomiarów) zasadniczo się nie różnią (fot. K.A. Kaszycka)

5.2. Analiza czaszek australopiteków

Podstawowe charakterystyki statystyczne pomiarów czaszek obu gatunków australopiteków przedstawiono w **tabeli 14** (dla *A. africanus*) i **tabeli 15** (dla *A. robustus*), natomiast porównania międzygatunkowe (*A. africanus* – Aa i *A. robustus* – Ar) – uwzględniające średnie (M), wartości testu t -Studenta (t) różnic tych średnich, stopnie swobody (df), poziom istotności (p), liczebności (N), odchylenia standardowe (SD), i ocenę ich równości (F , p) – w **tabeli 16**.

W przeciwieństwie do zębów, których próby kopalne są stosunkowo duże liczebnie, w wypadku pomiarów czaszki próby są niewielkie i osiągają maksymalnie 16 osobników u *A. africanus* i 15 osobników u *A. robustus*. Spośród tych pomiarów, liczebność dziesięć lub więcej ma tylko 8 osobników u *A. robustus* i 11 u *A. africanus*, mimo że z oryginalnych 143 pomiarów, jakie zmierzono na fragmentach czaszek wczesnych hominidów, wybrano tylko 43 (tak by liczebności co najmniej jednego gatunku australopiteka osiągały co najmniej pięć osobników). Kolejnych 15 pomiarów dla *A. robustus* i 7 pomiarów dla *A. africanus* reprezentowanych jest przez osiem lub dziewięć osobników. Spośród wspomnianych 43 pomiarów, 11 w wypadku *A. robustus* i 4 w wypadku *A. africanus* to pomiary wykonane na mniej niż pięciu osobnikach.

Pomiędzy średnimi tylko niektórych (dziesięciu) pomiarów czaszek „gracylnych” i „masywnych” australopiteków istnieją statystycznie istotne różnice (w tab. 16 zaznaczone pogrubioną czcionką). Spośród 16 cech twarzy są to trzy pomiary: wysokość podnosowa (FO4), górna wysokość otworu podoczodołowego (FO7) oraz szerokość między otworami podoczodołowymi (F14); z 11 cech podniebienia – jeden pomiar – maksymalna odległość interalweolarna na poziomie P4 (PO8); z 11 cech żuchwy istotnie różnych pomiarów było najwięcej, bo aż sześć cech – wysokość trzonu na poziomie P4 (MO1) i M2 (MO3), grubość trzonu na poziomie M1 (MO7), M2 (MO8) i na poziomie *prominentia lateralis* (MO9), oraz pozakłowa długość łuku zębodołowego (M10). Z pięciu cech mózgo-czaszki żadna nie wykazywała statystycznie istotnej różnicy między *A. africanus* i *A. robustus*.

We wszystkich wyżej wspomnianych dziesięciu cechach istotnie różniących oba gatunki południowoafrykańskich hominidów, *A. robustus* charakteryzowały wyższe wartości tych cech niż *A. africanus*. W cechach niewykazujących istotnej różnicy, 23 różnice były na korzyść *A. robustus*, a tylko 10 – na korzyść *A. africanus*. Porównanie rozkładów pomiarów dziesięciu istotnie różnych cech u obu gatunków wczesnych hominidów przedstawiono na wykresach (**ryc. 65**).

Tabela 14. *Australopithecus africanus* (czaszka). Podstawowe charakterystyki statystyczne

Cecha	N	Średnia	SD	SE	CV	Min	Maks.
TWARZ							
F01 n-pr	5	73,86	7,51	3,36	10,17	67,1	86,0
F02 g-pr	5	80,62	9,08	4,06	11,26	73,4	95,0
F03 n-ns	6	51,92	5,39	2,20	10,38	47,0	61,7
F04 ns-pr	10	24,54	2,63	0,83	10,70	20,6	27,8
F05 WOZ	9	47,94	6,17	2,06	12,87	42,1	62,0
F06 WOJ	10	51,80	6,03	1,91	11,65	44,7	64,5
F07 OPG	10	13,29	3,89	1,23	29,28	7,9	20,8
F08 OPD	10	34,87	4,69	1,48	13,44	30,3	45,0
F09 WKJ	6	26,48	3,35	1,37	12,64	20,3	30,1
F10 mf-ek	5	37,05	2,83	1,26	7,62	35,0	42,0
F11 mf-mf	6	15,25	1,35	0,55	8,83	13,5	17,1
F12 zm-zm	5	97,81	9,25	4,14	9,46	89,5	109,5
F13 zo-zo	6	51,25	6,64	2,71	12,96	44,9	61,0
F14 SOP	10	46,39	4,33	1,37	9,33	40,0	55,2
F15 apt-apt	16	24,65	2,96	0,74	11,99	20,5	30,3
F16 GST	9	5,96	1,53	0,51	25,75	4,3	9,0
PODNIEBIENIE							
P01 ol-sr	6	45,08	3,62	1,48	8,02	40,2	48,6
P02 ekm-ekm	3	64,58	4,01	2,31	6,20	61,6	69,1
P03 enm-enm	8	35,57	2,88	1,02	8,11	31,5	40,1
P04 IC-sr	4	29,61	3,94	1,97	13,32	24,1	33,3
P05 min ICD	12	27,77	1,69	0,49	6,07	25,0	30,1
P06 max ICD	7	41,55	1,88	0,71	4,53	39,5	44,1
P07 min P4	10	31,41	3,47	1,10	11,05	27,5	37,2
P08 max P4	7	55,67	2,96	1,12	5,32	52,7	60,9
P09 P3-M2	13	40,95	2,71	0,75	6,61	36,5	46,4
P10 M1-M3	5	38,46	3,62	1,62	9,41	34,0	43,5
P11 C-M3	7	60,08	5,08	1,92	8,46	55,3	70,0
ŻUCHWA							
M01 WT/P4	3	30,38	5,32	3,07	17,50	25,5	36,0
M02 WT/M1	6	31,30	4,10	1,67	13,11	24,6	34,5
M03 WT/M2	8	30,69	3,32	1,17	10,82	25,7	35,1
M04 WT/M3	6	31,42	5,01	2,05	15,96	23,9	36,5
M05 OBG	9	17,44	3,08	1,03	17,67	10,6	21,3
M06 GT/P4	3	21,91	1,57	0,90	7,15	20,2	23,3
M07 GT/M1	11	21,45	2,05	0,62	9,58	18,0	25,1
M08 GT/M2	14	24,16	2,47	0,66	10,21	20,7	29,5
M09 GT/PL	7	26,47	2,28	0,86	8,61	23,1	30,6
M10 P3-M2	8	45,14	2,72	0,96	6,02	42,4	49,2
M11 M1-M3	9	44,65	4,07	1,36	9,11	39,4	49,8
MÓZGOCZASZKA							
C01 ba-o	6	28,14	1,29	0,53	4,59	26,5	29,9
C02 fol-fol	5	24,15	2,61	1,17	10,82	21,6	28,0
C03 DKP	6	16,71	1,40	0,57	8,41	14,7	18,5
C04 SKP	6	8,63	0,58	0,24	6,76	8,0	9,6
C05 WAM	5	11,15	1,34	0,60	12,07	9,3	13,0

Opis skrótów pomiarów w tabeli 2

Tabela 15. *Australopithecus robustus* (czaszka). Podstawowe charakterystyki statystyczne

Cecha	N	Średnia	SD	SE	CV	Min	Maks.
TWARZ							
F01 n-pr	2	75,57	0,81	0,57	1,07	75,0	76,1
F02 g-pr	1	76,14					
F03 n-ns	1	55,85					
F04 ns-pr	9	28,94	2,64	0,88	9,11	25,1	33,0
F05 WOZ	7	51,97	6,83	2,58	13,15	43,0	60,8
F06 WOJ	7	54,76	6,07	2,30	11,09	46,9	62,7
F07 OPG	8	18,39	3,83	1,35	20,83	10,2	22,3
F08 OPD	11	33,86	6,63	2,00	19,58	20,4	44,1
F09 WKJ	5	29,37	2,48	1,11	8,44	26,6	32,8
F10 mf-ek	1	38,35					
F11 mf-mf	2	16,68	1,61	1,14	9,67	15,5	17,8
F12 zm-zm	6	103,65	5,32	2,17	5,13	95,0	109,0
F13 zo-zo	3	57,14	3,31	1,91	5,79	54,0	60,6
F14 SOP	8	51,56	5,06	1,79	9,82	45,0	57,7
F15 apt-apt	13	24,60	2,75	0,76	11,19	18,1	28,0
F16 GST	4	5,85	0,82	0,41	13,97	5,2	7,0
PODNIEBIENIE							
P01 ol-sr	7	45,82	3,78	1,43	8,24	43,1	52,0
P02 ekm-ekm	11	67,13	3,80	1,15	5,67	61,0	75,0
P03 enm-enm	10	36,18	1,91	0,60	5,29	33,0	39,2
P04 IC-sr	5	32,94	2,60	1,16	7,89	30,7	37,0
P05 min ICD	10	27,71	2,93	0,93	10,59	21,5	31,9
P06 max ICD	9	40,35	3,86	1,29	9,58	34,7	46,0
P07 min P4	9	30,41	2,38	0,79	7,82	27,5	34,0
P08 max P4	9	60,49	4,23	1,41	6,99	52,7	66,0
P09 P3-M2	15	41,99	3,52	0,91	8,39	36,2	48,9
P10 M1-M3	9	37,34	2,56	0,85	6,87	31,3	39,6
P11 C-M3	4	60,84	2,94	1,47	4,83	56,9	63,9
ŻUCHWA							
M01 WT/P4	8	37,06	3,58	1,27	9,67	33,0	43,4
M02 WT/M1	8	35,35	3,46	1,22	9,80	30,6	41,0
M03 WT/M2	9	33,91	2,83	0,94	8,33	30,0	39,3
M04 WT/M3	7	35,76	3,01	1,14	8,41	31,9	40,0
M05 OBG	9	19,43	3,02	1,01	15,52	15,2	25,2
M06 GT/P4	9	23,44	2,86	0,95	12,20	21,2	30,8
M07 GT/M1	13	25,01	2,88	0,80	11,52	20,9	33,0
M08 GT/M2	12	28,76	2,46	0,71	8,56	25,1	34,0
M09 GT/PL	7	29,74	2,52	0,95	8,46	26,4	34,3
M10 P3-M2	9	49,37	2,22	0,74	4,51	45,4	53,3
M11 M1-M3	8	47,03	2,49	0,88	5,31	44,4	52,0
MÓZGOCZASZKA							
C01 ba-o	2	28,13	0,62	0,44	2,19	27,7	28,6
C02 fol-fol	3	22,72	1,90	1,10	8,37	20,6	24,3
C03 DKP	4	18,20	1,12	0,56	6,18	16,7	19,4
C04 SKP	5	9,72	1,30	0,58	13,36	8,0	11,1
C05 WAM	9	11,20	2,22	0,74	19,82	8,4	14,4

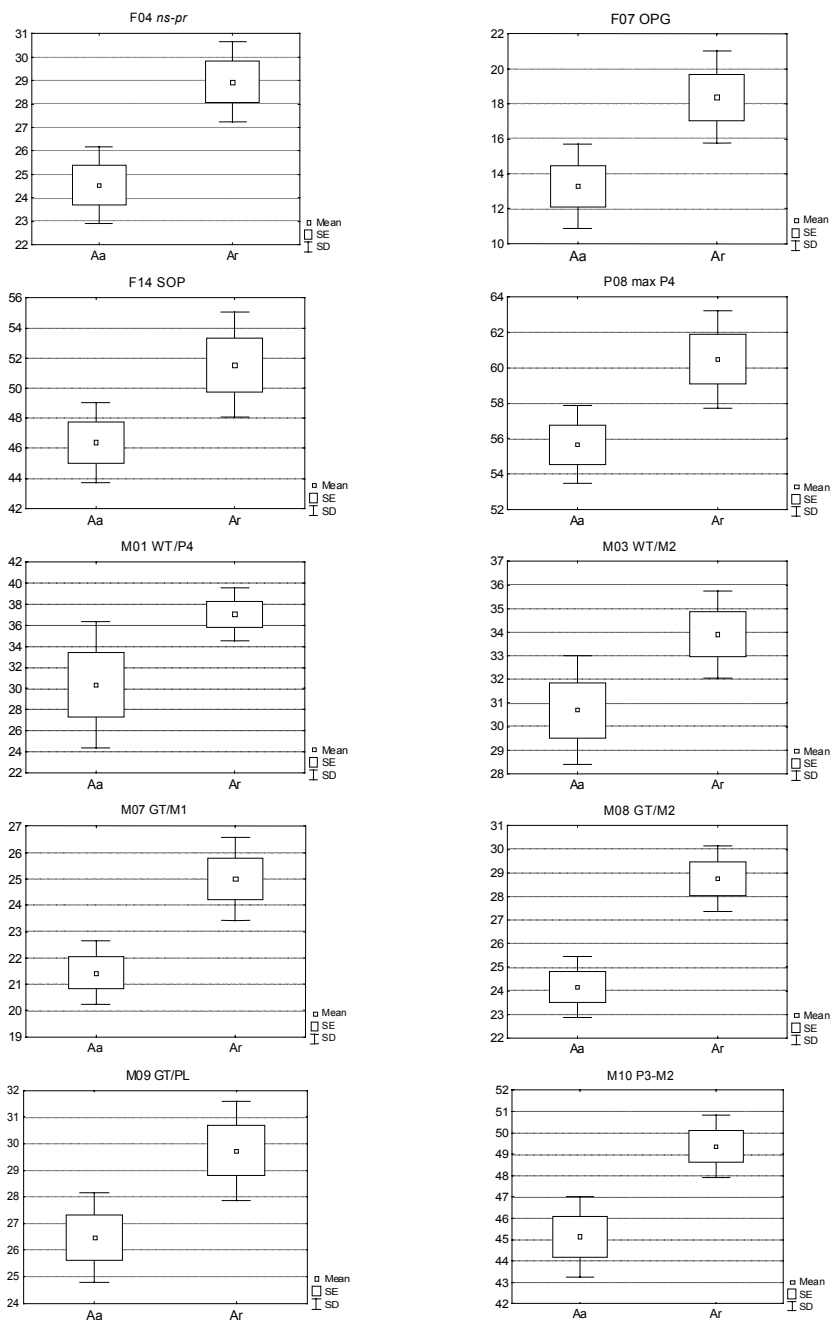
Opis skrótów pomiarów w tabeli 2

Tabela 16. Australopitunki (czaszka). Porównania międzygatunkowe

Cecha	MAa	MAR	t	df	p	NAa	NAR	SDAa	SDAR	iloraz F	p
TWARZ											
F01 n-pr	73,86	75,57	-0,30	5	0,774	5	2	7,51	0,81	86,90	0,161
F02 g-pr	80,62	76,14	0,45	4	0,675	5	1	9,08	0,00	0,00	1,000
F03 n-ns	51,92	55,85	-0,67	5	0,530	6	1	5,39	0,00	0,00	1,000
F04 ns-pr	24,54	28,94	-3,64	17	0,002	10	9	2,63	2,64	1,01	0,981
F05 WOZ	47,94	51,97	-1,24	14	0,236	9	7	6,17	6,83	1,23	0,767
F06 WOJ	51,80	54,76	-0,99	15	0,336	10	7	6,03	6,07	1,01	0,946
F07 OPG	13,29	18,39	-2,78	16	0,013	10	8	3,89	3,83	1,03	0,991
F08 OPD	34,87	33,86	0,40	19	0,693	10	11	4,69	6,63	2,00	0,312
F09 WKJ	26,48	29,37	-1,60	9	0,145	6	5	3,35	2,48	1,82	0,580
F10 mf-ek	37,05	38,35	-0,42	4	0,697	5	1	2,83	0,00	0,00	1,000
F11 mf-mf	15,25	16,68	-1,26	6	0,256	6	2	1,35	1,61	1,43	0,570
F12 zm-zm	97,81	103,65	-1,32	9	0,220	5	6	9,25	5,32	3,03	0,256
F13 zo-zo	51,25	57,14	-1,41	7	0,200	6	3	6,64	3,31	4,03	0,422
F14 SOP	46,39	51,56	-2,34	16	0,033	10	8	4,33	5,06	1,37	0,647
F15 apt-apt	24,65	24,60	0,05	27	0,960	16	13	2,96	2,75	1,15	0,815
F16 GST	5,96	5,85	0,14	11	0,894	9	4	1,53	0,82	3,53	0,327
PODNIĘBIENIE											
P01 ol-sr	45,08	45,82	-0,36	11	0,727	6	7	3,62	3,78	1,09	0,944
P02 ekm-ekm	64,58	67,13	-1,02	12	0,328	3	11	4,01	3,80	1,11	0,734
P03 enm-enm	35,57	36,18	-0,54	16	0,597	8	10	2,88	1,91	2,27	0,250
P04 IC-sr	29,61	32,94	-1,53	7	0,169	4	5	3,94	2,60	2,30	0,438
P05 min ICD	27,77	27,71	0,05	20	0,958	12	10	1,69	2,93	3,03	0,087
P06 max ICD	41,55	40,35	0,75	14	0,464	7	9	1,88	3,86	4,21	0,097
P07 min P4	31,41	30,41	0,72	17	0,480	10	9	3,47	2,38	2,13	0,301
P08 max P4	55,67	60,49	-2,56	14	0,023	7	9	2,96	4,23	2,04	0,401
P09 P3-M2	40,95	41,99	-0,86	26	0,395	13	15	2,71	3,52	1,70	0,364
P10 M1-M3	38,46	37,34	0,68	12	0,512	5	9	3,62	2,56	1,99	0,377
P11 C-M3	60,08	60,84	-0,27	9	0,793	7	4	5,08	2,94	3,00	0,396

ŻUCHWA											
M01 WT/P4	30,38	37,06	-2,45	9	0,037	3	8	5,32	3,58	2,20	0,363
M02 WTM1	31,30	35,35	-2,01	12	0,068	6	8	4,10	3,46	1,40	0,659
M03 WTM2	30,69	33,91	-2,16	15	0,047	8	9	3,32	2,83	1,38	0,657
M04 WTM3	31,42	35,76	-1,93	11	0,080	6	7	5,01	3,01	2,78	0,246
M05 OBG	17,44	19,43	-1,38	16	0,186	9	9	3,08	3,02	1,04	0,952
M06 GTP4	21,91	23,44	-0,86	10	0,407	3	9	1,57	2,86	3,33	0,502
M07 GTM1	21,45	25,01	-3,43	22	0,002	11	13	2,05	2,88	1,97	0,292
M08 GTM2	24,16	28,76	-4,74	24	0,000	14	12	2,47	2,46	1,00	1,000
M09 GTPL	26,47	29,74	-2,55	12	0,025	7	7	2,28	2,52	1,22	0,816
M10 P3-M2	45,14	49,37	-3,52	15	0,003	8	9	2,72	2,22	1,49	0,584
M11 M1-M3	44,65	47,03	-1,43	15	0,174	9	8	4,07	2,49	2,66	0,215
MÓZGOCZASZKA											
C01 ba-o	28,14	28,13	0,01	6	0,990	6	2	1,29	0,62	4,40	0,693
C02 fol-fol	24,15	22,72	0,82	6	0,444	5	3	2,61	1,90	1,89	0,749
C03 DKP	16,71	18,20	-1,76	8	0,116	6	4	1,40	1,12	1,56	0,758
C04 SKP	8,63	9,72	-1,85	9	0,097	6	5	0,58	1,30	4,96	0,109
C05 WAM	11,15	11,20	-0,05	12	0,965	5	9	1,34	2,22	2,72	0,349

Aa – *A. africanus*, Ar – *A. robustus*. Opis skrótów pomiarów w tabeli 2



Ryc. 65. Porównanie rozkładów pomiarów twarzoczaszki (F – twarz, P – podniebienie, M – zuchwa) dziesięciu istotnie różnych cech u obu gatunków wczesnych hominidów (Aa – *A. africanus*; Ar – *A. robustus*). Opis skrótów w tabeli 2

5.3. Wzorce zmienności

5.3.1. Profile cech zębów

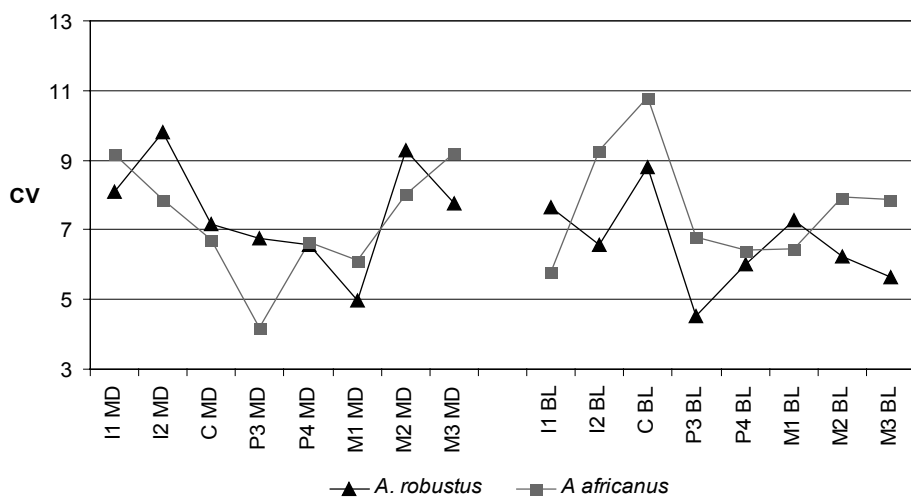
Poszczególne pomiary u *A. robustus* i *A. africanus* wykazują różną zmienność wewnątrzgatunkową mierzoną współczynnikami zmienności (CV). Na wykresach (**ryc. 66–67**) przedstawiono wzorce (profile) zmienności zębów obu gatunków tych wczesnych hominidów. Zmienność poszczególnych pomiarów zębów w szczęce obu gatunków jest podobnej wielkości (występujące różnice nie przekraczają 3%). Co do pomiarów zębów żuchwy, różnice te średnio są nawet mniejsze (najwyżej 2%), z wyjątkiem jednego pomiaru – I2 MD, u którego zmienność u *A. robustus* o ponad 6% przekracza zmienność u *A. africanus*. Pomiarzy kła wykazują podwyższoną zmienność (wyraźny pik, jak u małp) tylko w wymiarze wargowo-językowym (u *A. robustus* w wypadku obu kłów – górnych i dolnych, a u *A. africanus* wyłącznie odnośnie do kłów górnych).

Ogółem, ani profile współczynników zmienności pomiarów zębów szczęki (**ryc. 66**), ani pomiarów zębów żuchwy (**ryc. 67**) *A. africanus* i *A. robustus* nie wykazują zgodności – współczynniki korelacji rang Spearmana są niskie i nie osiągają wartości istotnie różnej od zera. Należy jednak przypomnieć, że porównywane ze sobą wzorce zmienności zębów szczęki szympansa i goryla też nie wykazywały zgodności (współczynniki korelacji rang były nieistotne statystycznie, $r_s = 0,42$). W odniesieniu do pomiarów zębów żuchwy badanych małp człekokształtnych, profile natomiast były podobne, a współczynnik korelacji ($r_s = 0,71$) okazał się statystycznie istotny (patrz **ryc. 50**).

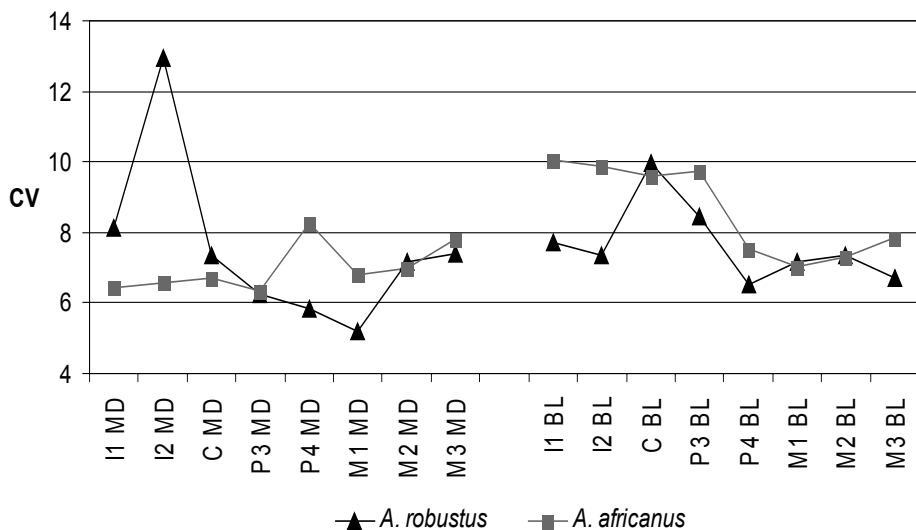
5.3.2. Profile cech czaszki

Wszystkie cechy czaszki

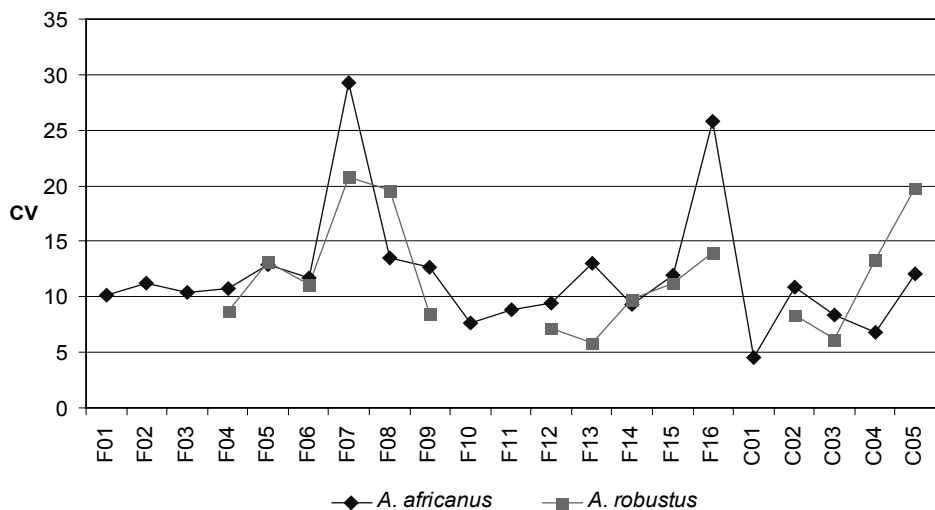
Porównanie współczynników zmienności (CV) pomiarów czaszek przeprowadzono oddzielnie w odniesieniu do twarzy z mózgowczaszką oraz – podniebienia z żuchwą. Wyniki porównania obu gatunków wczesnych hominidów przedstawiono graficznie (**ryc. 68–69**). Ponieważ CV rozpatrywano graficznie tylko wówczas, gdy liczebność wynosiła co najmniej trzy osobniki w próbie, dlatego w wypadku niektórych cech (dotyczy to *Australopithecus robustus*) brakuje danych na wykresach.



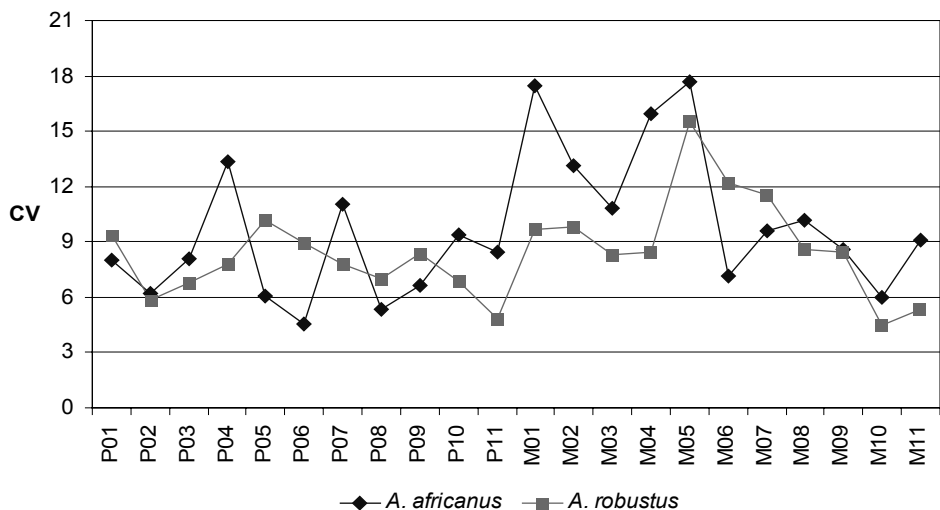
Ryc. 66. Australopiteki (zęby szczęki). Profile współczynników zmienności (CV) pomiarów długości [MD] i szerokości [BL] zębów *A. robustus* i *A. africanus*. Współczynnik korelacji rang Spearmana pomiędzy profilami $r_s = 0,350$



Ryc. 67. Australopiteki (zęby żuchwy). Profile współczynników zmienności (CV) pomiarów długości [MD] i szerokości [BL] zębów *A. robustus* i *A. africanus*. Współczynnik korelacji rang Spearmana pomiędzy profilami $r_s = 0,159$



Ryc. 68. Australopiteki (czaszka). Profile współczynników zmienności (CV) pomiarów twarzy i mózgowczy A. *africanus* i A. *robustus*. Współczynnik korelacji rang Spearmana pomiędzy profilami $r_s = 0,464$. Opis skrótów pomiarów w tabeli 2



Ryc. 69. Australopiteki (czaszka). Profile współczynników zmienności (CV) pomiarów podniebienia i zuchwy A. *africanus* i A. *robustus*. Współczynnik korelacji rang Spearmana pomiędzy profilami $r_s = 0,273$. Opis skrótów pomiarów w tabeli 2

Analizując szeregi profili, trudno zaobserwować tu jakiś wyraźny trend – zmienność niektórych cech czaszki *A. africanus* jest wyższa od tej u *A. robustus* (szczególnie w pomiarach wysokościowych trzonu żuchwy, długości podniebienia, wysokości otworu podoczodołowego i grubości wałów nadoczodołowych). W innych cechach z kolei to *A. robustus* ma wyższe współczynniki zmienności. Współczynniki korelacji rang porównywanych profili są nieistotne statystycznie, co może sugerować, że oba gatunki australopiteków różnią się między sobą wzorcami dymorfizmu. Brak podobieństwa profili zmienności może w tym wypadku wynikać także z małych liczebności prób.

Wybrane cechy czaszki

Jak już wspomniano, chociaż liczba osobników badanych gatunków kopalnych hominidów jest znaczna, to liczba fragmentów kostnych, na których można wykonać pewne pomiary jest ograniczona. By zatem zmniejszyć ryzyko błędu, do dalszej analizy wybrano tylko te cechy, których liczebności w próbach obu gatunków australopiteków wynosiły co najmniej siedem osobników (patrz **tab. 17**). Cech takich było 20, ale jedną, bardzo zmienną cechę (Fo7), o bardzo wysokim współczynniku

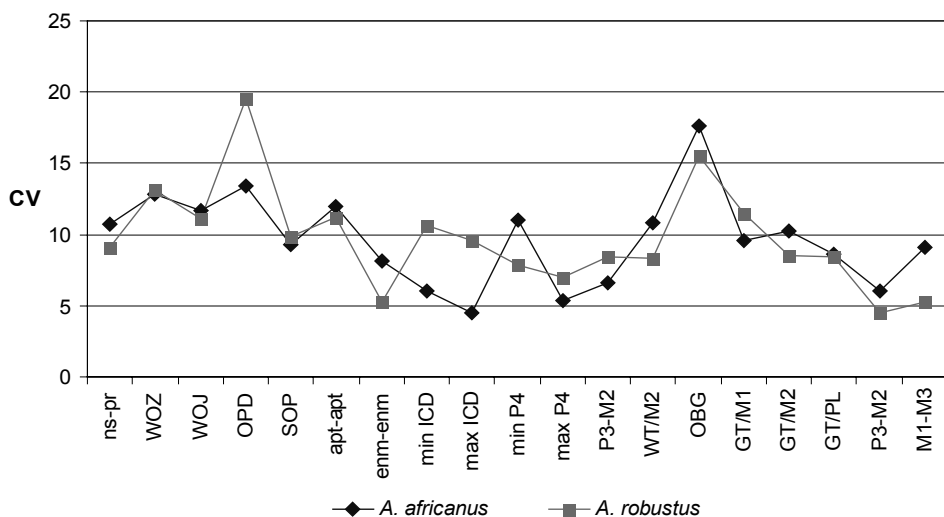
Tabela 17. Wybrane cechy czaszek australopiteków, dla których liczebność (*N*) obu kopalnych prób wynosiła co najmniej 7 osobników

Nr	Cecha	<i>N</i> Aa	<i>N</i> Ar	Uwagi
1	F04 ns-pr	10	9	
2	F05 WOZ	9	7	
3	F06 WOJ	10	7	
4	F07 OPG	10	8	b. duży CV u australopiteków (20-30%)
5	F08 OPD	10	11	
6	F14 SOP	10	8	
7	F15 apt-apt	16	13	
8	P03 enm-enm	8	10	
9	P05 min ICD	12	10	b. mały dymorfizm płciowy u małp (< 5%)
10	P06 max ICD	7	9	
11	P07 min P4	10	9	
12	P08 max P4	7	9	
13	P09 P3-M2	13	15	b. mały dymorfizm płciowy u małp (< 5%)
14	M03 WT/M2	8	9	
15	M05 OBG	9	9	
16	M07 GT/M1	11	13	
17	M08 GT/M2	14	12	b. mały dymorfizm płciowy u małp (< 5%)
18	M09 GT/PL	7	7	
19	M10 P3-M2	8	9	
20	M11 M1-M3	9	8	b. mały dymorfizm płciowy u małp (< 5%)

Aa – *A. africanus*, Ar – *A. robustus*. Opis skrótów pomiarów w tabeli 2

zmienności ($CV = 30$) pominięto, pozostało więc w sumie 19 cech (sześć cech twarzy, sześć – podniebienia i siedem – zuchwy).

Gdy porówna się współczynniki zmienności tych 19 pomiarów czaszek obu gatunków australopiteków okazuje się, że oba szeregi profili będą prawie równoległe; duże różnice na korzyść *A. robustus* występują w trzech cechach – jednej cesze twarzy (Fo8) oraz dwóch cechach podniebienia (Po5 i Po6). Współczynnik korelacji rang obu profili osiąga wartość statystycznie istotną ($r_s = 0,63$); profile można więc uznać za podobne (**ryc. 70**).



Ryc. 70. Australopiteki (19 cech czaszki). Profile współczynników zmienności (CV) wybranych pomiarów czaszki *A. africanus* i *A. robustus* (dla których liczebność $N \geq 7$). Współczynnik korelacji rang Spearmana pomiędzy profilami $r_s = 0,63$ ($p < 0,05$). Opis skrótów pomiarów w tabeli 2

6 Dymorfizm płciowy australopiteków

6.1. Szacowanie dymorfizmu australopiteków na podstawie zębów

6.1.1. Zmienność i rozkłady

Zęby australopiteków są najliczniej reprezentowaną kategorią znalezisk tych istot – licznie przewyższają całą resztę szczątków razem wziętych. Nie dziwi więc, że to właśnie głównie na podstawie zębów próbowano oceniać rozmaite właściwości tych hominidów, w tym ich dymorfizm płciowy i płeć *per se*. Jako pierwszy taką próbę podjął Robinson (1956), który zauważył wyraźnie dwumodalny rozkład szerokości kłów szczęki oraz pierwszych zębów trzonowych żuchwy u „masywnych” australopiteków ze Swartkrans i uzasadnił to dymorfizmem płciowym. W połowie lat 70. zagadnienie to zgłębiał Wolpoff (1975b, 1976a), który na tle danych porównawczych przedstawił dwumodalny rozkład częstości szerokości kłów u australopiteków, sugerując, że to rozsuniecie rozkładu jest spowodowane właśnie dymorfizmem płciowym. Jednakże, ponieważ autor ten badania wykonał na połączonych próbach południowoafrykańskich australopiteków, jego wykresy były przedstawieniem przede wszystkim różnic międzygatunkowych, a nie międzypłciowych.

Na podstawie obserwacji zróżnicowania płciowego uzębienia naczelników można oczekiwać, że największym zróżnicowaniem płciowym charakteryzować się będą u australopiteków, podobnie jak u wielu innych gatunków małp kły. Od tych zębów rozpoczniemy więc analizę.

W zbadanym przeze mnie materiale podwyższone wartości współczynników zmienności miały tylko wargowo-językowe pomiary kłów, choć najwyższy z tych współczynników wynosił 10,81, a pozostałe mieściły się w zakresie 8,81–9,96. W porównaniu z wartościami międzypłciowych współczynników zmienności kłów u małp człekokształtnych jest to wartość niewielka. Pomiary mezo-dystalne kłów, tak szczęki, jak i żuchwy obu gatunków australopiteków miały wartości jeszcze mniejsze ($CV = 6,69-7,32$).

Histogramy rozkładów częstości (a także współczynniki zmienności) poszczególnych pomiarów kłów szczęki i zuchwy australopiteków badanych w tej pracy przedstawiono na rycinach 91–94. Na wykresach widzimy, że w odniesieniu do obu gatunków hominidów – *A. africanus* i *A. robustus*: (1) rozkłady pomiarów MD długości kłów szczęki są jednomodalne (**ryc. 71**), (2) rozkłady pomiarów BL szerokości kłów szczęki w zasadzie można uznać za dwumodalne (**ryc. 72**), a (3, 4) rozkłady częstości obu wymiarów (MD długości i BL szerokości) kłów zuchwy są jednomodalne (**ryc. 73, 74**). Zatem dymorfizm płciowy pomiarów tych zębów nie jest silnie wyrażony. (Z powodu małej liczebności – w wypadku kłów górnych 8 *vs.* 7 osobników a w wypadku kłów dolnych 10 *vs.* 5 osobników, histogramów częstości rozkładów wysokości kłów australopiteków nie analizowano).

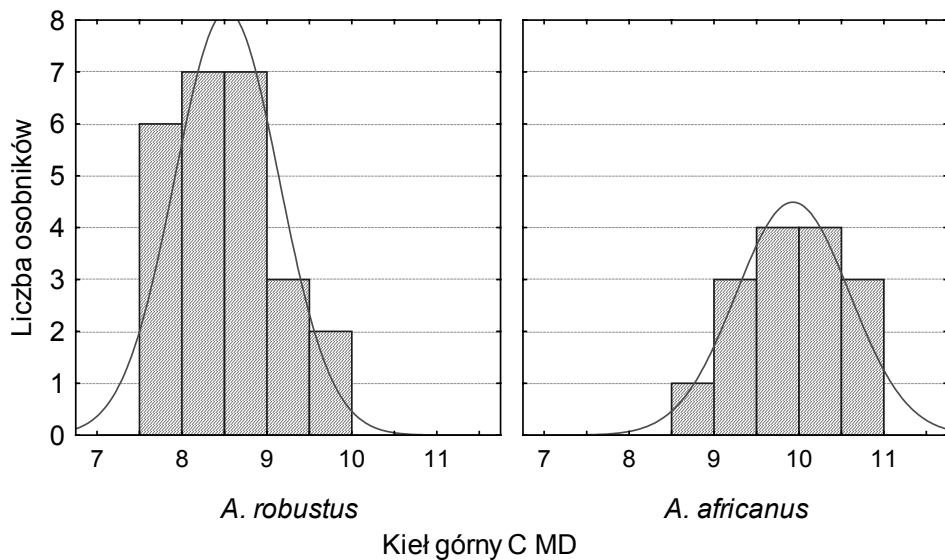
Jeśli chodzi o inne zęby niż kły, u *A. robustus* podwyższony współczynnik zmienności zaobserwowano dla pomiaru MD dolnego bocznego siekacza I2 ($CV = 12,96$; $N = 10$) oraz u *A. africanus* – dla pomiaru BL dolnego przyśrodkowego siekacza I1 ($CV = 10,05$; $N = 12$). Jak już jednak wspomniano, podwyższony międzypłciowy współczynnik zmienności zębów innych niż kły nie musi świadczyć o dużym dymorfizmie (np. pomiar długości pierwszego dolnego przedtrzonowca u szympanów: $CV = 11,08$; $WDP = 1,02$), może bowiem być wynikiem dużej wewnątrzpłciowej zmienności tej cechy (patrz tab. 4).

6.1.2. Oszacowany dymorfizm płciowy

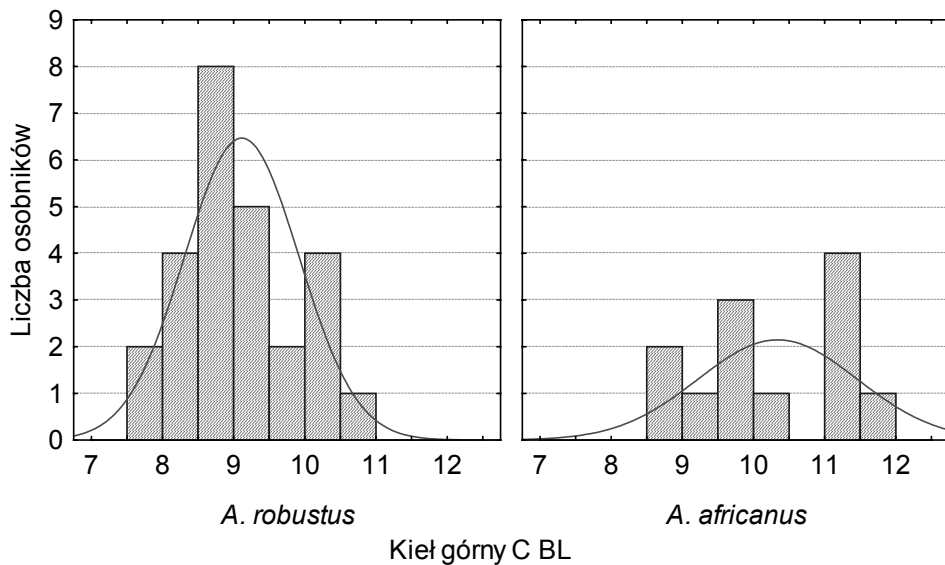
Rozmiary dymorfizmu płciowego zębów oszacowanego siedmioma różnymi metodami: metodą „średniej” (Mean), „mediany” (Median), FMA, MoM, ARM, CV oraz BDI, na podstawie poszczególnych wymiarów zębów australopiteków przedstawiono w **tabelach 18 i 19**.

Dymorfizm płciowy kłów

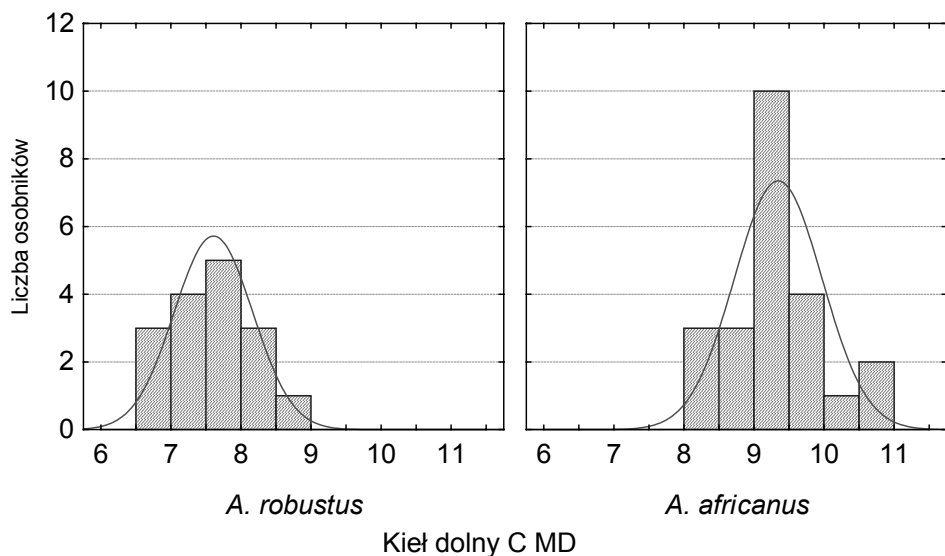
Najbardziej dymorficznym zębem u większości małp jest kiel. Jego dymorfizm u afrykańskich małp człekokształtnych pokazano również w tej pracy (patrz tab. 7 i 8), a najlepszą metodą szacowania dymorfizmu płciowego na zębach goryli i szympanów okazała się metoda CV. Dla obu gatunków australopiteków średni dymorfizm płciowy w wymiarach kła oszacowany metodą CV, wynosi około 10% (**tab. 20**). Jeśli pominąć, z powodu małych (poniżej 10 osobników) liczebności prób, pomiary wysokości kła, dla *A. robustus* średnia z czterech pomiarów wynosi 1,09; dla *A. africanus*, średnia z pięciu pomiarów wynosi 1,10. Jeśli jednak nie pomijać pomiarów wysokości – według Plavcana (Plavcan 1993; Plavcan & van Schaik 1992, 1994, 1997; Plavcan et al. 1995) wysokość kła jest



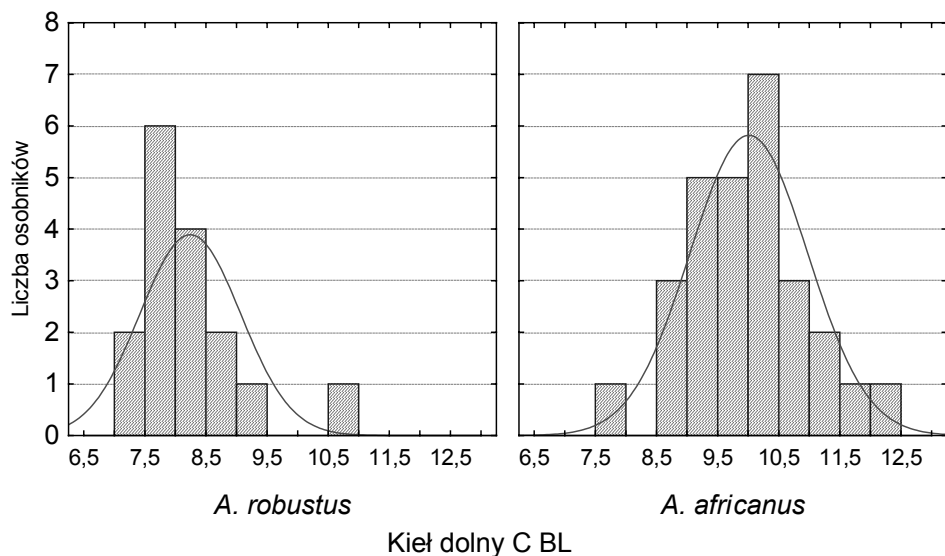
Ryc. 71. Australopiteki – długość górnego kła. Histogramy rozkładów częstości pomiarów zębów *A. robustus* ($CV = 7,16$) i *A. africanus* ($CV = 6,72$)



Ryc. 72. Australopiteki – szerokość górnego kła. Histogramy rozkładów częstości pomiarów zębów *A. robustus* ($CV = 8,81$) i *A. africanus* ($CV = 10,81$)



Ryc. 73. Australopiteki – długość dolnego kła. Histogramy rozkładów częstości pomiarów zębów *A. robustus* ($CV = 7,34$) i *A. africanus* ($CV = 6,69$)



Ryc. 74. Australopiteki – szerokość dolnego kła. Histogramy rozkładów częstości pomiarów zębów *A. robustus* ($CV = 9,96$) i *A. africanus* ($CV = 9,61$)

Tabela 18. *Australopithecus africanus* (zęby). Wskaźniki dymorfizmu

Metoda	s I1 MD	s I1 BL	s I2 MD	s I2 BL	s C MD	s C BL	s C H	s P3 MD	s P3 BL	s P4 MD	s P4 BL	s M1 MD
Mean	1,162	1,106	1,128	1,155	1,115	1,204	1,140	1,070	1,114	1,102	1,110	1,105
Median	1,151	1,106	1,128	1,155	1,115	1,204	1,127	1,068	1,114	1,098	1,110	1,103
FMA	1,137	1,076	1,136	0,000	1,091	1,145	0,000	1,053	1,103	1,104	1,095	1,085
MoM	1,140	1,102	1,090	1,146	1,116	1,211	1,138	1,072	1,105	1,073	1,100	1,096
ARM	1,133	1,090	1,106	1,128	1,094	1,179	1,116	1,058	1,094	1,082	1,087	1,084
CV(7)	1,110	1,023	1,075	1,113	1,046	1,154	1,084	0,985	1,049	1,044	1,038	1,031
BDI	1,155	1,099	1,129	1,158	1,117	1,199	1,138	1,070	1,116	1,102	1,108	1,104

Metoda	s M1 BL	s M2 MD	s M2 BL	s M3 MD	s M3 BL	z I1 MD	z I1 BL	z I2 MD	z I2 BL	z C MD	z C BL	z C H
Mean	1,106	1,141	1,146	1,173	1,150	1,105	1,171	1,106	1,164	1,107	1,157	1,161
Median	1,106	1,141	1,144	1,171	1,133	1,097	1,171	1,106	1,155	1,105	1,157	1,161
FMA	1,098	1,108	1,102	1,123	1,105	1,104	1,157	1,113	1,159	1,093	1,166	1,130
MoM	1,087	1,129	1,144	1,169	1,137	1,079	1,152	1,000	1,138	1,090	1,000	1,163
ARM	1,091	1,109	1,120	1,149	1,119	1,086	1,133	1,085	1,131	1,086	1,138	1,132
CV(7)	1,040	1,079	1,078	1,111	1,075	1,039	1,133	1,043	1,128	1,046	1,121	1,112
BDI	1,108	1,141	1,143	1,169	1,137	1,103	1,170	1,107	1,161	1,108	1,160	1,162

