Przegląd Antropologiczny ■ tom 57, z. 1 - 2, s. 39 - 50, Poznań 1994

Funkcjonalno-adaptacyjne uwarunkowania zmienności morfologicznej twarzy australopiteków

Katarzyna A. Kaszycka

Abstract

MORPHOLOGICAL DIFFERENCES WITHIN AUSTRALOPITHECINE FACES AS A REFLECTION OF DISTINCT FUNCTIONAL ADAPTATIONS. The purpose of this paper is to discuss whether the differences in the faces of three australopithecine species (*A. africanus*, *A. robustus* and *A. boisei*) are responses to different dietary adaptations.

Katarzyna A. Kaszycka, 1994; *Polish Anthropological Review*, vol. 57, 1-2. Adam Mickiewicz University Press, Poznań 1994, pp. 39 - 50, figs. 6, table 1. ISBN 83-232-0607-4, ISSN 0033-2003.

Wstęp

Zmienność wśród wczesnych hominidów, zwanych australopitekami, dotyczy wielu cech, w tym także pewnych charakterystyk morfologicznych czaszki, a przede wszystkim: morfologii twarzy, wielkości i proporcji zębów, a także mikroskopowo rejestrowanych wzorów starcia zębów, związanych z rodzajem spożywanego pokarmu.

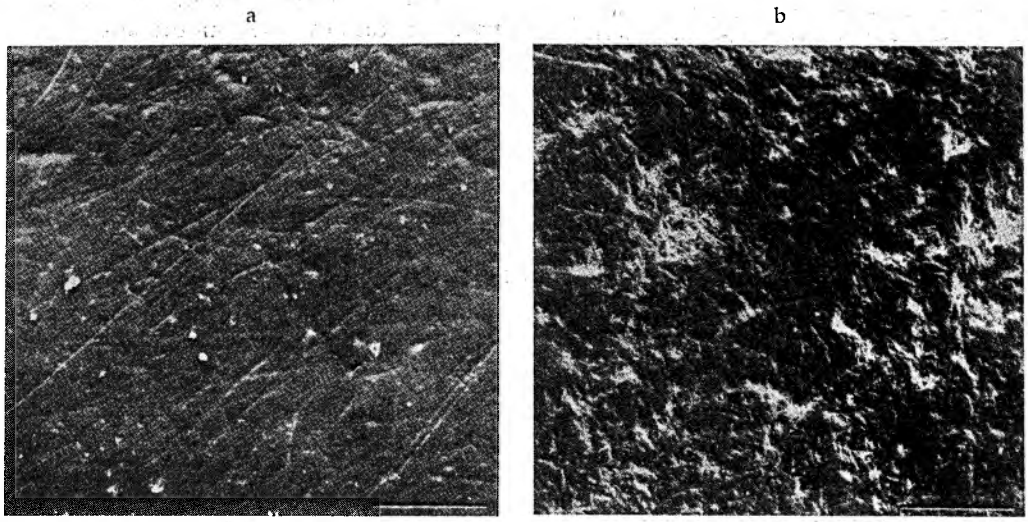
Hipoteza, że zwyczaje pokarmowe, poprzez naprężenia powstające w kościach twarzy w trakcie procesu żucia przy udziale silnych mięśni – żwacza i skroniowego (*m. masseter* i *m. temporalis*) mogą mieć wpływ na morfologię twarzy, wydaje się prawdopodobna. Celem przedstawianej pracy jest próba zbadania, czy różnice morfologiczne twarzy trzech gatunków australopiteków – *Australopithecus africanus*, *Australopithecus robustus* i *Australopithecus boisei* można uznać za taką właśnie funkcjonalną adaptację – przystosowanie ze względu na różnice w diecie.

Ponieważ jednym z najważniejszych źródeł informacji na temat diety kopalnych istot jest ich uzębienie, to pierwsze – historycznie biorąc – hipotezy dotyczące różnic pokarmowych australopiteków były oparte na analizach wielkości i proporcji ich zębów. W porównaniu ze współczesnym człowiekiem, wszystkie gatunki australopiteków charakteryzowały się znacznie powiększonymi zębami trzonowymi (wielkością dorównującymi nieomal gorylowi [WOLPOFF 1975]) i zmolaryzowanymi przedtrzonowcami. Z dru-

Department of Anatomy and Human Biology
University of the Witwatersrand
7 York Road, Parktown 2193
South Africa

giej strony ich siekacze i kły były stosunkowo niewielkie – u tak zwanych „masywnych" australopiteków wielkością zbliżone do ludzkich. W szczegółach jednak, proporcje i wielkość poszczególnych zębów różnią się znacznie między poszczególnymi gatunkami. Trzonowce i przedtrzonowce form masywnych (*A. robustus* i *A. boisei*) są generalnie większe niż u *A. africanus*, natomiast siekacze, a szczególnie kły, są mniejsze. W wyniku wspomnianych różnic w wielkości, różnią się też proporcje, a mianowicie stosunek wielkości zębów przednich do tylnych oraz zębów przednich do ogólnej wielkości ciała. Różnice te, a także niektóre inne, ROBINSON [1954, 1972] wyjaśniał sugerując, że „smukłe" australopiteki były wszystkożerne, a ich stosunkowo duże zęby przednie, a szczególnie kły, były przydatne przy spożywaniu pokarmu mięsnego. Inaczej rzecz się miała u roślinożernych form masywnych – ich wielkie przedtrzonowce i trzonowce były przystosowane do wegetariańskiego sposobu odżywiania.

