

IVOR JANKOVIĆ

Institut za antropologiju
Amruševa 8
HR 10000 ZAGREB
ivor@inantro.hr

MALA STOPALA, VELIKI KORACI:
Razvoj dvonožnosti kao prva stepenica u razvoju čovjeka

Pregledni rad
UDK 903 »63«

Dvonožno kretanje (bipedalizam) prva je i osnovna odlika koja se javlja u evoluciji hominida i određuje pripadnost ovoj razvojnoj liniji. Rad donosi pregled anatomskih prilagodbi i promjena nužnih za ovaj nov način kretanja kao i pregled važnijih modela kojima su se pokušali objasniti razlozi te promjene koristeći primjere iz arheološke i paleoantropološke građe.

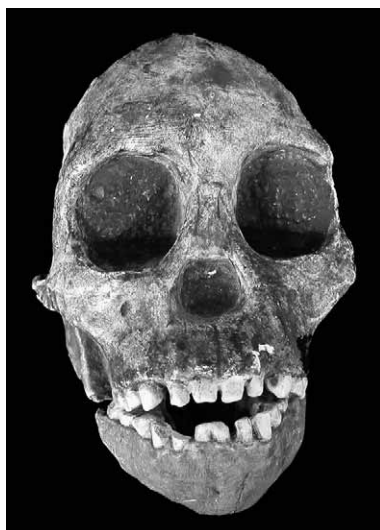
UVOD

Dvonožno kretanje (bipedalizam) prva je karakteristika koja nas dijeli od naših evolucijskih predaka, odnosno prva odlika koja je prepoznatljiva u fosilnim dokazima hominizacije. Sve odlike koje se u literaturi često navode kao glavne razlike kako od naših najbližih rođaka, afričkih čovjekolikih majmuna (*Pan* i *Gorilla*), tako i od ostalih primata (posebice veličina mozga, izradba i uporaba oruđa, promjene u morfologiji zuba i smanjenje veličine očnjaka i sl.) događaju se kasnije, nakon što je dvonožno kretanje već sasvim razvijeno i predstavlja osnovni način kretanja unutar razvojne linije hominida. U ovom tekstu za sve dvonožne oblike primata koji su u bližem srodstvu sa čovjekom, a pojavljuju se nakon odvajanja linije koja vodi k afričkim čovjekolikim majmunima, koristiti ćemo u literaturi uvriježen naziv hominid (natporodica: *Hominoidea*, porodica: *Hominidae*). U novije vrijeme, prvenstveno na temelju molekularnih analiza o stupnju srodnosti za iste se oblike koristi precizniji naziv hominin (natporodica: *Hominoidea*, porodica: *Hominidae*; potporodica: *Homininae*; pleme: *Hominini*). Radi se o taksonomskoj raspravi o stupnju srodnosti raznih grupa primata (prvenstveno trojstva *Gorilla-Pan-Homo*) koja nije predmetom ovog rada te detaljniju raspravu zainteresirani čitaoc može pronaći u više publikacija (na pr. WOOD – CONSTANTINO 2004; WOOD – RICHMOND 2000). Bez obzira na taksonomsku problematiku, među stručnjacima postoji slaganje o dvonožnom kretanju kao prvom i osnovnom odrednici evolucijskog razvoja čovjeka.

Literatura koja se bavi razvojem dvonožnog kretanja vrlo je brojna. U ovom radu iznesen je pregled anatomskih preduvjeta za uspravno dvonožno kretanje, te se putem najvažnijih fosilnih nalaza ukazuje na prvu pojavu bipedalizma prepoznatljivu u paleoantropološkim nalazima. Pitanje koji način kretanja prethodi razvoju dvonožnosti ne predstavlja osnovnu temu ovog rada te je iznesen samo površan prikaz i pregled najvažnijih modela.

PITANJA I TEORIJE O RAZVOJU DVONOŽNOSTI

Prvi znanstvenik koji je predložio da dvonožno kretanje prethodi povećanju mozga bio je australski anatom Raymond Dart (1925), profesor na sveučilištu Whitwatersrand u Južnoj Africi. Svoje tvrdnje temelji na nalazu Taung 1 (slika 1), prvom objavljenom nalazu australopitecina uopće, i činjenici da je zatiljni otvor ovog fosila smješten na bazi lubanje, kao i ekološkom smještaju samog nalazišta (otvorenijsa savana, a ne tropska šuma). Dart svoju teoriju isnosi u vrijeme kad većina znanstvenika smatra da je prva karakteristika u ljudskom razvoju povećanje volumena mozga. Naime, »nalaz« iz Piltdowna, kao »potvrda« ovakve morfologije u to je vrijeme smatran istinskim fosilom i nije prepoznat kao prijevara sve do ranih 1950ih (WALSH 1996). Danas znamo da je Dartova tvrdnja bila ispravna, a brojni fosilni nalazi otkriveni nakon 1925. godine omogućuju detaljne znanstvene analize i odgovore na konkretna pitanja.