Metoda	z P3 MD	z P3 BL	z P4 MD	z P4 BL	z M1 MD	z M1 BL	z M2 MD	z M2 BL	z M3 MD	z M3 BL
Mean	1,119	1,166	1,134	1,130	1,122	1,114	1,129	1,117	1,140	1,147
Median	1,095	1,166	1,130	1,130	1,122	1,108	1,129	1,117	1,137	1,127
FMA	1,095	1,137	1,129	1,101	1,079	1,119	1,088	1,114	1,112	1,115
MoM	1,073	1,162	1,109	1,125	1,120	1,000	1,125	1,022	1,124	1,121
ARM	1,084	1,139	1,111	1,112	1,100	1,089	1,114	1,099	1,110	1,106
CV(7)	1,037	1,125	1,085	1,067	1,048	1,053	1,053	1,061	1,074	1,076
BDI	1,100	1,168	1,135	1,130	1,120	1,110	1,125	1,118	1,137	1,132

s – zęby szczęki, z – zęby żuchwy, MD – długość, BL – szerokość, H – wysokość

Tabela 19. *Australopithecus robustus* (zęby). Wskaźniki dymorfizmu

Metoda	s I1 MD	s I1 BL	s I2 MD	s I2 BL	s C MD	s C BL	s C H	s P3 MD	s P3 BL	s P4 MD	s P4 BL	s M1 MD
Mean	1,124	1,139	1,146	1,110	1,123	1,155	1,099	1,116	1,076	1,108	1,106	1,086
Median	1,124	1,139	1,140	1,107	1,121	1,150	1,099	1,110	1,076	1,107	1,106	1,085
FMA	1,129	1,118	1,175	0,000	1,101	1,127	0,000	1,110	1,063	1,112	1,088	1,083
MoM	1,000	1,128	1,069	1,108	1,107	1,138	1,100	1,000	1,071	1,000	1,055	1,000
ARM	1,102	1,111	1,125	1,095	1,093	1,122	1,088	1,089	1,063	1,079	1,083	1,071
CV(7)	1,082	1,070	1,127	1,042	1,057	1,100	1,012	1,047	0,993	1,042	1,028	1,003
BDI	1,128	1,134	1,151	1,111	1,122	1,151	1,090	1,112	1,075	1,107	1,104	1,084

Metoda	s M1 BL	s M2 MD	s M2 BL	s M3 MD	s M3 BL	z I1 MD	z I1 BL	z I2 MD	z I2 BL	z C MD	z C BL	z C H
Mean	1,112	1,142	1,114	1,147	1,094	1,141	1,127	1,247	1,108	1,129	1,170	1,145
Median	1,108	1,139	1,108	1,120	1,094	1,141	1,118	1,247	1,108	1,126	1,136	1,110
FMA	1,119	1,145	1,089	1,119	1,089	1,121	1,124	1,206	1,122	1,103	1,187	0,000
MoM	1,000	1,000	1,105	1,098	1,000	1,131	1,113	1,236	1,087	1,123	1,000	1,135
ARM	1,087	1,110	1,089	1,100	1,083	1,113	1,102	1,207	1,097	1,102	1,111	1,144
CV(7)	1,060	1,113	1,034	1,072	1,020	1,082	1,071	1,215	1,062	1,062	1,131	1,076
BDI	1,110	1,141	1,108	1,125	1,093	1,139	1,125	1,234	1,115	1,128	1,142	1,124

Metoda	z P3 MD	z P3 BL	z P4 MD	z P4 BL	z M1 MD	z M1 BL	z M2 MD	z M2 BL	z M3 MD	z M3 BL
Mean	1,106	1,148	1,094	1,114	1,080	1,128	1,125	1,117	1,124	1,124
Median	1,106	1,143	1,094	1,113	1,080	1,128	1,125	1,114	1,122	1,116
FMA	1,092	1,135	1,083	1,090	1,075	1,086	1,115	1,128	1,106	1,086
MoM	1,091	1,000	1,085	1,107	1,051	1,131	1,108	1,000	1,109	1,116
ARM	1,087	1,125	1,073	1,094	1,064	1,105	1,103	1,092	1,099	1,098
CV(7)	1,035	1,090	1,025	1,041	1,009	1,057	1,058	1,062	1,064	1,046
BDI	1,105	1,140	1,095	1,113	1,081	1,128	1,126	1,115	1,124	1,116

s – zęby szczęki, z – zęby żuchwy, MD – długość, BL – szerokość, H – wysokość

Tabela 20. Oszacowany (metodą CV) dymorfizm płciowy kłów australopiteków w porównaniu z rzeczywistym dymorfizmem płciowym kłów szympansa i goryla

	<i>N</i>	<i>A. africanus</i>	<i>N</i>	<i>A. robustus</i>	<i>Pan</i>	<i>Gorilla</i>
Kły szczęki						
MD długość	15	1,05	25	1,06	1,30	1,45
BL szerokość	12	1,15	26	1,10	1,25	1,39
wysokość	8	1,08	7	1,01	1,43	1,78
Kły żuchwy						
MD długość	23	1,05	16	1,06	1,18	1,30
BL szerokość	28	1,12	16	1,13	1,22	1,38
wysokość	10	1,11	5	1,08	1,33	1,60
Średni <i>WDP</i>	z 5 cech	1,10	z 4 cech	1,09		
	z 6 pomiarów	1,09		1,07	1,29	1,48

Czcionką pogrubioną zaznaczono wartość największą wskaźnika dymorfizmu, kursywą – wartość, dla której liczebność próby była mniejsza niż 10

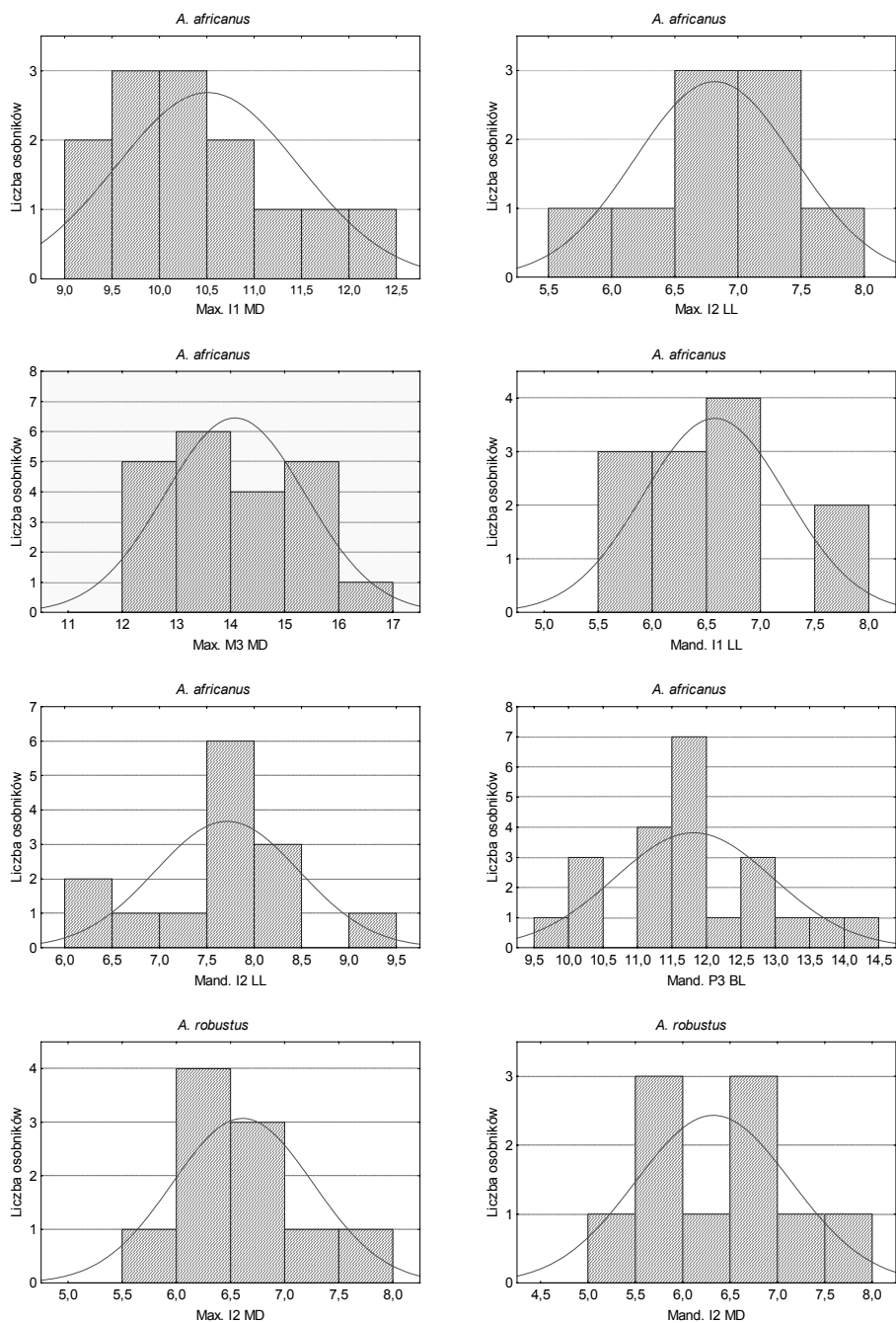
najsilniej skorelowana z behawioralnymi i ekologicznymi zmiennymi – dymorfizm płciowy kła wczesnych hominidów jest nawet mniejszy. Co ciekawe, najbardziej dymorficznym pomiarem u obu gatunków australopiteków okazała się BL szerokość kła, z tym że u *A. africanus* jest to pomiar szerokości kła górnego, a u *A. robustus* – kła dolnego (w tabeli zaznaczone pogrubioną czcionką).

Chociaż dymorfizm płciowy oszacowany na podstawie pomiarów kłów u „masywnych” i „gracylnych” australopiteków jest bardzo podobny, to wymiary kłów, zarówno szczęki, jak i żuchwy, różnią się istotnie między tymi gatunkami. W porównaniu z większością współczesnych małp człekokształtnych oba kopalne gatunki wczesnych hominidów wykazują zredukowany dymorfizm płciowy kła. Pod tym względem są one mniej dymorficzne od szympansov (a tym bardziej od goryli), choć bardziej dymorficzne od gibbonów.

Dymorfizm płciowy innych zębów

Na podstawie oszacowanych wskaźników dymorfizmu płciowego zębów australopiteków (patrz tab. 18 i 19) można wykazać, że powiększony dymorfizm (ponad 10%) wystąpił, poza kłami, również w pomiarach kilku innych zębów (**ryc. 75**).

U *A. africanus* powiększony dymorfizm występuje w sześciu przypadkach (dla żadnego nie przekracza wartości 13%); odnośnie do zębów górnych są to pomiary: I1 MD, I2 BL, M3 MD, zaś zębów dolnych – pomiary: I1 BL, I2 BL, P3 BL (we wszystkich tych pomiarach międzypłciowa zmienność była podwyższona – CV miał wartość powyżej 9).



Ryc. 75. Australopiteki. Histogramy rozkładów częstości pomiarów zębów pozakłowych *A. africanus* i *A. robustus* o podwyższonym oszacowanym dymorfizmie płciowym

U *A. robustus* występuje on w trzech pomiarach długościowych (MD): górnego I2 (przy CV = 9,8), górnego M2 (przy CV = 9,3) i dolnego I2. Dla tego ostatniego zęba, dymorfizm płciowy oszacowany metodą CV(7) osiąga nawet wartość >20% (przy CV = 12,96).

Powiększone wskaźniki oszacowań dymorfizmu niektórych zębów innych niż kły, u australopiteków można wyjaśnić zapewne także powiększoną zmiennością wewnątrzplciową tych zębów. U małp zęby sąsiadujące z kłami (I2 i P3) są z reguły bardziej dymorficzne i bardziej zmienne. Należy również pamiętać, że czas trwania badanych gatunków wczesnych hominidów ma rozpiętość po około pół miliona lat. Jeśli, z kolei, rozkłady cech o powiększonej zmienności byłyby dwumodalne, mogłoby to oznaczać więcej niż jeden takson w próbie (np. Pilbeam & Zwell 1972). Zwróćmy jednak uwagę, że – jak piszą Plavcan & Cope (2001) – nie ma „magicznej liczby 10 dla współczynnika zmienności”, po przekroczeniu której otrzymujemy dowód na więcej niż jeden gatunek w próbie kopalnej.

Rozkład najbardziej dymorficznego pomiaru zęba u *A. robustus* (MD dolny I2) można co prawda uznać za dwumodalny (patrz **ryc. 75**), ale próba jest niewielka (N = 10).

W tym kontekście przyjrzyjmy się pomiarom jednego z pozakłowych zębów szympansa – dolnego P3 (patrz tab. 4; ryc. 31). (1) Pomiar szerokościowy tego zęba charakteryzuje się dużą zmiennością międzypłciową (CV = 11,88) i sporym dymorfizmem (WDP = 1,09; tj. 9% różnicy między samcami a samicami). (2) Dla długości tego zęba zmienność międzypłciowa jest podobna jak w wypadku szerokości (CV = 11,08), natomiast rzeczywisty dymorfizm wynosi 1,02 (tj. ledwie 2% różnicy między samcami a samicami). Wszystkie użyte w tej pracy metody szacowania dymorfizmu przeszacowują dymorfizm obu pomiarów tego zęba (patrz **tab. 21**), dopasowując go do poziomu zmienności międzypłciowej. Podwyższone szacowane wskaźniki dymorfizmu płciowego niektórych zębów australopiteków mogą więc również być tym spowodowane.

Tabela 21. Współczynniki zmienności (CV) oraz rzeczywisty i oszacowany dymorfizm płciowy (WDP) dla pomiarów długości i szerokości dolnego P3 szympanсів

Metoda	MD długość		BL szerokość	
	CV	WDP	CV	WDP
Mm/Mf	11,08	1,02	11,88	1,09
Mean		1,19		1,20
Median		1,19		1,20
FMA		1,17		1,19
MoM		1,06		1,14
ARM		1,16		1,16
CV(7)		1,16		1,18
BDI		1,19		1,20

6.1.3. Profile zmienności i dymorfizmu zębów australopiteków na tle małp

Na podstawie **rycin 76 i 77** można porównać wzorce (profile) zmienności zębów obu gatunków australopiteków i współczesnych afrykańskich małp człekokształtnych. Jak wspomniano wcześniej, *A. africanus* i *A. robustus* nie wykazywały pod tym względem zgodności – współczynniki korelacji rang dla odpowiadających sobie profili (por. ryc. 66, 67) nie osiągały wartości istotnych statystycznie. Porównanie profili współczynników zmienności zębów australopiteków z profilami małp również pokazało odmiennosć profili, tak zębów szczęki, jak i żuchwy. Profile CV szympansa i goryla okazały się odmienne (brak korelacji) dla zębów szczęki; zgodne były jedynie profile współczynników zmienności zębów tych małp w odniesieniu do żuchwy (por. ryc. 49, 50) (współczynnik korelacji rang, $r_s = 0,71$, był istotny statystycznie).

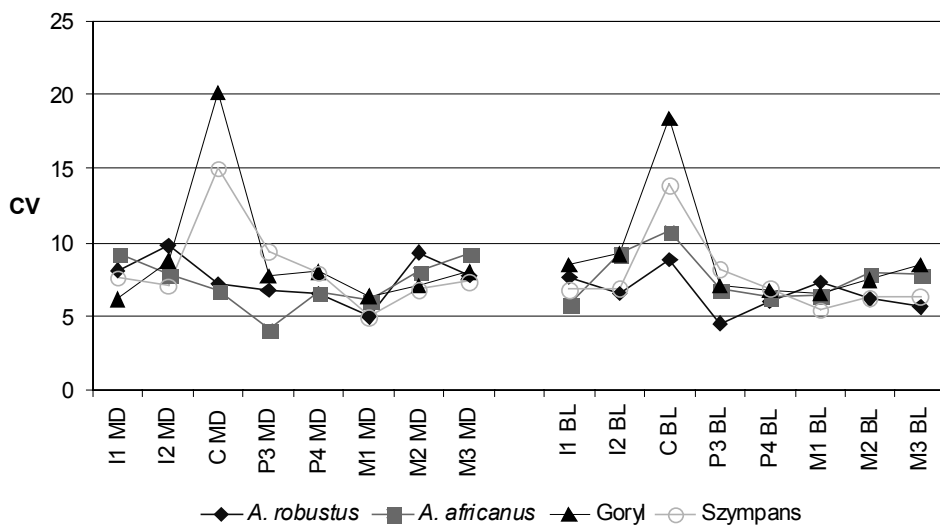
Ponieważ dymorfizm płciowy zębów obu gatunków australopiteków był szacowany według metody CV, graficzne obrazy przebiegu profili współczynników zmienności (CV) i wskaźników dymorfizmu (WDP) są niemal identyczne (patrz ryc. 76 i 78 oraz ryc. 77 i 79).

Profile oszacowanego dymorfizmu płciowego zębów *A. africanus* i *A. robustus* oraz profile rzeczywistego dymorfizmu goryli i szympansov (**ryc. 78 i 79**) nie są podobne ani w zębach szczęki, ani żuchwy dla żadnej z sześciu par – współczynniki korelacji rang Spearmana są niskie i statystycznie nieistotne. Jedynie na podstawie profili wskaźników dymorfizmu policzkowo-językowych [BL] pomiarów zębów szczęki (prawa część ryc. 78) możemy mówić o podobnym ich przebiegu u wszystkich czterech analizowanych gatunków (na schemacie wyraźne szczyty dla kła i wyraźnie niższe wartości WDP w odniesieniu do pozostałych zębów).

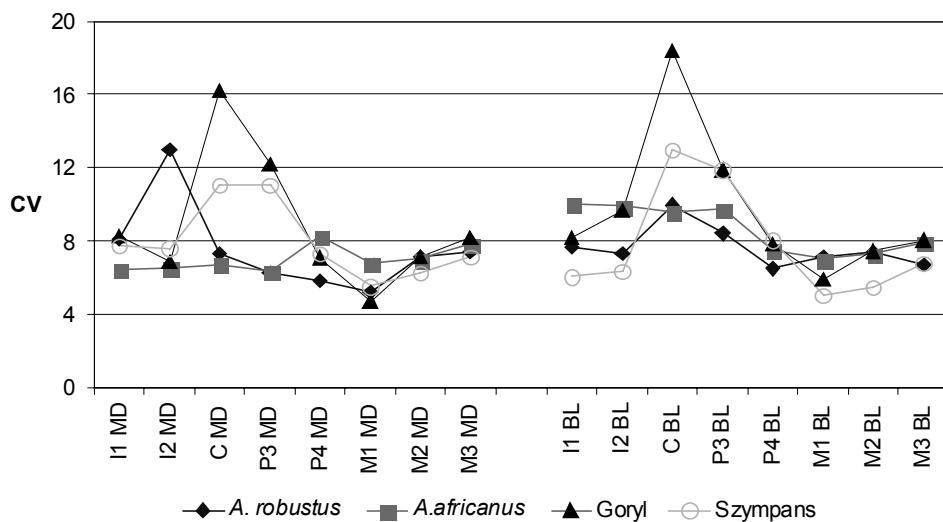
6.2. Szacowanie dymorfizmu australopiteków na podstawie czaszki

6.2.1. Oszacowany dymorfizm płciowy

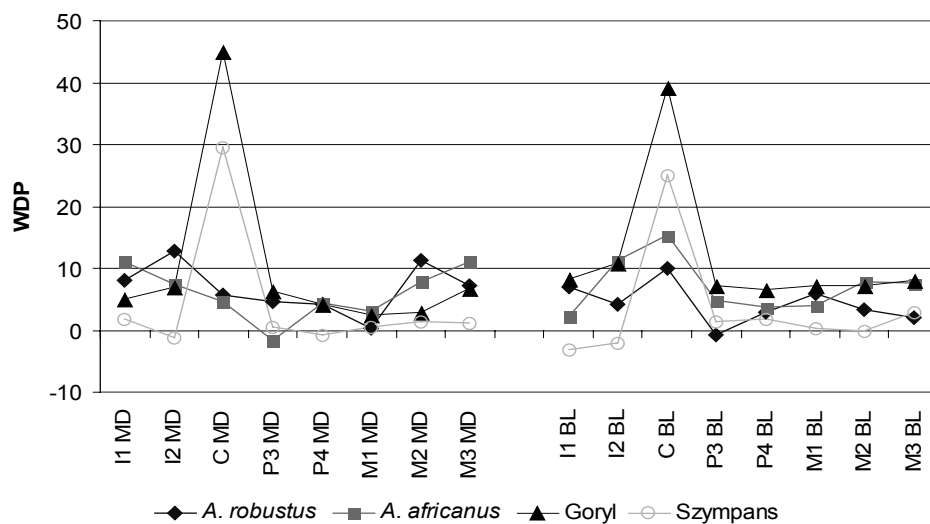
Oszacowane różnymi metodami rozmiary dymorfizmu płciowego poszczególnych cech czaszek dwóch gatunków australopiteków przedstawiono w **tabelach 22 i 23**. Pominięto w nich wyniki oszacowań dymorfizmu cech, których liczebność wynosiła mniej niż cztery osobniki (dla *A. robustus*) lub mniej niż pięć (dla *A. africanus*); czcionką pogrubioną zaś przedstawiono te oszacowania, które wykonano na podstawie co najmniej 8 osobników (takich pomiarów w odniesieniu do *A. robustus*



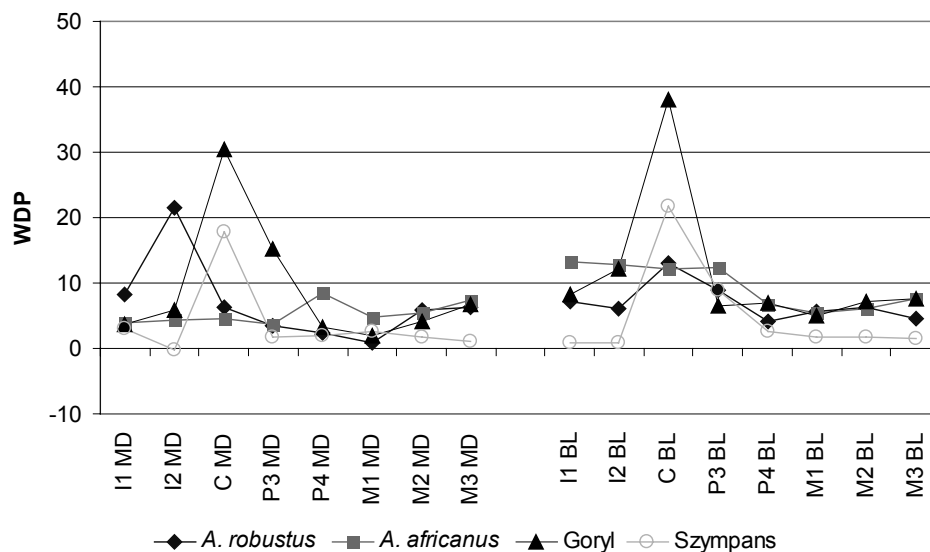
Ryc. 76. Zęby szczęki. Profile współczynników zmienności (CV) pomiarów długości [MD] i szerokości [BL] zębów małych czeluskowatych i dwóch gatunków australopiteków



Ryc. 77. Zęby żuchwy. Profile współczynników zmienności (CV) pomiarów długości [MD] i szerokości [BL] zębów małych czeluskowatych i dwóch gatunków australopiteków



Ryc. 78. Zęby szczęki. Profile wskaźników dymorfizmu (WDP [%]) pomiarów długości [MD] i szerokości [BL] zębów małych czeluskowatych i dwóch gatunków australopiteków



Ryc. 79. Zęby żuchwy. Profile wskaźników dymorfizmu (WDP [%]) pomiarów długości [MD] i szerokości [BL] zębów małych czeluskowatych i dwóch gatunków australopiteków

Tabela 22. *Australopithecus africanus* (czaszka). Wskaźniki dymorfizmu

Metoda	F01 n-pr	F02 g-pr	F03 n-ns	F04 ns-pr	F05 WOZ	F06 WOJ	F07 OPG	F08 OPD	F09 WKJ	F10 mf-ek	F11 mf-mf
Mean	1,172	1,198	1,180	1,219	1,198	1,201	1,589	1,246	1,186	1,172	1,154
Median	1,129	1,157	1,151	1,195	1,200	1,186	1,555	1,221	1,186	1,085	1,154
FMA	0	0	0	1,145	0	1,193	1,573	1,214	0	0	0
MoM	1,146	1,173	1,120	1,210	1	1,150	1,551	1,169	1	1,055	1,156
ARM	1,135	1,158	1,137	1,176	1,170	1,157	1,490	1,188	1,178	1,096	1,128
CV (7)	1,137	1,167	1,142	1,151	1,213	1,178	1,798	1,229	1,206	1,069	1,101
CV (10)	1,073	1,104	1,079	1,088	1,151	1,115	1,760	1,168	1,144	1,004	1,036
BDI	1,157	1,178	1,162	1,195	1,200	1,193	1,588	1,224	1,202	1,105	1,152
Metoda	F12 zm-zm	F13 zo-zo	F14 SOP	F15 apt-apt	F16 GST	P01 ol-sr	P02 ekm-ekm	P03 enm-enm	P04 IC-sr	P05 min ICD	P06 max ICD
Mean	1,177	1,246	1,149	1,207	1,482	1,151		1,135		1,105	1,078
Median	1,155	1,246	1,141	1,207	1,490	1,151		1,135		1,105	1,075
FMA	0	0	1,163	1,173	0	0		0		1,083	0
MoM	1,173	1,243	1,089	1,191	1,446	1,150		1,135		1,100	1,080
ARM	1,149	1,219	1,122	1,173	1,425	1,153		1,108		1,081	1,067
CV (7)	1,117	1,215	1,114	1,187	1,652	1,080		1,082		1,030	0,993
CV (10)	1,053	1,153	1,050	1,125	1,606	1,015		1,017		0,965	0,927
BDI	1,156	1,225	1,147	1,209	1,488	1,134		1,136		1,103	1,075
Metoda	P07 min P4	P08 max P4	P09 P3-M2	P10 M1-M3	P11 C-M3	M01 WT/P4	M02 WT/M1	M03 WT/M2	M04 WT/M3	M05 OBG	M06 GT/P4
Mean	1,202	1,087	1,103	1,162	1,129		1,287	1,214	1,339	1,305	
Median	1,202	1,086	1,100	1,162	1,129		1,210	1,191	1,267	1,305	
FMA	1,152	0	1,108	0	0		0	0	0	0	
MoM	1,204	1,079	1,074	1,155	1,073		1,227	1,200	1,296	1	
ARM	1,167	1,076	1,084	1,133	1,111		1,233	1,189	1,252	1,267	
CV (7)	1,161	1,012	1,043	1,116	1,091		1,220	1,155	1,306	1,361	
CV (10)	1,098	0,946	0,978	1,052	1,026		1,158	1,091	1,247	1,303	
BDI	1,198	1,086	1,104	1,156	1,131		1,219	1,190	1,288	1,291	

Metoda	M07 GT/M1	M08 GT/M2	M09 GT/PL	M10 P3-M2	M11 M1-M3	C01 ba-o	C02 fol-fol	C03 DKP	C04 SKP	C05 WAM
Mean	1,168	1,174	1,123	1,112	1,167	1,072	1,186	1,151	1,110	1,185
Median	1,149	1,174	1,118	1,103	1,167	1,072	1,186	1,151	1,110	1,179
FMA	1,159	1,163	0	0	0	0	0	0	0	0
MoM	1,142	1,148	1,077	1,108	1,174	1,078	1,181	1,148	1,100	1,182
ARM	1,153	1,139	1,109	1,089	1,145	1,063	1,157	1,135	1,100	1,158
CV (7)	1,121	1,138	1,095	1,029	1,108	0,994	1,155	1,090	1,047	1,190
CV (10)	1,057	1,074	1,030	0,964	1,044	0,928	1,091	1,025	0,982	1,127
BDI	1,158	1,174	1,133	1,102	1,162	1,075	1,179	1,142	1,109	1,200

Brak wartości wskaźników dymorfizmu dla $N \leq 4$; czcionka zwykła dla $N \geq 5$; czcionka pogrubiona dla $N \geq 8$
 Opis skrótów pomiarów w tabeli 2

Tabela 23. *Australopithecus robustus* (czaszka). Wskaźniki dymorfizmu

Metoda	F01 n-pr	F02 g-pr	F03 n-ns	F03 ns-pr	F05 WOZ	F06 WOJ	F07 OPG	F08 OPD	F09 WKJ	F10 mf-ek	F11 mf-mf
Mean					1,259	1,209	1,403	1,352	1,148		
Median					1,259	1,209	1,297	1,352	1,148		
FMA					0	0	0	1,371	0		
MoM					1,255	1,209	1	1	1,146		
ARM					1,209	1,172	1,322	1,321	1,120		
CV (7)					1,221	1,162	1,468	1,425	1,090		
CV (10)					1,159	1,099	1,414	1,369	1,026		
BDI					1,238	1,198	1,348	1,355	1,141		
Metoda	F12 zm-zm	F13 zo-zo	F14 SOP	F15 apt-apt	F16 GST	P01 ol-sr	P02 ekm-ekm	P03 enm-enm	P04 IC-sr	P05 min ICD	P06 max ICD
Mean	1,095		1,186	1,190	1,292	1,176	1,084	1,092	1,128	1,162	1,169
Median	1,081		1,186	1,190	1,186	1,097	1,084	1,087	1,121	1,162	1,172
FMA	0		0	1,187	0	0	1,098	1,081	0	1,189	0
MoM	1,080		1,193	1	1,202	1,132	1,030	1,086	1,120	1	1,171
ARM	1,070		1,180	1,156	1,175	1,129	1,070	1,077	1,111	1,141	1,150
CV (7)	1,007		1,127	1,165	1,245	1,085	1,020	1,011	1,076	1,148	1,121
CV (10)	0,942		1,063	1,102	1,184	1,021	0,955	0,945	1,011	1,085	1,057
BDI	1,083		1,174	1,187	1,210	1,117	1,087	1,089	1,125	1,167	1,169
Metoda	P07 min P4	P08 max P4	P09 P3-M2	P10 M1-M3	P11 C-M3	M01 WT/ P4	M02 WT/ M1	M03 WT/ M2	M04 WT/ M3	M05 OBG	M06 GT/ P4
Mean	1,141	1,121	1,145	1,115	1,071	1,171	1,160	1,129	1,151	1,341	1,214
Median	1,141	1,118	1,135	1,100	1,071	1,171	1,160	1,124	1,138	1,219	1,122
FMA	0	0	1,131	0	0	0	0	0	0	0	0
MoM	1,143	1,101	1,126	1	1,075	1,161	1,159	1,108	1,152	1,182	1
ARM	1,112	1,104	1,109	1,084	1,065	1,157	1,138	1,112	1,126	1,207	1,123
CV (7)	1,074	1,053	1,089	1,050	1,000	1,123	1,126	1,088	1,090	1,292	1,193
CV (10)	1,010	0,988	1,025	0,985	0,934	1,059	1,063	1,023	1,025	1,232	1,131
BDI	1,137	1,117	1,140	1,098	1,076	1,165	1,165	1,133	1,145	1,244	1,142

Metoda	M07 GT/M1	M08 GT/M2	M09 GT/PL	M10 P3-M2	M11 M1-M3	C01 ba-o	C02 fol-fol	C03 DKP	C04 SKP	C06 WAM
Mean	1,162	1,146	1,133	1,072	1,087			1,088	1,261	1,424
Median	1,143	1,146	1,131	1,069	1,078			1,088	1,261	1,424
FMA	1,229	1,143	0	0	0			0	0	0
MoM	1	1,115	1,106	1,047	1,051			1,096	1,248	1,419
ARM	1,124	1,111	1,116	1,057	1,064			1,081	1,219	1,374
CV (7)	1,174	1,094	1,091	0,992	1,011			1,033	1,227	1,433
CV (10)	1,111	1,029	1,026	0,927	0,946			0,968	1,165	1,378
BDI	1,155	1,143	1,135	1,070	1,082			1,098	1,236	1,388

Brak wartości wskaźników dymorfizmu dla $N \leq 4$; czcionka zwykła dla $N \geq 5$; czcionka pogrubiona dla $N \geq 8$
 Opis skrótów pomiarów w tabeli 2

jest 23, a *A. africanus* – 18, w tym 15 wspólnych dla obu gatunków: 5 dla rejonu twarzy, 4 dla podniebienia i 6 dla żuchwy).

Należy jednak pamiętać, że statystyczne metody szacujące dymorfizm w grupach o nieoznaczonej płci można stosować na odpowiednio licznych próbach. Zazwyczaj za minimalną liczbę osobników przyjmuje się 10 (np. Josepson 2008, osobisty komunikat). Kościński w opisie algorytmu do wyboru metody szacowania dymorfizmu (Kościński & Pietraszewski 2004) sugeruje wartość graniczną próby 7–10 osobników. Według Plavcana & van Schaika (1997), przy liczebności co najmniej 7 osobników jest wysokie prawdopodobieństwo, że obie płcie są obecne w próbie.

Dla kopalnych hominidów uzyskanie dużych liczebności nie jest łatwe. W badanych w tej pracy próbach, spośród wszystkich pomiarów czaszek, tylko 8 pomiarów u *A. robustus* i 11 pomiarów u *A. africanus* jest reprezentowanych przez co najmniej 10 osobników, w tym tylko sześć pomiarów wspólnych dla obu gatunków (po dwa dla twarzy, podniebienia i żuchwy). Zdecydowano zatem, by do dalszych analiz zmienności wewnątrzgatunkowej i dymorfizmu płciowego wykorzystać tylko te pomiary, dla których liczebność zarówno u *A. africanus* jak i *A. robustus* nie była niższa niż siedem (por. tab. 17). Z licznych cech ze względu na małą liczebność trzeba było zatem zrezygnować, z 20 pozostałych pominięto też cechę Fo7, ze względu na jej wyjątkowo dużą zmienność ($CV = 30\%$) i małą przydatność do charakterystyki biologicznej gatunków.

Wybór metody

Istotnym problemem jest wybór metody szacowania dymorfizmu płciowego cech czaszki. W wypadku zębów, problem wyboru metody szacowania dymorfizmu australopiteków można było rozstrzygnąć jednoznacznie, ponieważ w materiale porównawczym, tak u szympanśów, jak i goryli, najlepszą metodą szacowania dymorfizmu płciowego zębów tych małp okazała się metoda CV(7). W odniesieniu do cech czaszki (jak wykazano na przykładzie małp człekokształtnych o różnym nasileniu dymorfizmu płciowego) inna metoda dawała lepsze wyniki dla nisko dymorficznych szympanśów, a inna dla wysoko dymorficznych goryli.

Ponieważ dla australopiteków rzeczywisty dymorfizm czaszki nie jest znany, po oszacowaniu go za pomocą całego zestawu metod (wyniki zawierają tab. 22 i 23), wybrano wyniki oszacowań metodami dającymi najlepsze efekty u wspomnianych małp. W **tabeli 24** zatem, dla każdego gatunku australopiteków umieszczono wartości oszacowanego dymorfizmu już tylko dwoma sposobami – (1) metodą najlepszą dla szympansa (dla każdej cechy była to metoda CV(10)) i (2) metodą najlepszą dla goryla (dla cech twarzy – była to metoda ARM, dla cech podniebienia i żuchwy – metoda MoM); w wypadku *A. africanus* podano też wartość (3) – średnią z dwóch wymienionych wyżej oszacowań.

Tabela 24. Współczynniki zmienności (CV) i wskaźniki dymorfizmu płciowego (WDP) dla 19 cech czaszki – rzeczywiste u małp człeko-
kształtnych i oszacowane u australopiteków

Pomiar	Współczynniki zmienności (CV)				Wskaźniki dymorfizmu płciowego (WDP)					
	Aa	Ar	goryl	szympans	goryl	szympans	<i>A. africanus</i>		<i>A. robustus</i>	
							WDP(S)*	WDP(G)	WDP(S)**	WDP(G)
F04 ns-pr	10,70	9,11	12,58	15,64	1,087	1,018	1,088	1,176	1,132	1,044
F05 WOZ	12,87	13,15	13,55	9,38	1,233	1,082	1,151	1,170	1,161	1,159
F06 WOJ	11,65	11,09	12,64	10,03	1,197	1,060	1,115	1,157	1,136	1,099
F08 OPD	13,44	19,58	13,13	9,54	1,212	1,037	1,168	1,188	1,178	1,369
F14 SOP	9,33	9,82	12,85	7,68	1,178	1,050	1,050	1,122	1,086	1,063
F15 apt	11,99	11,19	10,40	11,57	1,120	1,104	1,125	1,173	1,149	1,102
P03 enm-enm**	8,11	5,29	9,66	7,24	1,088	1,000	1,017	1,135	1,076	1,011
P05 min ICD*	6,07	10,59	11,45	8,39	1,041	0,988	1,030	1,100	1,065	1,085
P06 max ICD*	4,53	9,58	12,69	7,03	1,223	1,075	1,000	1,080	1,040	1,057
P07 min P4	11,05	7,82	10,68	7,72	1,117	1,009	1,098	1,204	1,151	1,010
P08 max P4***	5,32	6,99	7,02	5,51	1,086	1,013	1,012	1,079	1,046	1,053
P09 P3-M2*	6,61	8,39	5,84	5,40	1,033	1,007	1,043	1,074	1,059	1,025
M03 WT/M2	10,82	8,33	10,60	8,10	1,132	1,028	1,091	1,200	1,146	1,023
M05 OBG	17,67	15,52	11,08	12,98	1,062	0,968	1,303	1,000	1,152	1,232
M07 GT/M1	9,58	11,52	7,69	9,44	1,051	1,083	1,057	1,142	1,100	1,111
M08 GT/M2	10,21	8,56	8,25	8,49	1,035	1,041	1,074	1,148	1,111	1,029
M09 GT/PL	8,61	8,46	8,54	8,87	1,070	1,061	1,030	1,077	1,054	1,026
M10 P3-M2***	6,02	4,51	6,39	3,93	1,070	1,004	1,029	1,108	1,069	1,000
M11 M1-M3**	9,11	5,31	6,61	4,57	1,046	1,010	1,044	1,174	1,109	1,011
Średnia	9,67	9,73	10,09	8,50	1,110	1,034	1,080	1,132	1,106	1,079

WDP(S) – wskaźnik dymorfizmu płciowego liczony według najlepszej metody określania dymorfizmu dla szympansa (metoda CV 10); WDP(G) – wskaźnik dymorfizmu płciowego liczony według najlepszej metody określania dymorfizmu dla goryla (metody ARM/MoM); WDP śr – średnia z obu oszacowań. Jeśli wskaźnik dymorfizmu szacowany metodą CV(10) < 1,0 (por. tab. 22 i 23), co oznaczało, że międzypłciowy współczynnik zmienności był < 10, brano wynik WDP dla CV(7) * w wypadku pomiarów *A. africanus*, ** w wypadku pomiarów *A. robustus*, *** w wypadku pomiarów obu gatunków australopiteków. Aa – *A. africanus*, Ar – *A. robustus*. Opis skrótów pomiarów w tabeli 2

By zoptymalizować wybór metody (metod) najlepiej szacującej dymorfizm australopiteków, posłużono się, po pierwsze, danymi na temat morfologii obu gatunków hominidów (wewnątrzgatunkowego zróżnicowania w wielkości czaszek), a po drugie, wzorcami (profilami) zmienności (współczynniki zmienności, jak wcześniej wykazano, są skorelowane ze wskaźnikami dymorfizmu), a następnie profilami oszacowanych wskaźników dymorfizmu. Podobieństwo wzorców jednak (jak wskazuje przykład goryla i szympansa), nie oznacza rzecz jasna takiego samego nasilenia dymorfizmu.

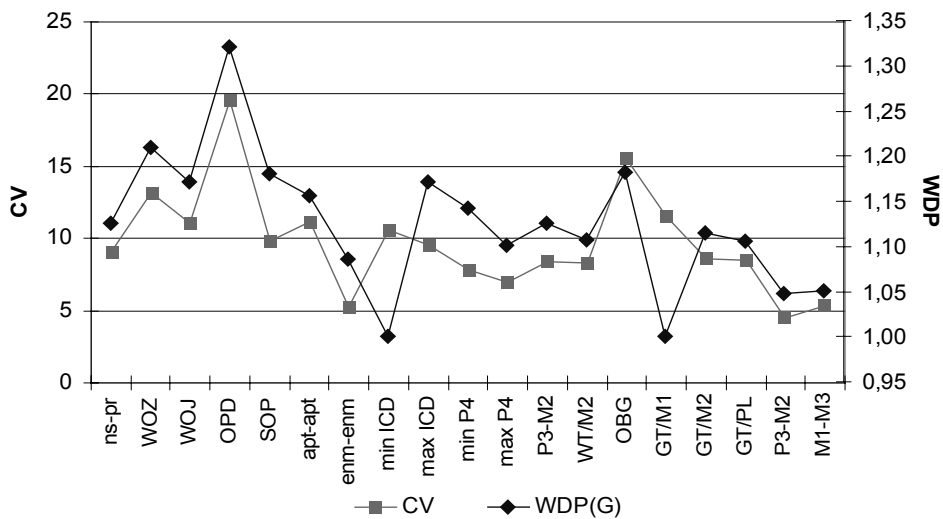
Zależność między współczynnikiem zmienności a wskaźnikiem dymorfizmu

Zgodnie z oczekiwaniem (patrz tabela wybranych oszacowań dymorfizmu płciowego australopiteków – tab. 24), im wyższe wartości współczynników zmienności, tym wyższe są obliczone wartości wskaźników dymorfizmu. W skrajnych przypadkach dwóch pomiarów: Fo8 u *A. robustus* (przy CV = 19,6) i Mo5 u *A. africanus* (przy CV = 17,7) oszacowane współczynniki dymorfizmu (WDP) dla odpowiednich gatunków australopiteków wyniosły ponad 30%. Taki stopień różnic międzypłciowych wydaje się jednak mało wiarygodny (nie występuje nawet u silnie dymorficznego goryla), a same pomiary (położenie różnych otworów dla przebiegu naczyń krwionośnych) wydają się mieć z dymorfizmem płciowym niewiele wspólnego.

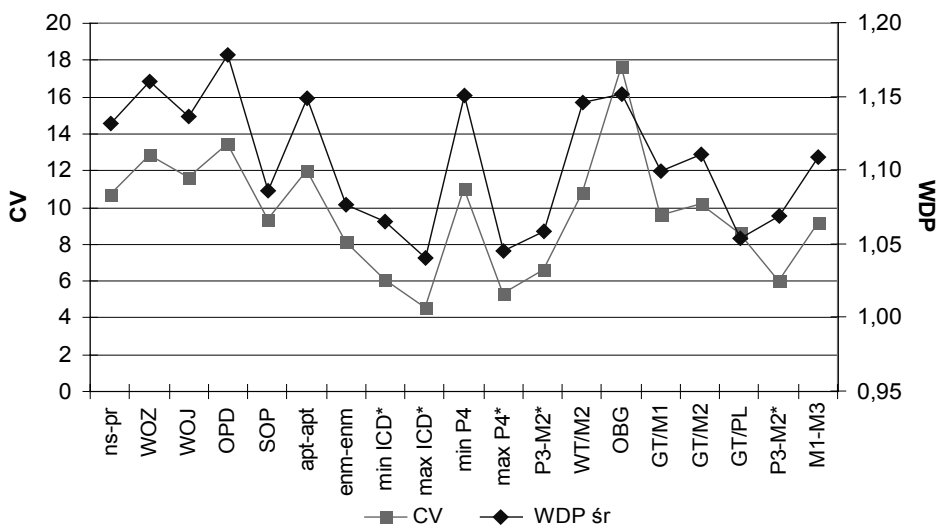
Wskaźniki dymorfizmu oszacowane metodami najlepszymi dla wysoce dymorficznego goryla są z reguły większe niż dla nisko dymorficznego szympansa, z paroma jednak wyjątkami, które wynikają ze sposobu działania samych metod.

(1) Trzykrotnie się zdarzyło, że oszacowane metodą MoM cechy (Po5 dla *A. robustus*, Mo5 dla *A. africanus* i Mo7 dla *A. robustus*) wykazywały brak dymorfizmu (WDP = 1,00), podczas gdy dymorfizm tych samych cech obliczony metodą CV był znaczny (raz nawet wyniósł 30%). Należy jednak zaznaczyć, że we wszystkich tych wypadkach, co do których wskaźnik dymorfizmu płciowego australopiteków wynosił 1,00, u goryla (dla którego metoda MoM była najlepsza) dymorfizm płciowy był minimalny (4–6%).

(2) Dwukrotnie się zdarzyło, że oszacowane metodą CV cechy (Po6 dla *A. africanus* i M10 dla *A. robustus*) wykazały brak dymorfizmu (WDP = 1,00), co z kolei było artefaktem wynikającym z obniżonej zmienności tych dwóch cech (międzypłciowy CV = 4,5), a metoda CV – w wykorzystanych wariantach CV(10) lub CV(7) zakładała wewnątrzpłciowy współczynnik zmienności o wartości 10 lub 7.



Ryc. 80. *Australopithecus robustus* (19 cech czaszki). Porównanie współczynników zmienności (CV) ze wskaźnikami dymorfizmu płciowego pomiarów czaszki liczonego według najlepszej metody dla goryli (*WDP G*). Opis skrótów pomiarów w tabeli 2



Ryc. 81. *Australopithecus africanus* (19 cech czaszki). Porównanie współczynników zmienności (CV) z uśrednionymi wskaźnikami dymorfizmu (*WDP śr*). Opis skrótów pomiarów w tabeli 2

Na dwóch wykresach (**ryc. 80 i 81**), gdzie przedstawiono porównanie profili współczynników zmienności (CV) i wskaźników dymorfizmu (WDP) (u *A. robustus* liczonego według metod ARM/MoM – najlepszych dla goryla, a u *A. africanus* według średniej z metod najlepszych dla goryla i szympansa) wybranych 19 pomiarów czaszki, zgodność uporządkowania obu szeregów jest oczywiście bardzo duża (co związane jest z tym, że szacowania dymorfizmu oparte są na parametrach rozkładów pomiarów z próby). Szeregi profili biegną prawie równolegle, z wyjątkiem kilku wspomnianych wyżej cech.

6.2.2. Profile zmienności i dymorfizmu czaszek australopiteków na tle małp

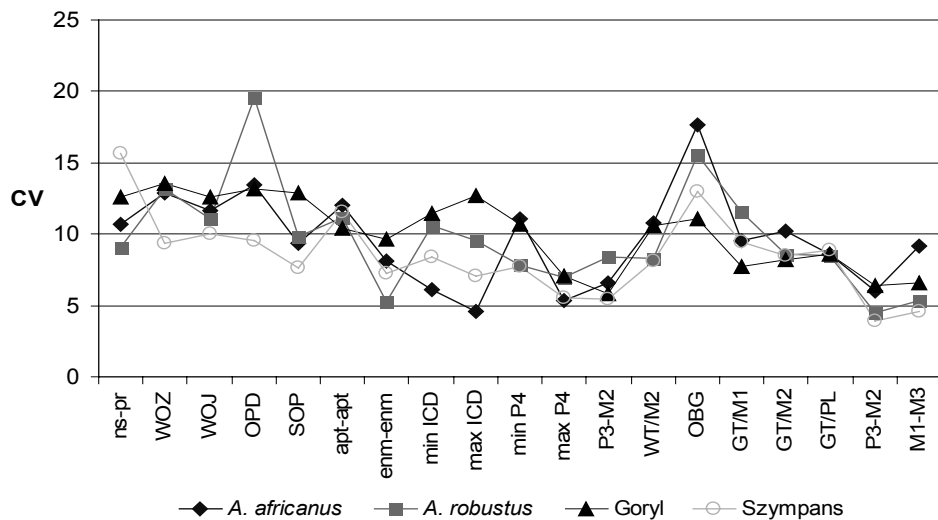
Profile współczynników zmienności

Poszczególne pomiary wykazują różną zmienność wewnątrzgatunkową mierzoną współczynnikami zmienności, a zmienność ta w znacznej mierze wynika z dymorfizmu płciowego. Wartości współczynników zmienności najbardziej licznie reprezentatywnych pomiarów skonfrontowano z danymi zbadanych małp człekokształtnych.

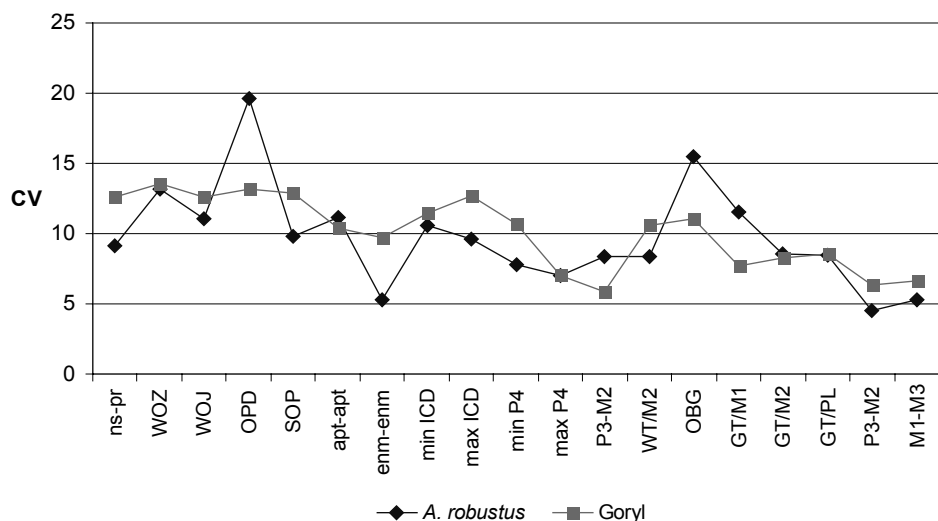
Gdy uwzględniono 19 cech czaszki, okazało się, że współczynniki korelacji rang Spearmana są istotne statystycznie dla każdego gatunku z każdym (podobne profile), choć współczynniki korelacji Pearsona są nieistotne dla pary *A. africanus* – goryl ($r = 0,435$; $p > 0,05$).

Na rycinach 82–84 przedstawiono profile współczynników zmienności (CV) australopiteków i małp człekokształtnych dla wybranych 19 pomiarów czaszki (w trzech kombinacjach – dla wszystkich czterech gatunków razem i w parach *A. robustus* – goryl oraz *A. africanus* – szympansa). Jak widać na **rycinie 82**, u kopalnych gatunków hominidów istnieją dwa wyraźne szczyty o powiększonej zmienności, które dotyczą cech Fo8 (wysokość otworu podczołowego) oraz Mo5 (wysokość otworu bródowego). Zmienności pozostałych cech czaszki (wyrażone wartościami współczynników zmienności) nie odbiegają zasadniczo od siebie, z wyjątkiem cechy Po6 (przednia szerokość łuku zębodołowego) – która przyjmuje wartość najwyższą u goryla, a najniższą u *A. africanus* – i wahają się w granicach do około 5%.