Podobny kierunek rozumowania ujawnia się w wielu późniejszych teoriach dotyczących adaptacji pokarmowych australopiteków. Najogólniej rzecz biorąc, o diecie wczesnych hominidów wnioskowano na podstawie danych porównawczych: prymatologicznych i morfologicznych, dotyczących wielkości zębów, ich powierzchni kontaktowych i sposobów ścierania tych powierzchni. Jedni autorzy [GRINE 1981; KAY 1985; LUCAS i wsp. 1985] dochodzili do wniosku, że pomiędzy poszczególnymi gatunkami australopiteków istniały różnice w diecie, inni natomiast stwierdzali, że takich różnic nie da się uzasadnić [WALLACE 1975]. Autorzy, którzy różnice znajdowali, zgadzali się zasadniczo, że *A. robustus* oraz *A. boisei* specjalizowały się w odżywianiu drobnymi i twardymi częściami roślin. Odmienny pogląd wyraził jednak PETERS [1981], który na podstawie analizy mechanizmu i wydolności żucia stwierdził, 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 po-

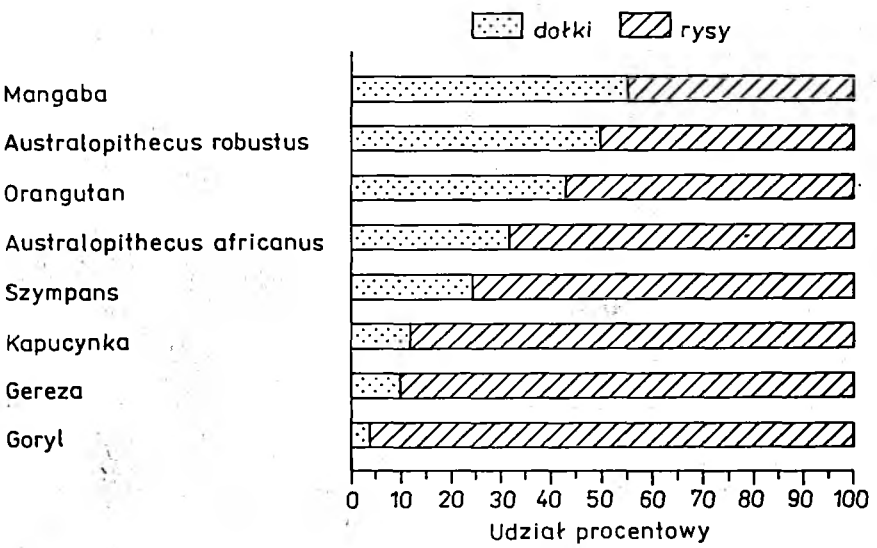


Rys. 1. Mikroskopowy obraz startej powierzchni żującej zębów trzonowych przedstawicieli dwu gatunków australopiteków: a – *A. africanus* (STS 28); b – *A. robustus* (SK 42) [KAY, GRINE 1988]. Odcinek skalujący odpowiada długości 100 μm

karmu, czego nie da się powiedzieć o formach „smukłych".

Od końca lat siedemdziesiątych zaczęto stosować mikroskopową analizę starcia zębów w celu rekonstrukcji zwyczajów pokarmowych zwierząt. Badania takie wykonywano z użyciem mikroskopu skaningowego, na odpowiednio wykonanych replikach zębów. Ocenie poddawano kształt i liczbę mikrośladów przypadających na jednostkę powierzchni zęba. Tak więc obserwowano „rysy" (scratches) – podłużne i wąskie zarysowania szkliwa oraz „dołki" (pits) – ślady krótsze, lecz szersze. Stwierdzono, że u żyjących obecnie przedstawicieli naczelnych wspomniane mikroskopowe ślady na zębach występują w różnych formach, w zależności od zwyczajów pokarmowych [TEAFORD, WALKER 1984; TEAFORD 1985]. Opisywany rodzaj analizy pozwalał odróżniać zwierzęta owocożerne od tych, które są przede wszystkim liściożercami, a także zwierzęta odżywiające się twardymi obiektami, od jedzących przede wszystkim miękkie owoce.

Ponieważ technika badania mikrośladów okazała się użyteczna w badaniach żyjących obecnie naczelnych, to Grine i Kay wykorzystali ją w celu zrekonstruowania diety wczesnych hominidów (australopiteków). Zbadano pod tym względem pewną liczbę stałych [GRINE, KAY 1988; KAY, GRINE 1988] i mlecznych trzonowców [GRINE 1981] o różnych stopniach starcia, należących do dwóch gatunków australopiteków: *A. africanus* i *A. robustus*. Wyniki okazały się interesujące. Po pierwsze, stwierdzono istotnie różnice częstości „rys" i „dołków" na badanych zębach: 49% rys i 51% dołków u *A. robustus* i odpowiednio – 71% i 29% u *A. africanus*. Po drugie, badane gatunki różniły się rozmiarami (długością i szerokością) mikrouszkodzeń – rys i dołków: istotnie szersze były one u *A. robustus* niż u *A. africanus*. Po trzecie wreszcie, na zębach *A. robustus* zarysowania wykazywały większą zmienność ukierunkowania (przykłady mikrośladów przedstawia rys. 1).