Slika 1. Nalaz Taung 1 (fotografija I. Janković)

Kada se bavimo razvojem dvonožnosti, osnovna pitanja koja nam se nameću su gdje, kada i zašto? Na pitanje gdje se po prvi puta javlja ovaj način kretanja na osnovi današnjih saznanja i fosilnih dokaza vrlo je lako odgovoriti. Budući da je dvonožno kretanje prva stepenica u razvoju čovjeka, a kolijevku ljudskog roda vežemo uz prostor Afrike, samim time određen je i kontinent pojave ove evolucijske novosti. Pobliza geografska regija Afrike gdje pronalazimo najranije hominide mijenja se svakim novim (i geološki starijim) nalazom, premda nema sumnje da je pojava ovog novog načina kretanja vezana uz prostor istočno od Velike rasjedne doline (*Great Rift Valley*). Na pitanje kada se dvonožno kretanje po prvi puta javlja, nešto je teže precizno odgovoriti. Noviji nalazi lokaliteta Tugen Hills pomiču donju granicu pojave ovog načina kretanja u vrijeme prije 6 do 7 milijuna godina (SENUT i sur. 2001; PICKFORD – SENUT 2001; AIELLO – COLLARD 2001). Zašto se dvonožnost razvija i koji način kretanja prethodi ovom, vjerojatno su najsloženija od svih pitanja i bar za sada nisu odgovorena na sasvim zadovoljavajući način.

U literaturi se kao način kretanja koji prethodi razvoju dvonožnosti navode razne mogućnosti (za detaljniji pregled vidi RICHMOND i sur. 2001), kao što je arborealni kvadripedalizam, terestrialni kvadripedalizam, brahiacija, penjanje i sl. (RICHMOND i sur. 2001; GEBO 1992; MELDRUM 1993; NAPIER 1967; PROST 1980; VACANTA 1999). Jedan od trenutno uvjerljivijih mo-

dela predlaže da su gorila i čimpanza zadržali način kretanja zadnjeg zajedničkog pretka ovih vrsta i hominida – način kretanja koji u literaturi nalazimo pod imenom »knuckle-walking« (RICHMOND i sur. 2001; CORRUCINI – McHENRY 2001; RICHMOND – STRAIT 2001). Pod ovim nazivom podrazumijeva se četveronožno kretanje s poluuspravnim gornjim dijelom tijela koje se oslanja na vanjski dio šake, prvenstveno na distalni i intermedijalni red članaka drugog do petog prsta šake.

Modeli kojima se pokušalo objasniti pojavu dvonožnosti također su brojni. Čime to možemo objasniti kretanje koje, kako navodi Napier (1967.), predstavlja *balansiranje na rubu katastrofe*? Većina teorija uzima u obzir i prilagodbu na okoliš i širenje savane (vidi POTTS 1998). Novija fosilna otkrića ranih hominina, kao što je *Orrorin tugenensis* (PICKFORD – SENUT 2001; SENUT i sur. 2001) i *Ardipithecus (Australopithecus) ramidus* (WHITE i sur. 1994; WORLDEGABRIEL i sur. 2001) pokazuju da se dvonožnost javlja unutar staništa koja predstavljaju kombinaciju šumskog i otvorenijeg okoliša (REED 1997). Jedno od objašnjenja, poznato pod imenom »*East side story*« predstavlja model prema kojem klimatske prilike nastale kao rezultat stvaranja Velike rasjedne doline Afrike (*Great Rift Valley*), prije svega suša klima i stvaranje savane, uvjetuju početni impuls u razvoju dvonožnog kretanja. Prema ovom objašnjenju (COPPENS 1975; 1994) prostor istočno od Velike rasjedne doline mjesto je na kojem se razvijaju hominidi, dok se zapadno od nje razvijaju naši najbliži evolucijski rođaci, afrički čovjekoliki majmuni.