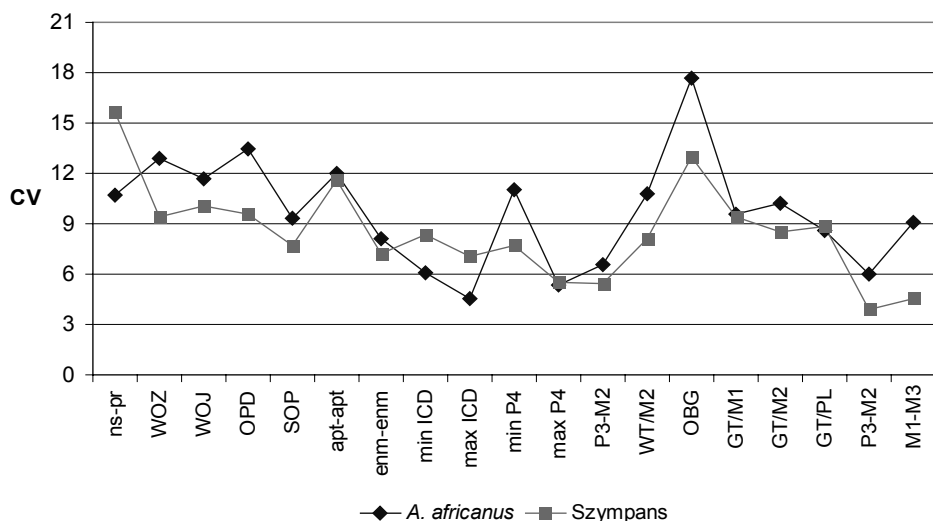
Porównanie współczynników zmienności *A. robustus* i goryla (**ryc. 83**) pokazuje podobny stopień zmienności, z wyjątkiem trzech cech, wspomnianych wyżej – Fo8 i Mo5, których wartości są wyższe u *A. robustus*, oraz Po3, którego wartość jest z kolei wyższa u goryla. Współczynniki zmienności *A. africanus* w porównaniu z CV szympansa (**ryc. 84**) wyraźniej odbiegają w dwóch cechach – Fo4 (zmienność większa u szympansa) i Mo5 (zmienność większa u *A. africanus*).



Ryc. 82. Profile współczynników zmienności (CV) wybranych 19 pomiarów czaszki dwóch gatunków australopiteków i małp człekokształtnych. Opis skrótów pomiarów w tabeli 2



Ryc. 83. Profile współczynników zmienności (CV) 19 pomiarów czaszki *A. robustus* i goryla. Współczynnik korelacji rang Spearmana pomiędzy profilami $r_s = 0,65$ ($p < 0,05$). Opis skrótów pomiarów w tabeli 2



Ryc. 84. Profile współczynników zmienności (CV) 19 pomiarów czaszki *A. africanus* i szympansa. Współczynnik korelacji rang Spearmana pomiędzy profilami $r_s = 0,76$ ($p < 0,05$). Opis skrótów pomiarów w tabeli 2

Co ciekawe, po wyłączeniu kolejnych czterech cech, dla których u obu gatunków mały czelkoksztaltnych dymorfizm płciowy był najniższy (równy bądź niższy niż 5%; por. tab. 17), współczynniki korelacji rang stały się nieistotne dla par *A. africanus* – goryl ($r = 0,500$) i goryl – szympana ($r = 0,357$; $p > 0,05$), co sugeruje istnienie różnic we wzorach (profilach) zmienności. Współczynniki korelacji Pearsona, po tej redukcji cech, pozostawały istotne statystycznie wyłącznie dla trzech par: *A. africanus* – *A. robustus* ($r = 0,743$; $p < 0,05$), *A. africanus* – szympana ($r = 0,686$; $p < 0,05$) i *A. robustus* – goryl ($r = 0,551$; $p < 0,05$).

Profile wskaźników dymorfizmu płciowego

Dla profili wskaźników dymorfizmu płciowego małp i australopiteków wyliczono współczynniki korelacji rang Spearmana (**tab. 25**) i współczynniki korelacji Pearsona (**tab. 26**) dla każdego gatunku (oraz wariantu) z każdym. Uwzględniono: rzeczywisty wskaźnik dymorfizmu płciowego (WDP) goryla, rzeczywisty WDP szympana, trzy wersje oszacowanego WDP *A. africanus* i dwie wersje oszacowanego WDP *A. robustus* (patrz tab. 24). Przy uwzględnieniu 19 cech czaszki, współczynniki korelacji rang są istotne statystycznie dla par zaznaczonych w tabelach 25 i 26 pogrubioną czcionką.

Tabela 25. Korelacje porządku rang Spearmana profili dla wskaźników dymorfizmu płciowego (WDP) małp człekokształtnych i południowoafrykańskich australopiteków liczonych z cech czaszki (N = 19)

	goryl WDP	szympanś WDP	Aa WDP(S)	Aa WDP(G)	Aa WDP śr.	Ar WDP(S)	Ar WDP(G)
goryl WDP	-	0,478	0,288	0,400	0,359	0,313	0,649
szympanś WDP		-	0,197	0,239	0,111	0,414	0,291
Aa WDP(S)			-	0,503	0,950	0,536	0,642
Aa WDP(G)			0,239	-	0,663	-0,082	0,156
Aa WDP śr.			0,111	0,950	-	0,394	0,569
Ar WDP(S)			0,414	0,536	0,394	-	0,535
Ar WDP(G)			0,291	0,156	0,569	0,535	-

WDP(S) – wskaźnik dymorfizmu płciowego liczony według najlepszej metody określania dymorfizmu dla szympanśa; WDP(G) – wskaźnik dymorfizmu płciowego liczony według najlepszej metody określania dymorfizmu dla goryla; WDP śr – średnia z obu oszacowań. Aa – *A. africanus*, Ar – *A. robustus*. Współczynniki korelacji oznaczone pogrubioną czcionką są istotne z $p < 0,05$

Tabela 26. Korelacje Pearsona dla wskaźników dymorfizmu (WDP) małp człekokształtnych i południowoafrykańskich australopiteków liczonych z cech czaszki (N = 19)

	Średnia	SD	goryl WDP	szympanś WDP	Aa WDP(S)	Aa WDP(G)	Aa WDP śr.	Ar WDP(S)	Ar WDP(G)
goryl WDP	1,110	0,068	-	0,513	0,195	0,311	0,350	0,423	0,733
szympanś WDP	1,034	0,037	0,513	-	-0,098	0,336	0,125	0,100	0,233
Aa WDP(S)	1,080	0,072	0,195	-0,098	-	-0,042	0,792	0,707	0,558
Aa WDP(G)	1,132	0,054	0,311	0,336	-0,042	-	0,576	-0,033	0,135
Aa WDP śr.	1,106	0,044	0,350	0,125	0,792	0,576	-	0,559	0,539
Ar WDP(S)	1,079	0,091	0,423	0,100	0,707	-0,033	0,559	-	0,667
Ar WDP(G)	1,126	0,076	0,733	0,233	0,558	0,135	0,539	0,667	-

WDP(S) – wskaźnik dymorfizmu płciowego liczony według najlepszej metody określania dymorfizmu dla szympanśa; WDP(G) – wskaźnik dymorfizmu płciowego liczony według najlepszej metody określania dymorfizmu dla goryla; WDP śr – średnia z obu oszacowań. Aa – *A. africanus*, Ar – *A. robustus*. Współczynniki korelacji oznaczone pogrubioną czcionką są istotne z $p < 0,05$

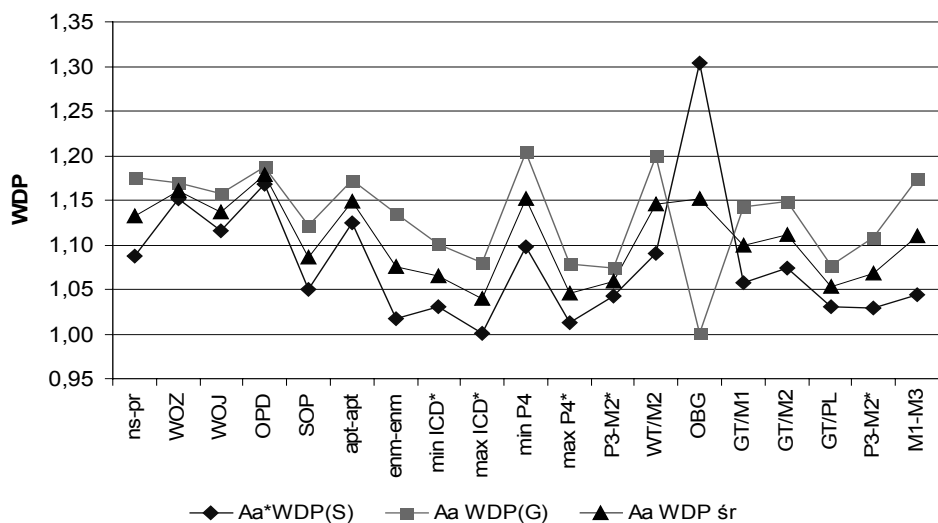
Oprócz istotnej korelacji rang dla pary goryl – szympanś, „małpie” profile dymorfizmu wykazywały tylko jedną korelację, a mianowicie w parze goryl – *A. robustus* (wg wersji *WDP* liczonej metodami najlepszymi dla wysoko dymorficznego goryla). Okazało się zatem, że para goryl – *A. robustus* ma nie tylko podobne rozmiary, ale także podobny wzorzec dymorfizmu. Żadna z wersji oszacowań współczynników dymorfizmu płciowego nie korelowała z profilem dymorfizmu szympanśa, żadna z odtworzonej wersji *WDP* dla australopiteków nie miała też podobnego do szympanśa stopnia dymorfizmu. Nisko dymorficzny szympanś zatem nie wydaje się dobrym modelem do szacowania dymorfizmu żadnego z dwóch badanych gatunków australopiteków. Dla *A. africanus* również goryl nie wydaje się dobrym wzorcem.

Dane morfologiczne sugerują, że *Australopithecus africanus* ma średnio wysokie rozmiary dymorfizmu płciowego czaszki (mniejsze niż u goryla, ale większe niż u szympanśa). Przy takim założeniu, jeśli dla *A. africanus* użyje się metod ARM/MoM (dających najlepsze wyniki dla wysoko dymorficznego gatunku, jakim jest goryl), to będą one przeszacowywać rzeczywisty dymorfizm. Jeśli użyje się metody CV(10) (dającej najlepsze wyniki dla nisko dymorficznego gatunku, jakim jest szympanś), to metoda ta będzie niedoszacowywać dymorfizm. Najlepszym zatem rozwiązaniem wydawało się uśrednienie obu oszacowań (**ryc. 85**).

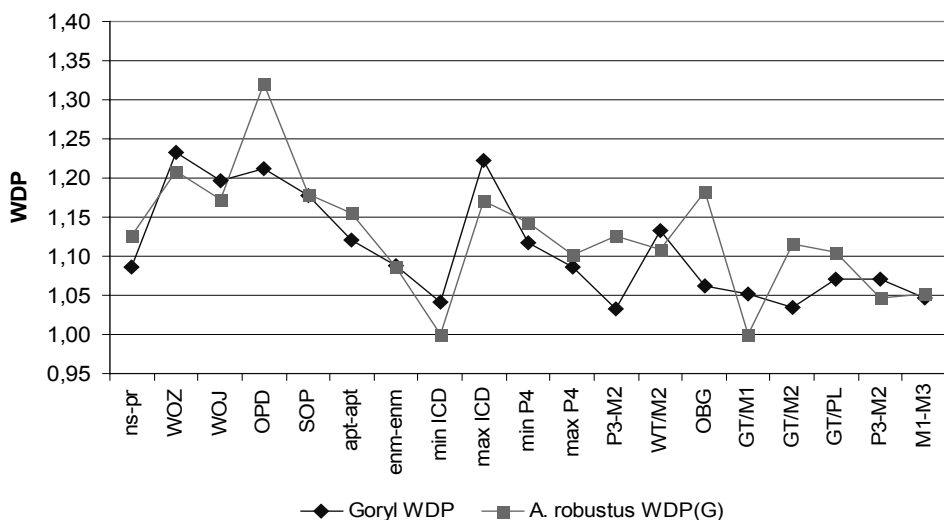
Współczynniki korelacji Pearsona były w zasadzie analogiczne do współczynników korelacji rang Spearmana – istotne dla tych samych par, w których zaistniała istotność korelacji rang, z dwoma jednak wyjątkami: (1) korelacja pary *A. africanus WDP(S)* – *A. africanus WDP(G)* nie była istotna statystycznie, natomiast (2) korelacja pary *A. robustus WDP(S)* – *A. africanus* (średnia) była istotna.

Oszacowane rozmiary dymorfizmu obu gatunków australopiteków w porównaniu z dymorfizmem małp (w dwóch kombinacjach: *A. robustus* – goryl i *A. africanus* – obie małpy), oraz profile *A. africanus* względem *A. robustus*, zestawiono na wykresach (**ryc. 86–88**). Masywne australopiteki i goryle wykazują wyjątkową zgodność nie tylko rozmiarów dymorfizmu, ale także wzorców (profilu) dymorfizmu $r_s = 0,65$ (**ryc. 86**). Zgodność profili wskaźników dymorfizmu płciowego wykazują również *A. africanus* (tu w wersji uśrednionej) i *A. robustus* (**ryc. 87**) – osiągając wartości istotnie różne od zera (przy nieco wyższym rozmiarze dymorfizmu masywnych australopiteków).

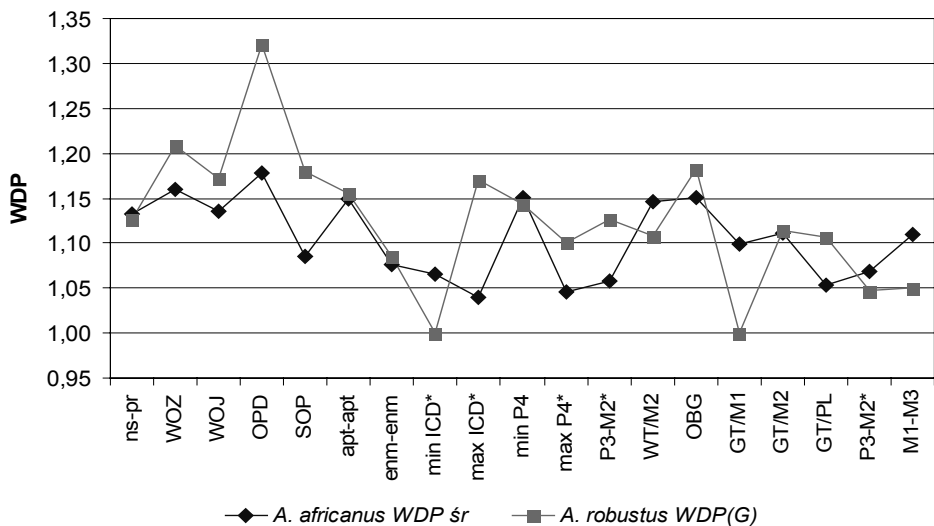
Dla porównania, na **rycinie 88** przedstawiono profile wskaźników dymorfizmu *A. africanus* w zestawieniu z gorylem i szympansem – profile *A. africanus* w stosunku do obu małp człekokształtnych są całkowicie odmienne, a korelacje między nimi są nieistotnie różne od zera.



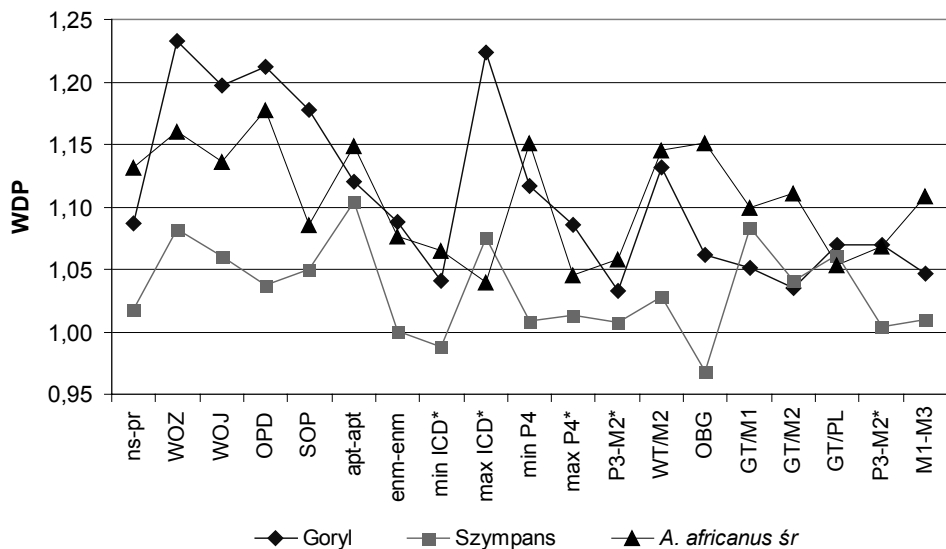
Ryc. 85. Profile wskaźników dymorfizmu płciowego pomiarów czaszki *A. africanus* wyliczonych na dwa sposoby (*WDPS** i *WDPG*) ze średnią z tych oszacowań (*WDP śr*).
 * Opis w tekście i w tab. 24. Opis skrótów pomiarów w tabeli 2



Ryc. 86. Profile wskaźników dymorfizmu płciowego (*WDP*) pomiarów czaszki goryla i *A. robustus* (oszacowane według metod ARM/MoM). Współczynnik korelacji rang Spearmana pomiędzy profilami $r_s = 0,65$ ($p < 0,05$). Opis skrótów pomiarów w tabeli 2



Ryc. 87. Profile wskaźników dymorfizmu płciowego (WDP) pomiarów czaszki *A. robustus* (WDPG) i *A. africanus* (uśrednione). Współczynnik korelacji rang Spearmana pomiędzy profilami $r_s = 0,57$ ($p < 0,05$). * Opis w tekście i w tab. 24. Opis skrótów pomiarów w tabeli 2



Ryc. 88. Porównanie wskaźników dymorfizmu płciowego (WDP) szympanśów i goryli z uśrednionymi oszacowanymi wskaźnikami dymorfizmu *A. africanus*. Opis skrótów pomiarów w tabeli 2

6.2.3. Korelacja i szacowanie wskaźnika dymorfizmu ze współczynnika zmienności

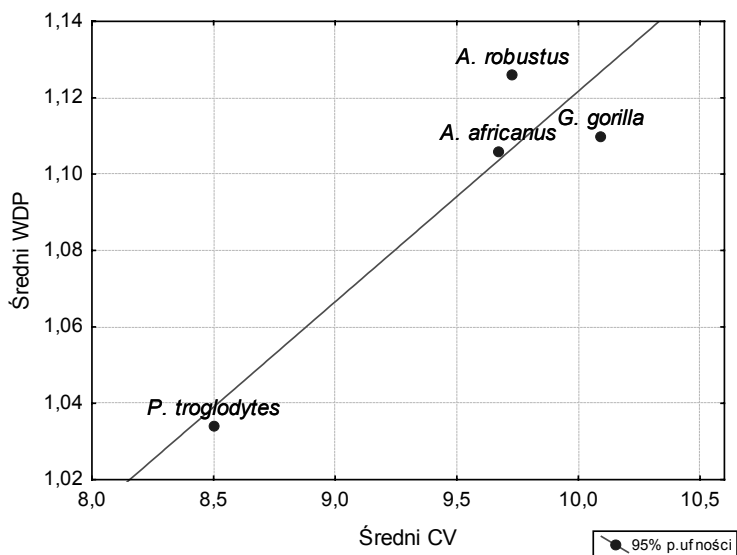
Jak już wykazano na przykładzie goryli i szympanсів, istnieje zależność między współczynnikiem zmienności (*CV*) a wskaźnikiem dymorfizmu płciowego (*WDP*). W odniesieniu do obu afrykańskich małp człekokształtnych, współczynniki korelacji *r* Pearsona (por. ryc. 37 i 38) są istotne statystycznie (wyższy dla goryla, $r = 0,81$; i niższy dla szympansa, $r = 0,54$), zatem w dużej mierze na podstawie wartości współczynnika zmienności można oszacować wartość wskaźnika dymorfizmu płciowego (choć oczywiście zależność ta nie jest liniowa).

Zależność między współczynnikiem zmienności a dymorfizmem płciowym (im wyższe wartości współczynników zmienności, tym wyższe są obliczone wartości wskaźników dymorfizmu i odwrotnie) odnośnie do kopalnych gatunków australopiteków można wykorzystać w dwojaki sposób (patrz ryc. 89 i 90).

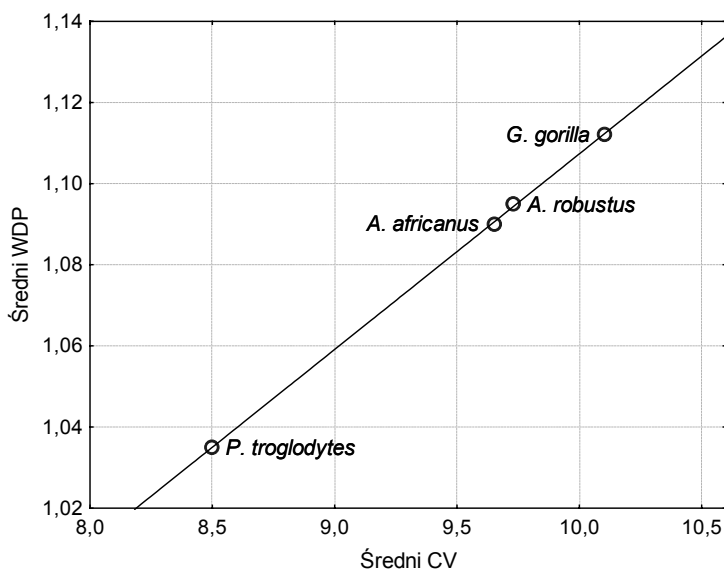
Po pierwsze, można sprawdzić, jaka jest korelacja i jak wygląda linia regresji dla czterech gatunków – dwóch australopiteków i dwóch małp, co pokazano na ilustracji (patrz **ryc. 89**), wykorzystując znane średnie współczynniki zmienności (*CV*) dla wszystkich czterech gatunków, a także rzeczywiste średnie wskaźniki dymorfizmu (*WDP*) dla małp, i oszacowane metodami statystycznymi średnie wskaźniki dymorfizmu dla australopiteków. Współczynnik korelacji powstałych w ten sposób czterech punktów jest wysoki i wynosi $r = 0,93$.

Można też, przeprowadzając linię przez punkty średni *CV*/średni *WDP* dla małp człekokształtnych, a znając średni współczynnik zmienności dla australopiteków, oszacować ich przewidywany średni wskaźnik dymorfizmu płciowego (podobnie jak zrobił to Lockwood [1999] w odniesieniu do gatunku *Australopithecus africanus*). Takie przewidywane średnie wskaźniki dymorfizmu *A. robustus* i *A. africanus* wynoszą wówczas nieco poniżej średniego wskaźnika dymorfizmu płciowego goryla (patrz **ryc. 90**), ponieważ współczynniki zmienności obu gatunków kopalnych hominidów są nieco niższe niż te obserwowane u goryla.

W tak prosty sposób oszacowane średnie wskaźniki dymorfizmu płciowego australopiteków będą w zasadzie zgodne ze średnimi wskaźnikami oszacowanymi metodami statystycznymi. Wydaje się zatem, że oszacowane w tej pracy wskaźniki dymorfizmu twarzoczaszki australopiteków powinny stanowić całkiem dobrą aproksymację wskaźników rzeczywistych.



Ryc. 89. Zależność między średnimi współczynnikami zmienności (CV) a średnimi wskaźnikami dymorfizmu płciowego (WDP) obliczonymi z 19 cech czaszki szympanśów, goryli i australopiteków; linii regresji odpowiada korelacja $r = 0,93$.



Ryc. 90. Oszacowanie średnich rozmiarów dymorfizmu płciowego (WDP) dla australopiteków ze średniego współczynnika zmienności (CV)

Podsumowując, można stwierdzić, że analizowane w tym rozdziale dane czaszkowe i zębowe dla południowoafrykańskich wczesnych hominidów dosyć wyraźnie sugerują unikatową kombinację małego – w porównaniu z afrykańskimi małpami człekokształtnymi – (średnio ok. 10%) dymorfizmu płciowego kła oraz dużego (średnio kilkunastoprocentowego) dymorfizmu cech twarzoczaszki, co, przez analogię z gorylem, prawdopodobnie przekłada się na duży dymorfizm masy ciała. Czy jednak dymorfizm masy ciała australopiteków był równie duży jak u goryla (średnia różnica masy ciała blisko 100%), nie da się rozstrzygnąć. (Dymorfizm wcześniejszego gatunku – *A. africanus* wydaje się jednak trochę niższy niż dymorfizm późniejszego *A. robustus*).

6.3. Grupowanie według płci metodą analizy skupień

6.3.1. Procedury i materiały

Opisane w poprzednich rozdziałach procedury szacowania dymorfizmu polegały na sumowaniu różnic wielkości licznych cech (pomiarów) i wnioskowaniu na tej podstawie o płci osobnika. Innym sposobem podejścia do zagadnienia zróżnicowania płciowego w zbiorze danych będących pomiarami osobników o niezidentyfikowanej płci może być zastosowanie analizy skupień. Choć nie jest to metoda stworzona do szacowania dymorfizmu płciowego, to na jej podstawie (rozsegregowaniu zbioru osobników opisanych zestawem pomiarów na dwa możliwie najbardziej różniące się podzbiory – w założeniu dwóch płci) można uzyskać dane o rozmiarach dymorfizmu australopiteków na podobnej zasadzie, na podstawie której uzyskano dane o rozmiarach rzeczywistego dymorfizmu płciowego małp.

Skuteczność tej metody sprawdzono na próbach małp o znanym dymorfizmie, a otrzymane w ten sposób wyniki skonfrontowano następnie z wynikami metod statystycznych szacujących dymorfizm na podstawie parametrów rozkładów pomiarów z próby (cz. 1–2 tego rozdziału).

Wyniki zastosowania analizy skupień do oceny dymorfizmu zależą od wyboru cech. Podział zbioru osobników na dwie grupy płci jest tym lepszy, im bardziej dymorficzne są cechy; zależy także od reprezentatywności próby. Ponieważ niedawno (30 listopada 2007 r., w czasie prac nad

tą monografią) ukazała się w *Science* praca Lockwooda et al. (2007) na temat dymorfizmu płciowego masywnych australopiteków, a wyniki były szeroko omawiane, uznałam za celowe skorzystanie z wybranego przez Lockwooda zestawu cech. Taki zestaw cech był tym bardziej uzasadniony, że we wspomnianej pracy autorzy uwzględnili kilka pomiarów nieopisanego dotąd osobnika ze stanowiska Drimolen (kompletna czaszka o numerze katalogowym DNH 7). Osobnik ten jest najmniejszy z dotychczas znalezionych przedstawicieli masywnych australopiteków, zatem rozszerza zakres zmienności gatunku *A. robustus*, a tym samym rozmiary dymorfizmu płciowego.

Lockwood et al. (2007) wziął pod uwagę dwanaście cech (były to cechy twarzy i podniebienia): 11 z nich było zmierzonych również przeze mnie (por. tab. 2): Fo4 (*ns-pr*), Fo5 (WOZ), Fo6 (WOJ), Fo8 (OPD), F12 (*zm-zm*), F14 (SOP), F15 (*apt-apt*), Po2 (*ekm-ekm*), Po3 (*enm-enm*), Po6 (max ICD) oraz Po9 (P3-M2), jedna natomiast nie. Pomiar Fo8 – wysokość otworu podoczodołowego – przy jednoczesnym użyciu dwóch innych wysokościowych odcinków twarzy (Fo5 i Fo6) pominęłam, ponieważ uznałam ten pomiar nie tylko za skorelowany z wyżej wymienionym, ale również za mało przydatny do celów określania dymorfizmu – wydaje się, że położenie otworu podoczodołowego może być wysokie bądź niskie i nie powinno odzwierciedlać różnic międzypłciowych. By zatem również posłużyć się 12 cechami, jak zrobił to Lockwood, dodałam dwa inne pomiary, które po pierwsze, u badanych gatunków (zarówno małp człekokształtnych, jak i australopiteków) wykazywały wysoki dymorfizm, i, po drugie, były odpowiednio liczne w materiale kopalnym. Te dwie dodatkowe cechy to (1) szerokość żębodołu kła lub szerokość samego kła (max C BL); pomiar ten był mi też znany na osobniku DNH 7, oraz (2) długość podniebienia szczęki (*ol-sr*).

Aby wszystkie pomiary były ze sobą porównywalne, wystandaryzowano je na średnie i odchylenia standardowe każdej z cech.

Ze względu na trudności z przygotowaniem próby reprezentującej gatunek *A. africanus* omówionym wyżej zestawem cech, analizę skupień wykonano ostatecznie tylko dla australopiteków masywnych – *A. robustus*.

6.3.2. Wyniki analizy skupień w odniesieniu do małp

Aby metodę analizy skupień zastosować do australopiteków i sprawdzić, na jakie dwie grupy (w założeniu dwie płcie – samce i samice) metoda skupień podzieli osobniki kopalnego gatunku, wykonano wcześniej obliczenia na opisanym poprzednio zestawie cech w seriach współczesnych goryli i szympanсів, co pozwoliło skonfrontować otrzymane wyniki z rzeczywistymi danymi materiału o znanej płci.

W odniesieniu do współczesnych małp człekokształtnych wybrano najbardziej kompletne osobniki, a w szczególności takie, u których, poza kompletem pomiarów czaszek, zmierzono szerokość górnego kła. U goryla, do takiej próby zaliczono w sumie 48 osobników: 26 płci żeńskiej i 22 płci męskiej (liczebności w poszczególnych cechach są przedstawione w tab. 27 i 29). U szympansa do próby zaliczono w sumie 38 osobników: 22 płci żeńskiej i 16 płci męskiej. Pomiary wystandaryzowano, a nieliczne brakujące dane zastąpiono standaryzowaną średnią (wartość 0,00).

Goryle

Wyniki analizy skupień dla goryla przedstawiono w **tabeli 27** i graficznie (**ryc. 91**). U wysoko dymorficznych goryli, analiza skupień prawie bezbłędnie podzieliła materiał na dwie płcie. Na 48 osobników tylko 3 (6%) znalazły się w grupach przeciwnych płci: jedna duża samica (osobnik o nr katalogowym M2) została przypisana do płci męskiej, a dwa inne osobniki – małe samce (FC 115 i FC 133) – do płci żeńskiej (patrz **ryc. 92**). Średnie pomiarów płci rzeczywistych i płci wyliczonych są nieistotnie różne od siebie (patrz **tab. 27**); również wskaźniki dymorfizmu płciowego (*WDP*) poszczególnych pomiarów były bardzo do siebie zbliżone (średni *WDP* = 1,17 vs. 1,18 dla 12 pomiarów włączając pomiar szerokości kła i średni *WDP* = 1,15 vs. 1,16 dla pomiarów twarzy bez kła).

Na rycinie 91 pokazano profile wartości średnich standaryzowanych cech dwóch podgrup (samców i samic) uzyskanych w analizie skupień, a analiza wariancji (**tab. 28**) wykazała, że w każdej z cech różnice międzygrupowe są istotne. Pozwala to uznać, że podział przeprowadzony tą metodą jest wiarygodny.

Szympansy

Wyniki analizy skupień dla szympansa przedstawione są w **tabeli 29** i graficznie (**ryc. 93**). U szympansa, na 38 osobników aż 11 (29%) zostało przypisanych do nieprawidłowej płci: pięć osobników płci żeńskiej znalazło się w męskiej, a sześć osobników płci męskiej – w żeńskiej. W związku z tym, średnie pomiarów płci rzeczywistych i płci wyliczonych analizą skupień różnią się od siebie znacząco. Różnica ta jest istotna statystycznie w jednym pomiarze – F_{04} ($p = 0,047$), a w trzech kolejnych pomiarach – P_{02} , P_{03} i BL szerokości kła, różnica jest bliska istotności (dla samców $p = 0,053$ – $0,064$) (patrz **tab. 29**).

Również wskaźniki dymorfizmu płciowego (*WDP*) zmieniły się zasadniczo (najbardziej dla pomiaru F_{04} – z rzeczywistego 1,05 na wyliczony 1,27 oraz dla BL pomiaru kła z 1,27 na 1,12; jedyny wskaźnik, który nie różnił faktycznych i rozsegregowanych metodą analizy skupień podzbiorów,

Tabela 27. Goryle – wskaźniki dymorfizmu płciowego (WDP) rzeczywiste i wyliczone z analizy skupień (WD_{AS}) oraz istotność różnic (*p*) między średnimi wartościami cech w obrębie płci

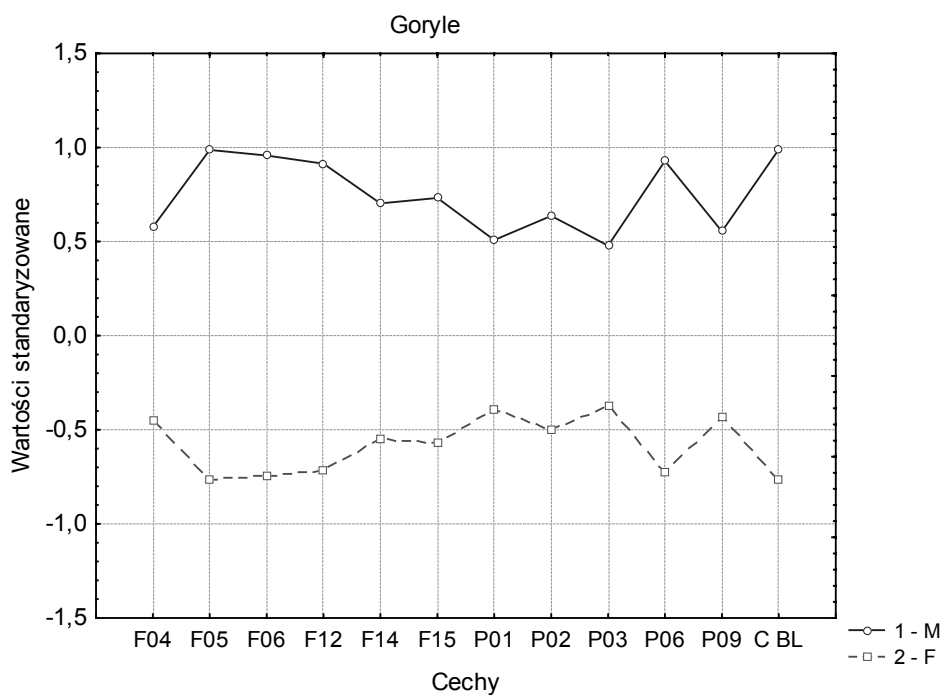
Cecha	Wartości rzeczywiste					Wartości wyliczone z analizy skupień					Istotność różnicy	
	MF	MM	WDP	NF	NM	MF	MM	WD _{AS}	NF	NM	p F	p M
F04 ns-pr	21,80	24,71	1,13	25	22	21,76	24,90	1,14	26	21	0,959	0,770
F05 WOZ	64,75	81,56	1,26	26	22	64,32	82,90	1,29	27	21	0,688	0,562
F06 WOJ	70,62	86,85	1,23	26	22	70,15	88,23	1,26	27	21	0,702	0,570
F12 zm-zm	106,53	124,77	1,17	26	22	105,97	126,35	1,19	27	21	0,733	0,609
F14 SOP	52,54	61,36	1,17	26	22	52,75	61,51	1,17	27	21	0,829	0,945
F15 apt-apt	31,82	35,68	1,12	26	22	31,58	36,16	1,15	27	21	0,746	0,608
P01 ol-sr	65,54	76,40	1,17	20	18	66,36	76,02	1,15	21	17	0,695	0,875
P02 ekm-ekm	65,88	70,22	1,07	26	22	65,72	70,63	1,07	27	21	0,850	0,763
P03 enm-enm	35,97	38,90	1,08	26	22	36,02	38,98	1,08	27	21	0,947	0,947
P06 max ICD	59,21	72,68	1,23	25	22	59,08	73,48	1,24	26	21	0,877	0,694
P09 P3-M2	49,66	51,43	1,04	26	22	49,21	52,11	1,06	27	21	0,515	0,453
max C BL	11,64	16,32	1,40	26	22	11,79	16,34	1,39	27	21	0,579	0,959
Średni dymorfizm			1,17					1,18				
Dymorfizm bez kła			1,15					1,16				

Opis skrótów pomiarów w tabeli 2

Tabela 28. Wyniki analizy skupień dla goryla – analiza wariancji

Cecha	Międzygr. SS	df	Wewngr. SS	df	F	p
F04 ns-pr	12,441	1	33,559	46	17,052	0,00015
F05 WOZ	36,384	1	10,616	46	157,646	0,00000
F06 WOJ	34,216	1	12,784	46	123,120	0,00000
F12 zm-zm	31,201	1	15,799	46	90,848	0,00000
F14 SOP	18,476	1	28,524	46	29,796	0,00000
F15 apt-apt	19,978	1	27,022	46	34,010	0,00000
P01 ol-sr	9,650	1	27,350	46	16,229	0,00021
P02 ekm-ekm	15,147	1	31,853	46	21,874	0,00003
P03 enm-enm	8,535	1	38,465	46	10,208	0,00253
P06 max ICD	32,156	1	13,844	46	106,847	0,00000
P09 P3-M2	11,476	1	35,524	46	14,860	0,00036
max C BL	36,533	1	10,467	46	160,547	0,00000

SS – suma kwadratów. Opis skrótów pomiarów w tabeli 2



Ryc. 91. Wyniki analizy skupień dla goryli: wykresy średnich cech standaryzowanych dla skupień (grupa 1-M – samce, grupa 2-F – samice). Opis skrótów pomiarów w tabeli 2



Samica włączona do samców



Samiec włączony do samic



Samiec włączony do samic

Ryc. 92. Goryle (jedna samica i dwa samce) zaklasyfikowane w analizie skupień do płci przeciwnych niż rzeczywiste (fot. K.A. Kaszycka)

Tabela 29. Szympanasy. Wskaźniki dymorfizmu płciowego (*WDP*) rzeczywiste i wyliczone z analizy skupień (*WD_{AS}*) oraz istotność różnic (*p*) między średnimi wartościami cech w obrębie płci

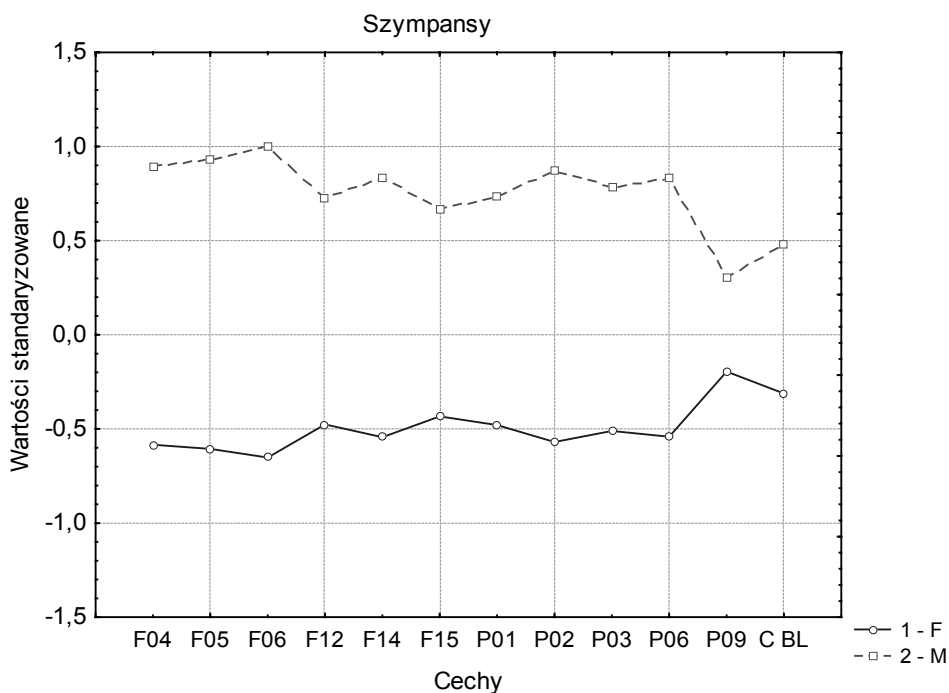
Cecha	Wartości rzeczywiste					Wartości wyliczone z analizy skupień					Istotność różnicy	
	MF	MM	WDP	NF	NM	MF	MM	WD _{AS}	NF	NM	p F	p M
F04 ns-pr	27,82	29,12	1,05	22	16	25,62	32,59	1,27	23	15	0,046	0,047
F05 WOZ	48,09	53,50	1,11	22	16	47,59	54,62	1,15	23	15	0,545	0,463
F06 WOJ	54,90	59,51	1,08	22	16	53,13	62,53	1,18	23	15	0,100	0,135
F12 zm-zm	89,92	93,98	1,05	22	16	89,11	95,49	1,07	23	15	0,550	0,393
F14 SOP	50,98	53,56	1,05	22	15	49,91	55,50	1,11	23	14	0,227	0,183
F15 apt-apt	25,12	28,38	1,13	22	16	25,04	28,72	1,15	23	15	0,925	0,758
P01 ol-sr	52,40	56,60	1,08	19	14	51,17	58,81	1,15	20	13	0,287	0,332
P02 ekm-ekm	58,73	59,79	1,02	22	16	57,51	61,72	1,07	23	15	0,099	0,053
P03 enm-enm	36,30	36,92	1,02	22	16	35,24	38,58	1,09	23	15	0,124	0,064
P06 max ICD	53,80	58,94	1,10	22	16	53,80	59,29	1,10	23	15	0,998	0,774
P09 P3-M2	34,26	34,51	1,01	21	16	34,04	34,90	1,03	23	14	0,649	0,552
max C BL	9,24	11,71	1,27	22	16	9,83	10,97	1,12	23	15	0,075	0,064
Średni dymorfizm	1,08					1,12						
Dymorfizm bez kła	1,06					1,12						

Wartość *p* oznaczona pogrubioną czcionką statystycznie istotna. Opis skrótów pomiarów w tabeli 2

Tabela 30. Wyniki analizy skupień dla szympansa – analiza wariancji

Cecha	Międzygr. SS	df	Wewngr. SS	df	F	p
F04 ns-pr	19,872	1	17,128	36	41,769	0,00000
F05 WOZ	21,400	1	15,600	36	49,387	0,00000
F06 WOJ	24,737	1	12,263	36	72,615	0,00000
F12 zm-zm	13,203	1	23,797	36	19,974	0,00008
F14 SOP	17,222	1	18,778	36	33,018	0,00000
F15 apt-apt	10,945	1	26,055	36	15,122	0,00042
P01 ol-sr	13,376	1	18,624	36	25,856	0,00001
P02 ekm-ekm	18,911	1	18,089	36	37,637	0,00000
P03 enm-enm	15,212	1	21,788	36	25,133	0,00001
P06 max ICD	17,067	1	19,933	36	30,824	0,00000
P09 P3-M2	2,223	1	33,777	36	2,369	0,13248
max C BL	5,650	1	31,350	36	6,489	0,01527

SS – suma kwadratów. Opis skrótów pomiarów w tabeli 2



Ryc. 93. Wyniki analizy skupień dla szympansów: wykresy średnich cech standardyzowanych dla skupień (grupa 1-F – samice, grupa 2-M – samce). Opis skrótów pomiarów w tabeli 2

dotyczył pomiaru Po6 – w obu wypadkach $WDP = 1,10$). W odniesieniu do szympansa, średni wskaźnik dymorfizmu z 12 cech (razem z kłem) był w wyniku pogrupowania osobników analizą skupień podwyższony (z rzeczywistego 1,08 na 1,12 – patrz tab. 29); średni dymorfizm z 11 cech (wyłączając pomiar kła) – z rzeczywistego $WDP = 1,06$ podwyższony na $WDP = 1,12$.

Na **rycinie 93** pokazano profile wartości średnich cech standaryzowanych dwóch podgrup uzyskanych w analizie skupień, a analiza wariancji (**tab. 30**) wykazała, że w 11 z 12 cech (wyjątkiem był pomiar Po9), dokonano podziału na istotnie różniące się podzbiory. Podzbiory te, w wypadku szympansa, nie są jednak podzbiorami odrębnych płci, ale wyłącznie podzbiorami różniącymi się wielkością osobników.

Podsumowując, metoda skupień bardzo dobrze sprawdza się więc na wysoko dymorficznej próbie, prawidłowo rozdzielając podzbiory istotnie różniących się między sobą samców i samic goryli, nie sprawdza się natomiast na materiale nisko dymorficznym.

6.3.3. Wyniki analizy skupień w odniesieniu do *Australopithecus robustus*

Ponieważ oszacowany w tej pracy, i postulowany również przez Lockwooda et al. (2007), dymorfizm płciowy *A. robustus* zdaje się mniej więcej odpowiadać wielkości dymorfizmu goryla, w założeniu analiza skupień powinna dobrze rozdzielić kopalny gatunek na dwa różniące się wielkością cech podzbiory (płcie). Użyta w tej części analizy próba należąca do *A. robustus** liczyła w sumie 17 osobników, na których można było wykonać co najmniej jeden (z 12 wcześniej wymienionych) pomiar (patrz tab. 31). Dwa osobniki włączone do analizy były co prawda młodociane (trzecie trzonowce dopiero się u nich wyrzynały), wykorzystano je jednak, ponieważ uznano, że ich pomiary mogą już być bliskie pomiarom osobników dorosłych, a rozmiary ich kłów wydawały się dobrze rozgraniczać je co do płci (jeden osobnik miał duży kiel, drugi – mały, co pozwoliło wstępnie przyjąć, że są to samiec i samica).

Standaryzowane pomiary masywnych australopiteków, wykorzystane w analizie skupień, przedstawiono w **tabeli 31**. Algorytm programu wykonującego obliczenia w analizie skupień wymaga kompletu danych

* Ponieważ wielkość dymorfizmu płciowego drugiego z badanych w tej pracy gatunku australopiteków była bardziej dyskusyjna, a na dodatek dla *A. africanus*, z powodu małej reprezentatywności zbioru danych, nie można było zastosować tej samej listy pomiarów co dla gatunku *A. robustus*, w tej części analizy ten gatunek pominięto.

Tabela 31. *Australopithecus robustus* – pomiary standaryzowane wykorzystane w analizie skupień

Osobnik	F04 ns-pr	F05 WOZ	F06 WOJ	F12 zm-zm	F14 SOP	F15 apt-apt	P01 ol-sr	P02 ekm-ekm	P03 enm-enm	P06 max ICD	P09 P3-M2	max Cs BL	wiek	średnia wk.
TM 1517		0,39	0,39	0,82		-0,22	1,64	-0,30	0,95		0,26	-0,39	2	0,39
COB 101						-0,58						-1,19	4	-0,88
SKW 29								0,99	1,56				2	1,28
SKW 11	-0,51				-0,15	-0,63	-0,63	-1,20	-0,46		0,56	0,40	1	-0,33
SKW 8										-1,47	-0,14	-0,43	5	-0,68
SK 12	1,54		1,30	0,05	0,67	0,48	-0,71	0,49	-0,09	0,25	-0,20	2,19	7	0,54
SK 13/14	-1,47	-1,31	-1,29		-0,93	-2,38	-0,48	-0,23	-0,17	-0,02	1,36	-0,89	1	-0,71
SK 11	0,95				0,96	1,08		0,08	0,74		0,33		4	0,69
SK 845											1,86	1,11	3	1,49
SK 52	0,35	-0,62	-0,64	-0,69	-1,10	0,18				1,20	1,16	0,60	1	0,05
SK 79				1,01		0,62		0,17	-1,07	-0,94	-1,02	-0,25	4	-0,21
SK 83	0,54	0,97	1,07			0,28	1,27	2,07		1,46	-0,31	0,70	6	0,89
SK 48	-1,30	1,30		0,44	1,21	1,24	-0,57	-0,52	-0,58		-0,44	-0,89	2	-0,01
SK 46	0,25	0,30	0,12		0,64	1,09	-0,51	0,06	0,77	-0,61	-1,20	0,60	7	0,14
SKW 12											-1,64		4	-1,64
SKx 265						-0,22				0,74		-0,06	2	0,15
DNH 7	-0,35	-1,02	-0,95	-1,63	-1,30	-0,94		-1,61	-1,66	-0,61	-0,58	-1,49	3	-1,10

Pomiary zaznaczone pogrubioną czcionką mierzone przez Lockwooda et al. (2007). Opis skrótów pomiarów w tabeli 2

(wszystkie pomiary u wszystkich osobników). Braki danych eliminują osobnika z analizy. Ponieważ zakwalifikowane do analizy osobniki często wykazywały braki danych, należało je „uzupełnić”. Procedurę tę zastosowano w dwojaki sposób.

(1) Brak danych uzupełniono średnimi dla całej próby (dla danych standaryzowanych jest to wartość 0,00). Ale zastępowanie braków – przewidywane przez program – średnimi (jeśli było ich dużo) prowadziło do pomniejszania wszystkich różnic międzypersonicznych.

(2) Zastosowano więc też drugą metodę, gdzie brak danych uzupełniano średnimi ważonymi wszystkich cech danego osobnika. Innymi słowy, policzono wartości „wielkości osobników”, to jest średnią wartość standaryzowanych pomiarów każdego osobnika. Aby jednak zmniejszyć ryzyko przypadkowego przypisania zbyt dużej lub zbyt małej wielkości osobnikowi o licznych brakach pomiarów, bezwzględną wartość tej wielkości pomniejszono proporcjonalnie do liczby brakujących u osobnika pomiarów: o 1/12, gdy brakowało 1 pomiaru, o 2/12, gdy brakowało 2 pomiarów itd., gdy brakowało 10 pomiarów – o 10/12. Najbardziej niekompletnego osobnika, u którego można było wykonać tylko jeden pomiar (SkW 12), w tej części analizy pominięto.

W obu wariantach uzupełniania brakujących danych, analiza skupień dzieliła próbę *A. robustus* na dwie identyczne i pod względem przynależności konkretnych osobników i pod względem liczebności grupy – grupa I licząca osiem osobników, grupa II – dziewięć osobników.

- W grupie I, złożonej z mniejszych osobników (przypuszczalnie samic), znalazły się: SK13/14, SkW 11, SK 48, **DNH 7**, COB 101, SK 79, SkW 12 i **SkW 8** (osobniki uszeregowane wg wieku).

- W grupie II, złożonej z większych osobników (przypuszczalnie samców), znalazły się: SK52, SKx 265, **TM 1517**, **SkW 29**, SK 845, **SK 11**, **SK 83**, **SK 46** i **SK 12** (osobniki uszeregowane wg wieku).