Rys. 2. Wskaźniki procentowe udziału dołków i rys wśród mikrośladów starcia na powierzchni żującej zębów trzonowych u różnych gatunków naczelnych [KAY, GRINE 1988]

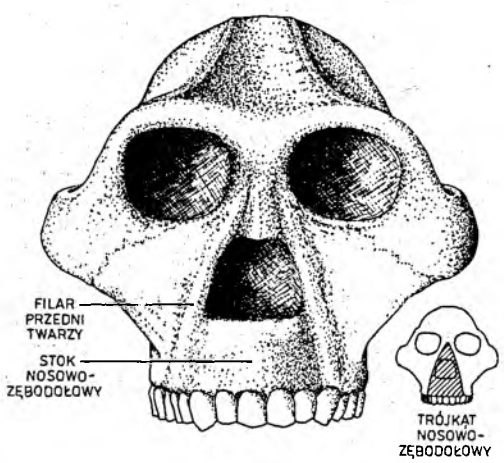
Opisane wyżej różnice w mikrośladach na trzonowcach *A. africanus* i *A. robustus* wyraźnie sugerują odmienności diety tych dwóch gatunków wczesnych hominidów. KAY i GRINE [1988] podsumowują swoje wyniki stwierdzeniem, że chociaż ogólne cechy aparatu żucia u obu gatunków wskazują na roślinożerność, to 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 (rys. 2). *A. robustus* jest pod tym względem podobny do tych spośród żyjących dziś naczelnych, w których diecie liczne są twarde składniki, takie jak ziarna, orzechy czy nasiona roślin strączkowych.

Australopithecus africanus jako przykład „normalnej" funkcji

Spośród trzech gatunków, które będą poddane dalej analizie, *A. africanus* został odkryty najwcześniej. Jest on równocześnie z nich najstarszy (3,0 - 2,3 mln lat [VRBA 1985]) i najmniej wyspecjalizowany.

Wiele cech twarzy omawianego gatunku ma charakter prymitywny (powszechny). Cechą charakterystyczną jest między innymi silnie wyrażony prognatyzm twarzowy – wskaźnik prognatyzmu może osiągać 137% [WOLPOFF 1975]. Zarówno podniebienie, jak i cała szczęka są wysunięte silnie ku przodowi. Tę właściwość struktury można scharakteryzować liczbowo na dwa sposoby. Po pierwsze, wyraża ją wskaźnik, w którym długość tej części podniebienia, jaka (projekcyjnie) wystaje ku przodowi w stosunku do punktu *sellion* (jest to najgłębszy punkt twarzy w płaszczyźnie strzałkowej pośrodkowej), jest wyrażona w procentach ogólnej długości podniebienia. Wartość tego wskaźnika u *A. africanus* wynosi 55,1% (patrz rys. 6A [RAK 1983]). Po drugie, omawianą właściwość można zmierzyć stopniem wysunięcia łuku zębowego przed przednią część kości jarzmowej (guzek jarzmowy, miejsce przyczepu żwacza) i wyrazić w odsetkach całkowitej długości podniebienia. Tak liczony wskaźnik dla *A. africanus* wynosi 51,8% (rys. 6B [RAK 1983]).

Podoczodołowa część twarzy omawianego gatunku jest usytuowana w płaszczyźnie czołowej, jednak jej część przyśrodkowa jest położona bardziej ku przodowi niż jej części boczne. Oznacza to także, że przyczep mięśnia żwacza jest przesunięty ku tyłowi w stosunku do środkowej części twarzy, natomiast nos i dolne okolice twarzy są wysunięte do przodu w stosunku do policzków. Tak więc, *A. africanus* charakteryzuje się stosunkowo dużą odległością pomiędzy płaszczyzną bocznych części twarzy i wystającym „pyskiem" z łukiem zębowym. RAK [1983] twierdzi, że „im bardziej pysk wysuwa się przed boczne okolice twarzy, tym bardziej wymaga on wzmocnienia strukturalnego z przodu".



Rys. 3. Twarz *Australopithecus africanus* [RAK 1983]

Rzeczywiście – patrząc na twarz *A. africanus* widzimy dwie wyraźne i masywne struktury wzmacniające, zwane przez Raka „przednimi filarami". Filary te (rys. 3) są kostnymi kolumnami rozciągającymi się od przedniobocznych części łuku zębodołowego, wzdłuż brzegów otworu gruszkowatego, powodując zaokrąglenie bocznej krawędzi wspomnianego otworu.

Inną cechą morfologiczną charakterystyczną dla *A. africanus*, której nie można pominąć przy omawianiu specyfiki twarzy tego gatunku, jest stok nosowo-zębodołowy. Jest to powierzchnia pomiędzy dolnym brzegiem otworu gruszkowatego a wyrostkiem zębodołowym, ograniczona z każdej strony przez wspomniane poprzednio filary. Ponieważ stok jest płaski (czasem lekko wypukły) i leży w tej samej płaszczyźnie co przednie filary twarzy, to tworzy wraz z nimi wyraźną strukturę morfologiczną – trójkąt nosowo-zębodołowy [RAK 1983].

Nadoczodołowa część czaszki jest delikatna; okolica glabelli, jakkolwiek wystająca, nie jest zbyt masywna. Kresy skroniowe zbliżają się do linii środkowej sklepienia, ale zazwyczaj nie kontaktują się ze sobą. Taki układ kres skroniowych, w połączeniu ze zwężeniem zaoczodołowym powoduje, że boczna część okolicy nadoczodołowej (wałów nadoczodołowych) tworzy wyizolowaną i wąską listwę kostną.