Ilustracije modela razvoja dvonožnosti prikazani su na slici 2. U literaturi najčešće citirani modeli kojima se objašnjavaju razlozi pojave dvonožnosti uključuju tzv. »*seed-eating*« hipotezu



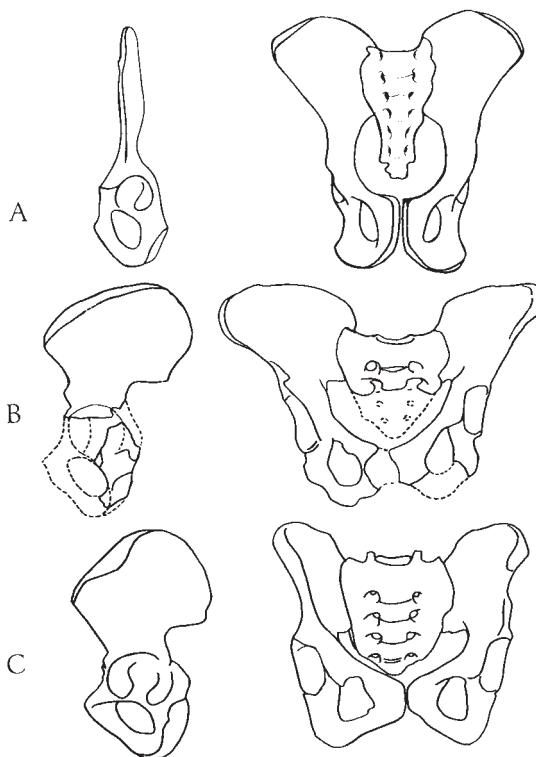
Slika 2. Modeli razvoja dvonožnosti (modificirano prema FLEAGLE 1988: 431). 1. nošenje, 1a oruđe i oružje, 1b. Prenošenje mladunčadi, hrane i vode, 2. prelaženje udaljenosti između izvora hrane, 3. hranjenje s grmlja, 4. prehrana sjemenkama, 5. briga za obiteljsku zajednicu.

(JOLLY 1970) prema kojoj ovaj način kretanja oslobađa ruke za aktivnosti poput sakupljanja sjemenki, dok Hunt (1994) smatra da se radilo o sakupljanju plodova s grana drveća. Lovejoy (1981) povezuje dvonožnost i oslobađanje ruku za nošenje veće količine namirnica s razvojem monogamnih zajednica – mužjak bi tako mogao donositi više hrane u obiteljski logor. Wheeler (1985; 1991; 1992) smatra da kretanje savanom po afričkom suncu u uspravnom položaju minimalizira površinu tijela izloženu sunčanim zrakama, te predstavlja termoregulacijsku prednost, odnosno adaptaciju. Ovaj je model, nadalje, povezan s gubitkom tjelesne dlake i povećanim znojenjem (WHEELER 1984; 1992; 1994; i vidi QUEIROZ DO AMAROL 1996). Jablonski i Chaplin (1993) predlažu da je uspravan položaj povezan s prijetnjom, odnosno ponašanjem sličnim onom u npr. gorile kada se, u slučaju da se osjeti ugrožen, podiže na stražnje noge te na taj način pokušava zastrašiti protivnika. Rodman i McHenry (1980; LEONARD – ROBERTSON 1997; 2001; ABITBOL 1995) vjeruju da je novi način kretanja bio energetski isplativiji (barem na duge staze) nego četveronožno kretanje po tlu. Wolpoff (1971) povezuje dvonožnost i uporabu oruđa, iako noviji fosilni dokazi dvonožnosti prethode najranijim arheološkim nalazima (SEMAW i sur. 1997) za više milijuna godina. Što god bio glavni razlog pojave dvonožnog načina kretanja (a najvjerojatnije je da se radi o više uzroka), nesumljivo je promjena okoliša odigrala važnu ulogu te je dvonožnost pogodovala iskorištavanju novonastalog okruženja (JABLONSKI – CHAPLIN 1993).