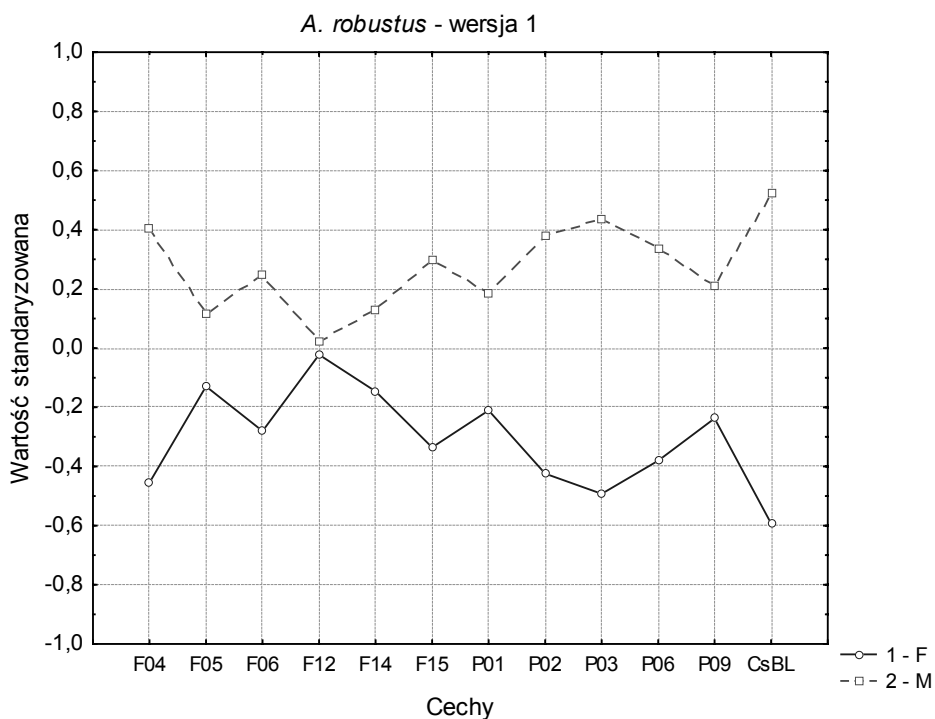
Osobniki, których płeć była taka sama w analizie mojej i Lockwooda et al. (2007), zaznaczono pogrubioną czcionką. Należy jednak dodać, że w obu analizach istniała pewna grupa (po kilka) osobników niebranych pod uwagę. Lockwood na przykład uważał dwa (skrajne w każdej „mojej” grupie) osobniki za zbyt młode (i pominął trzy inne). Niektórych osobników badanych przez Lockwooda z kolei ja nie uwzględniłam w swej analizie, bo żadnego z używanych tu 12 pomiarów nie uznałam za wiarygodny. Pozostałe osobniki zaznaczone jasną czcionką wśród samic (grupa I: SkW 11, SK 48, SK 79, SkW 12) Lockwood et al. (2007) uznał za samców.

Na wykresach (**ryc. 94** i **95** pokazano profile wartości średnich cech standaryzowanych dwóch podgrup uzyskanych w analizie skupień (wersja 1 – brakujące dane zastąpione standaryzowaną średnią; wersja 2 – brakujące dane zastąpione standaryzowaną średnią ważoną). W **tabelach 32** i **33** zawarto wyniki analizy wariancji dla obu wersji obliczeń.

Tabela 32. Wyniki analizy skupień dla *A. robustus* – analiza wariancji oraz istotność różnic (*p*). Wersja 1 (brakujące dane zastąpione standaryzowaną średnią)

Cecha	Międzygr. SS	df	Wewngr. SS	df	F	p
F04 ns-pr	3,119	1	4,881	15	9,584	0,007
F05 WOZ	0,253	1	5,747	15	0,659	0,429
F06 WOJ	1,187	1	4,813	15	3,699	0,074
F12 zm-zm	0,008	1	4,992	15	0,023	0,882
F14 SOP	0,322	1	6,678	15	0,723	0,409
F15 apt-apt	1,700	1	10,300	15	2,475	0,136
P01 ol-sr	0,668	1	5,332	15	1,881	0,190
P02 ekm-ekm	2,721	1	7,279	15	5,607	0,032
P03 enm-enm	3,668	1	5,332	15	10,318	0,006
P06 max ICD	2,186	1	5,814	15	5,638	0,031
P09 P3-M2	0,854	1	12,146	15	1,055	0,321
max Cs BL	5,304	1	7,696	15	10,339	0,006

SS – suma kwadratów. Opis skrótów pomiarów w tabeli 2



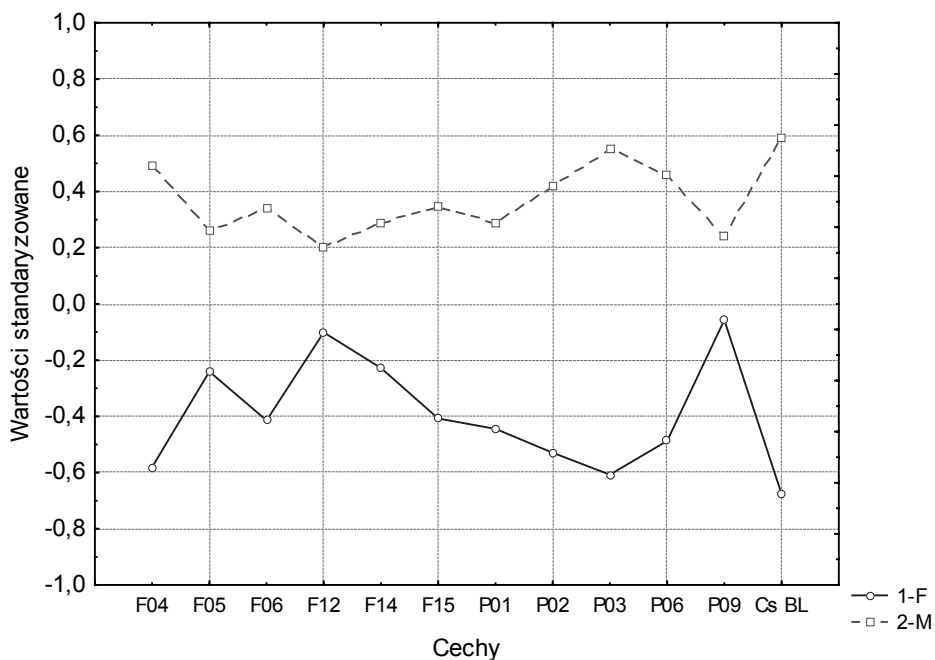
Ryc. 94. Wyniki analizy skupień dla *Australopithecus robustus*: wykresy średnich cech standaryzowanych dla skupień – wersja 1 (brakujące dane zastąpione standaryzowaną średnią). (Grupa 1-F – przypuszczalne samice, grupa 2-M – przypuszczalne samce). Opis skrótów pomiarów w tabeli 2

Tabela 33. Wyniki analizy skupień dla *A. robustus* – analiza wariancji oraz istotność różnic (*p*). Wersja 2 (brakujące dane zastąpione standaryzowaną średnią ważoną)

Cecha	Międzygr. SS	df	Wewngr. SS	df	F	p
F04 ns-pr	4,508	1	3,731	14	16,917	0,001
F05 WOZ	0,993	1	5,552	14	2,504	0,136
F06 WOJ	2,250	1	4,081	14	7,719	0,015
F12 zm-zm	0,360	1	5,349	14	0,941	0,348
F14 SOP	1,056	1	6,575	14	2,249	0,156
F15 apt-apt	2,242	1	9,880	14	3,177	0,096
P01 ol-sr	2,127	1	5,152	14	5,779	0,031
P02 ekm-ekm	3,544	1	6,574	14	7,547	0,016
P03 enm-enm	5,316	1	4,216	14	17,651	0,001
P06 max ICD	3,520	1	4,820	14	10,224	0,006
P09 P3-M2	0,343	1	9,834	14	0,489	0,496
max Cs BL	6,299	1	6,844	14	12,886	0,003

SS – suma kwadratów. Opis skrótów pomiarów w tabeli 2

A. robustus - wersja 2



Ryc. 95. Wyniki analizy skupień dla *Australopithecus robustus*: wykresy średnich cech standaryzowanych dla skupień – wersja 2 (brakujące dane zastąpione standaryzowaną średnią ważoną). (Grupa 1-F – przypuszczalne samice, grupa 2-M – przypuszczalne samce). Opis skrótów pomiarów w tabeli 2

W wersji 1, pięć z 12 cech (Fo4, Po2, Po3, Po6 i max Cs BL) istotnie różni podzbiory, w wersji 2 natomiast – siedem cech (Fo4, Fo6, Po1, Po2, Po3, Po6 i max Cs BL). Jeśli australopiteki wykazują duży dymorfizm płciowy, to taki wynik można traktować jako potwierdzenie założenia, że podział dotyczył osobników różniących się płcią.

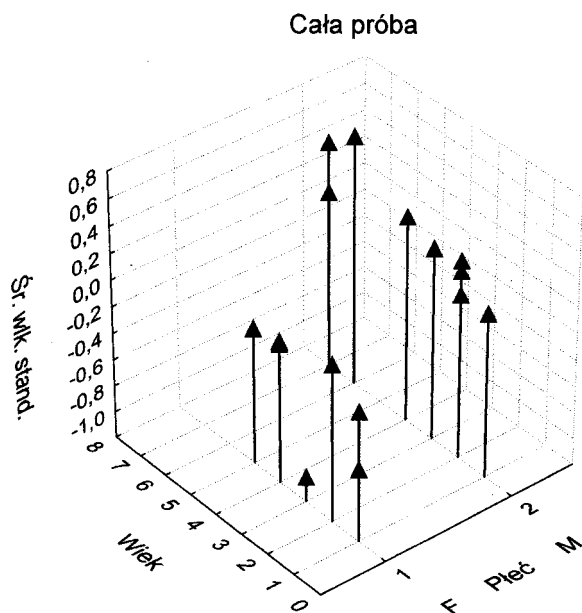
Ilustracją pogrupowania próby masywnych australopiteków według (1) płci (określonej na podstawie analizy skupień), (2) standaryzowanej wielkości oraz (3) wieku, są trójwymiarowe wykresy (**ryc. 96 A i B**). Wiek osobników (w 7 kategoriach) oceniony był na podstawie stopnia starcia zębów (z wyjątkiem jednego bezzębnego fragmentu szczęki osobnika SKx 265).

Kolejnym krokiem było oszacowanie wielkości hipotetycznego „dymorfizmu płciowego”, rozsegregowanych dwóch podzbiorów australopiteków (w założeniu płci). W **tabeli 34** przedstawiono podstawowe statystyki 12 pomiarów i wskaźniki „dymorfizmu” wynikające z płci przypisanej przez analizę skupień (WD_{AS}), oraz, dla porównania, wskaźniki dymorfizmu płciowego oszacowane omówionymi wcześniej metodami szacowania dymorfizmu (WDP). Mimo że liczebności grup były niewielkie (od 2 do 7 osobników), dwa podzbiory „samców” i „samic” różniły się istotnie połową cech; wartości statystycznie istotne, na poziomie $p < 0,05$ uzyskały następujące cechy: Fo4, Fo6, Po2, Po3, Po6 i max Cs BL. Znając rzeczywiste pomiary osobników wchodzących w skład podzbiorów, wyliczono średnie dla cech tych podzbiorów, a następnie rozmiary „dymorfizmu” obu grup. Wskaźniki „dymorfizmu” wyliczono na tej samej zasadzie, na podstawie której uzyskano dane o rozmiarach rzeczywistego dymorfizmu płciowego małp – dzieląc średnią grupy w założeniu męskiej przez żeńską (M/F).

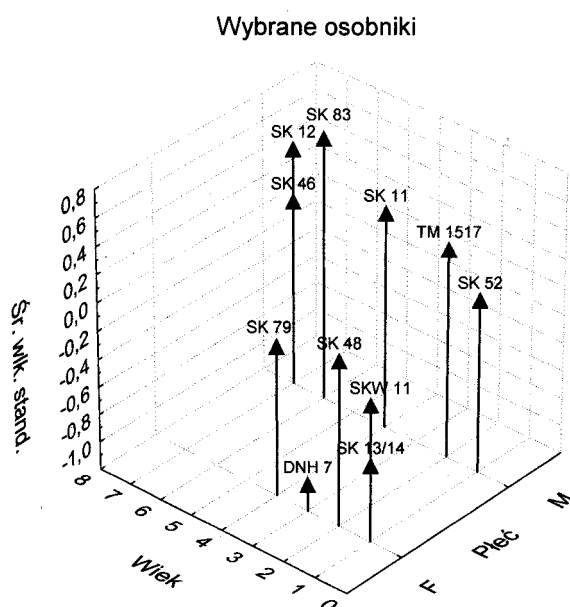
6.4. Konfrontacja i dyskusja wyników

Otrzymane w opisany wyżej sposób wyniki skonfrontowano z wynikami metod statystycznych szacujących dymorfizm na podstawie rozkładów pomiarów z próby (patrz tab. 34). Różnice między wskaźnikami dymorfizmu okazały się różnokierunkowe, w trzech wypadkach bardzo wyraźne (są to wskaźniki dla cech Fo5, F14 i Po9). Jeśli chodzi o wielkość obu uśrednionych wskaźników dymorfizmu, pozostały one zbliżone ($WD_{AS} = 1,10$ vs. $WDP = 1,13$), a w konfrontacji ze średnimi wskaźnikami dymorfizmu małp człekokształtnych (dla tych samych cech) – pośrednie między wskaźnikiem dymorfizmu goryla (1,15) a wskaźnikiem dymorfizmu szympansa (1,06); por. tabele 27 i 29.

A



B



Ryc. 96. *Australopithecus robustus*. Zależność grupy (płci: F, M), wieku (7 kategorii) i średniej standaryzowanej wielkości: (A) – dla wszystkich osobników; (B) – z pominięciem tych, których wielkość określono na podstawie co najwyżej 3 pomiarów

Tabela 34. *Australopithecus robustus* – wyniki analizy skupień. Podstawowe charakterystyki statystyczne dwunastu pomiarów i wskaźniki „dymorfizmu” wynikające z płci przypisanej przez analizę skupień (WD_{AS}) oraz wskaźniki wyliczone metodami szacowania dymorfizmu (WDP)

Pomiar	Analiza skupień										WDP	CV
	Gr. 2 - M	Gr. 1 - F	t	df	p	NM	NF	SDM	SDF	WD_{AS}		
F04 ns-pr	30,85	26,54	4,50	7	0,003	5	4	1,39	1,48	1,16	1,13	9,11
F05 WOZ	53,73	49,61	0,76	5	0,480	4	3	4,48	9,77	1,08	1,21	13,15
F06 WOJ	57,48	47,95	2,66	5	0,045	5	2	4,73	1,48	1,20	1,17	11,09
F12 zm-zm	103,97	103,33	0,13	4	0,902	3	3	4,00	7,37	1,01	1,07	5,13
F14 SOP	53,04	50,08	0,80	6	0,452	4	4	4,75	5,61	1,06	1,18	9,82
F15 apt-apt	25,65	23,37	1,58	11	0,142	7	6	1,50	3,48	1,10	1,16	11,19
P01 ol-sr	47,41	43,70	1,38	5	0,227	4	3	4,54	0,28	1,08	1,13	8,24
P02 ek-m-ekm	69,29	64,55	2,57	9	0,030	6	5	3,26	2,76	1,07	1,03	5,67
P03 en-m-enm	37,69	34,67	4,22	8	0,003	5	5	1,13	1,12	1,09	1,09	5,29
P06 max ICD	42,70	37,41	2,76	7	0,028	5	4	3,18	2,36	1,14	1,17	9,58
P09 P3-M2	43,09	41,12	1,02	12	0,329	7	7	3,64	3,61	1,05	1,13	8,39
max Cs BL	10,48	9,12	3,42	12	0,005	7	7	0,84	0,64	1,15	1,10	10,28
Średni wskaźnik										1,10	1,13	

Opis skrótów pomiarów w tabeli 2

Na ile oszacowanie „wskaźników dymorfizmu” liczone z rozsegregowania osobników na dwie grupy według analizy skupień może być zgodne z rzeczywistością, trudno rozstrzygnąć. Trzeba się jednak zgodzić, że jeśli masywne australopiteki miałyby mieć tak dymorficzne twarze jak goryle, analiza skupień powinna dobrze je rozdzielić na dwie różniące się rozmiarami grupy (płcie). Jeśli zaś faktyczny dymorfizm płciowy australopiteków był jednak mniejszy niż u goryla, to, jak wskazuje przykład szympansa, przydział osobników do poszczególnych „płci” mógłby być nieprawidłowy, a wyliczony taką metodą wskaźnik – nawet powiększony w porównaniu z rzeczywistym. (W omawianym wypadku wskaźnik dymorfizmu z analizy skupień jest nieco mniejszy od wskaźnika szacowanego innymi metodami, choć wpływ na ten stan rzeczy z pewnością ma liczebność).

Na ile z kolei wskaźnik dymorfizmu $WD_{AS} = 1,10$ (liczony z faktycznych średnich dla podzbiorów z analizy skupień) jest istotnie różny od wskaźnika $WDP = 1,13$ (oszacowanego metodami z poprzedniej części pracy), przy takich liczebnościach prób jest nie do oszacowania. Dokładność wyznaczania dymorfizmu płciowego nie tylko zmniejszają takie czynniki, jak mała próba, dysproporcja płci oraz duża zmienność wewnątrzpłciowa (Kościński & Pietraszewski 2004), ale także same wskaźniki są nieprecyzyjne, mają szerokie przedziały ufności, zatem obarczone są dużym błędem (Smith 1999).

Należy jeszcze raz podkreślić, że uśredniony wskaźnik dymorfizmu płciowego każdego gatunku zależy od liczby i jakości wziętych pod uwagę cech.

- Przy zastosowaniu 19 pomiarów twarzoczaszki, jak to uczyniono w poprzedniej części tej pracy, oszacowane uśrednione wskaźniki dymorfizmu południowoafrykańskich gatunków australopiteków były zbliżone wielkością (dla *A. robustus* nawet nieco wyższe; 12,6%) do uśrednionego wskaźnika dymorfizmu twarzy goryla (11%) (por. tab. 24, ryc. 89).

- Przy 11 cechach twarzoczaszki (nie wliczając pomiaru szerokości kła, jako nieproporcjonalnie bardziej dymorficznego u małp), uśredniony wskaźnik dymorfizmu płciowego *A. robustus* ($WDP = 1,13$) jest z kolei nieco niższy niż dla goryla ($WDP = 1,15$), ale nadal znacznie wyższy niż uśredniony wskaźnik dymorfizmu twarzy szympansa ($WDP = 1,06$) (por. tab. 27 i 34).

Zróznicowanie dymorfizmu płciowego zależnie od wziętego pod uwagę elementu szkieletu jasno wykazała również Lee (2005) w odniesieniu do gatunku *Australopithecus afarensis*: duży dymorfizm (jak u goryli) znajdowany jest w cechach kości udowej, mały (jak u człowieka) – w cechach kości ramiennej, natomiast średni (jak u szympansa) – w cechach kła.

Kolejnymi elementami, o których należy pamiętać przy formułowaniu wniosków dotyczących rozmiarów dymorfizmu płciowego, są:

- zmienność osobnicza (uśredniony współczynnik zmienności dla cech twarzoczaszki australopiteków jest nieco mniejszy niż uśredniony CV goryla),

- liczebność próby (dla australopiteków znacznie mniejsza niż dla małp człekokształtnych),

- zmienność czasowa (australopiteki pochodzą z przedziału czasowego liczącego w obu wypadkach po około pół miliona lat, goryle zaś z przedziału czasowego liczącego jedno pokolenie; zastrzelone w latach 1927–1936), i wreszcie

- niekoniecznie te same relacje między dymorfizmem płciowym rozmiarów twarzy a dymorfizmem masy ciała.

Jeśli zatem weźmiemy pod uwagę wymienione elementy, wydaje się uzasadnione stwierdzenie, że choć południowoafrykańskie australopiteki (szczególnie gatunek *Australopithecus robustus*) w pomiarach twarzoczaszki wykazywały znaczny dymorfizm płciowy, dymorfizm masy ciała nie musiał być jednak takich samych rozmiarów jak u goryla (jednego z najbardziej dymorficznych z żyjących małp człekokształtnych).

7 Ekologiczno-społeczne implikacje dymorfizmu australopiteków

Wiedza o ekologii wczesnych hominidów, niezbędna dla prawidłowej rekonstrukcji ich filogenezy jest ograniczona. Analogie, jakie próbuje się budować na podstawie podobieństwa morfologicznego między kopalnymi fragmentami szkieletów australopiteków i dzisiejszymi naczelnymi są niepewne, a bezpośrednie dowody działalności tych hominidów w ich środowisku ograniczone są w zasadzie do śladów zachowań pokarmowych. Dymorfizm płciowy jest jedną z niewielu cech odzwierciedlających inne niż troficzne (choć te również) właściwości kopalnych istot. Jest on, w skomplikowany i trudny do rekonstrukcji sposób, skorelowany z zachowaniami płciowymi. O kierunkach i natężeniu takich korelacji dowiadujemy się z badań współcześnie żyjących naczelnych, a narzędziem umożliwiającym interpretacje ekologiczne jest teoria doboru płciowego (Darwin 1871). Dymorfizm płciowy – jak wspomniano wyżej – nie jest niezależny także od innych zmiennych ekologicznych niż dynamika populacji (rozdród). Jego nasilenie i forma odzwierciedlają także pozarozrodcze relacje międzyosobnicze (konkurencja o zasoby) i międzygatunkowe (presja drapieżnicza).

W tej części opracowania, na tle dyskusji obecnego stanu wiedzy o dymorfizmie australopiteków, postaram się naszkicować, w jaki sposób wiedza ta wykorzystywana jest w interpretacjach ekologicznych oraz w jakim stopniu wyniki przedstawianej monografii mogą tę wiedzę uzupełnić.

7.1. Dyskusja na temat rozmiarów dymorfizmu płciowego

Istnieje wiele opinii na temat rozmiarów dymorfizmu płciowego w różnych stadiach ewolucji hominidów. Zasadniczo uważa się jednak, że dymorfizm płciowy zmniejszał się w trakcie ewolucji, począwszy od czasu rozdzielenia się od wspólnego przodka (ok. 6 mln lat temu) dwóch linii

– jednej prowadzącej do człowieka i drugiej prowadzącej do szympansa (Wolpoff 1975, 1976a, 1976b; Kay 1982; Frayer & Wolpoff 1985; Kimbel & White 1988; McHenry 1991; Leigh 1995; McHenry & Coffing 2000; Plavcan 2001).

W materiałach kopalnych hominidów, dymorfizm płciowy jest szacowany na podstawie najlepiej zachowanych fragmentów kostnych. Bezpośrednie rekonstrukcje rozmiarów ciała (a tym samym rozmiarów dymorfizmu) u małp i u człowieka (jak również u hominidów) wykonuje się wprawdzie raczej na podstawie kości szkieletu pozaczaszkowego (McHenry 1986, 1991, 1992; Jungers 1988), jednak w wypadku materiałów kopalnych, takie kości nie zawsze mogą być przypisane do konkretnego gatunku hominida. Również określenie płci konkretnych osobników wczesnych hominidów może być dyskusyjne, nawet jeśli do dyspozycji jest kość miedniczna (kość, która najlepiej różnicujące płcie u człowieka). Na przykład dwie najbardziej kompletne miednice australopiteków, należące do osobników AL 288 i STS 14, na ogół uważane są za żeńskie, choć i tu istnieją sprzeczne opinie (np. Schmid 1983, Gommery & Thackeray 2006).

Ponieważ w zbiorach materiałów paleoantropologicznych szczątki czaszkowo-twarzowe (w tym zęby) są znacznie liczniejsze niż kości szkieletu pozaczaszkowego, rozmiary ciała i różnice płciowe tych rozmiarów próbuje się szacować pośrednio, właśnie na takim materiale (np. Dechow 1983, Aiello & Wood 1994, Kappelman 1996). Jest to możliwe, gdyż istnieje korelacja dymorfizmu czaszkowo-twarzowego z dymorfizmem ogólnych rozmiarów ciała (Wood 1976, Gingerich 1981, O'Higgins et al. 1990, O'Higgins & Dryden 1993). Jest jednak, jak wykazywali różni autorzy (Leigh & Cheverud 1991, Masterson & Hartwig 1998, Lockwood 1999, Plavcan 2001, Wood & Lieberman 2001), i jak wykazano również w tej pracy, pewien problem – różne części czaszki wykazują różny stopień dymorfizmu, a ponadto różne pomiary w obrębie tych samych rejonów wykazują zarówno zróżnicowanie wewnątrz-, jak i międzygatunkowe.

Poza ogólną wielkością ciała, do najbardziej charakterystycznych przejawów dymorfizmu płciowego u naczelnych, w tym hominoidów, należy zróżnicowanie wielkości kła. Jednak ta właśnie cecha u istot człowiekowatych straciła swe różnicujące płcie znaczenie. Hominidy wyróżniają się zredukowaną wielkością kła (i zmniejszeniem się dymorfizmu płciowego tego zęba), która postępowała w czasie. Wyrażano pogląd, że redukcja kła była (oprócz dwunożności) jedną z cech definiujących hominidy (Simons & Pilbeam 1965, Washburn 1971). U australopiteków z gatunków *A. africanus* i *A. robustus*, co potwierdzają wyniki tej pracy, redukcja dymorfizmu płciowego kła jest wyraźna, choć – w świetle odkryć hominidów z końca miocenu ze wschodniej Afryki, jakich dokonano w ostatnim dziesięcioleciu – u wczesnych przedstawicieli hominidów

(*Australopithecus afarensis*, *Ardipithecus*, *Orrorin*) jest on jeszcze znaczny (White et al. 1994, 1996; Leakey et al. 1995; Haile-Selassie 2001; Senut et al. 2001). Warto tu też wspomnieć, że według Plavcana i współpracowników (Plavcan 1993; Plavcan & van Schaik 1992, 1994, 1997; Plavcan et al. 1995) najsilniej skorelowana z behawioralnymi i ekologicznymi zmiennymi jest wysokość kła. Z tego też powodu dane dotyczące wysokości kła są szczególnie cenne dla oszacowania zachowań hominidów na podstawie dymorfizmu tego zęba. Dymorfizm wysokości kła górnego dla *A. africanus* wynosi 1,08 dla *A. robustus* – 1,01; dymorfizm wysokości kła dolnego natomiast, odpowiednio 1,11 i 1,08 (choć niestarte kły nie są liczne), ale wyniki te, poza jednym wyjątkiem, w zasadzie nie odbiegają od średnich wskaźników dymorfizmu kłów obliczanych na podstawie długości i szerokości korony (patrz tab. 20).

Funkcjonujące w literaturze poglądy na temat rozmiarów dymorfizmu płciowego kłów południowoafrykańskich australopiteków są niejednolite. Frayer & Wolpoff (1985), po uprzednim przypisaniu osobników do płci, oszacowali dymorfizm szerokości dolnego kła dla *A. africanus* na 1,17, co miało stanowić wartość porównywalną (dla tego samego pomiaru zęba) do dymorfizmu szympansa karłowatego (*Pan paniscus*). Leutenegger & Shell (1987) natomiast – posługując się metodą CV (tą samą, na podstawie której oszacowano dymorfizm zębów, w tym kła, w obecnej pracy) i danymi Robinsona opublikowanymi dla Swartkrans (*A. robustus*) i Sterkfontein (*A. africanus*), stwierdzili, że dymorfizm rozmiarów kła był u australopiteków istotnie mniejszy niż u wielkich małp człekokształtnych – u *A. africanus* miał wynosić 1,07 (wartość zachodząca na zakres zmienności człowieka), a u *A. robustus* – 1,12. W świetle wyników moich obecnych badań (około 10% dymorfizm płciowy wielkości kła u obu gatunków południowoafrykańskich australopiteków) można sądzić, że Frayer & Wolpoff (1985) przeszacowali dymorfizm kłów *A. africanus*, natomiast Leutenegger & Shell (1987) dymorfizm kła dla *A. africanus* nieco niedoszacowali, a dla *A. robustus* – nieco przeszacowali.

Interesująca jest też duża zmienność niektórych innych zębów australopiteków, co szczególnie dotyczy siekaczy. Dla *A. robustus* – drugich siekaczy szczęki i żuchwy (w wymiarze mezjo-dystalnym), a dla *A. africanus* – pierwszych siekaczy górnych (w wymiarze mezjo-dystalnym) oraz drugich górnych, a także pierwszych i drugich dolnych (w wymiarze labio-lingwalnym). Być może jest to konsekwencją zmniejszenia się rozmiarów kła, a wzrost zmienności rozmiarów siekaczy był przejawem „kompensacyjnego” wypełnienia luki w łuku zębodołowym. W odniesieniu do naczelnych, Garn et al. (1966) sugerował, że istnieje tak zwany efekt sąsiedztwa – zęby sąsiadujące z kłami są bardziej dymorficzne niż te leżące dalej od kłów. U goryla na przykład (co po-

twierdząc wyniki tej pracy), faktycznie najbardziej dymorficznymi zębami, poza kłem, są oba boczne siekacze i pierwszy dolny przedtrzonowiec.

W latach 90. ubiegłego wieku w literaturze wyrażano pogląd, że w zależności od gatunku australopiteków, dymorfizm masy ciała tych istot wahał się od wartości charakterystycznej dla szympansa (np. McHenry 1992, 1994) do wartości charakterystycznej dla goryla (np. Plavcan & van Schaik 1997). Według Wolpoffa (1999), masywne australopiteki, takie jak *A. robustus* i *A. boisei*, miały podobne wskaźniki dymorfizmu masy ciała o wartości około 1,3 (30% różnicy między samcem a samicą, jest to z grubsza tyle, ile wynosi oszacowanie międzypłciowej różnicy masy ciała dla szympansa – np. Jungers & Susman 1984, Jungers 1985). Dla *A. africanus* zaś wskaźnik dymorfizmu rozmiarów ciała, według szacunków McHenry’ego (za Wolpoff 1999), miał wynosić 1,4 (40% różnicy między samcem a samicą).

Różne wartości oszacowań dymorfizmu masy ciała dla tych samych gatunków hominidów mogą wynikać z rozmaitych przyczyn: (1) różnic w metodyce szacowań, (2) różnic w wielkościach prób, (3) przynależności osobników do prób, czy wreszcie (4) mogą wynikać z faktu, że dymorfizm pewnych części szkieletu (np. pomiarów twarzoczaszki) może być bardziej wyraźny niż dymorfizm samych rozmiarów ciała (sugestia, którą wysunął Plavcan 1998).

Debata dotycząca poziomu dymorfizmu płciowego różnych gatunków australopiteków omawiana była też w późniejszej literaturze (Lockwood 1999; Reno et al. 2003, 2005; Plavcan et al. 2005; Lockwood et al. 2007). Dla obecnej dyskusji szczególnie ważne są prace Lockwooda, ponieważ autor ten bezpośrednio odnosi się do rozmiarów i wzorców dymorfizmu płciowego południowoafrykańskich australopiteków – jedna z nich (Lockwood 1999) do dymorfizmu *A. africanus*, druga (Lockwood et al. 2007) – dymorfizmu *A. robustus*.

Określając rozmiary dymorfizmu *A. africanus*, Lockwood (1999) posłużył się dwiema metodami. W pierwszej, na podstawie morfologii i ogólnych rozmiarów fragmentów twarzoczaszek, przypisał osobniki do płci (zrobił to w trzech różnych wariantach, w zależności od tego, czy dwa najbardziej kontrowersyjne osobniki należące do *A. africanus* – STS 5 i StW 13 były uważane za samce, samice, czy reprezentantów płci przeciwnych – wówczas StW 13 za samca, a STS 5 – za samicę), i oszacowywał dymorfizm dwóch tak utworzonych grup, za każdym razem otrzymując dla *A. africanus* wynik pośredni pomiędzy dymorfizmem szympansa a dymorfizmem goryla. W drugiej metodzie, Lockwood (1999) korelował średnie wewnątrzgatunkowe współczynniki zmienności niektórych pomiarów twarży ze średnimi wskaźnikami dymorfizmu płciowego ($M/F \times 100$) dla żyjących hominoidów, otrzymując wynik

analogiczny do wyniku z pierwszej metody – średniowysoki dymorfizm płciowy dla *A. africanus* (pośredni pomiędzy dymorfizmem szympansa a goryla).

Choć w wyniku wykonanej w niniejszej pracy analizy otrzymałam bardziej jednoznaczny wynik dla *A. robustus* niż dla *A. africanus* (nie tylko rozmiary, ale i profile wskaźników dymorfizmu płciowego pomiarów czaszki tego kopalnego gatunku hominida i współczesnego gatunku hominoida były wysoce zgodne), to dymorfizm płciowy *A. africanus* też wydaje się wysoki. Do drugiej pracy Lockwooda et al. (2007), zwracającej uwagę na gorylopodobny dymorfizm *A. robustus* (i jego konsekwencje), szczegółowo odniosę się dalej.

Rozważając rozmiary dymorfizmu płciowego gatunków kopalnych, potencjalnie możemy mieć do czynienia z dwoma przeciwnymi co do kierunku rodzajami błędów oszacowań. Z jednej strony, metody szacujące dymorfizm ze współczynników zmienności mogą ten dymorfizm przeszacowywać ze względu na dużą zmienność wewnątrzpłciową (Plavcan 1994). Takiego stanu rzeczy można oczekiwać w wypadku, gdy kopalna próba pochodzi z długiego przedziału czasu, jak analizowane w tej pracy oba gatunki australopiteków (*A. africanus* z przedziału ok. 3,0–2,5 mln, *A. robustus* – z ok. 2,0–1,5 mln). Z drugiej strony, jak sugeruje Lockwood (1999), zmienność rozmiarów osobników kopalnych gatunków może nie być reprezentatywna, ponieważ ich szczątki mogły zostać nagromadzone w wyniku działalności drapieżników i „obciążenia” rozkładu wielkości cech (bardziej prawdopodobnymi ofiarami mogły być mniejsze osobniki).

Choć przeważają opinie, że wczesne hominidy ogólnie charakteryzują się raczej dużym dymorfizmem czaszki i masy ciała, istnieją jednak spory co do faktycznych rozmiarów i znaczenia tego dymorfizmu (Wolpoff 1975a; Steudel 1980; McHenry 1982, 1991, 1992; Hartwig-Scherer 1993; Richmond & Jungers 1995; Lockwood et al. 1996, 2007; Plavcan & van Schaik 1997). Nawiasem mówiąc, na podstawie badań postkranialnych kości australopiteków z Hadar – gatunku *A. afarensis*, Reno et al. (2003), wbrew zdecydowanej większości antropologów, dowodzili, że wczesne hominidy pod względem poziomu dymorfizmu przypominały raczej ludzi, a nie małe człekokształtne.

Dyskusja na temat rozmiarów i szacowania dymorfizmu płciowego może mieć również implikacje taksonomiczne, ponieważ zmienność „dymorficzna” bywa uznawana za zmienność międzygatunkową. Wyniki przedstawianej pracy, stwierdzającej wysoki dymorfizm płciowy u australopiteków, przemawiają za odrzuceniem poglądu, że duża zmienność hominidów jest wynikiem obecności więcej niż jednego gatunku w próbie.

7.2. Dymorfizm płciowy i jego ekologiczne uwarunkowania

Dymorfizm płciowy zwierząt, w tym naczelnych, koreluje z czynnikami ekologicznymi. Oddziaływanie czynników ekologicznych na wielkość dymorfizmu rozmiarów ciała i rozmiarów kła badali na przykład Leutenegger & Cheverud (1985), wykazując (1) związek pomiędzy wielkością dymorfizmu płciowego rozmiarów ciała a systemem kojarzeń (poligamiczne *vs.* monogamiczne) i rodzajem spożywanego pokarmu (liściożercy *vs.* owocożercy), a także – pośrednio – między wielkością dymorfizmu rozmiarów ciała a siedliskiem (naczelne nadrzewne *vs.* naziemne) i rytmem aktywności (nocne *vs.* dzienne), jak również (2) związek pomiędzy wielkością dymorfizmu płciowego rozmiarów kła a rytmem aktywności i systemem kojarzeń.

Siedlisko i presja drapieżnicza

Z pewnością naziemność istot człowiekowatych była istotnym czynnikiem ich ewolucji. Wczesne formy hominidów (np. *Ardipithecus ramidus*; White et al. 1994) żyły co prawda jeszcze na terenach stosunkowo gęsto zadrzewionych – laso-sawannowych i (jak wykazano dla *Australopithecus afarensis*) przejawiały pewne przystosowania do wspinania się na drzewa, ale późniejsze formy australopiteków, szczególnie rozpatrywane w tej pracy *A. africanus* i *A. robustus*, zamieszkiwały już bardziej otwartą sawannę. Wydaje się, że pod względem siedliska, gatunki te niewiele się różniły – żyły na tych samych terenach południowoafrykańskiej sawanny (ich stanowiska często znajdują się w odległości ledwie paru kilometrów od siebie), choć z analizy fauny wynika, że klimat dla pierwszych prawdopodobnie był nieco bardziej wilgotny, a dla drugich bardziej suchy (Brain 1981, Grine 1981, Vrba 1985b) (przypomnijmy, że oba gatunki australopiteków dzieli około pół miliona lat).

Badania terenowe nad naczelnymi rozpoczęte w latach 50. XX wieku (np. DeVore 1964) wskazały, że właśnie wśród form naziemnych wyraźniej występują tendencje do tworzenia grup socjalnych i zachowania prowadzące do hierarchii dominacji. W takich grupach dobór płciowy, poprzez konkurencję między samcami, sprzyja zwiększaniu dymorfizmu płciowego wielkości ciała (na korzyść samców), a także charakterystycznego dla wielu naczelnych, powiększania rozmiarów kła. Nasilenie konkurencji między samcami zależy jednak również od wielu innych czynników ekologicznych, na przykład od specjalizacji pokarmowej, presji drapieżników, a także systemu kojarzeń.

Życie naziemne naraża gatunki na daleko więcej niebezpieczeństw ze strony drapieżników niż życie wśród drzew. W koronach drzew nie tylko jest mniej potencjalnych drapieżników, ale i ucieczka przed nimi jest stosunkowo łatwiejsza. Kiedy zaś naczelne są na otwartej równinie, ochronę (poza ucieczką) może stanowić zdolność dorosłych osobników (u naczelnych – samców) do walki i obrony. Zatem, jak zauważył DeVore (1964, 1965), takie cechy, jak życie w grupach, czy duże samce z dużymi kłami, są takimi adaptacjami do obrony przed żyjącymi na ziemi drapieżnikami. Również Clutton-Brock et al. (1977) twierdzili, że powiększenie rozmiarów ciała naziemnych naczelnych stanowi selekcyjną przewagę dla samców, które bronią grupy przed drapieżnikami (i są na ich ataki narażone podczas transferów między grupami). Natomiast Rowell & Chism (1986) byli zdania, że efekt drapieżnictwa jako presji selekcyjnej w powstaniu dużego dymorfizmu płciowego naczelnych jest niestety niedoceniany.

Specjalizacje pokarmowe

Oprócz presji drapieżniczej, na wielkość ciała, w tym rozmiary dymorfizmu, i powiązania między grupą społeczną a środowiskiem, ma wpływ pokarm (jego rodzaj, obfitość, rozmieszczenie). Jak wykazują Leutenegger & Cheverud (1985), pewna część wariacji dymorfizmu rozmiarów ciała może być przypisana różnicom pokarmowym (gdzie owocożercy są z reguły bardziej dymorficzni niż liściożercy).

Gdy pokarm występuje w obfitości, może się przy nim zgrupować wiele osobników, a na terenach otwartych – jak wspomniano – presja drapieżnicza faworyzuje życie w grupie. W grupie samce konkurują ze sobą o dostęp do samic i dobór płciowy prowadzi do powstania samców o dużych rozmiarach. Choć, jak sądzą Martin et al. (1994), możliwe wyjaśnienie to nie tylko powiększanie się – na skutek doboru naturalnego – rozmiarów samców (gotowych do obrony samic), ale też zmniejszanie się rozmiarów samic, które wówczas wcześniej mogłyby przystępować do rozrodu.

Z każdą niszą ekologiczną wiąże się konkretna optymalna wielkość ciała – uzależniona między innymi od zdolności zwierzęcia do zebrania i przetworzenia dostępnych zasobów pokarmowych. Korzyścią wynikającą ze zwiększonych rozmiarów ciała jest zdolność do zaspokajania potrzeb pokarmowych zasobami niższej jakości, co jest zgodne z tzw. zasadą Kleibera (za Lewinem 2002), która głosi, że gdy masa ciała się zwiększa, potrzeby energetyczne (na jednostkę masy ciała) się zmniejszają. Taylor (1997) też podkreśla korelację rodzaju pożywienia z rozmiarami ciała: większe rozmiary sugerują gorszą jego jakość.

Istnieje korelacja pomiędzy wielkością zwierzęcia i wielkością grupy a wielkością arealu. Krebs & Davies (2001) podkreślają, że specjaliści pokarmowi dysponują większymi arealami niż „generalisci”. Specjalistyczne pożywienie (np. owoce, owady) występuje bowiem w oddalonych od siebie skupieniach (jest rozproszone), liście natomiast występują blisko siebie i w większej obfitości.

Co wiadomo o rodzaju pożywienia australopiteków? Jednym z najważniejszych źródeł informacji na temat diety kopalnych istot jest ich uzębienie. Historycznie rzecz ujmując, wczesne hipotezy dotyczące różnic w zwyczajach pokarmowych australopiteków były oparte na analizach wielkości i proporcji ich zębów (np. Robinson 1954b). O diecie wczesnych hominidów wnioskowano na podstawie danych porównawczych – prymatologicznych i morfologicznych oraz dotyczących wielkości zębów, w tym także formy ich powierzchni kontaktowych i sposobów ścierania tych powierzchni. Uzębienie hominidów i pongidów wykazuje znaczne różnice, sugerujące odmienny skład pożywienia. Ważnymi cechami uzębienia hominidów są: redukcja kłów i siekaczy, pojawienie się dwuguzkowych pierwszych dolnych przedtrzonowców oraz zmiany w zgryzowym położeniu zębów szczęki i żuchwy. Istotna jest też grubość szkliwa: zęby australopiteków są pokryte grubą jego warstwą (przystosowanie do twardego pokarmu roślinnego), podczas gdy u afrykańskich małp człekokształtnych szkliwo jest cienkie. Dzięki redukcji kłów, australopiteki uzyskały przystosowania do efektywnego rozcierania i mielenia pokarmu uzyskiwanego na terenach sawanny. Niektórzy autorzy (Grine 1981, Kay 1985, Lucas et al. 1985), z pewnych różnic w uzębieniu australopiteków wyciągali wnioski, że pomiędzy poszczególnymi ich gatunkami istniały różnice w diecie, inni natomiast twierdzili, że takich różnic nie da się uzasadnić (Wallace 1975).

Od końca lat 70. XX wieku zaczęto stosować mikroskopową analizę starcia zębów w celu rekonstrukcji zwyczajów pokarmowych zwierząt (np. Teaford & Walker 1984, Teaford 1985). Ponieważ technika badania mikrośladał okazała się użyteczna w badaniach współczesnych naczelnych, Grine i Kay wykorzystali ją w celu zrekonstruowania rodzaju pożywienia australopiteków. Zbadano pod tym względem pewną liczbę mlecznych (Grine 1981) i stałych trzonowców (Grine & Kay 1988, Kay & Grine 1988) należących do *A. africanus* i *A. robustus*. Wyniki okazały się interesujące (ujawniono m.in. istotne różnice częstości „rys” i „dołków” na powierzchni szkliwa badanych zębów). Różnice w mikrośladałach na trzonowcach *A. africanus* i *A. robustus* wyraźnie sugerują odmienności przystosowań pokarmowych tych dwóch gatunków hominidów. Kay & Grine (1988) twierdzą (patrz też Kaszycka 1994), że chociaż ogólne cechy aparatu żucia u obu gatunków wskazują na roślinożerność,

to jednak mikroślady na zębach *A. africanus* są podobne do tych, jakie obserwuje się u dzisiejszych naczelnych o diecie złożonej głównie z liści i mięsistych owoców, *A. robustus* natomiast jest pod tym względem podobny do tych naczelnych, w których diecie liczne są twarde części roślin, takie jak ziarna, orzechy czy nasiona roślin strączkowych.

Peters (1981) na podstawie analizy mechanizmu i wydolności żucia wczesnych hominidów doszedł jednakże do nieco innych konkluzji. Stwierdził on, że jeśli gatunek *A. africanus* uznać (za Robinsonem) za wszystkożerny, to formy masywne należałoby uważać za „superwszystkożerców”, ponieważ ich aparat żucia był tak wydajny, że mogły korzystać z dowolnego rodzaju pokarmu, czego nie da się powiedzieć o formach „gracylnych”. Również Sillen (1992) na podstawie chemicznych analiz stosunku strontu (Sr) do wapnia (Ca) kopalnych kości i zębów, które przeprowadził dla fauny ze Swartkrans, zasugerował „eklektyczną” wszystkożerność masywnego australopiteka (stosunek Sr/Ca u *A. robustus* okazał się niski i pośredni pomiędzy tym u lampartów i pawianów). Lee-Thorp et al. (1994) z kolei, badając stabilne izotopy węgla w szkliwie zębów *A. robustus*, doszli do wniosku, że choć u masywnych australopiteków przeważał pokarm pochodzący z roślin typu C₃, to istotny procent zajmowało również pożywienie pochodzące z roślin typu C₄ (które ekologicznie istotne stało się pod koniec miocenu) – pochodzące albo bezpośrednio z tych roślin (niektóre trawy), albo ze zwierząt, które te trawy jadły, co znowu przemawia raczej za wszystkożernością *A. robustus*. Za wszystkożernością masywnych australopiteków optuje również w swej przeglądowej pracy Pickering (2006). Strait et al. (2009) natomiast, w najnowszej pracy dotyczącej biomechaniki odżywiania się *A. africanus* sugeruje, że australopiteki żywiły się nie małymi, ale dużymi (o średnicy ok. 10–50 mm) i twardymi obiektami – jak orzechy i nasiona.

Podsumowując zatem dane o zwyczajach pokarmowych południowoafrykańskich australopiteków, możemy stwierdzić, że oba gatunki australopiteków były prawdopodobnie wszystkożerne z przewagą roślinożerności (z dodatkiem pewnych składników pochodzenia zwierzęcego). W diecie form masywnych, najprawdopodobniej występowało jednak więcej składników wymagających bardzo intensywnego żucia (np. nasiona, kłącza, korzenie, twarde owoce, orzechy). Tego rodzaju pokarm można uważać za pełnowartościowy i wysoko wydajny, a jego źródła zapewne występowały w rozproszeniu na znacznej przestrzeni. Nie było to zatem obfite pożywienie niskiej jakości, które dla masywnych australopiteków postulowali Walker (1981), Foley (1987) i Foley & Lee (1989).

Nie ma bliskich analogii między dietą australopiteków a dietą goryli (które żywią się głównie liśćmi i pędami), ani bliższych analogii między dietą australopiteków a dietą szympansov (żywiących się głównie owo-

cami). Sposób odżywiania australopiteków mógł przypominać raczej zwyczaje pokarmowe pawianów sawannowych, które w zasadzie żywią się wszystkim – owocami, korzeniami, bulwami, nasionami traw, liśćmi, żywicą, a nawet małymi ssakami (Strum 1981). Jeśli australopiteki konkurowały w jakiejś mierze z naziemnymi małpami zwierzkształnymi (w depozytach ze Swartkrans występują kopalne formy pawianów bardzo przypominające gatunki współczesne; np. Fleagle 1999), to przewagę zyskiwały w tej części niszy pokarmowej, która zawierała pokarm wymagający żucia i rozcierania (duże trzonowce, małe kły).

7.3. System kojarzeń a dymorfizm płciowy

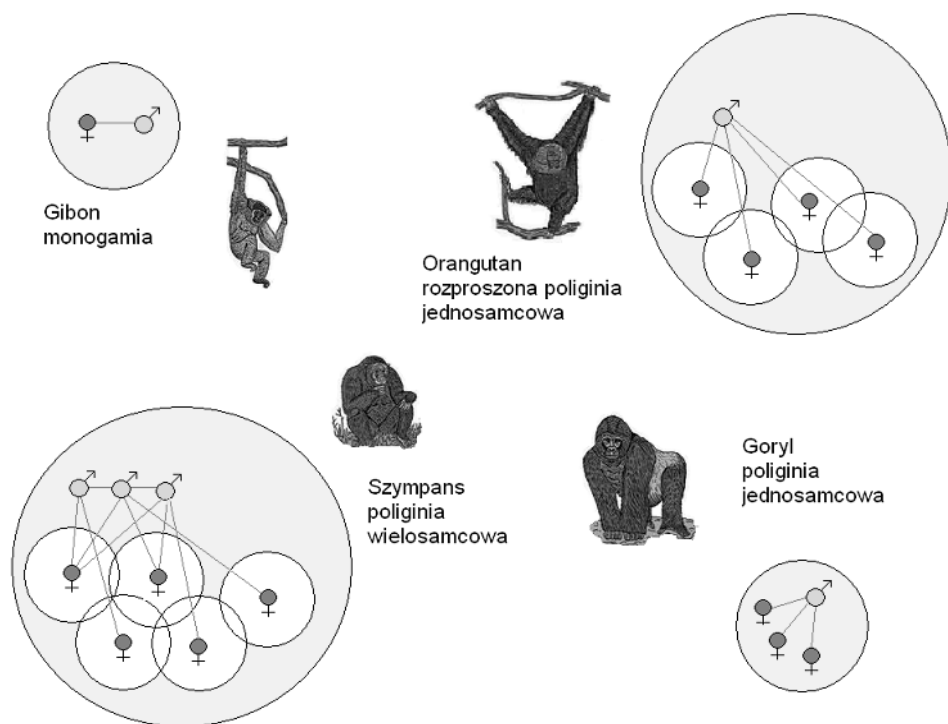
Dymorfizm płciowy naczelnych jest silnie związany z gatunkowo zróżnicowanymi strategiami rozrodczymi. Ponieważ u dzisiejszych naczelnych dymorfizm płciowy z reguły jest skorelowany z międzysamcową rywalizacją o partnerki płciowe, co znajduje wyraz w systemie kojarzeń, u gatunków kopalnych może być cenną wskazówką przy próbach rekonstrukcji ich ekologii i społecznych zachowań.

Systemy kojarzeń i związana z tym organizacja socjalna naczelnych przybierają najrozmaitsze formy, od samotniczego życia samców i grup rodzinnych tworzonych przez samice z młodymi (np. orangutan), po duże, wieloosobnicze i wielosamcowe stada (np. pawiany), o rozmaicie wyrażonej organizacji wewnętrznej.