Łuki jarzmowe są dosyć szerokie, proste i przebiegają strzałkowo, choć odległość międzyjarzmowa (*zy – zy*) nie jest szczególnie duża w stosunku do wysokości twarzy.

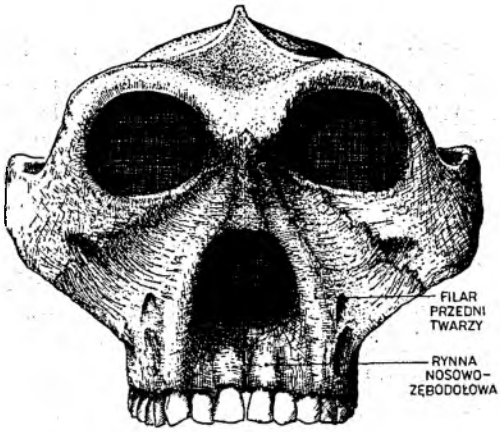
Szerokie łuki jarzmowe i wyraźne zwężenie zaoczodołowe tworzą dosyć obszerny otwór skroniowy (przestrzeń pomiędzy łukiem i przyśrodkową ścianą dołu skroniowego). Średnio powierzchnia otworu skroniowego u *A. africanus* (zmierzona na dwu osobnikach (STS 5 i STS 19) wynosi 925 mm^2 [WHITE 1977].

„Masywne" australopiteki jako przykład odpowiedzi morfologicznej na zwiększone obciążenia

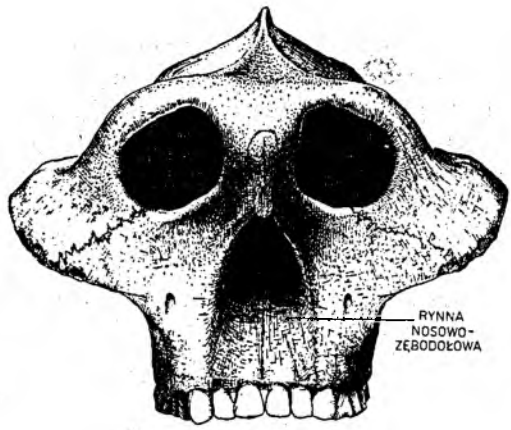
Gatunki *A. robustus* i *A. boisei* są określane łącznie jako „masywne" australopiteki, przy czym *A. robustus* (czasem zwany parantropem) pochodzi z Afryki Południowej (datowany jest na 2,0 - 1,6 mln lat [VRBA 1985]), natomiast *A. boisei* jest formą wschodnioafrykańską (2,2 - 1,4 mln lat [BROWN, FEIBEL 1988]).

Jakkolwiek u wszystkich australopiteków twarz jest prognatyczna, to u form masywnych cecha ta jest wyrażona słabiej. Najbardziej ortognatyczną twarzą wyróżnia się *A. boisei*, u którego wskaźnik prognatyzmu spada nawet do 113%. Stopień wysunięcia podniebienia poza punkt *sellion* u *A. robustus* wyraża się wskaźnikiem 45,6%, a u *A. boisei* 43,3%. Wysunięcie podniebienia w stosunku do guzka jarzmowego charakteryzują wskaźniki, odpowiednio – 37,7% i 31,6% [RAK 1983]; są to znacznie mniejsze liczby niż te, które opisywały stosunki kostne twarzy u *A. africanus* (por. rys. 6).

Najogólniej biorąc, przyśrodkowa część twarzy i łuk zębowy są położone bardziej ku tyłowi, podczas gdy boczne części twarzy wysuwają się do przodu. Takie usytuowanie bocznych okolic twarzy (kości jarzmowych) powoduje, że część przyśrodkowa staje się wklęsła, a nos przestaje być widoczny w rzucie bocznym. Projekcyjna odległość pomiędzy okolicą podoczodołową i łukiem zębodołowym u *A. robustus* jest nieduża, niemniej łuk zębowy jest nadal wysunię-



Rys. 4. Twarz *Australopithecus robustus* [RAK 1983]



Rys. 5. Twarz *Australopithecus boisei* [RAK 1983]

ty. U przedstawicieli *A. boisei* podniebienie w zasadzie nie jest wcale wysunięte. W opisanej sytuacji, wyraźne i masywne struktury wzmacniające – filary przednie – są obecne jeszcze u *A. robustus*, natomiast brak ich u *A. boisei*.

Trójkąt nosowo-zębodołowy nie występuje u żadnego z dwóch masywnych gatunków. Stok nosowo-zębodołowy jest zazwyczaj płaski, czasem lekko wypukły (za sprawą masywnych korzeni siekaczy przebiegających pod powierzchnią kości). Im krótsza jest odległość pomiędzy wyrostkiem zębodołowym a dolnym brzegiem otworu gruszkowatego, tym bardziej stok staje się zagłębiony, tworząc rodzaj rynny.

Istotnie różnią się oba gatunki okolicą nadoczodołową. Górne brzegi oczodołów u *A. robustus* są wygięte łukowato, a wały nadoczodołowe ten kształt odtwarzają. W efekcie, okolica glabelli leży znacznie niżej niż środkowe części wałów. Inaczej wyglądają wały nadoczodołowe u *A. boisei*. Nie są one łukowate, lecz proste, wobec czego glabella znajduje się na tej samej wysokości, co ich środkowe partie. Jedynie boczne części wałów obniżają się ku dołowi i tyłowi. Kresy skroniowe u obu gatunków zazwyczaj łączą się ze sobą tworząc grzebień strzałkowy. U form masywnych wyraźniejsze jest także zwężenie zaoczodołowe. Wały nadoczodołowe stają się przez to bardziej wyodrębnionymi, samodzielnymi kostnymi belkami, które u *A. boisei* dochodzą nieomal do glabelli. Okolica glabelli u obu gatunków wygląda podobnie – jest wystająca, masywna, prostokątna lub trapezoidalna.