U współcześnie żyjących małp człekokształtnych, istnieją trzy zasadnicze typy organizacji społecznej (**ryc. 97**): (1) grupa złożona z monogamicznych par i zależnych od nich młodych (gibon) – samce i samice zasadniczo nie różnią się wielkością; (2) poliginia jednosamcowa, gdzie dorosły samiec ma wyłączny dostęp do dojrzałych samic (goryl i orangutan) – samce dwukrotnie większe od samic; i (3) poliginia wielosamcowa, gdzie grupa spokrewnionych samców współdziała ze sobą, a samice w okresie rui łączą się z kilkoma samcami (szympanse) – samce o około 30% większe od samic. Zatem zmienność ta u dzisiejszych hominoidów osiąga znaczne rozmiary i nie ma powodu, by sadzić, że u form kopalnych była ona mniejsza.

Obserwacje behawioru współcześnie żyjących naczelnych wykorzystywano jako modele do rekonstrukcji życia wymarłych gatunków naszych przodków. W przeszłości różne współczesne gatunki naczelnych uznawano za dobre modele organizacji społecznej „ostatniego wspólnego przodka” linii afrykańskich małp człekokształtnych i człowieka.

Pierwszym z takich modeli były pawiany (Washburn & DeVore 1961, Strum & Mitchell 1987) i choć są one małpami zwierzkształnymi, za-



Ryc. 97. Typy organizacji społecznej u dzisiejszych małp człekokształtnych (za Lewinem 2002, zmodyfikowane)

tem dość dalekimi krewnymi hominidów, wydawały się dobrym wzorcem, ze względu na to samo środowisko życia, które zajmowało wiele australopiteków – sawannę. Drugim modelem był szympanś zwyczajny – *Pan troglodytes* (np. Reynolds 1966, Tanner 1981). Był on modelem o tyle atrakcyjnym, że genetycznie z człowiekiem jest najbliższym spokrewnionym. Modelem trzecim był szympanś karłowaty – *Pan paniscus* (Zihlman et al. 1978, Susman 1987), ze względu na bardziej „zgeneralizowane” (uogólnione) proporcje ciała, najmniejszy spośród wielkich małp człekokształtnych dymorfizm płciowy, a także podobieństwa do człowieka w sferze zachowań seksualnych. Jest wreszcie możliwy model czwarty, postulujący, że społeczna struktura przodków afrykańskich małp człekokształtnych i człowieka mogła być zbliżona do struktury charakterystycznej dla goryli (Lewin 2002, za Foley & Lee 1989).

Ze względu jednak na istnienie wielu niezgodności i kontrowersji, żaden z modeli nie zyskał trwałej przewagi nad innymi.

7.3.1. Haremy i opóźnione dojrzewanie samców *Australopithecus robustus*. Koncepcja Lockwooda

Poważna część argumentów przemawiających za trafnością rekonstrukcji organizacji socjalnej kopalnych form pochodzi z danych o ich dymorfizmie płciowym. Opierając się na takich właśnie przesłankach, koncepcję haremowej struktury grup socjalnych u masywnych australopiteków przedstawili Lockwood et al. (2007). Warto tej koncepcji się przyjrzeć, ponieważ – choć jest mocno spekulatywna – bierze pod uwagę najnowsze dane o kopalnych hominidach i, ze względu na miejsce publikacji – tygodnik *Science*, które ma znaczny zasięg oddziaływania.

Lockwood et al. (2007) przeprowadził analizę międzypłciowych różnic w czasie (wieku) osiągnięcia dojrzałości osobników południowoafrykańskiego masywnego gatunku australopiteka – *A. robustus*, połączoną z oszacowaniem rozmiarów dymorfizmu płciowego. Na podstawie analogii do współczesnych goryli (np. Shea 1985, Leigh & Shea 1995), Lockwood i współpracownicy doszli do wniosku, że u *A. robustus* wzrastanie samców było przedłużone, a ich system kojarzeń polegał na utrzymywaniu przez dominującego samca haremu, co eliminowało z rozrodu wiele innych, młodych, samców (żyjących poza haremami).

Autorzy w badaniach posłużyli się powiększoną w ostatnich latach próbą *A. robustus* (fragmenty szczęk i twarzy kilkunastu dorosłych osobników ze Swartkrans, Kromdraai i Drimolen). Osobniki porangowali według rozmiaru (na 9 kategorii) i podzielili według wieku ocenianego starciem zębów (na 7 kategorii). Według Lockwooda, największymi osobnikami były samce należące do wyższych kategorii wieku. Mniejszymi rozmiarami charakteryzowały się osobniki należące do różnych grup wiekowych. Ponieważ małe osobniki miały występować w każdej kategorii wieku, uznano, że jest to dowód na to, że osobniki małe są samicami szybko kończącymi wzrastanie. Ponieważ u goryli samce dłużej rosną i później osiągają dojrzałość (Shea 1985, Leigh & Shea 1995), zatem mniejsze, ale młodsze, osobniki masywnych australopiteków miały być właśnie takimi, jeszcze ciągle rosnącymi samcami.

Charles Lockwood zwrócił uwagę, że pogląd na dymorfizm płciowy u *A. robustus* zmienił się po odkryciu osobnika z Drimolen (DNH 7), który jest dużo mniejszy niż pozostałe, a cechy morfologiczne sugerują, że w gatunku tym mamy do czynienia z dużym dymorfizmem płciowym, podobnym do tego, jaki charakteryzuje goryla (a nie szympansa czy człowieka). Lockwood uważał też, że nie jest prawdopodobne, aby jakakolwiek inna kompletna czaszka *A. robustus* należała do samicy, ponieważ różnica pomiędzy czaszką DNH7 a najmniejszą z poprzednio znanych, w miarę kompletnych czaszek (tj. TM 1517 i SK 48) jest zbyt duża, aby obie należały do zakresu zmienności osobników żeńskich.

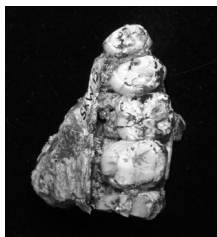
Ostatecznie, zdaniem Lockwooda et al. (2007), proporcja płci w kopalnej reprezentacji *A. robustus* wynosi 4 : 15 na korzyść samców. Ten dziwny stan nierównej reprezentacji płci autorzy uzasadniają ekologicznie. Jeśli odkryte szczątki kopalne południowoafrykańskich masywnych australopiteków pochodzą z brekcji jaskiniowych, a więc są ofiarami drapieżników (co w odniesieniu do stanowiska Swartkrans postulował Brain 1981), to można przypuszczać, że ofiarami tymi były głównie samce. Zgodnie z takim założeniem, szansa na stanie się ofiarą drapieżnika jest większa dla żyjącego poza grupą samca niż dla stale przebywającej w grupie-haremie samicy. Dysproporcja płci oraz duży dymorfizm oznaczają zatem haremową strukturę socjalną masywnych australopiteków.

Rozumowanie Lockwooda ma jednak wiele punktów wątpliwych. Wyniki mojej analizy dymorfizmu australopiteków pozwalają zakwestionować niektóre twierdzenia omówionej wyżej koncepcji.

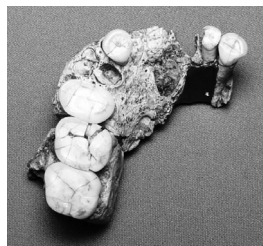
Proporcja płci. Jak już wspomniano, omawiając wyniki analizy skupień, oszacowany w tej pracy i postulowany również przez Lockwooda et al. (2007), dymorfizm płciowy cech twarzoczaszki *A. robustus* odpowiadał rozmiarom dymorfizmu goryla. Stosując metodę skupień dla *A. robustus*, stwierdziłam jednak (w przeciwieństwie do postulatów Lockwooda), że analiza ta podzieliła próbę masywnych australopiteków na dwie – o podobnej liczebności – grupy (w założeniu płci), o proporcji 8 : 9 osobników (patrz **ryc. 98 i 99**). Można zatem wnioskować, że albo dymorfizm masywnych australopiteków jest niższy (i zastosowana metoda skupień jest nieadekwatna), albo proporcja płci (4 : 15 na korzyść samców) była u Lockwooda źle oszacowana.

Nawiasem mówiąc, dysproporcja płci u osobników ze Swartkrans, według Lockwooda et al. (2007), ma kontrastować z równą proporcją płci u osobników z Sterkfontein (Lockwood 1999), co sugerowałoby różnice w strukturze społecznej tych dwóch gatunków południowoafrykańskich australopiteków.

Płeć a rozmiary ciała. Zastanawiająca jest po pierwsze: arbitralność przypisania osobników do płci – małe (kategorii 1–2) to samice, wszystkie inne (kategorie wielkości 3–9) to samce (por. ryc. 101). Lockwood et al. (2007, *supporting online material*) uzasadniali to nie tylko metrycznie (również morfologicznie), między innymi powołując się na najmniejszego (i najmłodszego) samca – osobnika SkW 11 – i jego rzekomo podobne pomiary do innych samców z jednej strony, a różnice z DNH 7 – z drugiej. Na przykład jeden z pomiarów przytaczanych przez Lockwooda et al. (2007) (ANMB) wynosił: dla osobnika DNH 7 = 38 mm, dla SkW 11 = 39 mm, dla innych samców = 42–51 mm; inny pomiar (IFOB):



SkW 12



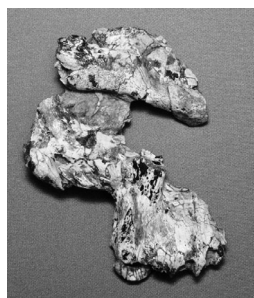
SkW 8



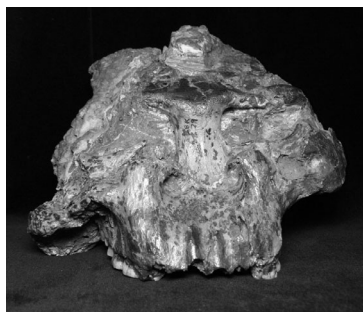
DNH 7



SkW 11



COB 101



SK 79



SK 13/14

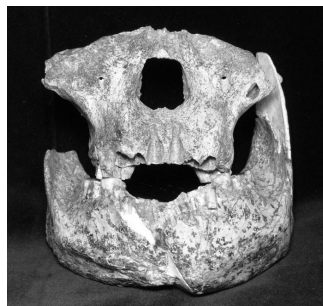


SK 48

Ryc. 98. Szczątki *Australopithecus robustus* zaliczone w analizie skupień do mniejszych osobników – przypuszczalnie samic (fot. K.A. Kaszycka)



SK 52



SK 12



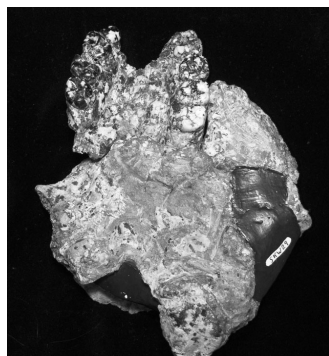
SK 46



SK 83



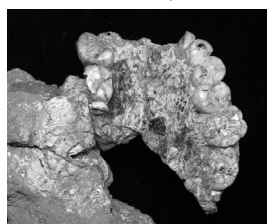
TM 1517



SkW 29



SK 11



SK 845

Ryc. 99. Szczątki *Australopithecus robustus* zaliczone w analizie skupień do większych osobników – przypuszczalnie samców (fot. K.A. Kaszycka)

dla osobnika DNH 7 = 45 mm, dla SkW 11 = 48 mm, dla innych samców = 52–55 mm. Powyższe twierdzenie Lockwooda jest zatem wyraźną nadinterpretacją.

Po drugie, należy zwrócić uwagę, że metody szacowania rozmiarów na podstawie drobnych fragmentów kości kopalnych osobników mogą być zawodne. Na podstawie jednego lub niewielkiego zestawu pomiarów osobnik może być uznany za dużego, na podstawie innego – za małego. Na przykład osobnik SkW 12 (reprezentowany przez fragment szczęki z zębami), określony przez Lockwooda (na podstawie pomiaru od płaszczyzny zębodołowej do dolno-bocznego rogu otworu gruszkowatego) jako największy, w analizie skupień znalazłby się między samicami, ponieważ jedyny zachowany (spośród 12 używanych) pomiar twarzoczaszki (długość łuku zębodołowego na odcinku P3-M2) był mały.

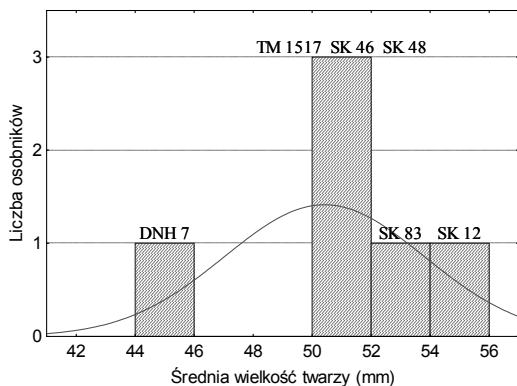
Płeć a zakres zmienności. Według Lockwooda et al. (2007), nie jest prawdopodobne, aby wszystkie trzy kompletne czaszki masywnych australopiteków: DNH 7, TM 1517 i SK 48 były samicami, ze względu na zbyt duże różnice wielkości między nimi (i – w związku z tym – zbyt duży zakres zmienności ewentualnych osobników żeńskich). Jednak:

- Analiza skupień zaliczyła osobnika SK 48 do tej samej grupy co osobnika DNH 7.

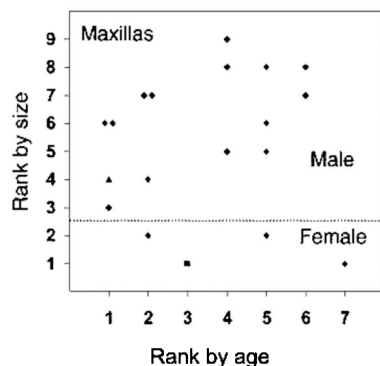
- Histogram obrazujący zakres zmienności wynikający z oszacowania rozmiarów ciała sześciu najbardziej kompletnych osobników u Lockwooda (patrz **ryc. 100**) nie jest wcale jednoznaczny. Trudno przypuszczać, że rozkłady średnich rozmiarów wielkości twarzoczaszki samców i samic australopiteków byłyby całkowicie rozłączne. Tej rozłączności nie ma nawet dla średnich rozmiarów analogicznych pomiarów samców i samic goryli.

- Zakres zmienności liczony wskaźnikiem „średnia 12 pomiarów osobnika większego przez średnią osobnika mniejszego” jest większy pomiędzy dwiema, skrajnymi wielkością, samicami goryla (osobniki M 2 / Cam I.42; w zbiorze $N = 19$; wartość = 1,15) niż między osobnikami australopiteków TM 1517 / DNH 7 (wskaźnik = 1,131; co zgodne jest ze wskaźnikiem podawanym przez Lockwooda et al. 2007) czy SK 48 / DNH 7 (wskaźnik = 1,128). Należy też zwrócić uwagę, że wskaźnik odnoszący średnią wielkość dużej do małej samicy goryla (1,15) jest identyczny jak wskaźnik dymorfizmu płciowego ze średnich samców i samic ($WDP = 1,15$ dla 11 pomiarów twarzoczaszki bez kłów; w zbiorze $N = 48$).

- Przypisując samicom kategorie wielkości 1–2, a samcom 3–9, ogromnie się rozszerza zakres zmienności samców, przy minimalnym zakresie zmienności dla samic. Takie sytuacje nie zdarzają się u znanych naczelnych.



Ryc. 100. Średnie wielkości sześciu najbardziej kompletnych osobników *Australopithecus robustus* (za Lockwood et al. 2007)



Ryc. 101. Zależności między płcią, wiekiem a rozmiarami ciała (Lockwood et al. 2007: 1445)

Wiek a rozmiary ciała. Korelacja między wiekiem a rozmiarami ciała wśród osobników płci męskiej ($r = 0,52$; $p = 0,03$; Lockwood et al. 2007) jest możliwa tylko przy założeniu, że kategorie wielkości 3 i 4 to samce (patrz **ryc. 101**). Wyniki przeprowadzonej przeze mnie analizy skupień (por. ryc. 96) pokazują, że niekoniecznie założenia Lockwooda i jego współpracowników są trafne.

Należy też zaznaczyć, że zależności między wiekiem a rozmiarami ciała w obrębie płci (wśród samic: brak związku; wśród samców korelacja: małe – młode, duże – stare) autorom nie udało się wykazać na materiale żuchw – trzy osobniki średniej kategorii wielkości nie pasowały ani do samic ani do samców. Lockwood et al. (2007, *supporting online material*) w uzasadnieniu nieoznaczania płci (tzn. nieomawiania wyników) żuchw napisał, że ich „dostępne egzemplarze zachowały mniej informacji niż szczęki”.

Nierówne dla płci ryzyko śmierci w wyniku ataku drapieżnika. Nie-realistyczne wydają się przesłanki, na których Lockwood et al. (2007) oparli swe założenie o nierównej proporcji płci. Powołując się na literaturę (np. Pusey & Packer 1987), uznali oni, że u dymorficznych płciowo naczelnych, niedominujące samce spędzają więcej czasu samotnie – na peryferiach grup społecznych – lub w małych kilkumaleńskich bandach. Peryferyjne, samotnicze życie naraża zaś samce na większe ryzyko stania się ofiarą drapieżnika (Dunbar 1987, Cowlishaw 1994). Przykładem tego miałyby być zachowania pawianów, wśród których śmiertelność samców wzrasta trzykrotnie, kiedy są w rozproszeniu, poza grupą

(Alberts & Altman 1995). Ta różnica śmiertelności miała pasować do, postulowanej przez Lockwooda, czterokrotnej różnicy proporcji płci (3 : 14 na korzyść samców) dla masywnych australopiteków ze Swartkrans. Zatem, tak właśnie – samotnie (lub w kilkusetosobowych bandach) miałyby żyć młode samce *A. robustus*. Samice zaś, według Lockwooda et al. (2007), podobnie jak u goryli, migrowałyby z grup, w których się urodziły i mało czasu spędzały w samotności, przenosząc się bezpośrednio do samotnego samca lub nowej grupy.

Jeśli jednak – jak sądzi Lockwood – grupy społeczne masywnych australopiteków miałyby przypominać grupy społeczne goryli, to należy pamiętać, że w społecznościach goryli i samce, i samice migrują między grupami (np. Harcourt 1978, Stewart & Harcourt 1987, Stokes et al. 2003): „młodzieńcy” opuszczają grupę tuż przed osiągnięciem dojrzałości, a samice mogą zmieniać grupy nawet kilka razy (Watts 1990, Fleagle 1999). Jest to zachowanie przeciwne w stosunku do większości małych zwierzęcych (w tym pawianów, na które się powołuje Lockwood) – gdzie samice dorastają i zostają w swych rodzinnych grupach, podczas gdy samce przemieszczają się z grupy do grupy. Po śmierci dominującego samca, grupa goryli ulega dezintegracji, ale samice nie przenoszą się do innego haremu wszystkie razem: samice z młodymi raczej unikają wówczas samców (by zapobiec dzieciobójstwu), podczas gdy samice bez młodych dołączają do mniejszych lub nowych grup (Sterck et al. 1997, za Watts 1996). Poza tym, jak zwraca uwagę Wrangham (1987a), zarówno wśród samic, jak i samców goryli ogólnie istnieje tendencja do unikania przemieszczania się w pojedynkę nie tylko ze względu na strach przed drapieżnikami, ale również strach przed agresją ze strony innych goryli. Twierdzenie Lockwooda, że presja drapieżników podlegały tylko (lub przede wszystkim) samce, nie wydaje się zatem dobrze uzasadnione.

Do rozważenia pozostaje jeszcze następująca sprawa: w materiałach kopalnych ze Swartkrans znajduje się dość dużo osobników młodocianych (dzieci) *A. robustus*. Co prawda Schaller (1972), badając drapieżniki, stwierdził, że podczas gdy lwy zabijają zwierzęta wszystkich grup wiekowych, lamparty, gepardy i likaony częściej wybierają osobniki młode, niemniej kwestia pozostaje otwarta – dlaczego przed wyłapywaniem przez drapieżniki specjalnie chronione miałyby być samice, a już nie ich dzieci?

7.3.2. Wnioskowanie na temat zachowań australopiteków

Wyniki mojej pracy nie pozwalają podtrzymać twierdzenia Lockwooda et al. (2007) (patrz też Gibbons 2007) o haremowej organizacji socjalnej *A. robustus*, analogicznej do struktury grup współczesnych goryli.

Dostępne dane dla południowoafrykańskich australopiteków sugerują unikatową kombinację małego dymorfizmu płciowego kła oraz dużego dymorfizmu masy ciała (na co, dla wczesnych hominidów, wskazywali już np. Richmond & Jungers 1995, Lockwood et al. 1996, Plavcan & van Schaik 1997). Z punktu widzenia zachowań społecznych wczesnych hominidów, te dwa przejawy różnic płciowych przystosowawczo wydają się przeciwstawne – poliginiczne naczelne z reguły wykazują duży dymorfizm kła, podczas gdy monogamiczne – nie (np. Leutenegger & Kelly 1977, Harvey et al. 1978). Zatem, u kopalnych hominidów, mały dymorfizm kła wskazywałby raczej na niski poziom międzysamcowej rywalizacji (Kelley 1989) czy reprodukcyjną monogamię (Lovejoy 1981, choć patrz Milton 1985), duży dymorfizm masy ciała – na wysoki poziom międzysamcowej rywalizacji i poliginię (Wolpoff 1976a; Leutenegger & Shell 1987; Foley & Lee 1989; McHenry 1994; Plavcan & van Schaik 1997; Lockwood et al. 2007).

Plavcan (2000) podkreśla jednak, że choć ewolucja dymorfizmu płciowego u ssaków zasadniczo związana jest z poliginią i jego obecność u kopalnego taksonu zasadnie interpretowana jest w ten sposób (np. Gingerich 1995), to brak dymorfizmu jednak niekoniecznie musi oznaczać monogamię. Możliwe jest zatem, że redukcja dymorfizmu kła u sawannowych hominidów wynika nie tyle z systemu kojarzeń, ile z przystosowań pokarmowych, pozwalających uniknąć konkurencji z pawianami sawannowymi.

Próbując wyjaśnić, dlaczego dymorfizm płciowy kłów u wysoce dymorficznych (pod względem rozmiarów ciała) hominidów jest tak mały, powoływano się na hipotezę Darwina (1871) o używaniu narzędzi jako substytutu kłów (np. Washburn 1960; Brace 1967; Wolpoff 1971, 1976) oraz stworzono szereg innych. Między innymi potencjalną przyczynę redukcji kła widziano w ewolucji współpracy społecznej i monogamicznej strategii rozrodczej (Mann 1972, Lovejoy 1981). Szereg koncepcji dotyczyło przystosowań „pokarmowych”. Na przykład Mills (1963) sugerował, że u hominidów kły uległy redukcji, ponieważ, na skutek redukcji prognatyzmu, kolidowały w zgryzie z bocznymi siekaczami, natomiast Jolly (1970) był zdania, że utrudniały one boczne ruchy szczęk podczas żucia. Podobne rozumowanie przedstawiła później Milton (1985), która uważała, że duże kły w połączeniu z dużymi trzonowcami mogły nie być faworyzowane przez dobór, ponieważ stwarzałyby mechaniczne problemy obniżające skuteczność żucia. Jungers (1978) z kolei zaproponował model „rozwojowego stłoczenia”: Powołując się na analogie z subfossylnymi małpiatkami madagaskarskimi z rodzaju *Hadropithecus*, uznał za wiarygodne, że kły u australopiteków, wyrzynając się później (np. MLD 2) lub w tym samym czasie (np. SK 55) co sąsiadujące zmolaryzowane pierwsze przedtrzonowce, zmniejszały się z czasem przede wszystkim w konsekwencji drastycznie ograniczonego miejsca w łuku żębodołowym. Leute-

negger & Shell (1987), na podobnej co Jungers podstawie, sugerowali redukcję kła na skutek stłoczenia zębów związanego z redukcją prognatyzmu twarzowego (a tym samym rozmiarów szczęk). Jeszcze inne wyjaśnienie redukcji kła u wczesnych hominidów przedstawił Greenfield (1990, 1992, 1998), który krytykując poprzednie modele, zasugerował, że redukcja wielkości kła i co za tym idzie dymorfizmu płciowego tego zęba, odzwierciedla presję do włączenia kła (razem z siekaczami) do obszaru tnącego, czyli zmiany funkcji kła na sieczną. Plavcan & Kelley (1996) uważają jednak hipotezę Greenfielda za nieprawdopodobną funkcjonalnie, choć zauważają przy tym, że jeśli kły u naczelnych nie są używane jako broń, ich wielkość faktycznie ulega redukcji.

Aby ostatecznie podjąć decyzję co do przypuszczalnej struktury społecznej południowoafrykańskich australopiteków, warto podsumować, co z zachowań dzisiejszych naczelnych możemy wnioskować na temat zachowań australopiteków – na przykład w jak dużych grupach żyły, czy jak wyglądała proporcja samców do samic w grupie.

- Obserwowany duży dymorfizm płciowy cech twarzoczaszki (a w konsekwencji duży dymorfizm masy ciała) oznacza poliginie. Taki system kojarzeń jest oczekiwany w warunkach naziemności, otwartego terenu i presji drapieżniczej.

- Mimo sugerowanego dużego dymorfizmu rozmiarów ciała, południowoafrykańskie australopiteki nie były tak duże jak goryle (samce goryli osiągają masę ciała ok. 170 kg, zaś samice ok. 80 kg). Australopiteki były raczej średniej wielkości istotami, a ich, szacowana na podstawie kości pozaczaszkowych, masa ciała według McHenry'ego (1992, 1994) – wynosiła około 30 kg (dla samic) – 40 kg (dla samców); średnio około $35,5 \pm 18$ kg (dla *A. africanus*) i około $36,1 \pm 18$ kg (dla *A. robustus*), choć według Steudel (1980), średnia masa ciała dla „gracylnych” australopiteków to 36 kg; dla „masywnych” zaś 59 kg. Jeśli chodzi o jakość pokarmu – australopiteki najprawdopodobniej były wszystkożerne z przewagą roślinożerności, spożywały pokarm raczej pełnowartościowy, występujący w rozrzuconych skupieniach, zatem teren ich żerowania (zajmowany areal) był stosunkowo duży.

- Skoro australopiteki były średniej wielkości istotami, to presja drapieżnicza nie wskazuje na jednosamcowe harem jak u goryli, z powodu wysokiego ryzyka (jeden niewyposażony w duże kły, powiedzmy 40–50 kg, samiec, nie obroniłby grupy samic przed drapieżnikami); raczej były to grupy wielosamcowe z możliwością współdziałania między samcami.

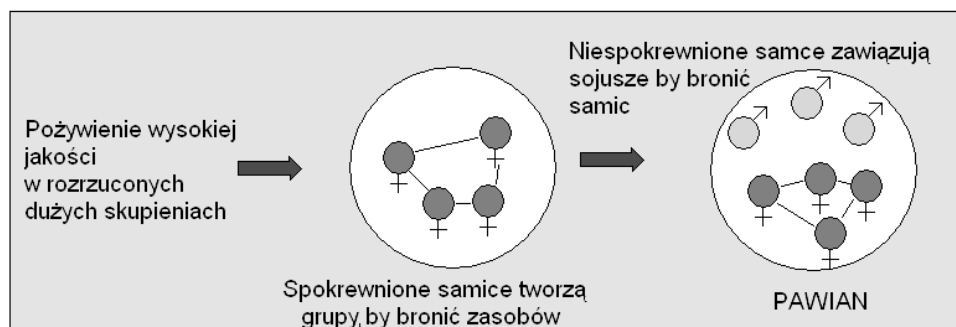
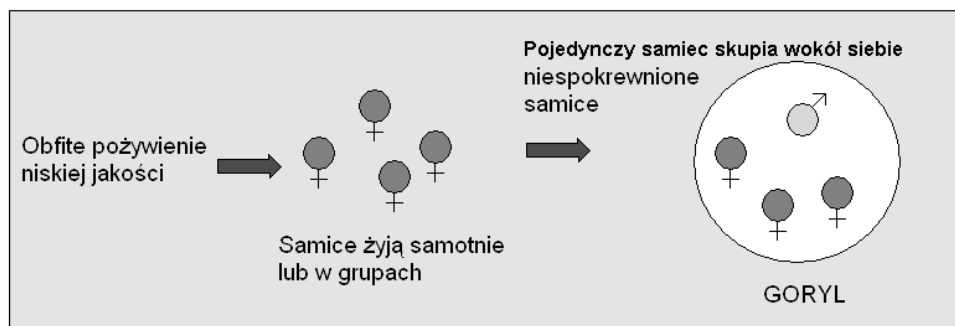
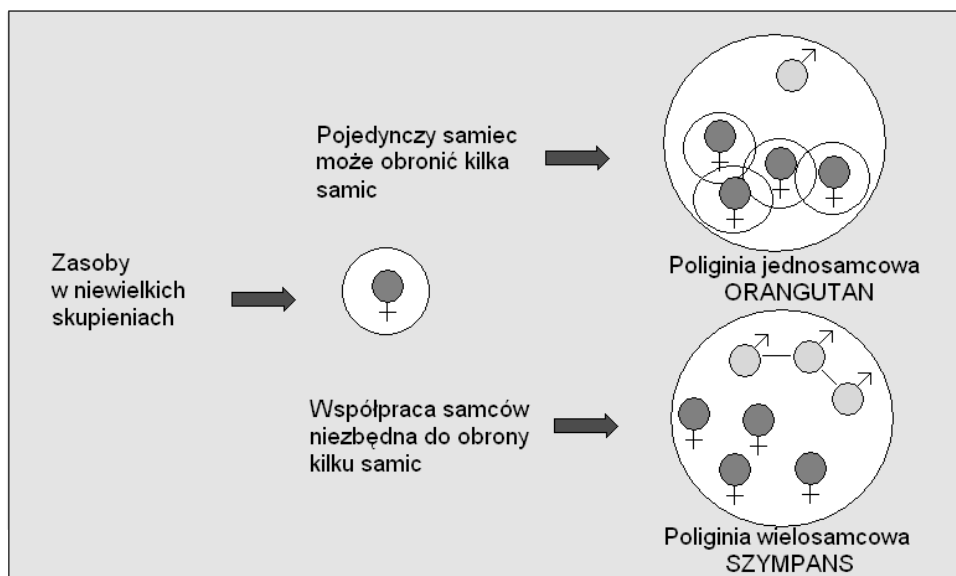
- Nie wydaje się prawdopodobne, by samice australopiteków żerowały w rozproszeniu (jak czynią to samice dużych małp człekokształtnych), ponieważ na otwartej sawannie jest to zbyt ryzykowne (zatem samice najpewniej tworzyły koalicje). Wrangham (1987a) zauważa, że jeśli pożywienie występuje w niewielkich skupieniach, to samice będą

żerować pojedynczo (jak u orangutana i szympansa), przy obfitym pożywieniu niskiej jakości samice mogą żerować samotnie lub w grupach (jak u goryli), natomiast przy wysokiej jakości pożywieniu w rozrzuconych dużych skupieniach, spokrewnione samice tworzą grupy by bronić zasobów (jak u większości pawianów sawannowych) (patrz **ryc. 102**), a niespokrewnione samce zawiązują koalicje, by bronić samic (przed innymi samcami) i jednocześnie konkutować o nie. U naczelných bowiem zasobów pożywienia bronią grupy oparte na więzach samic (żaden gatunek naczelných nie tworzy takiego systemu społecznego, w którym samce zaangażowane są w obronę zasobów).

- Duży dymorfizm przemawia przeciwko grupom wielosamcowym opartym na pokrewieństwie samców (taki układ społeczny charakterystyczny jest dla szympansa), co australopitekom (wraz z ochładzaniem się klimatu w miocenie i rozproszeniem zasobów pokarmowych) przypisywali Foley & Lee (1989). Jak podkreśla jednak Lewin (1998, 2002), do takiego modelu nie pasują rozmiary dymorfizmu płciowego. Jeśli dymorfizm jest duży, to musi istnieć konkurencja samców o dostęp do samic. W grupie spokrewnionych samców, samce powinny raczej współpracować ze sobą, a nie konkutować. Dlatego dla południowoafrykańskich australopiteków (szczególnie tych masywnych) bardziej prawdopodobna wydaje się struktura społeczna złożona z wielosamcowych grup opartych na spokrewnionych ze sobą samicach, a niespokrewnionych samcach.

Niektórzy autorzy (np. Foley & Lee 1989) podkreślali jednak, że u hominidów pokrewieństwo samic w grupach-haremach nie jest możliwe, bo długie „posiadanie stanowiska” dominanta (analogicznie do goryla nizinnego) niekorzystnie odbijałoby się na młodych samicach, które ponosiłyby koszty przedłużającej się wsobności i obniżonej szansy na znalezienie partnerów, gdyby nie oddalały się od swoich matek. Nie ma w tym jednak analogii do australopiteków, bo struktura społeczna goryla, nie wydaje się dla nich prawdopodobna.

Wrangham jest zdania, że ostatni wspólny przodek afrykańskich małp człekokształtnych i człowieka miał „zamknięte układy społeczne, wrogie, zdominowane przez samce relacje międzygrupowe, egzogamię u samic i brak sojuszy między samicami oraz kontakty płciowe samców z więcej niż jedną samicą” (1987b: 68). Foley & Lee (1989) oraz Lewin (1998, 2002) twierdzą, że pierwotna struktura społeczna determinuje (i limituje) w dużym stopniu przebieg późniejszej ewolucji. I tak ewolucja od struktury wielosamcowej, nie opartej na pokrewieństwie samic, do struktury wielosamcowej, opartej na takim pokrewieństwie, jest ich zdaniem wysoce nieprawdopodobna, bo stadia pośrednie byłyby niefunkcjonalne. Zatem, jeśli małpy człekokształtne nie tworzą grup społecznych opartych na spokrewnionych samicach, to takie same struktury przewidywać by należało dla całego kładu, w tym australopiteków.



Ryc. 102. Wpływ rozmieszczenia i jakości pokarmu na strukturę reprodukujących się grup naczelnych (za Lewinem 2002, zmodyfikowane)

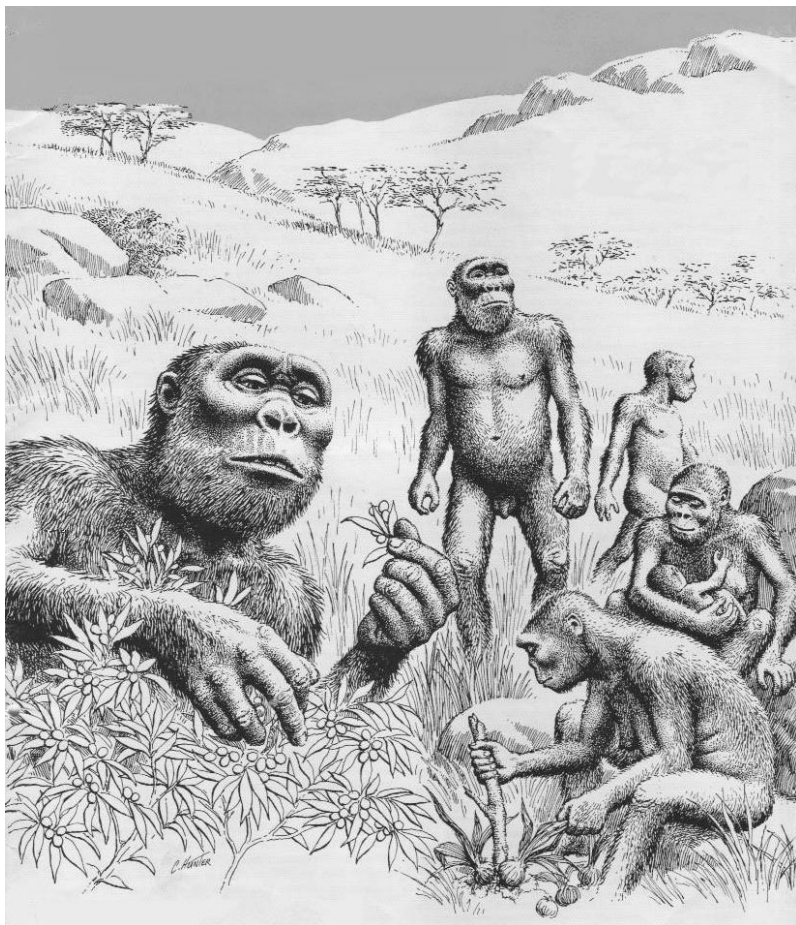
Dlaczego jednak cały kład małp człekokształtnych, czy raczej afrykańskich wielkich małp człekokształtnych (bo jest ona jednak inna u monogamicznych gibbonów czy samotniczych orangutanów), miałby mieć organizację społeczną opartą na takich samych zasadach? Nawiasem mówiąc, jak podkreślają Pusey & Packer (1987), u większości gatunków naczelnych, które żyją w grupach zawierających więcej niż jedną zdolną do rozrodu samicę, to samce (nie samice) wykazują większą tendencję do opuszczania grup rodzinnych i transferu między grupami. Choć zazwyczaj autorzy powołują się na zasadniczą odmienną strukturę społeczną małp zwierzkokształtnych od człekokształtnych, to oczywiście od tej reguły istnieją wyjątki. Na przykład, choć większość gatunków pawianów sawannowych (*Papio papio*, *P. anubis*, *P. cynocephalus* i *P. ursinus*) tworzy wielosamcowe grupy oparte na spokrewnionych ze sobą samicach i niespokrewnionych samcach, to pawiany płaszczowe (*P. hamadryas*) są całkowicie odmienne (np. Nagel 1973, Stammach 1987) – tworząc jednosamcowe haremy złożone z kilku (jednej do czterech) samic. Poszczególne jednosamcowe grupy, kierowane przez spokrewnione samce, często towarzyszą jednak sobie, tworząc kłany (Abegglen 1984), a wiele klanów – gromady (Sigg et al. 1982). Smuts (1987) na przykładzie pawianów anubis przytacza, że u pawianów sawannowych o wielosamcowej strukturze grupy, samce i samice często rozwijają silne preferencje do określonych partnerów seksualnych w kontekście długotrwałego związku społecznego.

Sterck et al. (1997) w proponowanym przez siebie modelu ekologicznym przyjmują, że presja drapieżnicza skutkuje w ten sposób, że samice żyją grupowo. Życie grupowe z kolei, powoduje współzawodnictwo o zasoby, a natura tego współzawodnictwa kształtuje społeczne związki samic. Wewnątrz- i międzygrupowa rywalizacja prowadzi do powstania czterech kategorii związków społecznych samic (**tab. 35**).

Tabela 35. Kategorie związków społecznych samic (za Sterck et al. 1997)

Kategoria społeczna samic	Rywalizacja wewnątrzgrupowa	Rywalizacja międzygrupowa	Przykłady
Rozproszone – egalitarne	niska	niska	szympansy, goryle, pawian płaszczowy
Osiadłe – egalitarne	niska	wysoka	większość małp rodzaju <i>Cercopithecus</i>
Osiadłe – nepotyczne	wysoka	niska	większość pawianów i makaków
Osiadłe – nepotyczno-tolerancyjne	wysoka	wysoka	<i>Macaca nigra</i>

Określenie „rozproszone” oznacza też opuszczanie grup urodzenia, a „osiadłe” – pozostawanie w niej, czyli filopatrię. Czcionką pogrubioną zaznaczono najczęściej występujące



Ryc. 103. Rekonstrukcja grupy południowoafrykańskich, masywnych australopiteków (*A. robustus*). Dzięki uprzejmości Freda Grine'a (Grine 1981)

Oprócz podawanego już przykładu różnic u allopatrycznych gatunków pawianów sawannowych (*Papio hamadryas* vs. *Papio papio*, *P. anubis*, *P. cynocephalus* i *P. ursinus*), są i inne blisko spokrewnione gatunki, które całkowicie różnią się organizacją społeczną, ze względu na pewne różnice ekologiczne, na przykład gatunki z rodzaju *Saimiri* (*S. sciurens* i *S. oerstedii*) (Mitchell et al. 1991).

Skoro warunki życia (siedlisko, dieta, presja drapieżnicza) południowoafrykańskich hominidów w porównaniu z ich leśnymi afrykańskimi przodkami się zmieniły (to co było dobre w lesie, przestało być dobre na sawannie), można założyć, że zmianie mogła podlegać również ich orga-

nizacja społeczna. Prawdopodobne wydają się wielosamcowe grupy (**ryc. 103**) kooperujących ze sobą, w obronie samic, samców. Czy były to grupy oparte na pokrewieństwie samic (analogię mogą tu stanowić większość gatunków pawianów sawannowych), czy pokrewieństwie samców (jak w klanach pawianów płaszczowych), trudno rozstrzygnąć. Niewykluczona jest też opcja trzecia, a mianowicie taka, że rodzinne grupy urodzenia zmieniały osobniki obu płci (co obserwuje się u małp z rodzaju *Alouatta*). Australopiteki były niepodobne do żadnego z dzisiejszych wyższych naczelných i raczej nie powinniśmy oczekiwać, że da się je dopasować do któregoś ze znanych nam dzisiaj wzorców behawioralnych.

8 Podsumowanie

Dymorfizm płciowy jest ewolucyjną odpowiedzią na potrzeby reprodukcyjne danego gatunku podlegającego oddziaływaniom specyficznego zestawu warunków środowiska. Dymorfizm u naczelnych jest zjawiskiem istotnym ze względu na jego specyfikę gatunkową z jednej strony i korelację ze wzorcami zachowań społecznych – z drugiej. Wiedza o kopalnych hominidach z konieczności ograniczona jest głównie do ich morfologii – o zachowaniach można wnioskować jedynie pośrednio, na podstawie śladów ich działalności. Znaleziska przedstawicieli grupy australopiteków – naszych przodków sprzed kilku milionów lat, choć gromadzone są od kilkudziesięciu lat, ciągle jednak są niezbyt liczne, warto jednak, korzystając ze zwiększającego się zasobu znalezisk, próbować wiedzę w zakresie ich możliwych form życia społecznego pogłębić.

Celem tej monografii było określenie rozmiarów i ustalenie wzorca dymorfizmu płciowego południowoafrykańskich australopiteków, co pozwoliło na nową próbę interpretacji niektórych aspektów ich zachowań społecznych. Podstawą analizy stały się materiały kopalne (czaszkowo-zębowe) dwóch gatunków plio-plejstocenских hominidów, pochodzących ze stanowisk Republiki Południowej Afryki (*Australopithecus africanus* i *Australopithecus robustus*). Materiałem porównawczym pozwalającym na przetestowanie metod analizy szczątków kopalnych były czaszki i zęby współczesnych hominoidów, afrykańskich małp człekokształtnych – goryla i szympansa o znanej płci, behawiorze i ekologii.

Wielkość dymorfizmu w odniesieniu do współczesnych małp człekokształtnych oszacowano bezpośrednio – jako wskaźniki odnoszące średnie wartości pomiarów osobników męskich do średnich wartości pomiarów osobników żeńskich (M/F). Szacowanie rozmiarów dymorfizmu płciowego w próbach kopalnych zostało dokonane na kilka sposobów, z wykorzystaniem metod statystycznych, opartych na szacowaniu parametrów rozkładu pomiarów w próbach złożonych z osobników o nieoznaczonej płci i opracowanych specjalnie w celu badań na ograniczonych liczebnie zbiorach.

Ponieważ u dymorficznych płciowo naczelnych, oprócz różnic w ogólnej wielkości ciała, największe zróżnicowanie płciowe wykazują kły, od tych zębów rozpoczęto analizę. Oszacowanie rozmiarów dymorfizmu płciowego kłów australopiteków poprzedzono obliczeniem wskaźników rzeczywistego dymorfizmu w seriach porównawczych – goryli i szympan-sów. Pozwoliło to sprawdzić skuteczność metod szacowania dymorfizmu na materiale, w którym indywidualne oznaczenia płci są znane.

W przypadku zębów, dla obu małp człekokształtnych najlepszych oszacowań dostarczała metoda CV (bazująca na wartości współczynnika zmienności). Tę metodę zastosowano więc do oszacowania dymorfizmu zębów kopalnych hominidów. Średni dymorfizm płciowy w wymiarach kła oszacowany metodą CV, dla obu gatunków australopiteków wyniósł około 10% (w porównaniu do ok. 30% dymorfizmu kłów u szympansa i ok. 50% u goryla). Najbardziej dymorficznym pomiarem dla australopiteków okazała się wargowo-językowa [BL] szerokość kła, z tym, że dla *Australopithecus africanus* był to pomiar szerokości górnego kła, dla *Australopithecus robustus* – kła dolnego.

Obliczone wskaźniki rzeczywistego dymorfizmu płciowego cech czaszek goryli i szympan-sów pozwoliły sprawdzić skuteczność metod szacowania dymorfizmu na tej grupie pomiarów. Dla całości badanych cech czaszki goryla, najbliższe rzeczywistych okazały się wyniki uzyskane metodą MoM (dla okolicy twarzy – metodą ARM). Wielkość dymorfizmu cech czaszek szympansa najlepiej odtwarzała metoda CV (w wersji CV10). Ponieważ na materiałach kopalnych liczba możliwych do wykonania pomiarów jest ograniczona, ostatnim krokiem analizy skuteczności metod szacowania dymorfizmu u małp człekokształtnych na podstawie pomiarów ich czaszek było sprawdzenie metod z wykorzystaniem takich cech, dla których liczebność prób gatunków australopiteków była większa lub równa siedem. Uzyskane wyniki nie zmieniły wniosków uzyskanych z analizy kompletu cech. Dla goryla najlepsze oszacowania dawała metoda MoM (średnio zaniżyła dymorfizm o 1%), dla szympansa najlepszych oszacowań dostarczyła metoda CV(10) (średnio zawyżyła dymorfizm o 1%). Ponieważ dla australopiteków rzeczywisty dymorfizm czaszki nie jest znany, po oszacowaniu go całym zestawem metod, wybrano wyniki oszacowań metodami dającymi najlepsze efekty u afrykańskich małp człekokształtnych.

W celu dokonania wyboru, która metoda szacowania dymorfizmu najlepiej nadaje się do określenia dymorfizmu obu gatunków australopiteków (najlepsza dla goryli, najlepsza dla szympan-sów czy uśredniony wynik obu metod), posłużono się testem nieparametrycznym – statystyką rang. Wartości współczynników zmienności najbardziej licznie reprezentatywnych pomiarów skonfrontowano z danymi małp człekokształtnych (wskaźniki dymorfizmu płciowego są skorelowane ze współczynnikami

zmienności całej próby). Przy uwzględnieniu 19 cech czaszki, współczynniki korelacji rang Spearmana, obliczone dla szeregów cech w parach gatunków, okazały się istotne statystycznie dla wszystkich kombinacji par (podobne profile), choć współczynnik korelacji Pearsona był nieistotny dla pary: *A. africanus* – goryl. Wyliczono też współczynniki korelacji dla profili wskaźników dymorfizmu małp i australopiteków. Oprócz istotnej korelacji rang dla pary: goryl – szympan, „małpie” profile dymorfizmu płciowego wykazywały tylko jedną istotną korelację, a mianowicie w parze: goryl – *A. robustus*. Okazało się zatem, że goryl i *A. robustus* mają nie tylko podobne rozmiary, ale także podobne wzorce (profile) dymorfizmu. Żadna z wersji oszacowań współczynników dymorfizmu nie korelowała z profilem dymorfizmu szympansa. Nisko dymorficzny szympanś zatem nie był dobrym modelem do szacowania dymorfizmu żadnego z dwóch badanych gatunków australopiteków. (Dla *A. africanus*, goryl również nie wydał się dobrym wzorcem).

Innym, dodatkowym, sposobem podejścia do zagadnienia oceny zróżnicowania płciowego w zbiorze danych, będących pomiarami osobników o nieustalonej płci, był podział tych osobników na dwie różniące się rozmiarami grupy, dokonany metodą analizy skupień. Ze względu na liczebności zestawu pomiarów i chęć odniesienia wyników uzyskanych tą metodą do wyników ostatnio publikowanej pracy w *Science*, metodę analizy skupień zastosowano jedynie w odniesieniu do australopiteków „masywnych”. Rozdzielenie tą metodą zbiorów afrykańskich małp człekokształtnych dało satysfakcjonujące wyniki w wypadku wysoce dymorficznych goryli (aż 94% osobników zaliczonych do grup osobników większych i mniejszych – samców i samic było nimi rzeczywiście). Znacznie gorszy wynik jednak uzyskano odnośnie do nisko dymorficznych szympanśów – u nich prawie 30% osobników zostało błędnie zakwalifikowanych do grup płci.

Próba złożona z 17 osobników gatunku *A. robustus*, reprezentowanych pomiarami 12 cech czaszki, została w ten sposób rozdzielona na dwa podzbiory: „samców” i „samic”, które różniły się istotnie sześcioma z 12 cech. Znając rzeczywiste pomiary osobników wchodzących w skład podzbiorów, wyliczono średnie dla cech tych podzbiorów, a następnie rozmiary „dymorfizmu” obu grup. Wskaźniki dymorfizmu wyliczono na tej samej zasadzie, na podstawie której uzyskano dane o rozmiarach rzeczywistego dymorfizmu płciowego małp – dzieląc średnie cech grupy w założeniu męskiej przez żeńską (M/F). Opisany sposób postępowania pozwolił na „przypisanie” płci poszczególnym przedstawicielom serii *Australopithecus robustus*, a to umożliwiło zakwestionowanie niektórych założeń koncepcji Lockwooda et al. (2007) odnośnie do nierównej proporcji płci (4 : 1 na korzyść samców) u znanych osobników należących do masywnych australopiteków.