Łuki jarzmowe u *A. robustus* są szersze niż u *A. africanus*, choć przebiegają podobnie – strzałkowo. Zwężenie zaoczodołowe jest jednak znaczniejsze, a otwór skroniowy tym samym nieco większy, o powierzchni 1350 mm^2 (pomiar dla młodocianego osobnika SK 52 [WHITE 1977]). Łuki jarzmowe u *A. boisei* są znacznie szersze niż u innych australopiteków, a zwężenie zaoczodołowe – największe. Największy też u tego gatunku jest otwór skroniowy. Jego średnia powierzchnia, zmierzona na dwóch osobnikach (KNM-ER 406 i OH 5) wynosi 1775 mm^2 [WHITE 1977], jest więc dwukrotnie większa od średniej dla człowieka współczesnego. Łuki jarzmowe *A. boisei* są ponadto zaokrąglone i skręcone wzdłuż swej osi, a otwór skroniowy tak ukształ-

Cecha	*A. africanus*	*A. robustus*	*A. boisei*
1. Wielkość zębów – przednich – tylnych	 średnie duże	 małe większe	 małe największe
2. Prognatyzm twarzowy	silny	słabszy	najsłabszy
3. Położenie podniebienia	przednie	tylne	tylne
4. Położenie bocznych części twarzy	tylne	przednie	przednie
5. Przednie filary twarzy	obecne	obecne	brak
6. Stok nosowo-zębodołowy	w płaszczyźnie filarów	zagłębiony, tworzy rynnę	zagłębiony, tworzy rynnę
7. Trójkąt nosowo-zębodołowy	obecny	brak	brak
8. Kształt wałów nadoczodołowych	łukowate	łukowate, długie belki kostne	proste, bardzo długie belki
9. Łuki jarzmowe	szerokie, proste, ustawione strzałkowo	szersze proste	znacznie szersze, łukowato wygięte
10. Otwór skroniowy	duży (925 mm^2)	większy (1350 mm^2)	największy (1775 mm^2)

towany, że jego wymiar poprzeczny jest większy od podłużnego. Schematy czaszek przedstawicieli *A. robustus* i *A. boisei* są przedstawione na rysunkach 4 i 5, a w tabeli zestawiono warianty zróżnicowania morfologicznego czaszek omawianych trzech gatunków australopiteków.

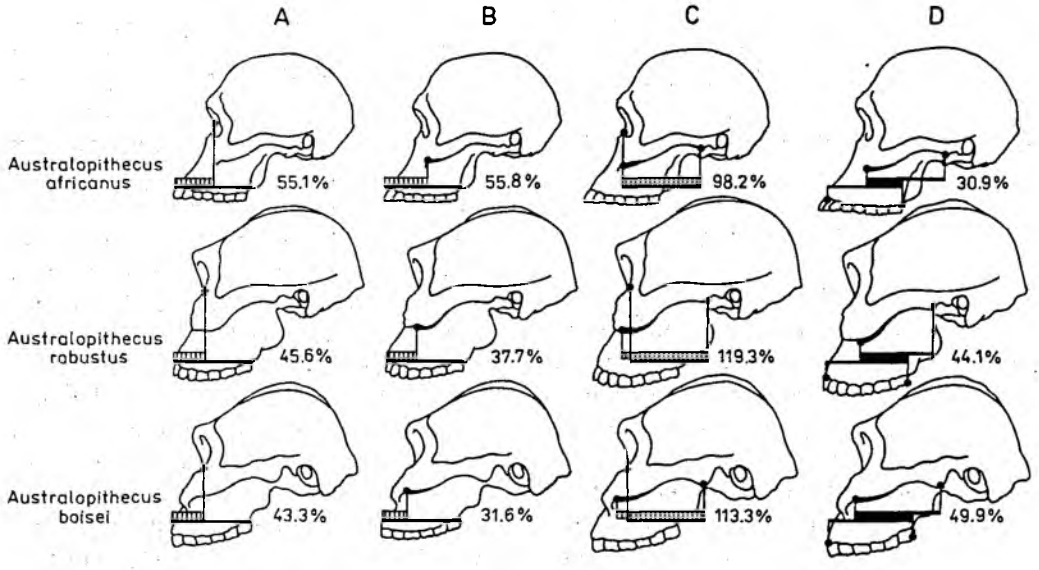
Dyskusja i wnioski

Charakterystyka morfologiczna wskazuje, że *A. africanus* różni się od masywnych form australopiteków budową twarzy, wielkością i proporcjami zębów, a także – o czym wspomniano we wstępie – rodzajem spożywanego pokarmu. Zmiany diety musiały spowodować powstanie nowego typu naprężeń w kościach, warto więc zastanowić się, czy przedstawione wyżej dane na temat morfologii są zgodne z hipotezą „obciążeń".

Badania współczesnych ludzi pokazują, że wraz ze wzrostem prognatyzmu relatywnie wzrasta również siła zwierająca zęby w przednim ich odcinku. *Australopithecus africanus*, ze swym silnym prognatyzmem, dysponował prawdopodobnie stosunkowo większą siłą zwierania przednich zębów [McKee 1989]. Ponadto, mięsień żwacz (a prawdopodobnie także mięsień skroniowy) u *A. africanus* miał bardziej tylne położenie niż u innych wczesnych hominidów. Im bliżej zębów znajdują się przyczepy tych mięśni, tym efektywniej mogą one wykonywać funkcję zgniatania i rozcierania. Mięsień żwacz u *A. africanus* znajduje się wyraźnie bliżej zębów niż u szympansa, niemniej o wiele dalej niż żwacz u masywnych australopiteków. Również mięsień skroniowy u tego gatunku musiał mieć przebieg bardziej poziomy niż u innych wczesnych hominidów, a takie położenie tego mięśnia jest przydatne wtedy, gdy przednie zęby (siekacze i kły) mają efektywnie pracować przy przecinaniu i obieraniu pokarmu [Wolpoff 1980]. Jak wspomniano poprzednio, wszystko to wymaga wzmocnień konstrukcyjnych. Taką właśnie funkcję pełnią przednie filary twarzy.

Wraz z przejściem od diety złożonej z miękkich i stosunkowo dużych obiektów do takiej, w której dominowały obiekty twarde i małe, opisane przystosowania systemu żucia tracą swą przewagę. LUCAS i wsp. [1985] sugerują, że im mniejsze są składniki pożywienia, tym mniejsze jest prawdopodobieństwo ich skruszenia przez zęby. Zatem odpowiedzią adaptacyjną na taką zmianę diety powinno być przede wszystkim zwiększenie powierzchni zębów. PETERS [1981] zwrócił uwagę na zróżnicowaną efektywność żucia. Stwierdził on, że współczesny człowiek potrzebuje około 2 godzin żucia, by zaspokoić swe dzienne zapotrzebowanie kaloryczne, gdy odżywia się miękkimi owocami. Kiedy natomiast pokarmem są nasiona traw i roślin strączkowych, czas żucia wydłuża się od 3 do 12 godzin, w zależności od twardości pokarmu i masy ciała. Tak więc, ponieważ żucie małych i twardych składników pokarmu wymaga więcej czasu, to dobór powinien działać w kierunku zwiększenia ogólnej powierzchni żującej, by skrócić ten czas. Ponadto, zwiększenie siły i intensywności żucia w przednim odcinku uzębienia pozakłowego spowodowało zapewne molaryzację przedtrzonowców [WOLPOFF 1975].

Odpowiedzią adaptacyjną na zmianę diety, pociągającą za sobą zwiększenie nacisków w czasie żucia, były następujące zmiany biomechaniki, usprawniające pracę mięśni żwacza i skroniowego (przy zwiększonych rozmiarach uzębienia pozakłowego): 1) cofnięcie podniebienia oraz 2) wysunięcie ku przodowi bocznych części twarzy wraz z przyczepami mięśnia żwacza. Jak już wspomniano, im bliżej zębów znajduje się ten mięsień, tym efektywniej pracuje.



Rys. 6. Graficzne przedstawienie różnych wskaźników wyrażających proporcje aparatu żucia u trzech gatunków australopiteków: (A) stopień wysunięcia podniebienia przed punkt *sellion*; (B) stopień wysunięcia podniebienia w stosunku do guzka jarzmowego (*tuberculum zygomaticum*); (C) stopień przesunięcia ku przodowi zasięgu mięśnia żwacza w stosunku do odległości między *sellion* i wyniosłością stawową (*eminentia articularis*); (D) stopień zachodzenia na siebie wymiarów: długości podniebienia i odległości między guzkiem jarzmowym a wyniosłością stawową (wzorowane na [RAK 1983])

Dane metryczne potwierdzają hipotezę, że obie zmiany u masywnych australopiteków rzeczywiście nastąpiły. Na rysunku 6 są przedstawione różne wskaźniki opisujące relacje w obrębie aparatu żucia, jakie na podstawie swych pomiarów zaproponował RAK [1983]. W kolumnie A tego rysunku jest scharakteryzowane wysunięcie podniebienia – u form masywnych jest ono cofnięte, podczas gdy u *A. africanus* ponad połowa długości podniebienia jest wysunięta ku przodowi. Kolumna B ilustruje zarówno cofnięcie podniebienia, jak i wysunięcie bocznych części twarzy (guzek jarzmowy – przyczep dla mięśnia żwacza). Wysuwanie się przyczepu mięśnia żwacza ku przodowi ilustruje kolumna C omawianego rysunku. U *A. africanus* jego przyczep znajduje się nieco ku tyłowi w stosunku do punktu *sellion*, u form masywnych przesunięty jest on do przodu. W kolumnie D wreszcie, widzimy zależność pomiędzy długością podniebienia a odległością guzka jarzmowego od wyniosłości stawowej (stawu skroniowo-jarzmowego). Zależność ta wyraża obie przeciwstawne dyslokacje – cofanie się podniebienia i wysuwanie części bocznych twarzy. Im bardziej te dwa wymiary nachodzą na siebie, tym większa jest biomechaniczna wydajność aparatu żucia. Jak widać, wobec takiego kryterium, najbardziej efektywny jest aparat żucia u *A. boisei*.