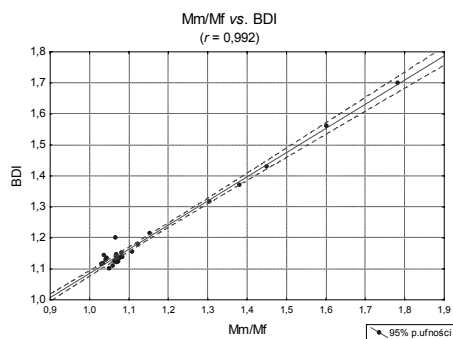
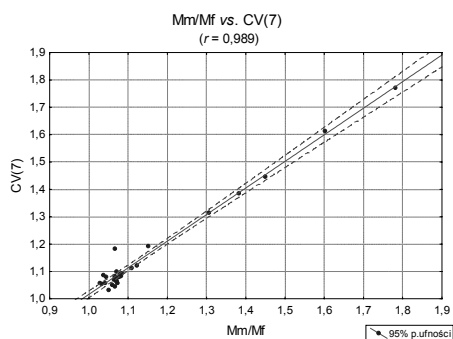
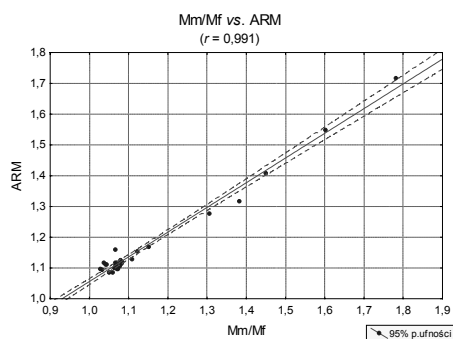
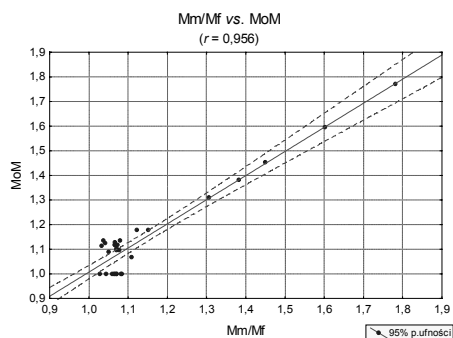
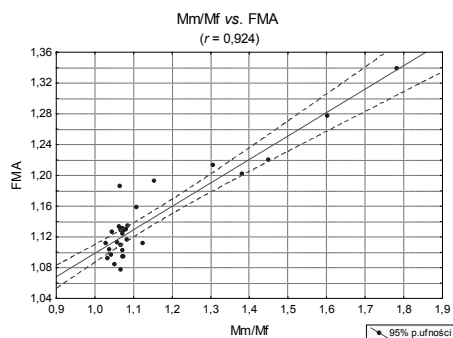
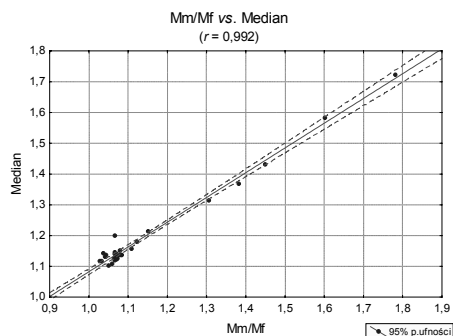
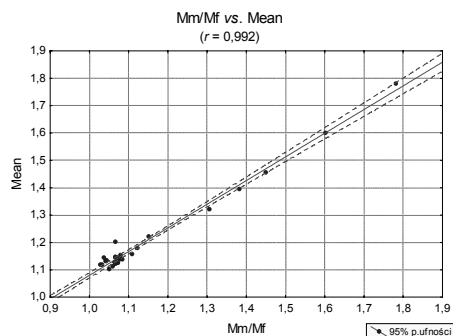
Analizowane w tej pracy dane czaszkowe i zębowe dla południowoafrykańskich wczesnych hominidów dosyć wyraźnie sugerują unikatową kombinację: małego dymorfizmu płciowego kła oraz dużego (kilkunastoprocentowego) dymorfizmu cech czaszki, a co za tym idzie – masy ciała. *Australopithecus robustus*, ze swym oszacowanym wskaźnikiem dymorfizmu płciowego rozmiarów twarzoczaszki na około 1,13, okazał się bardziej dymorficzny od szympansa ($WDP = 1,06$), prawie rozmiarów goryla ($WDP = 1,15$). (Dymorfizm rejonu twarzoczaszki *Australopithecus africanus* wydaje się nieco niższy niż dymorfizm *A. robustus*).

Należy jednak pamiętać, że problematycznych obszarów przy studio waniu dymorfizmu form kopalnych jest wiele. Po pierwsze, problemem takim jest wielkość i integralność próby. Po drugie, warto zwrócić uwagę na relację między dymorfizmem różnych elementów szkieletu a dymorfizmem rozmiarów ciała. Nie da się bowiem wykluczyć takiej możliwości, że istnieje różnica między wczesnymi hominidami a współczesnymi hominoidami w rozwoju rejonu kranio-facjalnego: południowoafrykańskie australopiteki mogły mieć bardzo dymorficzne twarze, pozostając umiarkowanie dymorficzne, jeśli chodzi o szkielet pozaczaszkowy.

Na tle dyskusji na temat obecnego stanu wiedzy o dymorfizmie australopiteków naszkicowano, w jaki sposób wiedza ta może być wykorzystywana w interpretacjach ekologicznych. Siedlisko, przystosowania pokarmowe, presja drapieżnicza i, oczywiście, system kojarzeń mają związek z rozmiarami dymorfizmu płciowego. Południowoafrykańskie australopiteki były średniej wielkości naziemnymi mieszkańcami sawanny, odżywiającymi się zróżnicowanym pokarmem roślinnym wymagającym intensywnego żucia. Uzyskane przeze mnie wyniki przemawiają za tym, że były zapewne poliginiczne, ale wydaje się, że żyły w grupach wielosamcowych (harenowa struktura społeczna współczesnych goryli nie wydaje się dla australopiteków dobrym modelem).

Aneksy

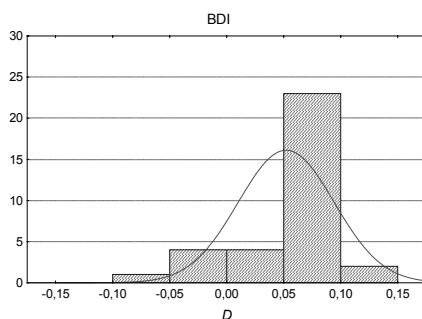
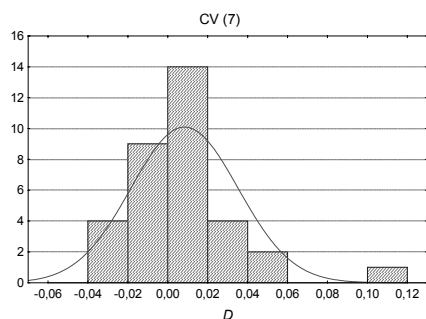
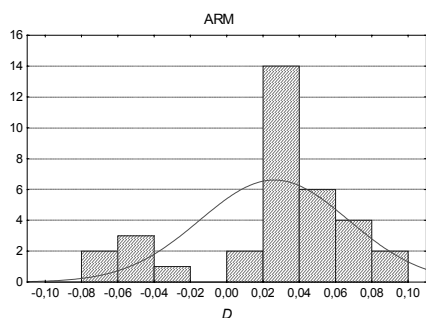
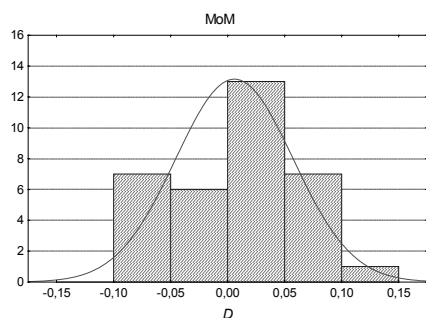
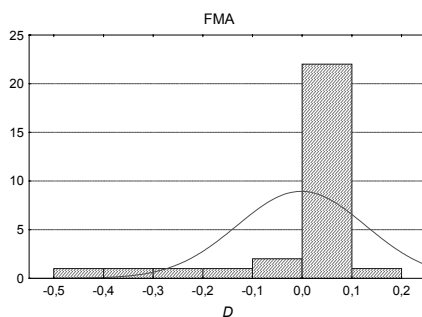
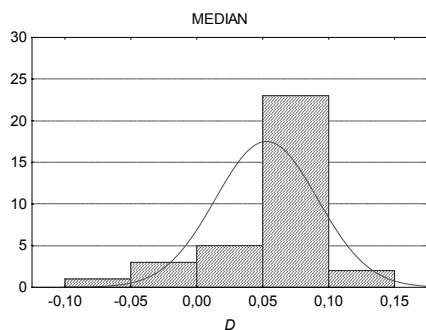
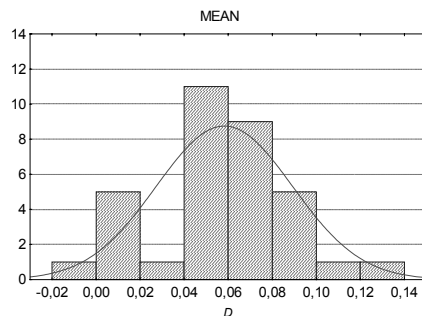
- 1. Ryciny uzupełniające do rozdziału 4**
- 2. Materiały porównawcze (goryle i szympany)**



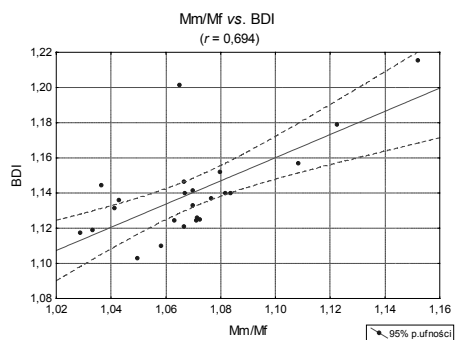
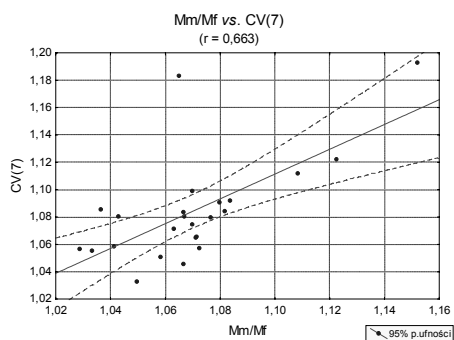
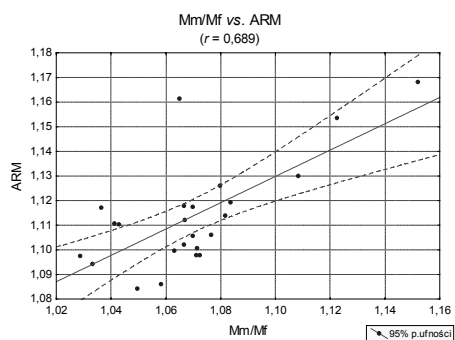
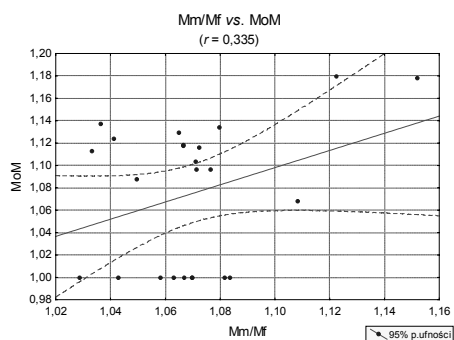
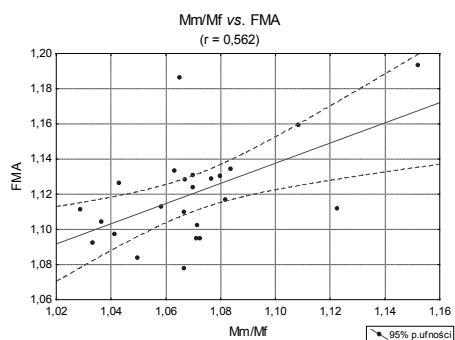
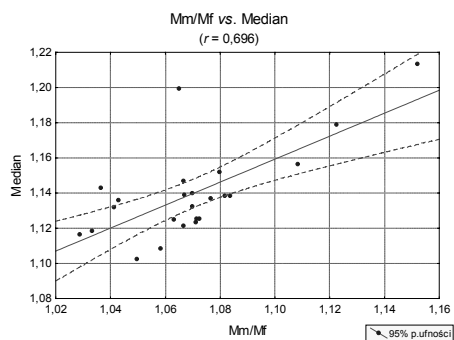
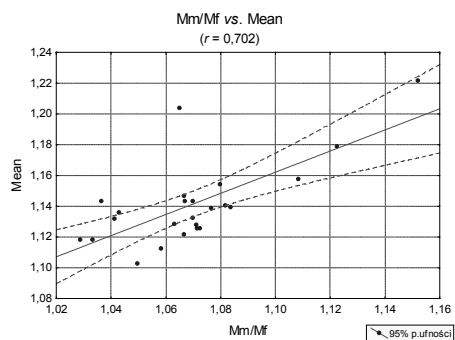
Ryc. A-1. Goryle (zęby). Dobroć metody szacowania dymorfizmu płciowego – korelacje między wskaźnikiem rzeczywistym (Mm/Mf) a oszacowanym siedmioma różnymi metodami

Szympansy – zęby (średnie różnice D)

Metoda	N cech	M	SD
Mean	34	0,091	0,046
Median	34	0,086	0,052
FMA	29	0,064	0,084
MoM	34	0,032	0,053
ARM	34	0,062	0,056
CV(7)	34	0,035	0,042
BDI	34	0,087	0,052



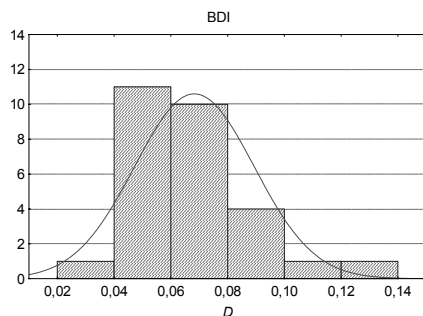
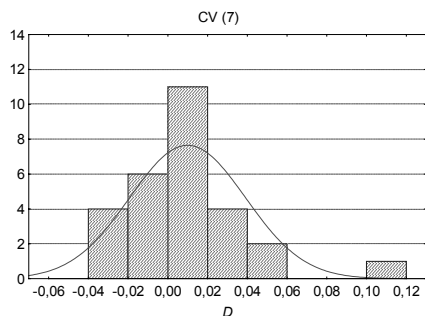
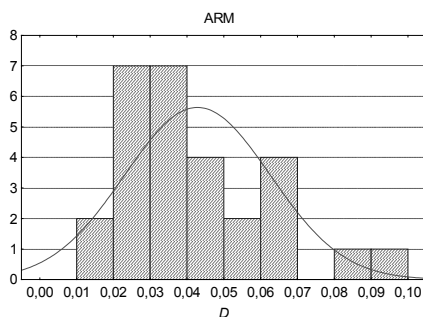
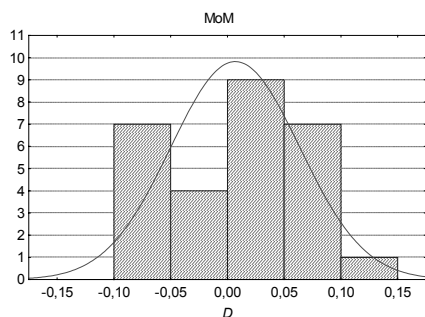
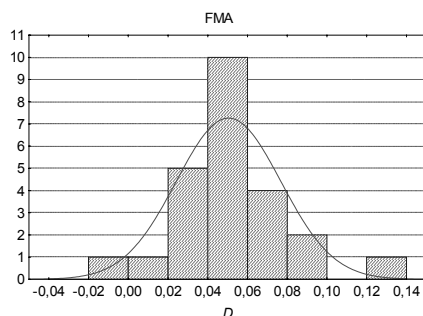
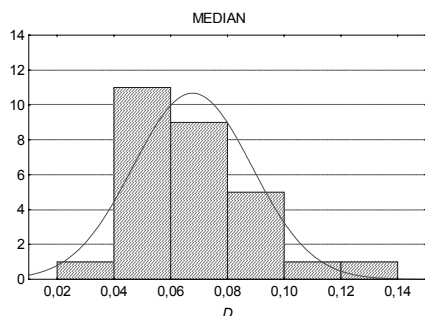
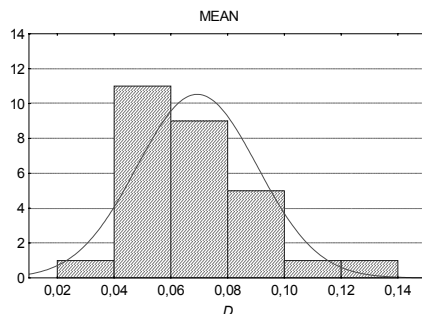
Ryc. A-2. Goryle (zęby bez klów). Dobroć metody szacowania dymorfizmu płciowego – korelacje między wskaźnikiem rzeczywistym (Mm/Mf) a oszacowanym siedmioma różnymi metodami



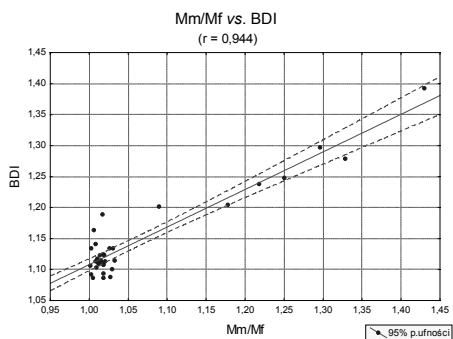
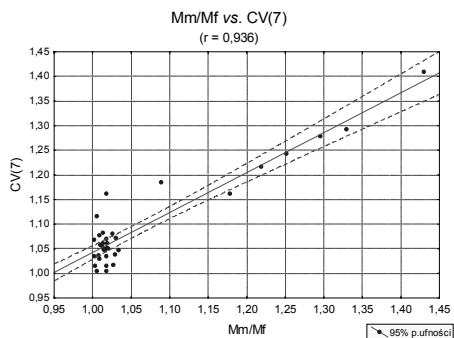
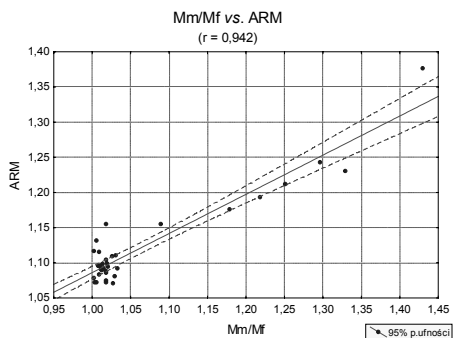
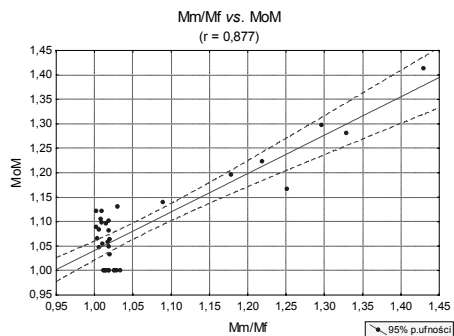
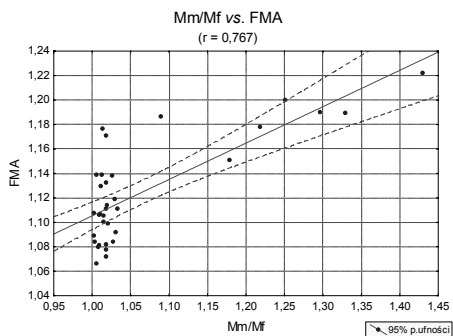
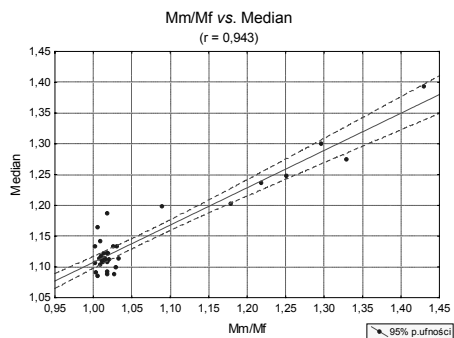
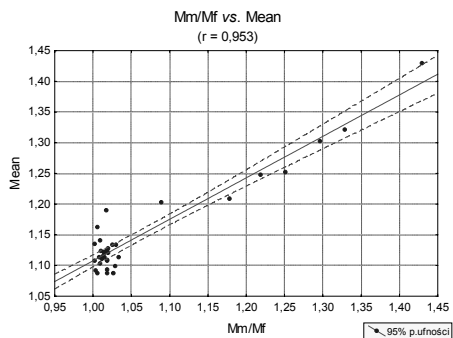
Ryc. A-3. Goryle (zęby bez klów). Dobroć metody szacowania dymorfizmu płciowego – korelacje między wskaźnikiem rzeczywistym (Mm/Mf) a oszacowanym siedmioma różnymi metodami

Goryle – zęby bez C (średnie różnice D)

Metoda	N cech	M	SD
Mean	28	0,069	0,021
Median	28	0,068	0,021
FMA	24	0,050	0,026
MoM	28	0,007	0,057
ARM	28	0,043	0,020
CV(7)	28	0,010	0,029
BDI	28	0,068	0,021



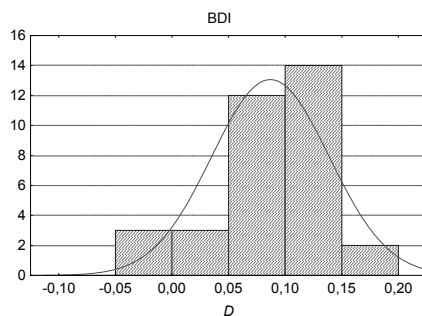
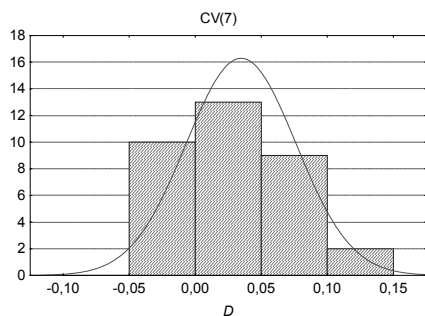
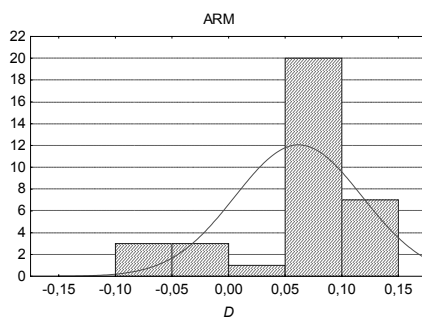
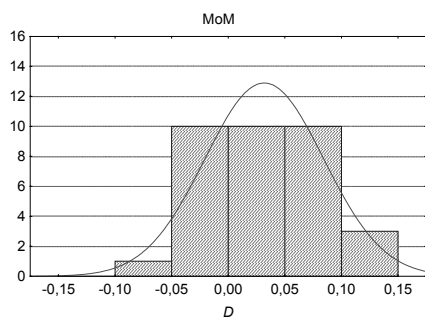
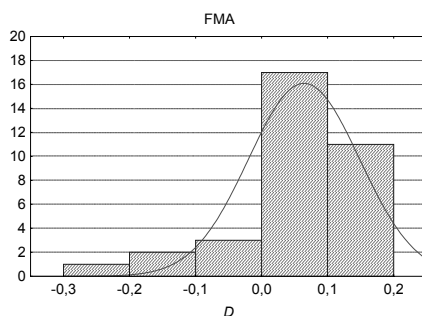
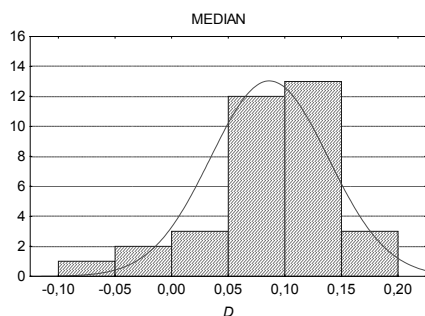
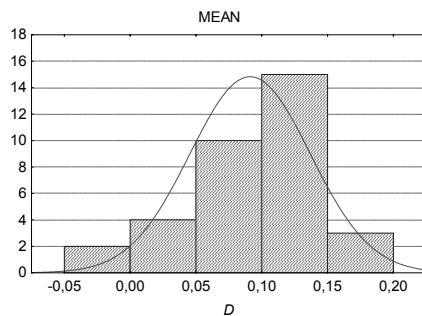
Ryc. A-4. Goryle. Rozkłady błędów szacowania dymorfizmu płciowego zębów (z wyłączeniem klów) różnymi metodami



Ryc. A-5. Szympansy (zęby). Dobroć metody szacowania dymorfizmu płciowego – korelacje między wskaźnikiem rzeczywistym (Mm/Mf) a oszacowanym siedmioma różnymi metodami

Szympansy – zęby (średnie różnice D)

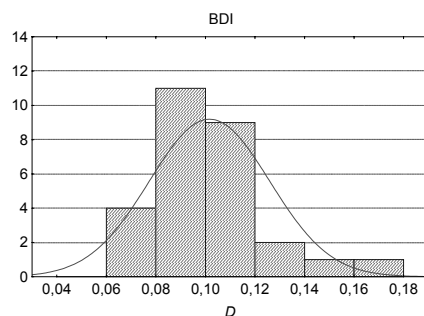
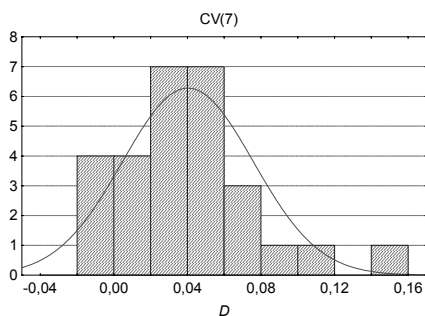
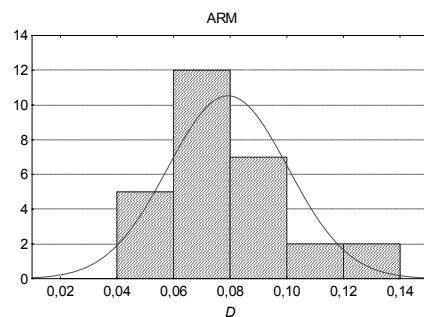
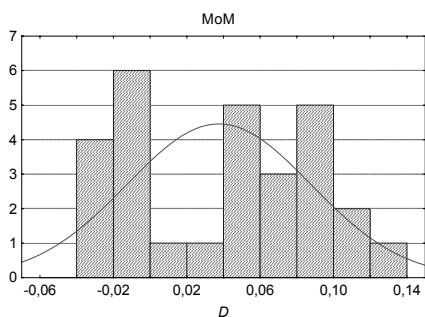
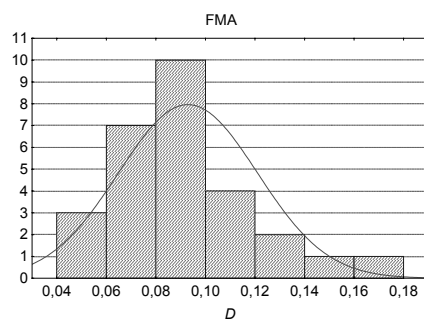
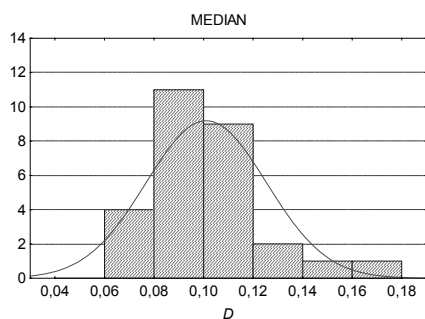
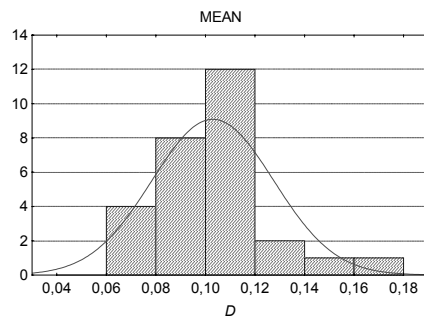
Metoda	N cech	M	SD
Mean	34	0,091	0,046
Median	34	0,086	0,052
FMA	29	0,064	0,084
MoM	34	0,032	0,053
ARM	34	0,062	0,056
CV(7)	34	0,035	0,042
BDI	34	0,087	0,052



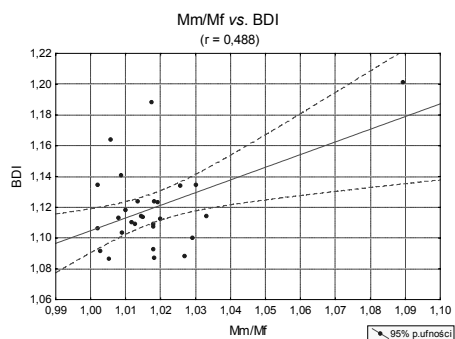
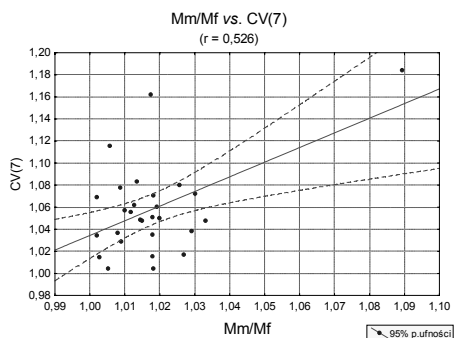
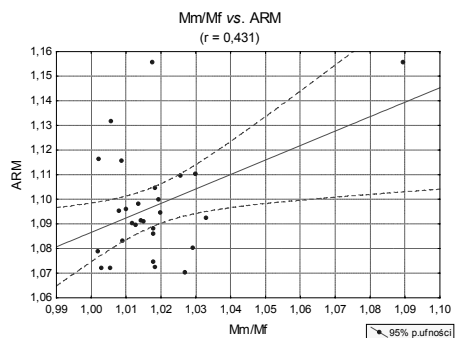
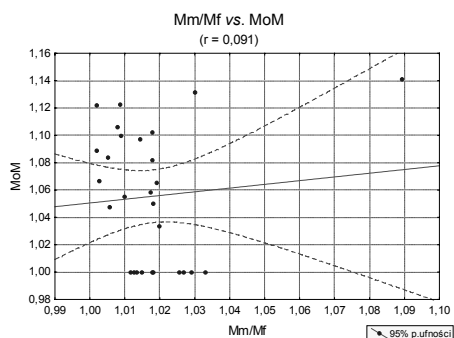
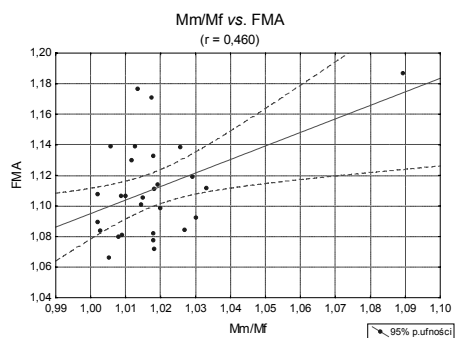
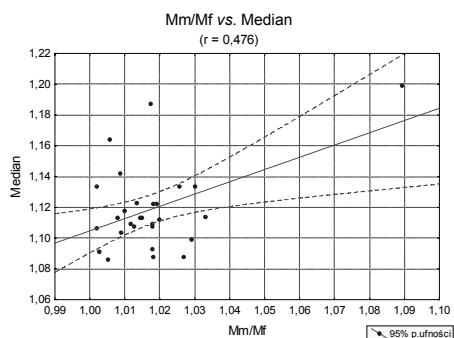
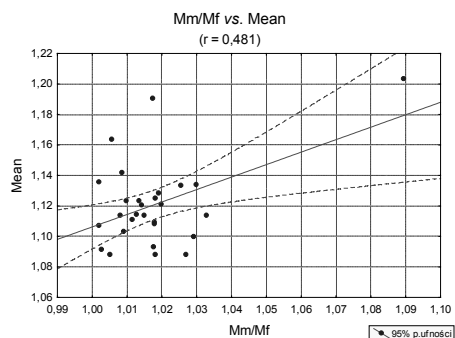
Ryc. A-6. Szympansy. Rozkłady błędów szacowania dymorfizmu płciowego zębów różnymi metodami

Szympansy – zęby (bez C), różnice D

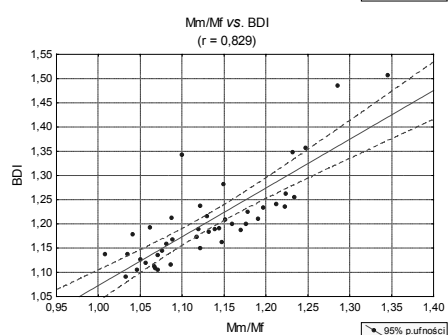
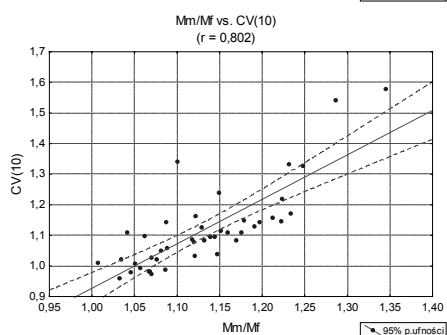
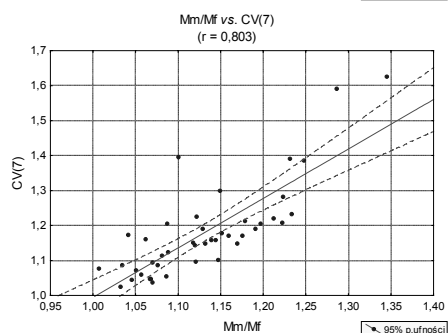
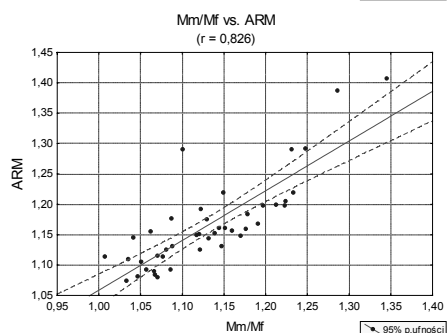
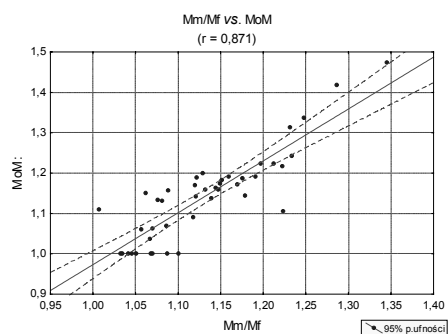
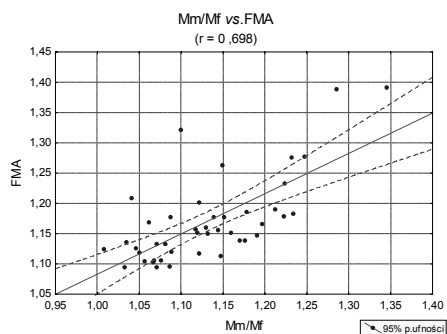
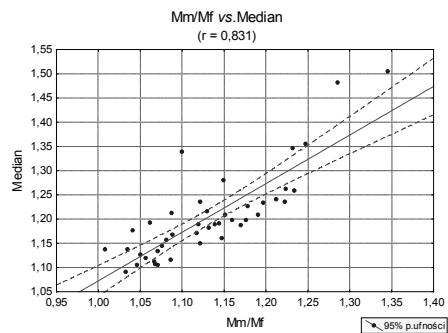
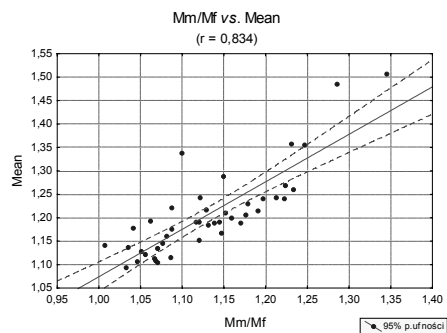
Metoda	N cech	M	SD
Mean	28	0,103	0,025
Median	28	0,101	0,024
FMA	28	0,093	0,028
MoM	28	0,038	0,050
ARM	28	0,079	0,021
CV(7)	28	0,040	0,036
BDI	28	0,102	0,024



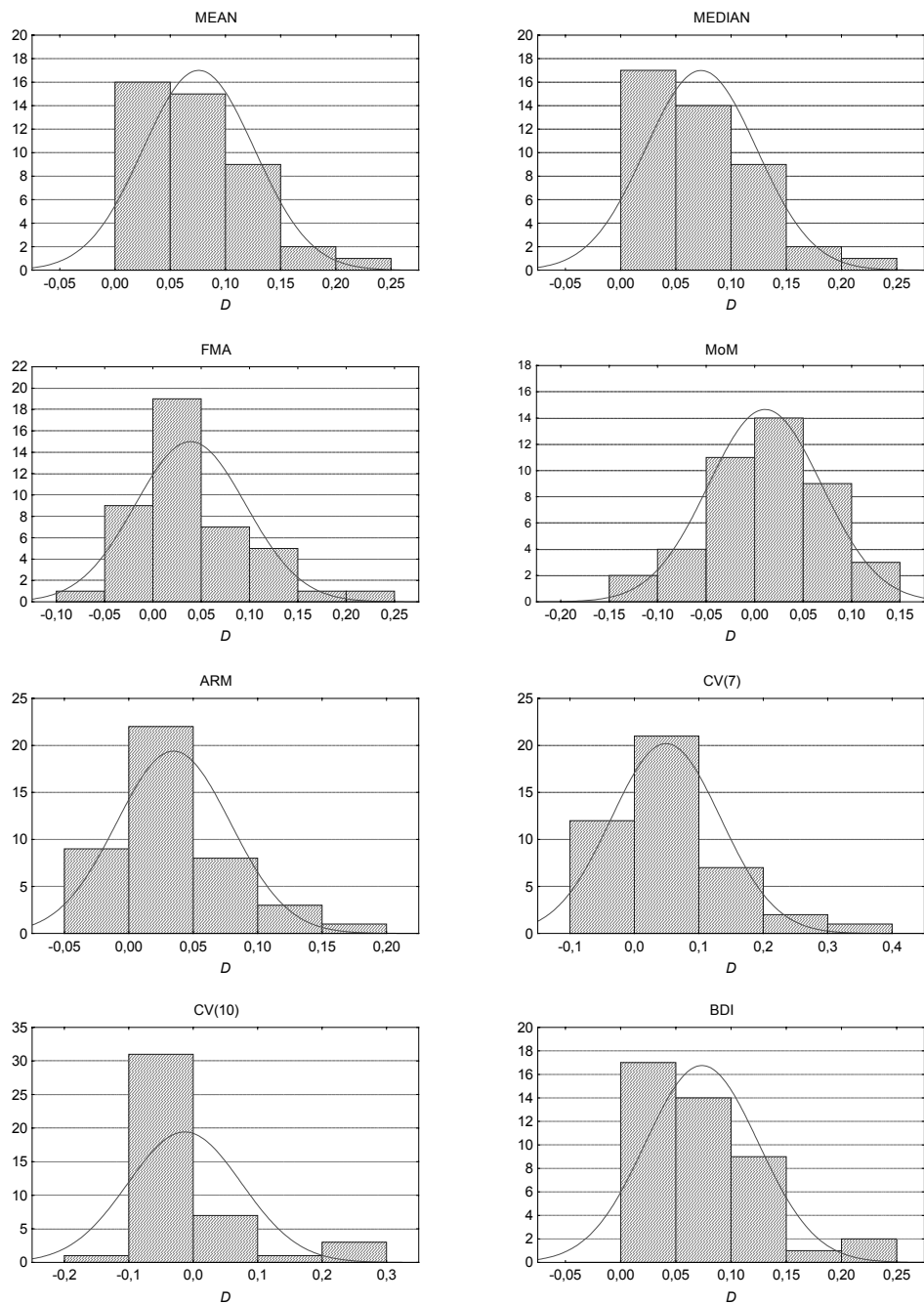
Ryc. A-7. Szympansy. Rozkłady błędów szacowania dymorfizmu płciowego zębów (z wyłączeniem kłów) różnymi metodami



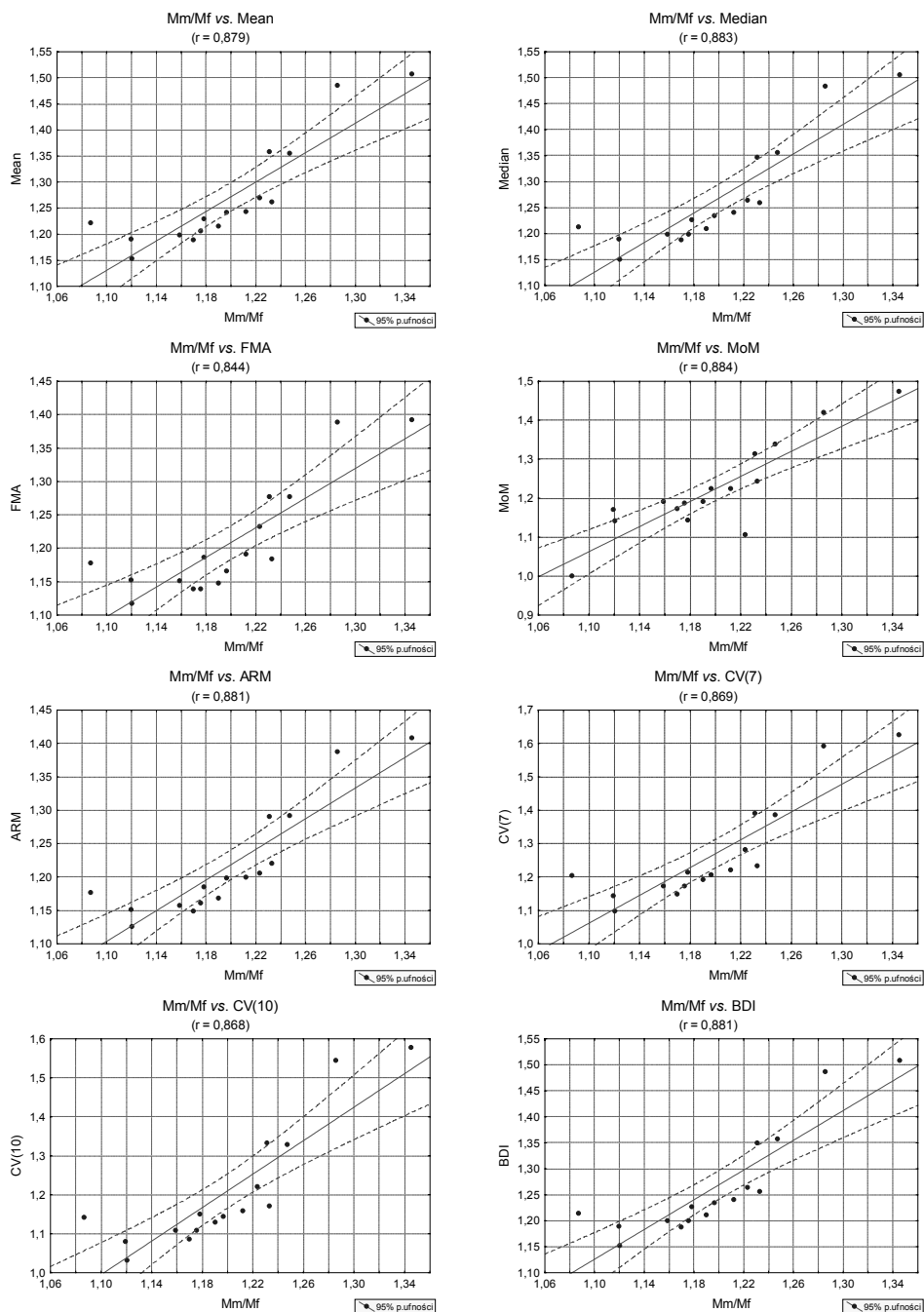
Ryc. A-8. Szympany (zęby bez klów). Dobroć metody szacowania dymorfizmu płciowego – korelacje między wskaźnikiem rzeczywistym (*Mm/Mf*) a oszacowanym siedmioma różnymi metodami



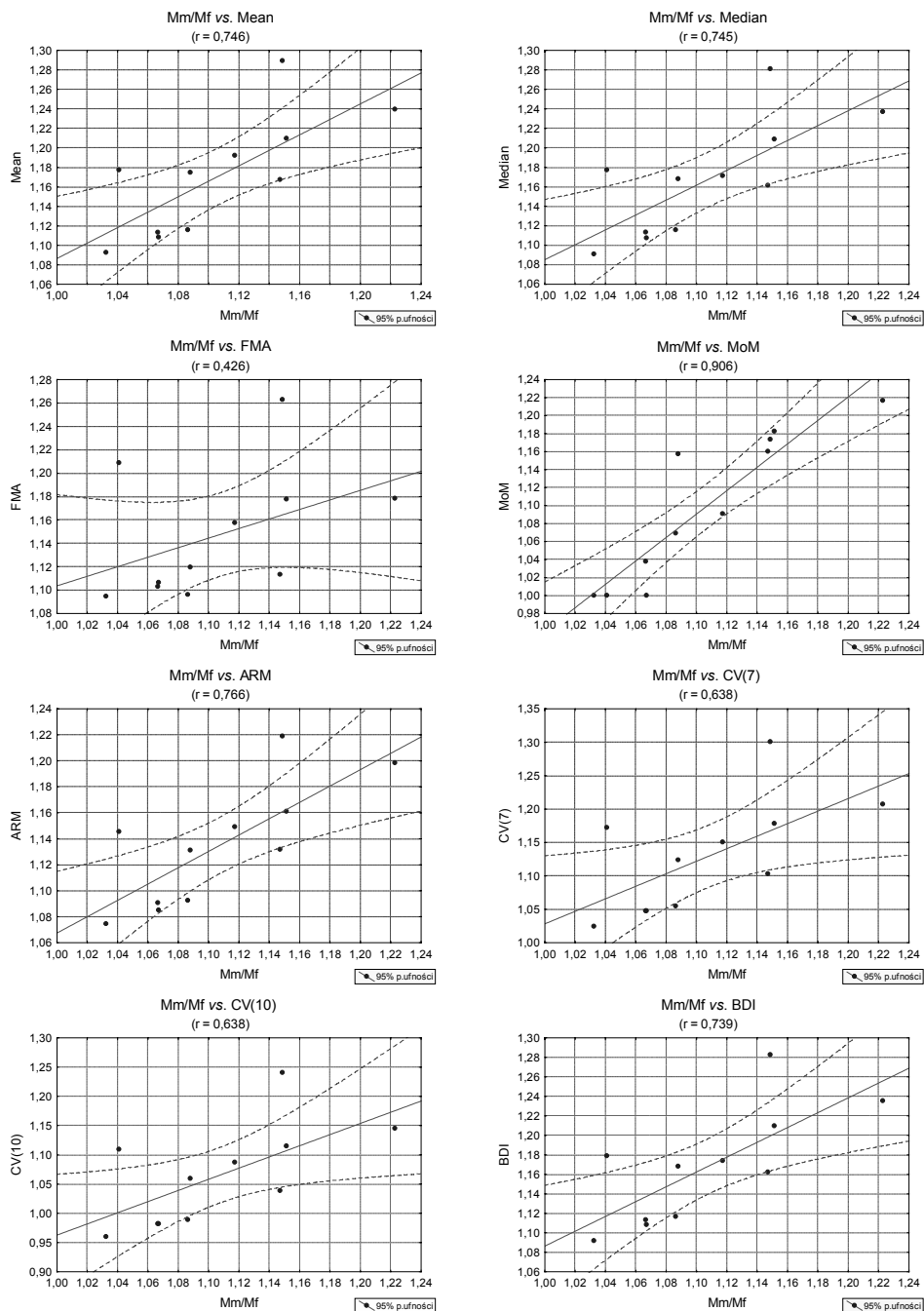
Ryc. A-9. Goryle (czaszka). Dobroć metody szacowania dymorfizmu – korelacje między wskaźnikiem rzeczywistym (Mm/Mf) a oszacowanym



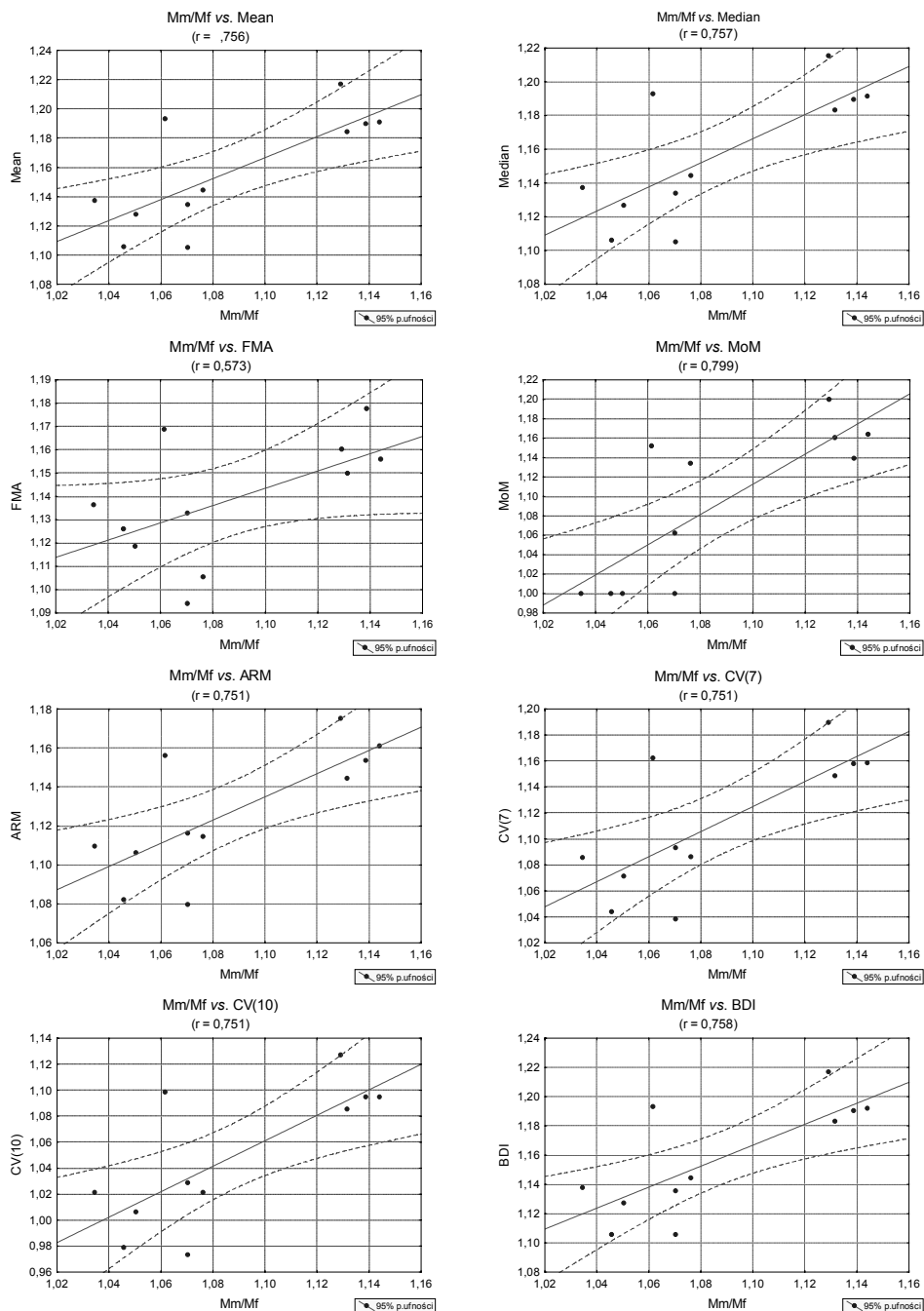
Ryc. A-10. Goryle. Rozkłady błędów szacowania dymorfizmu płciowego cech czaszki za pomocą różnych metod