Cofnięcie łuku zębowego i wysunięcie ku przodowi bocznych części twarzy wystąpiło więc u obu masywnych gatunków australopiteków. Były to fundamentalne zmiany w architekturze twarzy tych form, które pociągnęły za sobą wiele innych przekształceń. W wyniku cofnięcia podniebienia, trójkąt nosowo-zębodołowy przekształcił się w nosowo-zębodołową rynnę u masywnych gatunków australopiteków. Przednie filary twarzy, które wzmacniały łuk zębowy u *A. africanus*, a występowały jeszcze u *A. robustus*, u przedstawicieli gatunku *A. boisei* zostały zastąpione przez kości okolicy podoczodołowej, które wysunęły się ku przodowi w stosunku do podniebienia.

Kolejną konsekwencją morfologiczną jest powiększenie się mięśni żwacza i skroniowego oraz zmiana ich położenia na bardziej przednie. W odpowiedzi na zwiększone naciski, łuki jarzmowe u obu masywnych gatunków odsunęły się od ściany czaszki, wzrosła wielkość otworu skroniowego, zwęziło się wcięcie zaoczodołowe i wreszcie, pojawił się grzebień strzałkowy zwiększający powierzchnię przyczepu mięśnia skroniowego. Pod wpływem nacisku wywieranego przez mięsień żwacz, modyfikacji uległa górna część twarzy – zmienił się kształt i nachylenie wałów nadoczodołowych. Formy masywne, ogólnie rzecz biorąc, dzięki tylnemu położeniu podniebienia i powiększonym mięśniom żwaczowym, charakteryzowały się prawdopodobnie znaczną siłą zwarcia tylnych zębów [MCKEE 1989]. Ponadto, przednie położenie mięśnia żwacza zwiększyło efektywność miażdżenia pokarmu, bowiem w czynności tej mogły uczestniczyć zarówno trzonowce, jak i przedtrzonowce. Inaczej rzecz się ma u *A. africanus*, którego mięsień żwacz ma bardziej tylne położenie i jako zęby miażdżące pokarm efektywnie działać mogły jedynie tylne części szeregu zębowego – zęby trzonowe [WOLPOFF 1975].

Hipotezy alternatywne – allometria i ekologia jako źródło zróżnicowania morfologii twarzy

Wielokrotnie zadawano pytanie, czy różnice morfologiczne pomiędzy *A. africanus* i masywnymi gatunkami australopiteków wynikają z różnych przystoso-

wań pokarmowych, czy raczej są efektem skalującym (allometrycznym) zróżnicowanej wielkości ciała [WOLPOFF 1974; WOLPOFF, BRACE 1975; WOOD, STACK 1980]. Zastanawiano się nawet, czy uzasadnione jest wyróżnianie wśród australopiteków odrębnych gatunków, czy też należałoby uważać je za „allometryczne" warianty tego samego gatunku.

Jak wspomniano na wstępie, w 1954 r. Robinson po raz pierwszy przedstawił hipotezę o różnych adaptacjach pokarmowych, by wyjaśnić zmienność morfologiczną czaszek, żuchw i zębów różnych gatunków australopiteków. Z krytyką Robinsona wystąpili Wolpoff i Brace sugerując, że różnice pomiędzy plio-plejstoceńskimi hominidami dają się wyjaśnić znacznym dymorfizmem płciowym i zmiennością allometryczną [WOLPOFF 1974, 1976, WOLPOFF, BRACE 1975]. Rzeczywiście, różnice związane z wielkością ciała mogą ujawniać się w zmienności morfologicznej i gdyby nie występowały różnice w mikrostarciu zębów oraz gdyby wszystkie australopiteki zajmowały tę samą niszę ekologiczną, to mógłby to być argument popierający hipotezę jednogatunkowości omawianych hominidów.

Nie wszystkie jednak różnice można wyjaśnić allometrią. WOOD i STACK [1980] zbadali zależności allometryczne między żyjącymi obecnie formami naczelnych (małpy zwierzokształtne, człekokształtne i człowiek), a następnie wyniki odnieśli do australopiteków. Wykazali oni, że przy określonym wzroście długości czaszki ($g - op$), współczynniki wzrostu wielkości kłów są wyższe od współczynników wzrostu dla zębów trzonowych. Co więcej, powierzchnia przekroju podstawy kła jest pozytywnie allometrycznie związana z powierzchnią trzonowców. Tak więc, mniejsze kły (przypuszczalnie większych) masywnych gatunków australopiteków nie korespondują z allometrycznymi tendencjami u innych naczelnych. Wood i Stack stawiają wniosek, że podczas gdy powiększone trzonowce masywnych form hominidów mogą podlegać tendencji allometrycznej, relatywnie i absolutnie mniejsze kły sprzeciwiają się jej, a zatem różnice rozmiarów między kłami i trzonowcami mogą wskazywać na istotne różnice w diecie.

Podsumowując – ponieważ nie wszystkie rozmiary zębów są powiązane z wielkością ciała, to nie można twierdzić, że różnice w bezwzględnych i względnych wielkościach powierzchni zębów policzkowych między *A. africanus* i masywnymi gatunkami australopiteków są po prostu wynikiem allometrii. Zdają się one wskazywać na zróżnicowanie pokarmowe i, jak stwierdza GRINE [1981], zróżnicowanie to nie musi oznaczać wszystkożerności *A. africanus* i roślinożerności *A. robustus*, ale zróżnicowane preferencje w stosunku do różnych typów pokarmu roślinnego. Twierdzenie to wydaje się prawdopodobne. Warto dodać, że CORRUCCINI i CIOCHON [1979] znaleźli także inne, niż wspomniane wyżej, cechy morfologiczne australopiteków, o zmienności odbiegającej od relacji allometrycznej: kształt otworu gruszkowatego, długość i szerokość kości nosowych, stopień prognatyzmu oraz powierzchnię otworu wielkiego kości potylicznej.