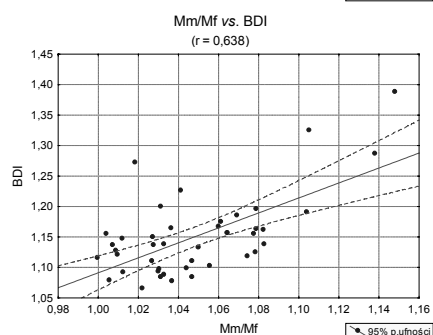
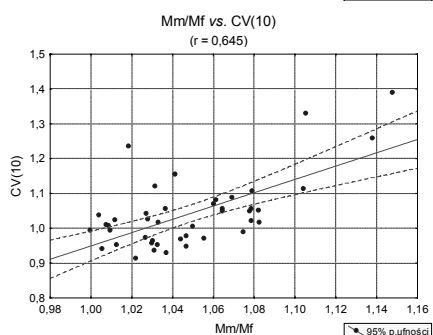
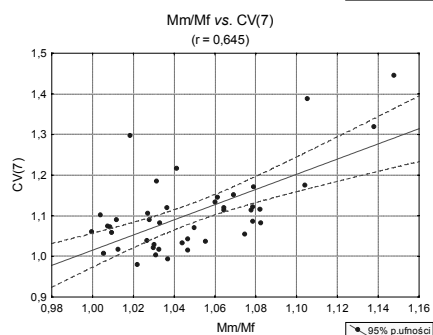
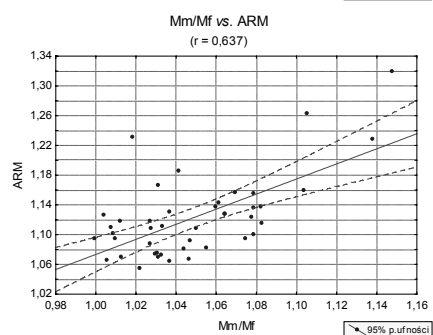
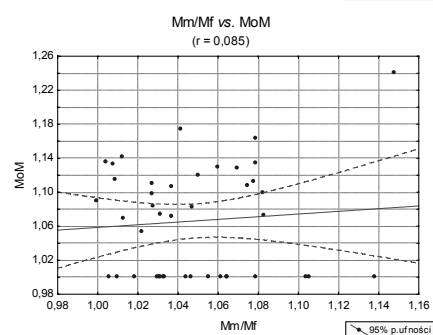
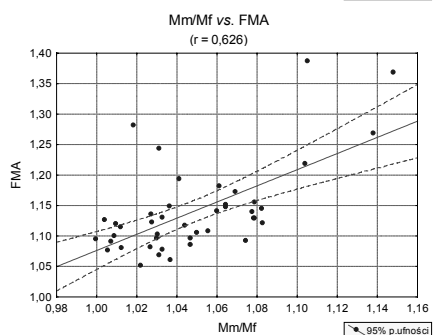
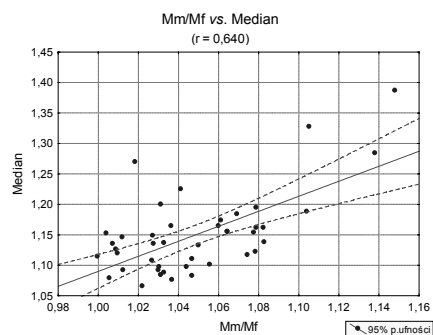
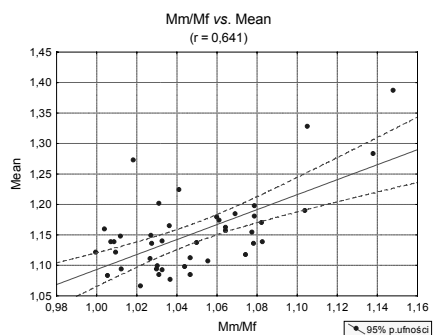
Ryc. A-11. Goryle (twarz). Dobroć metody szacowania dymorfizmu płciowego – korelacje pomiędzy wskaźnikiem rzeczywistym (Mm/Mf) a oszacowanym



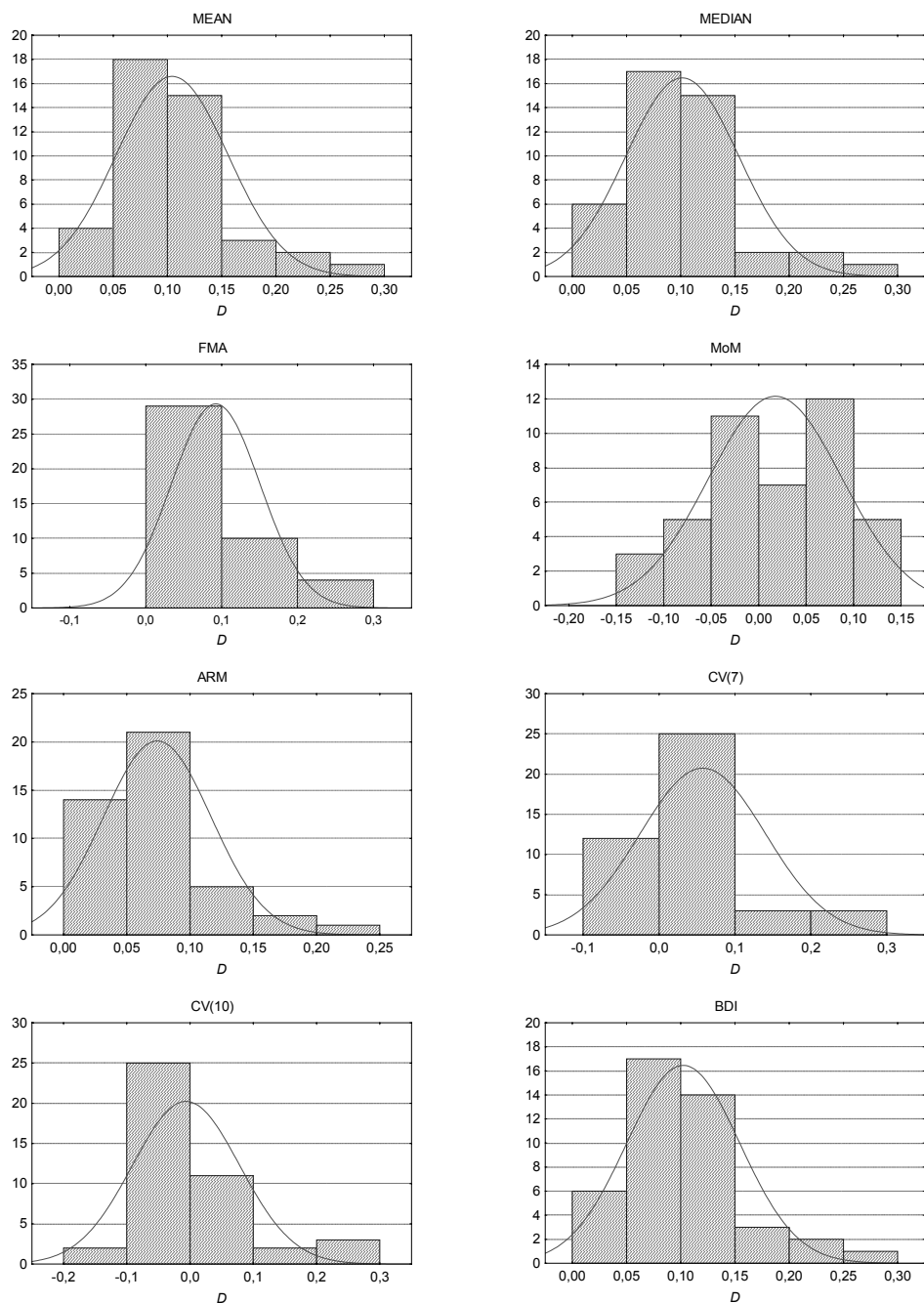
Ryc. A-12. Goryle (podniebienie). Dobroć metody szacowania dymorfizmu płciowego – korelacje między wskaźnikiem rzeczywistym (Mm/Mf) a oszacowanym



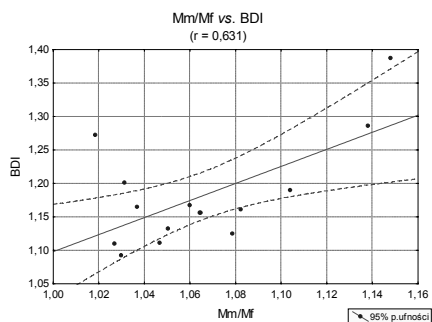
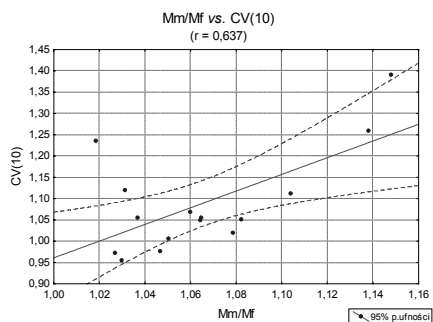
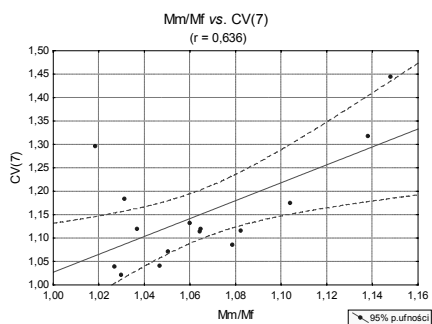
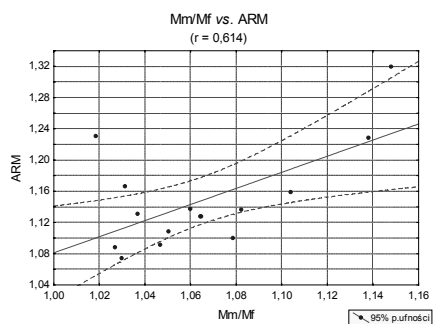
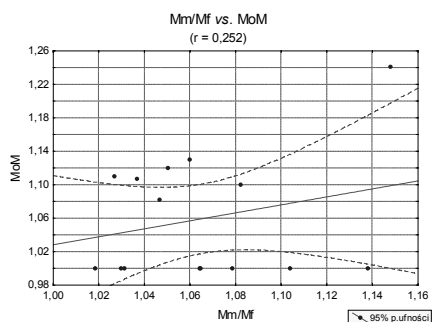
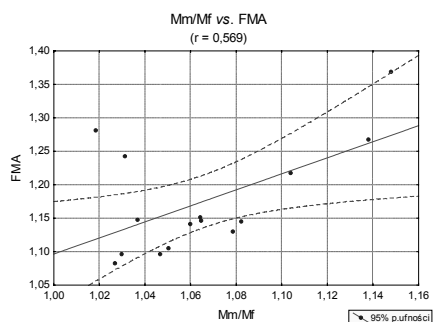
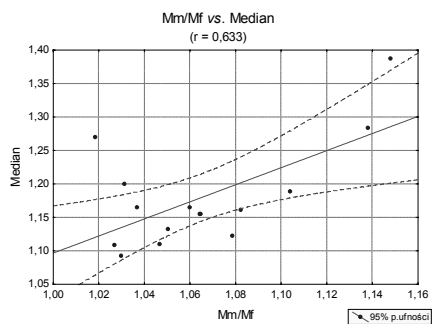
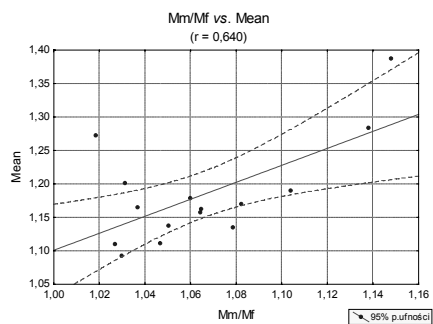
Ryc. A-13. Goryle (zuchwa). Dobroć metody szacowania dymorfizmu płciowego – korelacje między wskaźnikiem rzeczywistym (Mm/Mf) a oszacowanym



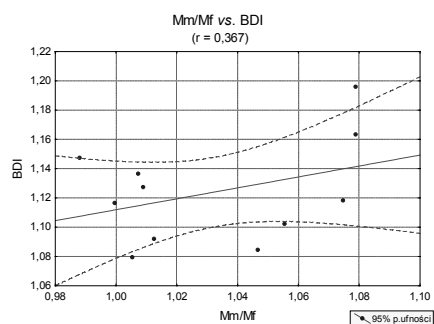
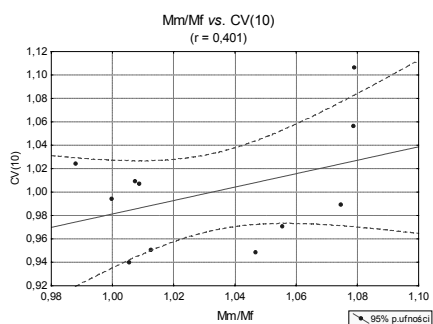
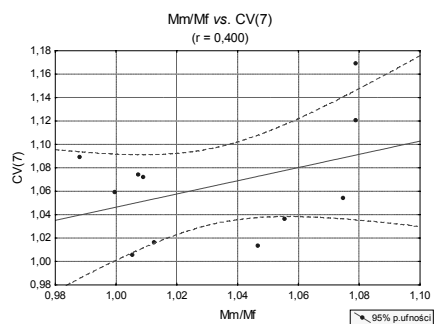
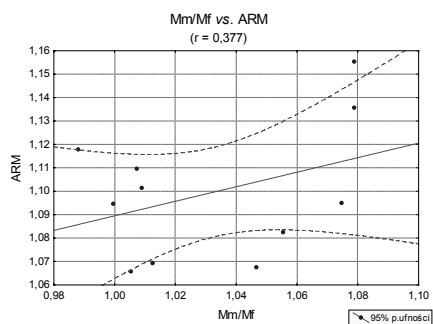
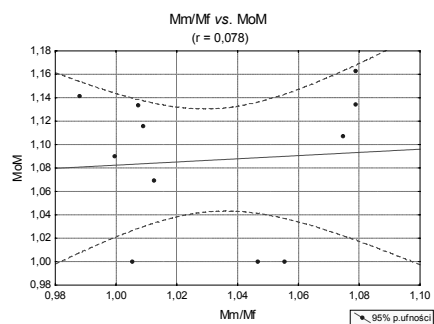
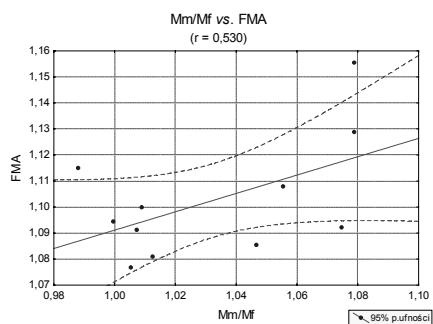
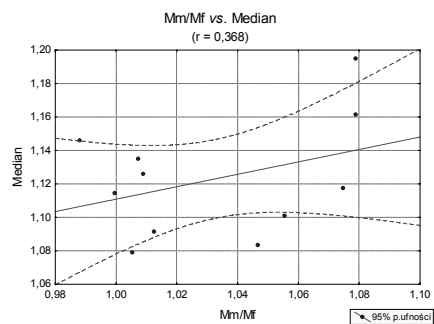
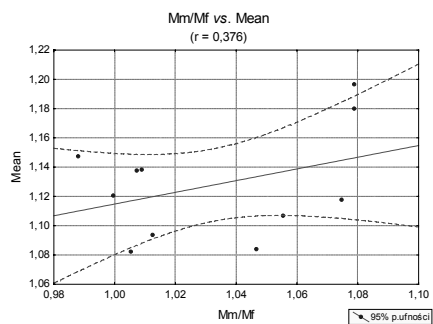
Ryc. A-14. Szympanasy (czaszka). Dobroć metody szacowania dymorfizmu płciowego – korelacje między wskaźnikiem rzeczywistym (Mm/Mf) a oszacowanym



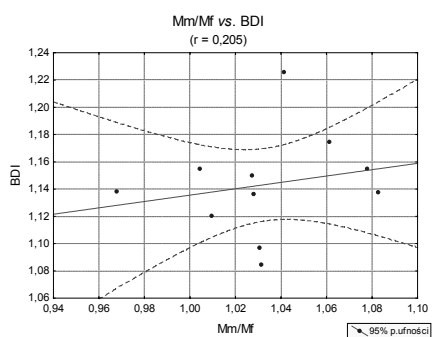
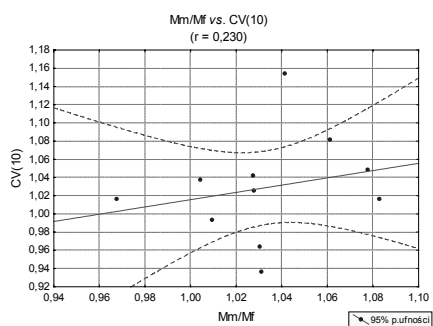
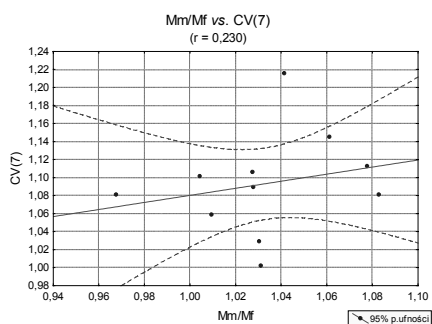
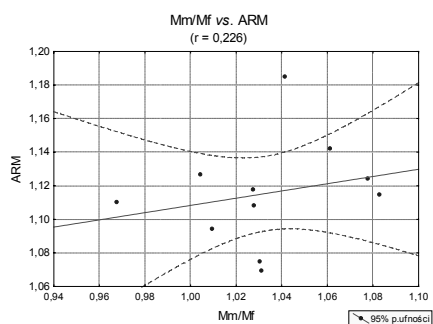
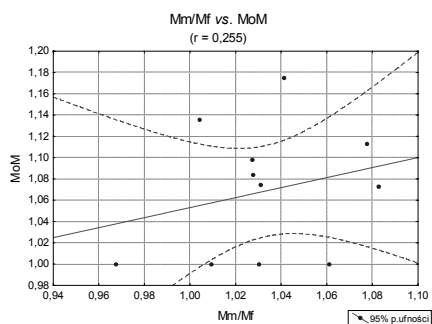
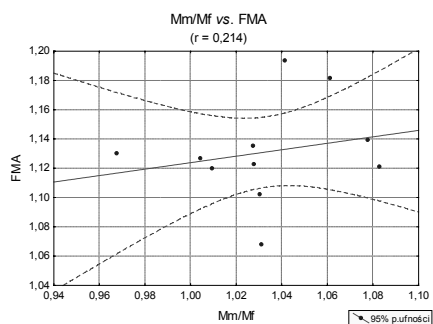
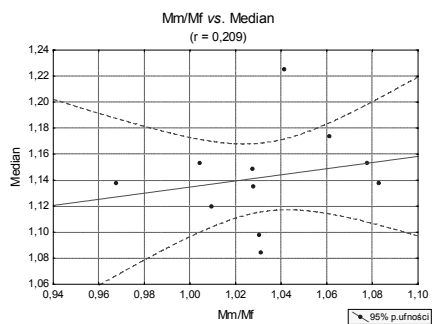
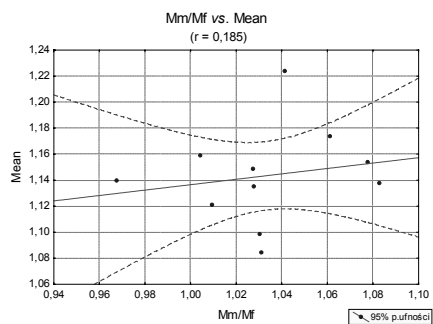
Ryc. A-15. Szympansy. Rozkłady błędów szacowania dymorfizmu płciowego cech czaszki za pomocą różnych metod



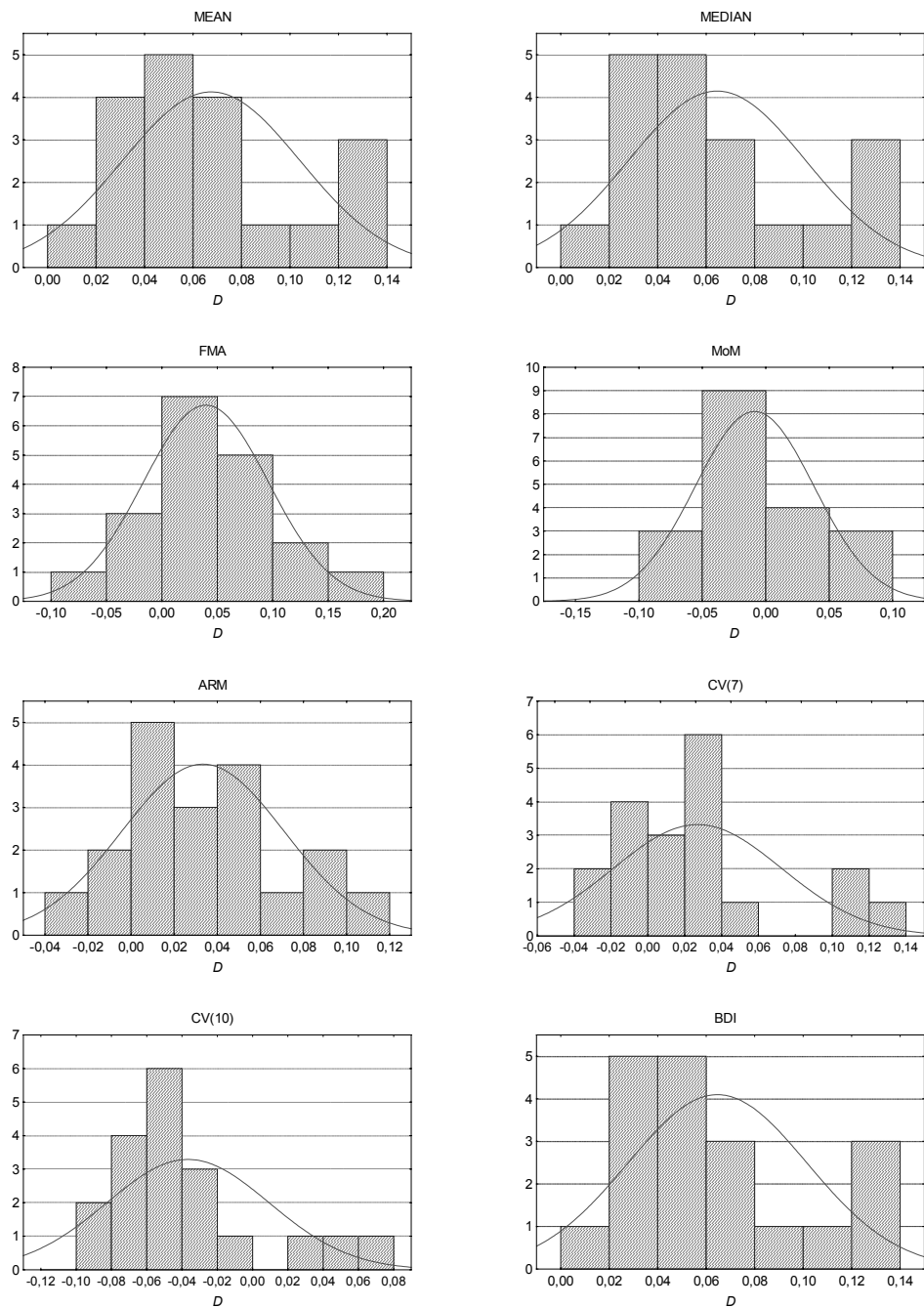
Ryc. A-16. Szympansy (twarz). Dobroć metody szacowania dymorfizmu płciowego – korelacje między wskaźnikiem rzeczywistym (Mm/Mf) a oszacowanym



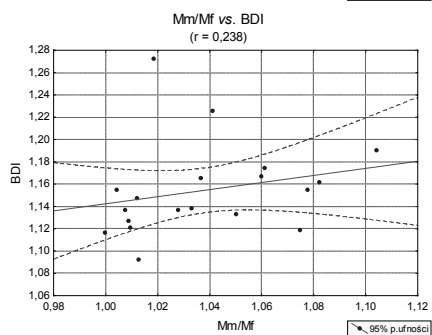
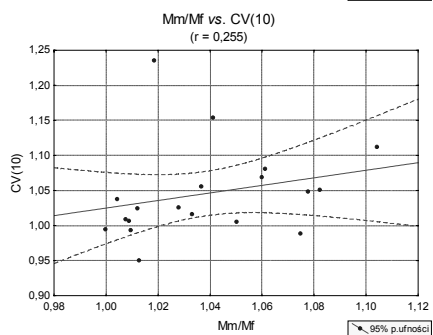
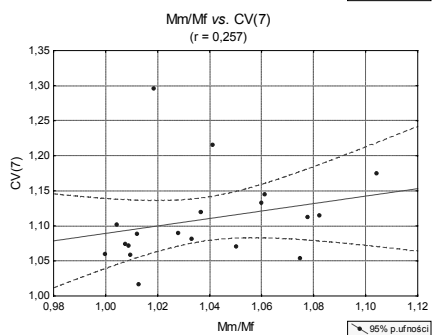
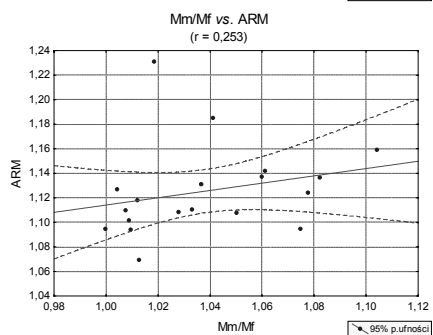
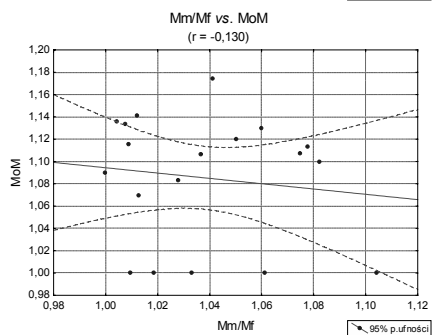
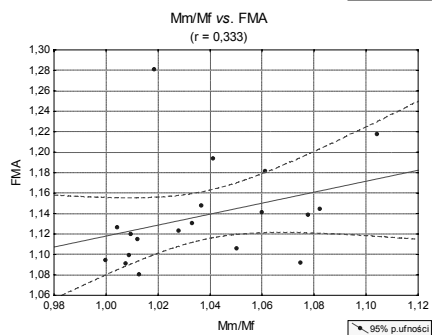
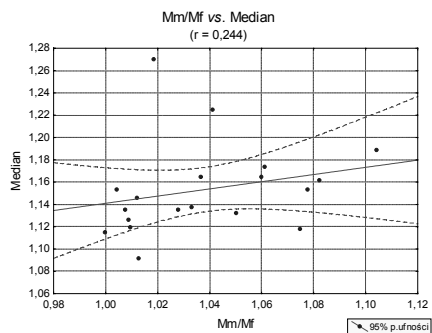
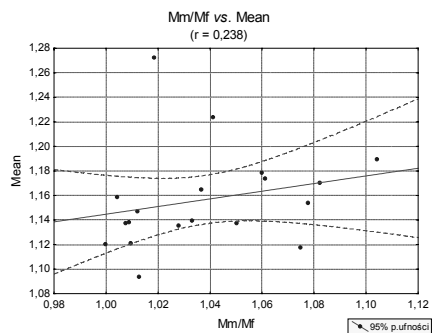
Ryc. A-17. Szympanasy (podniebienie). Dobroć metody szacowania dymorfizmu płciowego – korelacje między wskaźnikiem rzeczywistym (*Mm/Mf*) a oszacowanym



Ryc. A-18. Szymbansy (żuchwa). Dobroć metody szacowania dymorfizmu płciowego – korelacje między wskaźnikiem rzeczywistym (Mm/Mf) a oszacowanym



Ryc. A-19. Goryle (19 cech czaszki). Rozkłady błędów oszacowania dymorfizmu płciowego za pomocą różnych metod



Ryc. A-20. Szympansy (19 cech czaszki). Dobroć metody szacowania dymorfizmu płciowego – korelacje między wskaźnikiem rzeczywistym (Mm/Mf) a oszacowanym

Materiały porównawcze – GORYL NIZINNY (*Gorilla gorilla gorilla*)

Lp.	Nr	Płeć	Wiek	Kolekcja	Lokalizacja	Data	Badane materiały
1.	FC.112	M	Ad yg	Powell-Cotton	Kongo Francuskie	1927	czaszka, zęby
2.	FC.114	F	yg	"	"	1927	zęby
3.	FC.115	M	Ad yg	"	"	1927	czaszka, zęby
4.	FC.120	F		"	"	1927	czaszka, zęby
5.	FC.123	M		"	"	1927	czaszka, zęby
6.	FC.130	M		"	"	1927	czaszka, zęby
7.	FC.133	M		"	"	1927	czaszka, zęby
8.	FC.146	F		"	"	1927	czaszka, zęby
9.	FC.147	F	yg	"	"	1927	zęby
10.	FC.151	F	yg	"	"	1927	zęby
11.	FC.154	F		"	"	1927	czaszka, zęby
12.	FC.195	M		"	"	1927	czaszka
13.	FC.196	M		"	"	1927	czaszka, zęby
14.	FC.206	M		"	"	1927	czaszka bez żuchwy, zęby
15.	FC.224	F		"	"	1927	czaszka, zęby
16.	CAM I.14	F	yg	Powell-Cotton	Kamerun	1929	zęby
17.	CAM I.41	M	Ad yg	"	"	1929	czaszka, zęby
18.	CAM I.42	F		"	"	1929	czaszka, zęby
19.	CAM I.44	F	yg	"	"	1929	zęby
20.	CAM I.47	M		"	"	1929	czaszka, zęby
21.	CAM I.48	M		"	"	1929	czaszka, zęby
22.	CAM I.95	F		"	"	1929	czaszka, zęby
23.	CAM I.96	F		"	"	1929	czaszka, zęby
24.	CAM I.97	F	yg	"	"	1929	zęby
25.	CAM I.98	F		"	"	1929	czaszka, zęby
26.	CAM I.99	M		"	"	1929	czaszka, zęby
27.	CAM I.105	M		"	"	1929	czaszka, zęby
28.	CAM I.106	M		"	"	1929	czaszka, zęby
29.	CAM I.107	M	yg	"	"	1929	zęby
30.	CAM I.108	M	yg	"	"	1929	zęby
31.	CAM I.109	F	yg	"	"	1929	zęby
32.	CAM I.110	F	yg	"	"	1929	zęby
33.	CAM I.111	F	yg	"	"	1929	zęby
34.	CAM I.128	M		"	"	1929	czaszka bez żuchwy, zęby
35.	CAM I.134	M		"	"	1929	czaszka, zęby
36.	CAM I.139	F		"	"	1929	czaszka, zęby
37.	CAM I.149	F		"	"	1929	czaszka, zęby
38.	CAM I.150	F		"	"	1929	czaszka, zęby
39.	CAM I.198	F	yg	"	"	1929	zęby
40.	CAM I.208	M		"	"	1929	czaszka, zęby
41.	CAM I.230	M		"	"	1929	zęby, żuchwa
42.	CAM I.231	M		"	"	1929	czaszka, zęby
43.	Z II.64	M		Zenkerman	Kamerun	1930	czaszka, zęby
44.	Z III.31	M		"	"	1930	czaszka bez żuchwy, zęby
45.	Z VI.32	M		"	"	1933	czaszka, zęby

Lp.	Nr	Płeć	Wiek	Kolekcja	Lokalizacja	Data	Badane materiały
46.	M.128	M		Merfield	Kamerun	1930	czaszka, zęby
47.	Mer I.29	F		"	"	1930	czaszka, zęby
48.	Mer II.2	F		"	"	1930	czaszka, zęby
49.	Mer II.3	M		"	"	1930	czaszka, zęby
50.	M.0.1	M		"	"	1932	czaszka, zęby
51.	M.0.2	M		"	"	1932	czaszka, zęby
52.	M.0.3	F	yg	"	"	1932	zęby
53.	M.0.4	F	Ad yg	"	"	1932	czaszka bez żuchwy, zęby
54.	M.2	F		"	"	1935	czaszka, zęby
55.	M.11	F		"	"	1935	czaszka, zęby
56.	M.20	M		"	"	1935	czaszka, zęby
57.	M.22	M	yg	"	"	1935	zęby
58.	M.35	F	yg	"	"	1935	zęby
60.	M.57	F	yg	"	"	1935	zęby
61.	M.58	F		"	"	1935	czaszka, zęby
62.	M.89	F		"	"	1935	czaszka, zęby
63.	M.95	F		"	"	1935	czaszka, zęby
64.	M.96	F		"	"	1935	czaszka, zęby
65.	M.109	M	yg	"	"	1932	zęby
66.	M.119 1st	M		"	"	1932	zęby
67.	M.136	F		"	"	1935	czaszka, zęby
68.	M.139	F		"	"	1935	czaszka, zęby
69.	M.174	F		"	"	1935	czaszka
70.	M.177	F		"	"	1935	czaszka, zęby
71.	M.204	M	Ad yg	"	"	1933	czaszka, zęby
72.	M.206	M	Ad yg	"	"	1933	czaszka bez żuchwy, zęby
73.	M.241	M	yg	"	"	1933	zęby
74.	M.264	M		"	"	1936	czaszka
75.	M.329	F		"	"	1932	czaszka
76.	M.372	M		"	"	1932	czaszka, zęby
77.	M.460	F		"	"	1933	czaszka, zęby
78.	M.461	M		"	"	1933	żuchwa
79.	M.667	F	yg	"	"	1932	zęby
80.	M.674	M	yg	"	"	1933	zęby
81.	M.688	F		"	"	1933	czaszka, zęby
82.	M.689	M	yg	"	"	1933	zęby
83.	M.691	F	yg	"	"	1933	zęby
84.	M.696	F		"	"	1932	czaszka, zęby
85.	M.766	M		"	"	1933	zęby
86.	M.798	F		"	"	1934	czaszka, zęby
87.	M.799	F		"	"	1934	czaszka bez żuchwy
88.	M.835	M		"	"	1934	czaszka, zęby
89.	M.854	M		"	"	1934	czaszka, zęby
90.	M.857	F	yg	"	"	1934	zęby
91.	M.865	F	yg	"	"	1934	zęby
92.	M.875 2 nd	F	yg	"	"	1934	zęby
93.	M.877	F		"	"	1934	żuchwa
94.	M no no.	F	yg	"	"	?	zęby
95.	M.000	F	yg	"	"	1933	zęby

Materiały porównawcze – SZYMPANS ZWYCZAJNY (*Pan troglodytes*)

Lp.	Nr	Płeć	Wiek	Kolekcja	Lokalizacja	Data	Badane materiały
1.	CAM.13	M		Powell-Cotton	Kamerun	1929	czaszka
2.	CAM.118	M	yg	"	"	1929	zęby
3.	CAM.199	M		"	"	1929	zęby, czaszka
4.	CAM.200	M		"	"	1929	zęby, czaszka bez żuchwy
5.	CAM.203	F	Ad yg	"	"	1929	zęby, czaszka
6.	CAM.204	F		"	"	1929	zęby, czaszka
7.	CAM.206	M		"	"	1929	czaszka
8.	CAM.207	F		"	"	1929	czaszka
9.	CAM.216	F		"	"	1929	zęby, czaszka
10.	CAM.217	F	yg	"	"	1929	zęby
11.	CAM.218	F		"	"	1929	zęby, czaszka
12.	CAM.219	M		"	"	1929	zęby, czaszka
13.	CAM.228	M		"	"	1929	zęby, czaszka
14.	CAM.236	M		"	"	1929	zęby, czaszka
15.	CAM M.o.	M		"	"	?	zęby, czaszka
16.	CAM.II.62	M		"	"	1931	zęby, czaszka
17.	FC 100	M		Powell-Cotton	Kongo Francuskie	1927	zęby, czaszka
18.	FC 116	M		"	"	1927	zęby
19.	Z.V. 83	F		Zenkerman	Kamerun	1931	zęby, czaszka
20.	Z.VI. 34	M		"	"	1933	zęby, czaszka
21.	Z.VI. 35	M	yg	"	"	1933	zęby
22.	Z.VII. 23	F		"	"	1933	zęby, czaszka
23.	Z.VII. 24	M		"	"	1933	zęby, czaszka
24.	Z.VII. 25	M		"	"	1933	zęby, czaszka
25.	Z.VII. 26	F	Ad yg	"	"	1933	zęby, czaszka
26.	Z.VIII. 02	M		"	"	1934	zęby, czaszka
27.	Z.VIII. 10	F		"	"	1934	zęby, czaszka
28.	Z.IX. 49	M		"	"	1935	zęby, czaszka
29.	Z.IX. 51	F		"	"	1935	zęby, czaszka
30.	M 52	M	yg	Merfield	Kamerun	1935	zęby
31.	M 94	M	yg	"	"	1935	zęby
32.	M 105	F		"	"	1935	zęby, czaszka
33.	M 144	M	Ad yg	"	"	1935	zęby, czaszka
34.	M 145	F	yg	"	"	1935	zęby
35.	M 169	F		"	"	1933	zęby, czaszka
36.	M 170	M	yg	"	"	1933	zęby
37.	M 172	F		"	"	1935	zęby
38.	M 181	F	Ad yg	"	"	1933	zęby
39.	M 184	F		"	"	1933	zęby, czaszka
40.	M 249	F		"	"	1933	czaszka
41.	M 254 3rd	M		"	"	1936	zęby, czaszka
42.	M 272	M		"	"	1933	czaszka
43.	M 273	F		"	"	1933	czaszka

Lp.	Nr	Płeć	Wiek	Kolekcja	Lokalizacja	Data	Badane materiały
44.	M 275	F	yg	Merfield	Kamerun	1933	zęby
45.	M 278	M	Ad yg	"	"	?	zęby
46.	M 299	F		"	"	1933	zęby, czaszka
47.	M 347	M	Ad yg	"	"	1933	zęby
48.	M 371	F	yg	"	"	1933	zęby
49.	M 382	F	yg	"	"	1933	zęby
50.	M 401	M		"	"	1932	zęby, czaszka
51.	M 440	M		"	"	1933	zęby, czaszka
52.	M 449	F		"	"	1933	zęby, czaszka
53.	M 501	F		"	"	1933	czaszka
54.	M 506 3rd	F	Ad yg	"	"	1936	zęby
55.	M 573	F	yg	"	"	1932	zęby
56.	M 574	F		"	"	1932	zęby, czaszka
57.	M 655	F		"	"	1933	zęby, czaszka
58.	M 702	F		"	"	1933	zęby, czaszka
59.	M 707	M	yg	"	"	1933	zęby
60.	M 712	M		"	"	1933	czaszka
61.	M 719	M	yg	"	"	1933	zęby
62.	M 724	M		"	"	1933	czaszka
63.	M 743	F		"	"	1933	zęby, czaszka
64.	M 745	F		"	"	1932	czaszka
65.	M 747	M	yg	"	"	1933	zęby
66.	M 789	F		"	"	1933	czaszka
67.	M 792	F		"	"	1933	czaszka
68.	M 800	F		"	"	1932	zęby, czaszka
69.	M 801	M	yg	"	"	1932	zęby
70.	M 803	F		"	"	1934	zęby, czaszka
71.	M 814	F		"	"	1934	zęby, czaszka
72.	M 873	F		"	"	1934	zęby, czaszka
73.	M 886	F	yg	"	"	1934	zęby
74.	M 891	F	yg	"	"	1934	zęby
75.	M 967	F		"	"	1932	zęby, czaszka
76.	M 984	M		"	"	1932	zęby, czaszka
77.	M 986	F		"	"	1932	zęby, czaszka
78.	M 988	M		"	"	1932	zęby, czaszka

P. t. schweinfurthii

79.	C 195	M	yg	Powell-Cotton	Kongo	1905	zęby
80.	C 259	M		"	"	1906	czaszka
81.	C 370	F	yg	"	"	1906	zęby
82.	C 372	M	yg	"	"	1906	zęby

yg – osobnik młodociany; Ad yg – młody dorosły; brak specyfikacji – osobnik dorosły

Piśmiennictwo

- ABEGGLEN J.-J., 1984, On Socialization in Hamadryas Baboons. A Field Study, Associated University Press: Cranbury, NJ.
- AIELLO L., C. DEAN, 1990, An Introduction to Human Evolutionary Anatomy, Academic Press: London.
- AIELLO L.C., B.A. WOOD, 1994, Cranial variables as predictors of hominine body mass, *American Journal of Physical Anthropology* **95**: 409–426.
- ALBERTS S.C., J. ALTMANN, 1995, Balancing costs and opportunities: Dispersal in male baboons, *American Naturalist* **145**: 279–306.
- ALMQUIST A.J., 1974, Sexual differences in the anterior dentition in African primates, *American Journal of Physical Anthropology* **40**: 359–368.
- ARSUAGA J.L., J.M. CARRETERO, C. LORENZO, A. GRACIA, I. MARTINEZ, J.M. BERMUDEZ DE CASTRO, E. CARBONELL, 1997, Size variation in Middle Pleistocene humans, *Science* **277**: 1086–1088.
- BACKWELL L.R., F. D'ERRICO, 2004, Additional evidence of early hominid bone tools from Swartkrans, [w:] “Swartkrans. A Cave’s Chronicle of Early Man”, C.K. Brain ed., *Transvaal Museum Monographs* **8**, Transvaal Museum, Pretoria, 279–296.
- BERGER L.R., 2006, Brief communication: Predatory bird damage to the Taung type-skull of *Australopithecus africanus* Dart 1925, *American Journal of Physical Anthropology* **131**: 166–168.
- BERGER L.R., R.J. CLARKE, 1995, Eagle involvement in accumulation of the Taung child fauna, *Journal of Human Evolution* **29**: 275–299.
- BERGER L.R., R.J. CLARKE, 1996, The load of the Taung child, *Nature* **379**: 778–779.
- BERGER L.R., C.G. MENTER, J.F. THACKERAY, 1994, The renewal of excavation activities at Kromdraai, South Africa, *South African Journal of Science* **90**: 209–210.
- BISHOP W.W., 1978, Geochronological framework for African Plio-Pleistocene Hominidae: As Cerberus sees it, [w:] “Early Hominids of Africa”, C.J. Jolly ed., Duckworth: London, 255–266.
- BRACE L.C., 1967, The Stages of Human Evolution, Prentice Hall: Englewood Cliffs.
- BRAGA J., 1998, Chimpanzee variation facilitates the interpretation of the incisive suture closure in South African Plio-Pleistocene hominids, *American Journal of Physical Anthropology* **105**: 121–135.

- BRAGA J., J.F. THACKERAY, 2003, Early *Homo* at Kromdraai B: Probabilistic and morphological analysis of the lower dentition, *Comptes Rendus Palevol* **2**: 269–279.
- BRAIN C.K., 1958, The Transvaal ape-man bearing cave deposits, *Transvaal Museum Memoirs* **11**, Pretoria.
- BRAIN C.K., 1975, An interpretation of the bone assemblage from the Kromdraai australopithecine site, South Africa, [w:] “Paleoanthropology. Morphology and Paleoecology”, R.H. Tuttle ed., Mouton: Hague, 225–243.
- BRAIN C.K., 1981, The Hunters or the Hunted? An Introduction to African Cave Taphonomy, University of Chicago Press: Chicago.
- BRAIN C.K. ed., 2004 [1993], Swartkrans. A Cave’s Chronicle of Early Man, *Transvaal Museum Monographs* **8**, Pretoria.
- BRAIN C.K., P. SHIPMAN, 1993, The Swartkrans bone tools, [w:] “Swartkrans. A Cave’s Chronicle of Early Man”, C.K. Brain ed., *Transvaal Museum Monographs* **8**, Pretoria, 195–216.
- BRAIN C.K., A. SILLEN, 1988, Evidence from the Swartkrans cave for the earliest use of fire, *Nature* **336**: 464–466.
- BROOM R., 1936, A new fossil anthropoid skull from South Africa, *Nature* **138**: 486–488.
- BROOM R., 1938a, More discoveries of Australopithecus, *Nature* **141**: 828–829.
- BROOM R., 1938b, The Pleistocene anthropoid apes of South Africa, *Nature* **142**: 377–379.
- BROOM R., 1949, Another new type of fossil ape-man, *Nature* **163**: 57.
- BROOM R., 1950, The genera and species of the South African fossil ape-man, *American Journal of Physical Anthropology* **8**: 1–13.
- BROOM R., J.T. ROBINSON, G.W.H. SCHEPERS, 1950, Sterkfontein ape-man Plesianthropus, *Transvaal Museum Memoirs* **4**, Pretoria.
- BROOM R., G.W.H. SCHEPERS, 1946, The South African Fossil Ape-Men, the Australopithecinae, *Transvaal Museum Memoirs* **2**, Pretoria.
- BRUNET M., F. GUY, D. PILBEAM, H. TAISSO MACKAYE, ET AL., 2002, A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa, *Nature* **418**: 145–152.
- CALCAGNO J.M., D.A. COPE, M.G. LACY, J. MOGGI-CECCHI, P.V. TOBIAS, 1999, Reinvestigating the number of hominid species in Sterkfontein Member 4, *American Journal of Physical Anthropology* **28** (Suppl.): 101.
- CAMPBELL B.G., 1978, Some problems in hominid classification and nomenclature, [w:] “Early Hominids of Africa”, C.J. Jolly ed., Duckworth: London, 567–581.
- CLARK J.D., 1993, Stone artefact assemblages from members 1-3, Swatkrans Cave, [w:] “Swartkrans. A Cave’s Chronicle of Early Man”, C.K. Brain ed., *Transvaal Museum Monographs* **8**, Pretoria, 167–194.
- CLARKE R.J., 1977a, A juvenile cranium and some adult teeth of early *Homo* from Swartkrans, Transvaal, *South African Journal of Science* **73**: 46–49.
- CLARKE R.J., 1977b, The Cranium of the Swartkrans Hominid, SK 847, and its Relevance to Human Origins, PhD Thesis, University of the Witwatersrand, Johannesburg.

- CLARKE R.J., 1985a, *Australopithecus* and early *Homo* in southern Africa, [w:] "Ancestors: The Hard Evidence", E. Delson ed., A.R. Liss: New York, 171–177.
- CLARKE R.J., 1985b, Early Acheulean with *Homo habilis* at Sterkfontein, [w:] "Hominid Evolution. Past, Present and Future", P.V. Tobias ed., A.R. Liss: New York, 287–298.
- CLARKE R.J., 1988a, A new *Australopithecus* cranium from Sterkfontein and its bearing on the ancestry of *Paranthropus*, [w:] "Evolutionary History of the 'Robust' Australopithecines", F. Grine ed., A. de Gruyter: New York, 285–292.
- CLARKE R.J., 1988b, Habiline handaxes and Paranthropine pedigree at Sterkfontein, *World Archaeology* **20**: 1–12.
- CLARKE R.J., 1994, On some new interpretations of Sterkfontein stratigraphy, *South African Journal of Science* **90**: 211–214.
- CLARKE R.J., 1998, First ever discovery of a well-preserved skull and associated skeleton of *Australopithecus*, *South African Journal of Science* **94**: 460–463.
- CLARKE R.J., 1999, Discovery of complete arm and hand of the 3.3 million-year-old *Australopithecus* skeleton from Sterkfontein, *South African Journal of Science* **95**: 477–480.
- CLARKE R.J., 2002, Newly revealed information on the Sterkfontein Member 2 *Australopithecus* skeleton, *South African Journal of Science* **98**: 523–526.
- CLARKE R.J., P.V. TOBIAS, 1995, Sterkfontein Member 2 foot bones: The oldest South African hominid, *Science* **269**: 521–524.
- CLUTTON-BROCK T.H., 1985, Size, sexual dimorphism, and polygyny in primates, [w:] "Size and Scaling in Primate Biology", W.L. Jungers ed., Plenum Press: New York, 51–60.
- CLUTTON-BROCK T.H., P.H. HARVEY, B. RUDDER, 1977, Sexual dimorphism, socionomic sex ratio and body weight in primates, *Nature* **269**: 191–195.
- COLE T.M., F.H. SMITH, 1987, An odontometric assessment of variability in *Australopithecus afarensis*, *Journal of Human Evolution* **3**: 221–234.
- COPE D.A., 1993, Measures of dental variation as indicators of multiple taxa in samples of sympatric *Cercopithecus* species, [w:] "Species, Species Concepts, and Primate Evolution", W.H. Kimbel & L.B. Martin eds., Plenum Press: New York, 211–238.
- COWLISHAW G., 1994, Vulnerability to predation in baboon populations, *Behaviour* **131**: 293–304.
- CRAWFORD T., J. MCKEE, K. KUYKENDALL, A. LATHAM, G.C. CONROY, 2004, Recent paleoanthropological excavations of in situ deposits at Makapansgat, South Africa – A first report, *Collegium Antropologicum* **28** (Suppl. 2): 43–57.
- DART R.A., 1925, *Australopithecus africanus*: The man-ape of South Africa, *Nature* **115**: 195–199.
- DART R.A., 1948, The Makapansgat proto-human *Australopithecus prometheus*, *American Journal of Physical Anthropology* **6**: 259–284.

- DART R.A., D. CRAIG, 1967, *Adventures with the Missing Link*, Institutes Press: Philadelphia.
- DARWIN C., 1871, *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*, Murray: London.
- DE SWARDT A.M.J., 1974, Geomorphological dating of cave openings in South Africa, *Nature* **250**: 683.
- DEAN M.C., 1986, *Homo* and *Paranthropus*: Similarities in the cranial base and developing dentition, [w:] "Major Topics in Primate and Human Evolution", B. Wood, L. Martin & P. Andrews eds., Cambridge University Press: Cambridge, 249–265.
- DECHOW P.C., 1983, Estimations of body weights from craniometric variables in baboons, *American Journal of Physical Anthropology* **60**: 113–123.
- DELSON E., 1984, Cercopithecoid biochronology of the African Plio-Pleistocene: Correlation among eastern and southern hominid-bearing localities, [w:] "The Early Evolution of Man, with Special Emphasis on Southeast Asia and Africa", P. Andrews & J.L. Franzen eds., Frankfurt am Main, *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* **69**: 199–218.
- DELSON E., 1988, Chronology of South African Australopithecine site units, [w:] "Evolutionary History of the 'Robust' Australopithecines", F.E. Grine ed., A. de Gruyter: New York, 317–324.
- DEVORE I., 1964, A comparison of the ecology and behavior of monkeys and apes, [w:] "Classification and Human Evolution", S.L. Washburn ed., Methuen: London, 301–319.
- DEVORE I. ed., 1965, *Primate Behaviour: Field Studies of Monkeys and Apes*, Holt, Rinehart & Winston: New York.
- DUNBAR R.I.M., 1987, Demography and reproduction, [w:] "Primate Societies", B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker eds., Chicago University Press: Chicago, 240–249.
- FLEAGLE J.G., 1999, *Primate Adaptation & Evolution*, Academic Press: San Diego.
- FLEAGLE J.G., R.F. KAY, E.L. SIMONS, 1980, Sexual dimorphism in early anthropoids, *Nature* **287**: 328–330.
- FOLEY R., 1987, *Another Unique Species*, Longman: Harlow.
- FOLEY R.A., P.C. LEE, 1989, Finite social space, evolutionary pathways and reconsidering hominid behavior, *Science* **243**: 901–906.
- FRAYER D.W., M.H. WOLPOFF 1985, Sexual dimorphism, *Annual Review of Anthropology* **14**: 429–473.
- GARN S.M., R.S. KERESKY, D.R. SWINDLER, 1966, Canine "field" in sexual dimorphism of tooth size, *Nature* **212**: 1501–1502.
- GAULIN S.J.C., L.D. SAILER, 1984, Sexual dimorphism in weight among the primates: The relative impact of allometry and sexual selection, *International Journal of Primatology* **5**: 515–535.
- GIBBONS A., 2007, Hominid harems: Big males competed for small australopithecine females, *Science* **318**: 1363.

- GINGERICH P.D., 1981, Cranial morphology and adaptations in Eocene Adapidae. I. Sexual dimorphism in *Adapis magnus* and *Adapuis parisiensis*, *American Journal of Physical Anthropology* **56**: 217–234.
- GINGERICH P.D., 1995, Sexual dimorphism in earliest Eocene *Cantius torresi* (Mammalia, Primates, Adapoidea), *Contributions Mus. Paleontol. University of Michigan* **29**: 185–199.
- GINGERICH P.D., M.J. SCHOENINGER, 1979, Patterns of tooth size variability in the dentition of primates, *American Journal of Physical Anthropology* **51**: 457–466.
- GODFREY L.R., S.K. LYON, M.R. SUTHERLAND, 1993, Sexual dimorphism in large-bodied primates: The case of the subfossil lemurs, *American Journal of Physical Anthropology* **90**: 315–334.
- GOMMERY D., J.F. THACKERAY, 2006, Sts 14, a male subadult partial skeleton of *Australopithecus africanus*? *South African Journal of Science* **102**: 91–92.
- GREENFIELD L.O., 1990, Canine reduction in early man: A critique of three mechanical models, *Human Evolution* **5**: 213–226.
- GREENFIELD L.O., 1992, Origin of the human canine: A new solution to an old enigma, *Yearbook of Physical Anthropology* **35**: 153–185.
- GREENFIELD L.O., 1998, Canine tip wear in male and female anthropoids, *American Journal of Physical Anthropology* **107**: 87–96.
- GRINE F.E., 1981, Trophic differences between ‘gracile’ and ‘robust’ australopithecines: A scanning electron microscope analysis of occlusal events, *South African Journal of Science* **77**: 203–230.
- GRINE F.E., 1986, Dental evidence for dietary differences in *Australopithecus* and *Paranthropus*: A quantitative analysis of permanent molar microwear, *Journal of Human Evolution* **15**: 783–822.
- GRINE F.E., 1989, New hominid fossils from the Swartkrans formation (1979–1986 excavations): Craniodental specimens, *American Journal of Physical Anthropology* **79**: 409–449.
- GRINE F.E., 1993, Description and preliminary analysis of new hominid craniodental fossils from the Swartkrans formation, [w:] “Swartkrans. A Cave’s Chronicle of Early Man”, C.K. Brain ed., Transvaal Museum Monograph **8**: 75–116.
- GRINE F.E., R.F. KAY, 1988, Early hominid diets from quantitative image analysis of dental microwear, *Nature* **333**: 765–768.
- HAILE-SELLASIE Y., 2001, Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia, *Nature* **412**: 178–181.
- HARCOURT A.H., 1978, Strategies of emigration and transfer by primates, with particular reference to gorillas, *Zeitschrift fuer Tierpsychologie* **48**: 401–420.
- HARMAN M., 2005, Primate collection in the Powell-Cotton Museum, Birchington.
- HARRIS J.M., T.D. WHITE, 1979, Evolution of the Plio-Pleistocene African Suidae, *Transactions of the American Philosophical Society* **69**: 1–128.

- HARTIGAN J.A., 1975, Clustering Algorithms, John Wiley & Sons: New York.
- HARTWIG-SCHERER S., 1993, Body weight prediction in early fossil hominids: Towards a taxon-“independent” approach, *American Journal of Physical Anthropology* **92**: 17–36.
- HARVEY P.H., M. KAVANAGH, T.H. CLUTTON-BROCK, 1978, Sexual dimorphism in primate teeth, *Journal of Zoology (London)* **186**: 475–485.
- HELGREN D.M., K.W. BUTZER, 1974, Alluvial terraces of the lower Vaal Basin: Reply, *Journal of Geology* **82**: 665–666.
- HERRIES A.I.R., J.W. ADAMS, K.L. KUYKENDALL, J. SHAW, 2006, Speleology and magnetobiostratigraphic chronology of the GD 2 locality of the Gondolin hominin-bearing paleocave deposits, North West Province, South Africa, *Journal of Human Evolution* **51**: 617–631.
- HILLSON S., C. FITZGERALD, H. FLINN, 2005, Alternative dental measurements: Proposals and relationships with other measurements, *American Journal of Physical Anthropology* **126**: 413–426.
- HUGHES A.R., P.V. TOBIAS, 1977, A fossil skull probably of the genus *Homo* from Sterkfontein, Transvaal, *Nature* **265**: 310–312.
- JABLONSKI N.G., PAN RULIANG, 1995, Sexual dimorphism in the snub-nosed langurs (Colobinae: *Rhinopithecus*), *American Journal of Physical Anthropology* **96**: 251–272.
- JOHANSON D.C., M.A. EDEY, 1981, Lucy: The Beginnings of Humankind, Simon & Schuster: New York.
- JOHANSON D.C., B. EDGAR, 1996, From Lucy to Language, Simon & Schuster: New York.
- JOLLY C., 1970, The seed eaters: A new model of hominid differentiation based on a baboon analogy, *Man* **5**: 5–26.
- JONES D.L., A. BROCK, P.L. MCFADDEN, 1986, Palaeomagnetic results from the Kromdraai and Sterkfontein hominid sites, *South African Journal of Science* **82**: 160–163.
- JOSEPHSON S.C., K.E. JUELL, A.R. ROGERS, 1996, Estimating sexual dimorphism by Method-of-Moments, *American Journal of Physical Anthropology* **100**: 191–206.
- JUNGERS W.L., 1978, On canine reduction in early hominids, *Current Anthropology* **19**: 155–156.
- JUNGERS W.L., 1985, Body size and scaling of limb proportions in primates, [w:] “Size and Scaling in Primate Biology”, W.L. Jungers ed., Plenum Press: New York, 345–381.
- JUNGERS W.L., 1988, New estimates of body size in australopithecines, [w:] “Evolutionary History of the ‘Robust’ Australopithecines”, F.E. Grine ed., Aldine de Gruyter: New York, 115–125.
- JUNGERS W.L., R.L. SUSMAN, 1984, Body size and skeletal allometry in African apes, [w:] “The Pygmy Chimpanzee: Evolutionary Biology and Behavior”, R.L. Susman ed., Plenum Press: New York, 131–177.
- KAPPELMAN J., 1996, The evolution of body mass and relative brain size in fossil hominids, *Journal of Human Evolution* **30**: 243–276.

- KASZYCKA K.A., 1985, Zróżnicowanie plio-plejstocenijskich *Hominidae*. II. Dymorfizm płciowy, *Przegląd Antropologiczny* **51**: 65–77.
- KASZYCKA K.A., 1994, Funkcjonalno-adaptacyjne uwarunkowana zmienność morfologicznej twarzy australopiteków, *Przegląd Antropologiczny* **57**: 39–50.
- KASZYCKA K.A., 2001, A new graphic reconstruction of the type specimen of *Australopithecus robustus* from Kromdraai, South Africa – TM 1517, *South African Journal of Science* **97**: 404–409.
- KASZYCKA K.A., 2002, Status of Kromdraai: Cranial, mandibular and dental morphology, systematic relationships, and significance of the Kromdraai hominids, *Cahiers de Paleoanthropologie*, CNRS Editions: Paris.
- KASZYCKA K.A., 2007, Nowe odpowiedzi na stare pytania: Czy Robinson miał rację? Analiza zębów *Australopithecus africanus* i *A. robustus*, *Przegląd Antropologiczny – Anthropological Review Suppl.* **5**: 68.
- KAY R.F., 1982, *Sivapithecus simonsi*, a new species of Miocene hominoid, with comments on the phylogenetic status of Ramapithecinae, *International Journal of Primatology* **3**: 113–173.
- KAY R.F., 1982, Sexual dimorphism in Ramapithecinae, *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **79**: 209–212.
- KAY R.F., 1985, Dental evidence of the diet of *Australopithecus*, *Annual Review of Anthropology* **14**: 315–341.
- KAY R.F., F.E. GRINE, 1988, Tooth morphology, wear and diet in *Australopithecus* and *Paranthropus* from Southern Africa, [w:] “Evolutionary History of the ‘Robust’ Australopithecines”, F.E. Grine ed., Aldine de Gruyter: New York, 427–447.
- KAY R.F., J.M. PLAVCAN, K.E. GLANDER, P.C. WRIGHT, 1988, Sexual selection and canine dimorphism in New World monkeys, *American Journal of Physical Anthropology* **77**: 385–397.
- KELLEY J., 1989, Behavioral implications of sexual dimorphism in *Australopithecus afarensis*, *American Journal of Physical Anthropology* **78**: 251.
- KELLEY J., 1995, Sexual dimorphism in canine shape among extant great apes, *American Journal of Physical Anthropology* **96**: 365–389.
- KELLEY J., J.M. PLAVCAN, 1998, A simulation test of hominoid species number at Lufeng, China: Implications for the use of the coefficient of variation in paleotaxonomy, *Journal of Human Evolution* **35**: 577–596.
- KEYSER A.W., 2000, The Drimolen skull: The most complete australopithecine cranium and mandible to date, *South African Journal of Science* **96**: 189–193.
- KEYSER A.W., C.G. MENTER, J. MOGGI-CECCHI, T. RAYNE PICKERING, L.R. BERGER, 2000, Drimolen: A new hominid-bearing site in Gauteng, South Africa, *South African Journal of Science* **96**: 193–197.
- KIMBEL W.H., Y. RAK, 1993, The importance of species taxa in paleoanthropology and an argument for the phylogenetic concept of the species category, [w:] “Species, Species Concepts, and Primate Evolution”, W.H. Kimbel and L.B. Martin eds., Plenum Press: New York, 461–484.

- KIMBEL W.H., T.D. WHITE, 1988, Variation, sexual dimorphism and the taxonomy of *Australopithecus*, [w:] "Evolutionary History of the 'Robust' Australopithecines", F.E. Grine ed., A. de Gruyter: New York, 175–192.
- KNUSSMANN R. ed., 1988, Anthropologie. Handbuch der vergleichenden Biologie des Menschen, Band I, Wesen und Methoden der Anthropologie, Gustav Fischer Verlag: Stuttgart.
- KOŚCIŃSKI K., S. PIETRASZEWSKI, 2004, Methods to estimate sexual dimorphism from unsexed samples: A test with computer-generated samples, *Przegląd Antropologiczny – Anthropological Review* **67**: 33–55.
- KREBS J.R., N.B. DAVIES, 2001, Wprowadzenie do ekologii behawioralnej, Wydawnictwo Naukowe PWN: Warszawa.
- KUMAN K., 1994a, The archaeology of Sterkfontein: Preliminary findings on site formation and cultural change, *South African Journal of Science* **90**: 215–219.
- KUMAN K., 1994b, The archaeology of Sterkfontein – Past and present, *Journal of Human Evolution* **27**: 471–495.
- KUMAN K., R.J. CLARKE, 2000, Stratigraphy, artefact industries and hominid associations for Sterkfontein, Member 5, *Journal of Human Evolution* **38**: 827–847.
- KUYKENDALL K.L., G.C. CONROY, 1999, Description of the Gondolin teeth: Hyper-robust hominids in South Africa? *American Journal of Physical Anthropology* **28** (Suppl.): 176–177.
- LARSEN C.S., 2003, Equality for the sexes in human evolution? Early hominid sexual dimorphism and implications for mating systems and social behavior, *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **100** (16): 9103–9104.
- LEAKEY M.G., C.S. FEIBEL, I. MCDUGALL, A. WALKER, 1995, New four-million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya, *Nature* **376**: 565–571.
- LEE S.-H., 1999, Evolution of human sexual dimorphism: Using assigned resampling method to estimate sexual dimorphism when individual sex is unknown, PhD dissertation, University of Michigan: Ann Arbor.
- LEE S.-H., 2001, Assigned Resampling Method: A new method to estimate size sexual dimorphism in samples of unknown sex, *Przegląd Antropologiczny – Anthropological Review* **64**: 21–39.
- LEE S.-H., 2005, Patterns of size sexual dimorphism in *Australopithecus afarensis*: Another look, *HOMO – Journal of Comparative Human Biology* **56**: 219–232.
- LEE-THORP J.A., N.J. VAN DER MERWE, C.K. BRAIN, 1994, Diet of *Australopithecus robustus* at Swartkrans from stable carbon isotopic analysis, *Journal of Human Evolution* **27** (4): 361–372.
- LEIGH S.R., 1995, Socioecology and the origin of sexual dimorphism in anthropoid primates, *American Journal of Physical Anthropology* **97**: 339–356.
- LEIGH S.R., J.M. CHEVERUD, 1991, Sexual dimorphism in the baboon facial skull, *American Journal of Physical Anthropology* **84**: 193–208.

- LEIGH S.R., B.T. SHEA, 1995, Ontogeny and the evolution of adult body size dimorphism in apes, *American Journal of Primatology* **36**: 37–60.
- LEUTENEGGER W., J.M. CHEVERUD, 1985, Sexual dimorphism in primates. The effects of size, [w:] “Size and Scaling in Primate Biology”, W.L. Jungers ed., Plenum Press: New York, 33–50.
- LEUTENEGGER W., J.T. KELLY, 1977, Relationship of sexual dimorphism in canine size and body size to social, behavioral and ecological correlates in anthropoid primates, *Primates* **18**: 117–136.
- LEUTENEGGER W., B. SHELL, 1987, Variability and sexual dimorphism in canine size in *Australopithecus* and extant hominoids, *Journal of Human Evolution* **16**: 359–367.
- LEWIN R., 1998, Principles of human evolution, Blackwell Science: Oxford.
- LEWIN R., 2002, Wprowadzenie do ewolucji człowieka, Prószyński i S-ka: Warszawa.
- LINNAEUS C., 1758, Systema Naturae, 10 ed., Uppsala.
- LOCKWOOD C.A., 1997, Variation in the face of *Australopithecus africanus* and other African hominoids, PhD dissertation, University of the Witwatersrand: Johannesburg.
- LOCKWOOD C.A., 1999, Sexual dimorphism in the face of *Australopithecus africanus*, *American Journal of Physical Anthropology* **108**: 97–127.
- LOCKWOOD C.A., C.G. MENTER, J. MOGGI-CECCHI, A.W. KEYSER, 2007, Extended male growth in a fossil hominin species, *Science* **318**: 1443–1446.
- LOCKWOOD C.A., C.G. MENTER, J. MOGGI-CECCHI, A.W. KEYSER, 2007, Supporting online material: www.sciencemag.org/cgi/content/full/318/5855/1443/DC1
- LOCKWOOD C.A., J. MOGGI-CECCHI, 1998, The systematic position of Stw 183, an adolescent maxilla from Sterkfontein, *American Journal of Physical Anthropology* **26** (Suppl.): 151–152.
- LOCKWOOD C.A., B.G. RICHMOND, W.L. JUNGERS, W.H. KIMBEL, 1996, Randomization procedures and sexual dimorphism in *Australopithecus afarensis*, *Journal of Human Evolution* **31**: 537–548.
- LOCKWOOD C.A., P.V. TOBIAS, 2002, Morphology and affinities of new hominin cranial remains from Member 4 of the Sterkfontein Formation, Gauteng Province, South Africa, *Journal of Human Evolution* **42**: 389–450.
- LOVEJOY C.O., 1981, The origin of man, *Science* **211**: 341–350.
- LOVEJOY C.O., K.F. KERN, S.W. SIMPSON, R.S. MEINDL, 1989, A new method for estimation of skeletal dimorphism in fossil samples with an application to *Australopithecus afarensis*, [w:] “Hominidae”, G. Giacobini ed., Jaka Book: Milano, 103–108.
- LOVICH J.E., J.W. GIBBONS, 1992, A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism, *Growth, Development & Aging* **56**: 269–281.
- LUCAS P.W., R.T. CORLETT, D.A. LUKE, 1985, Plio-Pleistocene hominid diets: An approach combining mastication and ecological analysis, *Journal of Human Evolution* **14**: 187–202.

- MACKENZIE K., 1994, History of events leading to palaeontological excavations of Gondolin, Alias "Mackenzie Cave", *Palaeontology Newsletter* **10**: 23–24.
- MANN A., 1972, Hominid and cultural origins, *Man* **7**: 379–387.
- MARTIN L.B., P. ANDREWS, 1984, The phylogenetic position of *Graecopithecus freybergi* Koenigswald, *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* **69**: 25–40.
- MARTIN R., K. SALLER, 1957, Lehrbuch der Anthropologie, Band I, Gustav Fisher Verlag: Stuttgart.
- MARTIN R.D., L.A. WILLNER, A. DETTLING, 1994, The evolution of sexual size dimorphism in primates, [w:] "The Differences Between the Sexes", R.V. Short & E. Balaban eds., Cambridge University Press: Cambridge, 159–200.
- MASTERSON T.J., W.C. HARTWIG, 1998, Degrees of sexual dimorphism in *Cebus* and other New World monkeys, *American Journal of Physical Anthropology* **107**: 243–256.
- MCHEHENRY H.M., 1982, The pattern of human evolution: Studies of bipedalism, mastication, and encephalization, *Annual Review of Anthropology* **11**: 151–173.
- MCHEHENRY H.M., 1986, Size variation in the postcranium of *Australopithecus afarensis* and extant species of Hominoidea, *Journal of Human Evolution* **15**: 149–156.
- MCHEHENRY H.M., 1991, Sexual dimorphism in *Australopithecus afarensis*, *Journal of Human Evolution* **20**: 21–32.
- MCHEHENRY H.M., 1992, Body size and proportions in early hominids, *American Journal of Physical Anthropology* **87**: 407–431.
- MCHEHENRY H.M., 1994, Behavioral ecological implications of early hominid body size, *Journal of Human Evolution* **27**: 77–87.
- MCHEHENRY H.M., K. COFFING, 2000, *Australopithecus* to *Homo*: Transformations in body and mind, *Annual Review of Anthropology* **29**: 125–146.
- MCKEE J.K., 1993, Faunal dating of the Taung hominid fossil deposit, *Journal of Human Evolution* **25**: 363–376.
- MCKEE J.K., 1995, Further chronological seriation of southern African Pliocene and Pleistocene mammalian faunal assemblage, *Palaeontologia Africana*, **32**: 11–16.
- MCKEE J.K., J.F. THACKERAY L.R. BERGER, 1995, Faunal assemblage seriation of southern African Pliocene and Pleistocene fossil deposits, *American Journal of Physical Anthropology* **96**: 235–250.
- MENTER C.G., K.L. KUYKENDALL, A.W. KEYSER, G.C. CONROY, 1999, First record of hominid teeth from the Plio-Pleistocene site of Gondolin, South Africa, *Journal of Human Evolution* **37**: 299–307.
- MILLS J.R.E., 1963, Occlusion and malocclusion of the teeth in primates, [w:] "Dental Anthropology", D.R. Brothwell ed., Pergamon: Oxford, 191–209.

- MILTON K., 1985, Multimale mating and absence of canine tooth dimorphism in woolly spider monkeys (*Brachyteles arachnoides*), *American Journal of Physical Anthropology* **68**: 519–523.
- MITANI J., J. GROS-LOUISI, A.F. RICHARDS, 1995, Sexual dimorphism, the operational sex ratio, and the intensity of male competition in polygynous primates, *American Naturalist* **147**: 966–980.
- MITCHELL C.L., S. BOINSKI, C.P. VAN SCHAICK, 1991, Competitive regimes and female bonding in two species of squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii* and *S. sciureus*), *Behavioral Ecology and Sociobiology* **28**: 5–60.
- MOGGI-CECCHI J., F.E. GRINE, P.V. TOBIAS, 2006, Early hominid dental remains from Members 4 and 5 of the Sterkfontein Formation (1966–1996 excavations): Catalogue, individual associations, morphological descriptions and initial metrical analysis, *Journal of Human Evolution* **50**: 239–328.
- MOGGI-CECCHI J., P.V. TOBIAS, A.D. BEYNON, 1998, The mixed dentition and associated skull fragments of a juvenile fossil hominid from Sterkfontein, South Africa, *American Journal of Physical Anthropology* **106**: 425–465.
- NAGEL U., 1973, A comparison of anubis baboons, Hamadryas baboons and their hybrids at a species border in Ethiopia, *Folia Primatologica* **19**: 104–165.
- O'HIGGINS P.O., I.L. DRYDEN, 1993, Sexual dimorphism in hominoids: Further studies of craniofacial shape differences in Pan, Gorilla and Pongo, *Journal of Human Evolution* **24**: 183–205.
- O'HIGGINS P.O., W.J. MOORE, D.R. JOHNSON, T.J. MCANDREW, 1990, Patterns of cranial sexual dimorphism in certain groups of extant hominoids, *Journal of Zoology (London)* **222**: 399–420.
- OLSON T.R., 1985, Cranial morphology and systematics of the Hadar Formation hominids and “*Australopithecus*” *africanus*, [w:] “Ancestors: The Hard Evidence”, E. Delson ed., A.R. Liss: New York, 102–119.
- PARTRIDGE T.C., 1973, Geomorphological dating of cave openings at Makapansgat, Sterkfontein, Swartkrans and Taung, *Nature* **246**: 75–79.
- PARTRIDGE T.C., 1978, Re-appraisal of lithostratigraphy of Sterkfontein hominid site, *Nature* **275**: 283–287.
- PARTRIDGE T.C., 1982, The chronological position of the fossil hominids of Southern Africa, [w:] “1er Congres International de Paleontologie Humaine Nice”, CNRS: Paris, 617–675.
- PARTRIDGE T.C., 1986, Palaeoecology of the Pliocene and Lower Pleistocene hominids of Southern Africa: How good is the chronological and palaeoenvironmental evidence? *South African Journal of Science* **82**: 80–83.
- PARTRIDGE T.C., 2000, Hominid-bearing cave and tufa deposits, [w:] “The Cenozoic of Southern Africa”, T.C. Partridge & R.R. Maud eds., Oxford University Press: New York, 100–125.
- PARTRIDGE T.C., A.G. LATHAM, D. HESLOP, 2000b, Appendix on magnetostratigraphy of Makapansgat, Sterkfontein, Taung and Swartkrans, [w:] “The Cenozoic of Southern Africa”, T.C. Partridge & R.R. Maud eds., Oxford University Press: New York, 126–129.

- PARTRIDGE T.C., J. SHAW, D. HESLOP, 2000a, Note on recent magnetostratigraphic analyses in Member 2 of the Sterkfontein Formation, [w:] "The Cenozoic of Southern Africa", T.C. Partridge & R.R. Maud eds., Oxford University Press: New York, 129–130.
- PARTRIDGE T.C., D.E. GRANGER, M.W. CAFFEE, R.J. CLARKE, 2003, Lower Pliocene hominid remains from Sterkfontein, *Science* **300**: 607–612.
- PAWŁOWSKI B., 2007, Origins of homininae and putative selection pressures acting on the early hominins, [w:] "Handbook of Paleoanthropology" W. Henke & I. Tattersall eds., vol. 3, Springer-Verlag: Berlin, 1409–1440.
- PETERS C.R., 1981, Robust vs. gracile early hominid masticatory capabilities: The advantages of the megadonts, [w:] "The Perception of Human Evolution", L.L. Mai, E. Shanklin & R.W. Sussman eds., UCLA Press, 161–181.
- PICKERING T.R., 2006, Subsistence behaviour of South African Pleistocene hominids, *South African Journal of Science* **102**: 205–210.
- PILBEAM D.R., E.L. SIMONS, 1965, Some problems of hominid classification, *American Scientist* **53**: 237–259.
- PILBEAM D.R., M. ZWELL, 1972, The single species hypothesis, sexual dimorphism, and variability in early hominids, *Yearbook of Physical Anthropology* **16**: 69–79.
- PLAVCAN J.M., 1993, Canine size and shape in male anthropoid primates, *American Journal of Physical Anthropology* **92**: 201–216.
- PLAVCAN J.M., 1994, Comparison of four simple methods for estimating sexual dimorphism in fossils, *American Journal of Physical Anthropology* **94**: 465–476.
- PLAVCAN J.M., 1998, Craniofacial and body mass dimorphism in anthropoid primates, *American Journal of Physical Anthropology* (Suppl.) **26**: 179.
- PLAVCAN J.M., 2000, Inferring social behavior from sexual dimorphism in the fossil record, *Journal of Human Evolution* **39**: 327–344.
- PLAVCAN J.M., 2001, Sexual dimorphism in primate evolution, *Yearbook of Physical Anthropology* **44**: 25–53.
- PLAVCAN J.M., 2002, Taxonomic variation in the patterns of craniofacial dimorphism in primates, *Journal of Human Evolution* **42**: 579–608.
- PLAVCAN J.M., 2003, Scaling relationships between craniofacial sexual dimorphism and body mass dimorphism in primates: Implications for the fossil record, *American Journal of Physical Anthropology* **120**: 38–60.
- PLAVCAN J.M., D.A. COPE, 2001, Metric variation and species recognition in the fossil record, *Evolutionary Anthropology* **10**: 204–222.
- PLAVCAN J.M., J. KELLEY, 1996, Evaluating the "dual selection" hypothesis of canine reduction, *American Journal of Physical Anthropology* **99**: 379–387.
- PLAVCAN J.M., C.A. LOCKWOOD, W.H. KIMBEL, M.R. LAGUE, E.H. HARMON, 2005, Sexual dimorphism in *Australopithecus afarensis* revisited: How strong is the case for a human-like pattern of dimorphism? *Journal of Human Evolution* **48**: 313–320.

- PLAVCAN J.M., C.P. VAN SCHAİK, 1992, Intrasexual competition and canine dimorphism in anthropoid primates, *American Journal of Physical Anthropology* **87**: 461–477.
- PLAVCAN J.M., C.P. VAN SCHAİK, 1994, Canine dimorphism, *Evolutionary Anthropology* **2** (6): 208–214.
- PLAVCAN J.M., C.P. VAN SCHAİK, 1997, Interpreting hominid behavior on the basis of sexual dimorphism, *Journal of Human Evolution* **32**: 345–374.
- PLAVCAN J.M., C.P. VAN SCHAİK, P.M. KAPPELER, 1995, Competition, coalitions and canine size in primates, *Journal of Human Evolution* **28**: 245–276.
- PUSEY A.E., C. PACKER, 1987, Dispersal and philoparty, [w:] “Primate Societies”, B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker eds., Chicago University Press: Chicago, 250–266.
- RAK Y., 1983, *The Australopithecine Face*, Academic Press: New York.
- REHG J.A., S.R. LEIGH, 1999, Estimating sexual dimorphism and size differences in the fossil record: A test of methods, *American Journal of Physical Anthropology* **110** (1): 95–104.
- RENO P.L., R.S. MEINDL, M.A. MCCOLLUM, C.O. LOVEJOY, 2003, Sexual dimorphism in *Australopithecus afarensis* was similar to that of modern humans, *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **100**: 9404–9409.
- RENO P.L., R.S. MEINDL, M.A. MCCOLLUM, C.O. LOVEJOY, 2005, The case is unchanged and remains robust: *Australopithecus afarensis* exhibits only moderate skeletal dimorphism. A reply to, *Journal of Human Evolution* **49**: 279–288.
- REYNOLDS V., 1966, Open groups in hominid evolution, *Man* **1**: 441–452.
- RICHMOND B.G., W.L. JUNGERS, 1995, Size variation and sexual dimorphism in *Australopithecus afarensis* and living hominoids, *Journal of Human Evolution* **29**: 229–245.
- ROBINSON J.T., 1954a, The genera and species of the Australopithecinae, *American Journal of Physical Anthropology* **12**: 181–200.
- ROBINSON J.T., 1954b, Prehominid dentition and hominid evolution, *Evolution* **8**: 324–334.
- ROBINSON J.T., 1956, The Dentition of the Australopithecine, *Transvaal Museum Memoirs* **9**, Pretoria.
- ROBINSON J.T., 1961, The Australopithecines and their bearing on the origin of man and of stone tool-making, *South African Journal of Science* **57**: 3–16.
- ROBINSON J.T., 1962, Australopithecines and artifacts at Sterkfontein. Part 1. Sterkfontein stratigraphy and the significance of the Extension Site, *South African Archaeological Bulletin* **17**: 87–107.
- ROBINSON J.T., 1964, Adaptive radiation in the Australopithecines and the origin of man, [w:] “African Ecology and Human Evolution”, F.C. Howell & F. Bourliere eds., Methuen and Co.: London, 385–416.
- ROWELL T.E., J. CHISM, 1986, Sexual dimorphism and mating systems: Jumping to conclusions, *Human Evolution* **1**: 215–219.

- SCHALLER G.B., 1972, The Serengeti Lion: A Study of Predator-Prey Relations, University of Chicago Press: Chicago.
- SCHMID P., 1983, Eine Rekonstruktion des Skelettes von A.L. 288-1 (Hadar) und deren Konsequenzen, *Folia Primatologica* **40**: 283–306.
- SCHWARTZ J.H., I. TATTERSALL, 2005, The Human Fossil Record, Vol. 4, Cranio-dental Morphology of Early Hominids (Genera Australopithecus, Paranthropus, Orrorin) and Overview, Wiley-Liss: Hoboken, NJ.
- SÉNÉGAS F., E. PARADIS, J. MICHAUX, 2005, Homogeneity of fossil assemblages extracted from mine dumps: An analysis of Plio-Pleistocene fauna from South African caves, *Lethaia* **38**: 315–322.
- SENUT B., M. PICKFORD, D. GOMMERY, P. MEIN, K. CHEBOI, Y. COPPENS, 2001, First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya), *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences* **332**: 137–144.
- SHAW J.C.M., 1939, Further remains of a Sterkfontein ape, *Nature* **143**: 117.
- SHAW J.C.M., 1940, Concerning some remains of a new Sterkfontein primate, *Annals of the Transvaal Museum* **20**, Pretoria.
- SHEA B.T., 1985, The ontogeny of sexual dimorphism in the African apes, *American Journal of Primatology* **8**: 183–188.
- SHEA B.T., S.R. LEIGH, C.P. GROVES, 1993, Multivariate craniometric variation in chimpanzees: Implications for species identification, [w:] “Species, Species Concepts, and Primate Evolution”, W.H. Kimbel & L.B. Martin eds., Plenum Press: New York, 265–296.
- SIGG H., A. STOLBA, J.-J. ABEGGLEN, V. DASSER, 1982, Life history of hamadryas baboons: Physical development, infant mortality, reproductive parameters and family relationships, *Primates* **23**: 473–487.
- SILLEN A., 1992, Strontium-calcium ratios (Sr/Ca) of *Australopithecus robustus* and associated fauna from Swartkrans, *Journal of Human Evolution* **23** (6): 495–516.
- SIMONS E.L., 1967, The significance of primate paleontology for anthropological studies, *American Journal of Physical Anthropology* **27**: 307–332.
- SIMONS E.L., D. PILBEAM, 1965, Preliminary revision of the Dryopithecinae (Pongidae, Anthropeidea), *Folia Primatologica* **3**: 81–152.
- SMITH R.J., 1999, Statistics of sexual size dimorphism, *Journal of Human Evolution* **36**: 423–459.
- SMUTS B.B., 1987, Sexual competition and mate choice, [w:] “Primate Societies”, B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker eds., Chicago University Press: Chicago, 385–399.
- STAMMBACH E., 1987, Desert, forest and montane baboons: Multilevel-societies, [w:] “Primate Societies”, B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker eds., Chicago University Press: Chicago, 112–120.
- StatSoft, Inc., 2005, *STATISTICA* (data analysis software system), version 7.1. www.statsoft.com

- STEININGER C.M., 2003, Taxonomic affinity of a new hominin specimen from Coopers Cave, South Africa, M.Sc. dissertation, University of the Witwatersrand, Johannesburg.
- STEININGER C.M. L.R. BERGER, 2000, Taxonomic affinity of a new specimen from Cooper's, South Africa, *American Journal of Physical Anthropology* Suppl. **30**: 291.
- STERCK E.H.M., D.P. WATTS, C.P. VAN SCHAİK, 1997, The evolution of female social relationships in nonhuman primates, *Behavioral Ecology and Sociobiology* **41**: 291–309.
- STEUDEL K., 1980, New estimates of early hominid body size, *American Journal of Physical Anthropology* **52**: 63–70.
- STEWART K.J., A.H. HARCOURT, 1987, Gorillas: Variation in female relationships, [w:] "Primate Societies", B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker eds., Chicago University Press: Chicago, 155–164.
- STOKES E.J., R.J. PARNELL, C. OLEJNICZAK, 2003, Female dispersal and reproductive success in wild western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*), *Behavioral Ecology and Sociobiology* **54**: 329–339.
- STORER R.W., 1966, Sexual dimorphism and food habits in three North American accipiters, *Auk* **83**: 423–436.
- STRAIT D.S., G.W. WEBER, S. NEUBAUER, J. CHALK, B.G. RICHMOND, P.W. LUCAS, M.A. SPENCER, C. SCHREIN, P.C. DECHOW, C.F. ROSS, I.R. GROSSE, B.W. WRIGHT, P. CONSTANTINO, B.A. WOOD, B. LAWN, W.L. HYLANDER, Q. WANG, C. BYRON, D.E. SLICE, A.L. SMITH, 2009, The feeding biomechanics and dietary ecology of *Australopithecus africanus*, *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **106** (7): 2124–2129.
- STRUM S.C., 1981, Processes and products of change: Baboon predatory behavior at Gilgil, Kenya, [w:] "Omnivorous Primates: Gathering and Hunting in Human Evolution", R. Harding & G. Teleki eds., Columbia University Press: New York, 255–302.
- STRUM S.C., W. MITCHELL, 1987, Baboon models and muddles, [w:] "The Evolution of Human Behavior: Primate Models", W.G. Kinzey ed., SUNY Press: Albany, 87–104.
- SUSMAN R.L., 1987, Pygmy chimpanzees and common chimpanzees: Models for the behavioral ecology of the earliest hominids, [w:] "The Evolution of Human Behavior: Primate Models", W.G. Kinzey ed., SUNY Press: Albany, 72–86.
- TANNER N., 1981, On Becoming Human, Cambridge University Press: Cambridge.
- TAYLOR A.B., 1997, Relative growth, ontogeny, and sexual dimorphism in gorilla (*Gorilla gorilla gorilla* and *G. g. beringei*): Evolutionary and ecological considerations, *American Journal of Primatology* **43**: 1–31.
- TEAFORD M.F., A.C. WALKER, 1984, Quantitative differences in dental microwear between primate species with different diets and a comment on the presumed diet of *Sivapithecus*, *American Journal of Physical Anthropology* **64**: 191–200.

- THACKERAY J.F., J. BRAGA, J. TREIL, N. NIKSCH, J.H. LABUSCHAGNE, 2002, 'Mrs Ples' (Sts 5) from Sterkfontein: An adolescent male? *South African Journal of Science* **98**: 21–22.
- THACKERAY J.F., J.L. KIRSCHVINK, T.D. RAUB, 2002, Palaeomagnetic analysis of calcified deposits from the Plio-Pleistocene hominid site of Kromdraai, South Africa, *South African Journal of Science* **98**: 537–540.
- TOBIAS P.V., 1967, Olduvai Gorge, Volume II. The Cranium and Maxillary Dentition of *Zinjanthropus (Australopithecus) boisei*, Cambridge University Press: Cambridge.
- TOBIAS P.V., 1968, The taxonomy and phylogeny of the australopithecines, [w:] "Taxonomy and Phylogeny of Old World Primates with References to the Origin of Man", B. Chiarelli ed., Rosenberg and Selleir: Turin, 277–315.
- TOBIAS P.V., 1975, Brain evolution in the Hominoidea, [w:] "Primate Functional Morphology and Evolution", R. H. Tuttle ed., Mouton: The Hague, 353–392.
- TOBIAS P.V., 1978, The South African australopithecines in time and hominid phylogeny, with special reference to the dating and affinities of the Taung skull, [w:] "Early Hominids of Africa", C.J. Jolly ed., Duckworth: London, 45–84.
- TOBIAS P.V., 1991, Olduvai Gorge, Volume IV. The Skulls, Endocasts and Teeth of *Homo habilis*, Cambridge University Press: Cambridge.
- TOBIAS P.V., R.J. CLARKE, 1996, Reply to J. K. McKee, faunal evidence and Sterkfontein Member 2 foot bones of early hominid, *Science* **271**: 1301–1302.
- TOBIAS P.V., K. COPLEY, C.K. BRAIN, 1977, South Africa, [w:] "Catalogue of Fossil Hominids, Part I: Africa", K.P. Oakley, B.G. Campbell & T.I. Molleson eds., Trustees of the British Museum (Natural History): London.
- TOBIAS P.V., A.R. HUGHES, 1969, The new Witwatersrand University excavation at Sterkfontein, *South African Archaeological Bulletin* **24**: 158–169.
- TURNER A., 1990, The evolution of the guild of larger terrestrial carnivores during the Plio-Pleistocene in Africa, *Geobios* **23**: 349–368.
- VITZTHUM V.J., 1990, Odontometric variation within and between taxonomic levels of Cercopithecidae: Implications for interpretations of fossil samples, *Human Evolution* **5**: 359–374.
- VOGEL J.C., 1985, Further attempts at dating the Taung tuffas, [w:] "Hominid Evolution. Past, Present and Future", P.V. Tobias ed., Alan R. Liss: New York, 189–194.
- VRBA E.S., 1981, The Kromdraai Australopithecine site revisited in 1980; recent investigations and results, *Annals of the Transvaal Museum* **33**, Pretoria, 17–60.
- VRBA E.S., 1982, Biostratigraphy and chronology, based particularly on Bovidae, of Southern hominid-associated assemblages: Makapansgat, Sterkfontein, Taung, Kromdraai, Swartkrans; also Elandsfontein (Saldanha), Broken Hill (now Kabwe) and Cave of Hearts, [w:] "1er Congres International de Paleontologie Humaine Nice", CNRS: Paris, 707–752.

- VRBA E.S., 1985a, Early hominids in Southern Africa: Updated observations on chronological and ecological background, [w:] "Hominid Evolution. Past, Present and Future", P.V. Tobias ed., Alan R. Liss: New York, 195–200.
- VRBA E.S., 1985b, Ecological and adaptive changes associated with early hominid evolution, [w:] "Ancestors, The Hard Evidence", E. Delson ed., Alan R. Liss: New York, 63–71.
- WALKER A.C., 1981, Diet and teeth: dietary hypotheses and human evolution, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **292**: 57–64.
- WALLACE J.A., 1975, Dietary adaptations of Australopithecus and early Homo, [w:] "Paleoanthropology, Morphology and Paleoecology", R. Tuttle ed., Mouton: Chicago.
- WASHBURN S.L., 1960, Tools and human evolution, *Scientific American* **203**: 63–75.
- WASHBURN S.L., 1971, The study of human evolution, [w:] "Background for Man", P. Dolhinow & V. Sarich eds., Little, Brown: Boston, 82–117.
- WASHBURN S.L., I. DEVORE, 1961, The social life of baboons, *Scientific American* **204** (6): 62–71.
- WATSON V., 1993, Glimpses from Gondolin: A faunal analysis of a fossil site near Broederstroom, Transvaal, South Africa, *Palaeontologia Africana* **30**: 35–42.
- WATTS D.P., 1990, Ecology of gorillas and its relation to female transfer in mountain gorillas, *International Journal of Primatology* **11**: 21–45.
- WATTS D.P., 1996, Comparative socio-ecology of gorillas, [w:] "Great Ape Societies", W.C. McGrew, L.F. Marchant, T. Nishida eds., Cambridge University Press: Cambridge, 16–28.
- WHITE T.D., G. SUWA, B. ASFAW, 1994, *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia, *Nature* **371**: 306–312.
- WHITE T.D., G. SUWA, B. ASFAW, 1996, *Ardipithecus ramidus*, a root species for *Australopithecus*, Proceedings of the Colloquia of the XIII International Congress of Prehistoric and Protohistoric Sciences, Forli, Italy, 15–23.
- WOLPOFF M.H., 1971, Metric Trends in Hominid Dental Evolution, Case Western Reserve University Studies in Anthropology **2**: 1–244.
- WOLPOFF M.H., 1975a, Some aspects of human mandibular evolution, [w:] "Determinants of Mandibular Form and Growth", J. McNamara Jr. ed., Ann Arbor, MI, 1–64.
- WOLPOFF M.H., 1975b, Sexual dimorphism in the australopithecines, [w:] "Paleoanthropology. Morphology and Paleoecology", R.H. Tuttle ed., Mouton: The Hague, 245–284.
- WOLPOFF M.H., 1976a, Some aspects of the evolution of early hominid sexual dimorphism, *Current Anthropology* **17**: 579–606.
- WOLPOFF M.H., 1976b, Primate models for australopithecine sexual dimorphism, *American Journal of Physical Anthropology* **45**: 497–510.
- WOLPOFF M.H., 1996, Human Evolution, 1996 Edition, McGraw-Hill: New York.
- WOLPOFF M.H., 1999, Paleoanthropology (2nd edition), McGraw-Hill: Boston.

- WOLPOFF M.H., J. HAWKS, B. SENUT, M. PICKFORD, J. AHERN, 2006, An ape or the ape: Is the Toumaï cranium TM 266 a hominid? *PaleoAnthropology* 2006: 36–50.
- WOLPOFF M.H., B. SENUT, M. PICKFORD, J. HAWKS, 2002, *Sahelanthropus* or ‘*Sahelpithecus*’? *Nature* **419**: 581–582.
- WOOD B.A., 1976, The nature and basis of sexual dimorphism in the primate skeleton, *Journal of Zoology (London)* **180**: 15–34.
- WOOD B.A., 1991a, Koobi Fora Research Project. IV. Hominid cranial remains from Koobi Fora, Clarendon Press: Oxford.
- WOOD B.A., 1991b, A paleoanthropological model for determining the limits of early hominid taxonomic variability, *Palaeontologia Africana* **28**: 71–77.
- WOOD B.A., Y. LI, C. WILLOUGHBY, 1991, Intraspecific variation and sexual dimorphism in cranial and dental variables among higher primates and their bearing on the hominid fossil record, *Journal of Anatomy* **174**: 185–205.
- WOOD B., D.E. LIEBERMAN, 2001, Craniodental variation in *Paranthropus boisei*: A development and functional perspective, *American Journal of Physical Anthropology* **116**: 13–25.
- WRANGHAM R.W., 1987a, Evolution of social structure, [w:] “Primate Societies”, B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker eds., Chicago University Press: Chicago, 282–296.
- WRANGHAM R.W., 1987b, The significance of African apes for reconstructing human social evolution, [w:] “The Evolution of Human Behavior: Primate Models”, W.G. Kinzey ed., SUNY Press: Albany, 51–71.
- ZIHLMAN A.L., 1985, *Australopithecus afarensis*: Two sexes or two species? [w:] “Hominid Evolution. Past, Present and Future”, P.V. Tobias ed., Alan R. Liss: New York, 213–220.
- ZIHLMAN A.L., J.E. CRONIN, 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.

Sexual dimorphism in the South African australopithecines

Summary

Sexual dimorphism in primates is a significant phenomenon because of its species specificity on the one hand, and its correlation with patterns of social behavior on the other. The significant recent enlargement of the fossil sample of the South African Plio-Pleistocene hominids – the australopithecines – has broadened the range of variability of the species and provided opportunities for reexamination of sexual dimorphism in a more representative sample. The aim of this project is to determine the magnitude and ascertain the pattern of sexual dimorphism in the South African australopithecines, relate these to extant African apes (of known sex, behavior and ecology) and make suggestions about aspects of the social behavior of these early hominids.

The materials include original fossils of two australopithecine taxa: *Australopithecus robustus* and *Australopithecus africanus*, housed in the Transvaal Museum, Pretoria, and at the University of the Witwatersrand, Johannesburg. The *A. africanus* material came from Taung, Sterkfontein and Makapansgat. The *A. robustus* material came from Kromdraai, Swartkrans, Drimolen, Gondolin and Coopers (see Fig. 6). The comparative samples consist of extant African apes: gorillas (*Gorilla gorilla*) and chimpanzees (*Pan troglodytes*) of known sex, both from the Powell-Cotton collection in the Quex Museum, Birchington, Kent, England. The apes were shot in the wild during the late 1920s to early 1930s in the French Congo and Cameroon (see Fig. 9). The chimpanzee sample consists of 82 specimens in total, and the gorilla sample of 95 specimens (see Table 1 and Appendix).

The results presented here are based on metrical analyses of craniofacial and dental remains. For the teeth, the data consist of mesio-distal and labio-lingual or bucco-lingual dimensions (and height of the canines) of all upper and lower dental remains. For the craniofacial measurements, the data consist of selected dimensions of face, palate, mandible and cranium (see Fig. 11 and Table 2). The magnitude of sexual dimorphism for extant apes was assessed directly – as indices of the mean values for males to the mean values for females (M/F). The magnitude of sexual dimorphism in the fossil sample was evaluated by various statistical methods, based on assessing the parameters of distribution of the

variables: the “Mean” method; “Median” method; Coefficient of Variation (CV) method; Finite Mixture Analysis (FMA); Method-of-Moments (MoM); Assigned Resampling Method (ARM); and Binomial Dimorphism Index (BDI).

Data on extant African apes (see Tables 7–10) were used to assess the goodness-of-fit for each method estimating sexual dimorphism in the fossil samples. In case of the teeth, the CV(7) method provided the best estimates (see Figs. 39–42). For the South African australopithecines, the average degree of sexual dimorphism (using the CV method) in the canine dimensions was about 10% (see Table 20). The most dimorphic dimension in both species was the BL breadth – for *A. africanus* BL breadth of the upper canine, for *A. robustus* – BL breadth of the lower canine.

In the case of the cranium, at low levels of true dimorphism, as observed in chimp skulls, the CV(10) method provided the best estimates (see Fig. 45); at high levels of true dimorphism, as observed in gorilla skulls, the MoM method (and for the face alone, the ARM method) provided the best estimates (see Figs. 43–44). Because the actual level of craniofacial sexual dimorphism for early hominids is not known (i.e., whether weakly, moderately or highly dimorphic), after assessing dimorphism using all previously-mentioned statistical methods, the best-fitting methods for African apes were selected (MoM/ARM and CV10). To optimize the choice of the method for best assessing dimorphism in the fossil sample, profiles of variation were used (coefficients of variation are correlated with indices of sexual dimorphism). Using the selected nineteen facial measurements (for which the sample size of the australopithecines was ≥ 7), it appears that *A. robustus* and gorillas have not only a similar degree of sexual dimorphism, but also similar profiles of dimorphism (see Fig. 86). The poorly dimorphic chimpanzee was not a good model for assessing sexual dimorphism in crania of either of the two species of hominids. (For *A. africanus*, gorilla was also shown not to be a good model).

A further approach taken to assess sexual differences in a sample where the data were measurements of individuals of indeterminate sex, was the separation of such individuals into two groups (presumably sexes) using cluster analysis. For the African apes, this method gave satisfactory results for highly dimorphic gorillas (see Table 27) – as many as 94% of the individuals classed among members of the bigger and the smaller groups were actually males and females, respectively. The results for weakly dimorphic chimpanzees, however, were unsatisfactory (see Table 29) – here nearly 30% of individuals had been classified into the incorrect group (meaning sex group).

A sample of *Australopithecus robustus* composed of seventeen individuals, represented by twelve skull measurements, was divided into two subsamples: “males” and “females”, that differed significantly in six out of the twelve features (see Table 34). Then, knowing the actual measurements of the individuals making up the subsamples, the mean values of particular characters of those subsamples were calculated, followed by the degree of the “dimorphism” of both groups. Indices of sexual dimorphism were calculated using the same formula for obtaining data on the true dimorphism in apes: by dividing the mean values of characters of the supposedly male group by the female ones (M/F). The cluster analysis procedure allowed sex to be “ascribed” to the particular

individuals of the *A. robustus* series (see Figs. 96, 98–99). This allowed the present author to dispute the claims of Lockwood et al. (2007) concerning the uneven sex proportion (4 : 1 in favor of males) for the known craniofacial individuals of the “robust” australopithecines.

This work reveals that the South African australopithecines possessed a combination of small canine size dimorphism and increased level of facial dimorphism (which in primates is correlated with body mass dimorphism). *Australopithecus robustus*, compared to extant African apes, exhibits reduced canine dimorphism (10%), which is much less dimorphic than chimpanzees (30%) and gorillas (50%). On the other hand, with respect to craniofacial dimorphism, *A. robustus* (with its index of estimated size dimorphism of approx. 1.13), is more dimorphic than chimpanzees (with its male to female ratio of approx. 1.06), and is gorilla-like in magnitude (*M/F* ratio of approx. 1.15).

Against the background of the current body of knowledge on sexual dimorphism in australopithecines, suggestions were made as to how this knowledge can be employed in ecological interpretations. Habitat, diet, predator pressure and mating system all have an impact on the degree of sexual dimorphism. The South African australopithecines were medium-sized terrestrial savanna inhabitants feeding on a diverse plant foods requiring intensive mastication (see Fig. 103). The results obtained suggest they were probably polygynous, however, the social structure of gorillas does not seem to be a good model for the “robust” australopithecines. It seems more probable that *Australopithecus robustus* lived in multimale/multifemale groups, rather than in the single male harem groups of today’s gorillas.