Podsumowanie

Jak wykazano w niniejszej pracy, omówione gatunki australopiteków różniły się między sobą pod względem morfologii twarzy, wielkości i proporcji zębów, a także mikroskopowych śladów starcia

powierzchni zębów, które niewątpliwie były odbiciem zróżnicowanych zwyczajów pokarmowych. Zmiany diety musiały spowodować pojawienie się specyficznych naprężeń w kościach twarzy, a dane zdają się potwierdzać słuszność „hipotezy obciążeń". Ponadto, przy wyjaśnianiu zróżnicowania niektórych przynajmniej spośród badanych cech morfologicznych, interpretacja allometryczna zawodzi.

Uzasadniona wydaje się więc konkluzja, że zróżnicowanie cech morfologicznych twarzy omawianych gatunków australopiteków jest odzwierciedleniem adaptacji funkcjonalnej. Obserwowane różnice są odpowiedzią na obciążenia spowodowane zmianą rodzaju pożywienia.

Piśmiennictwo

BROWN, F.H., C.S. FEIBEL, 1988, *"Robust" hominids and Plio-Pleistocene paleogeography of the Turkana Basin, Kenya and Ethiopia*, [w:] Evolutionary History of the "Robust" Australopithecines, F.E. Grine (Ed.), Aldine de Gruyter, New York, 325-341

CORRUCCINI R.S., R.L. CIOCHON, 1979, *Primate facial allometry and interpretations of Australopithecine variation*, Nature, 281, 62-64

GRINE F.E., 1981, *Trophic differences between "gracile" and "robust" Australopithecines: A scanning electron microscope analysis of occlusal events*, South Afr. J. Sci., 77, 203-230

GRINE F.E., R.F. KAY, 1988, *Early hominid diets from quantitative image analysis of dental microwear*, Nature, 333, 765-768

KAY R.F., 1985, *Dental evidence of the diet of Australopithecus*, Ann. Rev. Anthrop., 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

LUCAS P.W., R.T. CORLETT, D.A. LUKE, 1985, *Plio-Pleistocene hominid diets: An approach combining masticatory and ecological analysis*, J. Hum. Evol., 14, 187-202

MCKEE J.K., 1989, *Australopithecine anterior pillars: reassessment of the functional morphology and phylogenetic relevance*, Am. J. Phys. Anthrop., 80, 1-9

PETERS C.R., 1981, *Robust vs. gracile early hominid masticatory capabilities: The advantages of the megadonts*, [w:] The Perception of Evolution, L. Mai et al. (Eds.), Anthrop. UCLA, 7, 161-181

RAK Y., 1983, *The Australopithecine Face*, Academic Press, New York

ROBINSON J.T., 1954, *Prehominid dentition and hominid evolution*, Evolution, 8, 324-334

ROBINSON J.T., 1972, *Early Hominid Posture and Locomotion*, University of Chicago Press, Chicago–London

TEAFORD M.F., 1985, *Molar microwear and diet in the genus Cebus*, Am. J. Phys. Anthrop., 66, 363-370

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*, Am. J. Phys. Anthrop., 64, 191-200

VRBA E.S., 1985, *Early hominids in Southern Africa: Updated observations on chronological and ecological background*, [w:] Hominid Evolution. Past, Present and Future, P.V. Tobias (Ed.), A.R. Liss, Inc., New York, 195 - 200

WALLACE J.A., 1975, *Dietary adaptations of Australopithecus and early Homo*, [w:] Paleoanthropology, Morphology and Paleoecology, R. Tuttle (Ed.), Mouton, Chicago

WHITE T.D., 1977, *Anterior mandibular corpus of early African Hominidae*, Ph. D. dissertation, University of Michigan, Ann Arbor

WOLPOFF M.H., 1974, *The evidence for two australopithecine lineages in South Africa*, Yrbk. Phys. Anthrop., 17 (1973), 113-139

WOLPOFF M.H., 1975, *Some aspects of human mandibular evolution*, [w:] Determinants of Mandibular Form and Growth, J. McNamara Jr. (Ed.), Center for Human Growth and Development, Ann Arbor, Michigan, 1-64

WOLPOFF M.H., 1976, *Some aspects of the evolution of early hominid sexual dimorphism*, Curr. Anthrop., 17, 579-606

WOLPOFF M.H., 1980, *Paleoanthropology*, A. Knopf, New York

WOLPOFF M.H., C.L. BRACE, 1975, *Allometry and early hominids*, Science, 189, 61-63

WOOD B.A., C.G. STACK, 1980, *Does allometry explain the difference between "gracile" and "robust" australopithecines?*, Am. J. Phys. Anthrop., 52, 55-62

Summary

It has been demonstrated in this paper that the australopithecine species differ in the morphology of their faces [Rak 1983], tooth sizes and proportions, and microscopic dental wear patterns, which are undoubtedly related to dietary habits [Grine, Kay 1988; Kay, Grine 1988]. Changes in diet created stresses in the face because of the forces connected with chewing actions and powerful masticatory muscles, and the data seem to support the stress hypothesis. Moreover, allometric interpretations have failed to explain these different morphologies.

Therefore, it seems reasonable to conclude that morphological differences within the australopithecine faces reflect distinct functional adaptations, i.e., dietary adaptations, and these differences are responses to stress caused by changes in diet.