ANATOMSKI ZAHTJEVI DVONOŽNOG KRETANJA

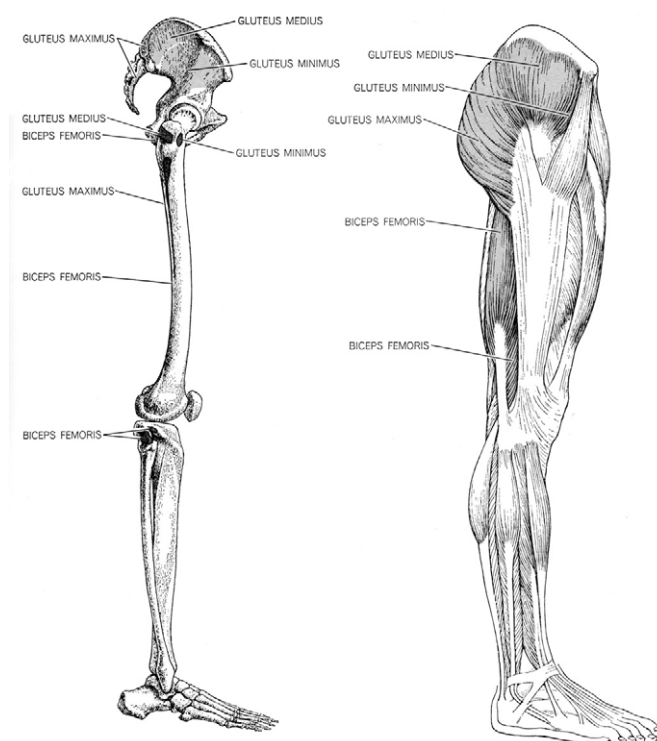
Kako bi shvatili proces razvoja dvonožnosti, važno je razumjeti koje su se promjene morale dogoditi u anatomiji da bi ovaj nov način kretanja mogao funkcionirati. Možda je najbolji način kojim možemo objasniti ove promjene uspoređati anatomiju čimpanze (*Pan*) čiji je način kretanja četveronožan, i čovjeka (slika 3). Za pojašnjenje anatomske terminologije vidi Krmpotić-Nemanić (1990) i Platzer (1989).

Jedan od temeljnih zahtjeva uspravnog položaja tijela jest uspostaviti centar ravnoteže pod stopalima. Četveronožne životinje imaju centar ravnoteže između stražnjih i prednjih udova, pa im održavanje ravnoteže ne predstavlja poseban problem. Kod ljudi, međutim, centar ravnoteže nalazi se otprilike u regiji ispred drugog križnog kralješka, a uspravan stav održava se putem iliofemorale sveze (*lig. iliofemorale*). Ovaj ligament najveća je i najčvršća sveza u zglobu kuka. Nalazi se na prednoj strani zgloba i povezuje bedrenu kost i zdjelicu. Stabilizaciju koljena pri uspravnom hodu vrše ukrižene sveze (*lig. cruciatum anterius i posterius*). Ova sveza sprječava klizanje bedrene (*femur*) s vrha goljenične kosti (*tibia*), odnosno učvršćuje koljeno i zadržava tijelo od pada prema naprijed (AIELLO – DEAN 1990).



Slika 3. Usporedba zdjelice čimpanze (A), nalaza vrste *A. africanus* (B) i čovjeka (C) (prema CAMPBELL 1966: 124)

Da bi tijelo četveronožca krenulo prema naprijed dovoljna je ekstenzija stražnjih udova i sila gravitacije koja svojim djelovanjem tjera tijelo u željenom smjeru. Funkcionalnost mišića povećana je nagibom gornjeg dijela zdjelice prema naprijed kao i izduženjem bočne kosti (*os ilium*) što rezultira smještajem mišićnih hvatišta pred zglobnu čašicu (dakle biomehanički olakšava akciju mišića). Iako čovjekoliki majmuni, kao i drugi četveronožni primati, ponekad hodaju na dvije noge, to čine uz velik energetski trošak. Razlike u načinu kretanja čovjekolikih majmuna i čovjeka odraziti će se u mnogim anatomskim detaljima zdjelice, kostiju donjih udova i stopala, kralježnice itd. kao i mišićnim hvatištima. Glavni mišići i mišićne skupine vezane uz dvonožan hod uključuju glutealne mišiće, kao i prednju i stražnju skupinu mišića nadkoljenice (slika 4).



Slika 4. Smještaj važnijih mišića koji sudjeluju u dvonožnom kretanju čovjeka (modificirano prema NAPIER 1967: 55)

M. gluteus maximus, medius i minimus tri su mišića koja imaju važnu ulogu u razvoju dvonožnog kretanja. Najveći i najsnažniji od njih je *m. gluteus maximus*. Smješten je blizu površine i čini ono što običavamo nazivati stražnjicom. Polazište ovog mišića je na stražnjem rubu krila bočne kosti, a hvatište duž gotovo čitave stražnje površine tijela bedrene kosti. Veći dio hvatišta vrlo je lako uočiti na kostima, budući da formira izbočenje koje nazivamo *linea aspera*. Ovaj mišić vrši ekstenziju i rotaciju bedra prema van, te učvršćuje zdjelicu potiskujući je prema naprijed. *M. gluteus medius i minimus* smješteni su dublje od *m. gluteus maximus* i polaze od vanjske strane ruba bočne kosti, a hvataju se na veliki obrtač (*trochanter maior*). Oba mišića prvenstveno vrše abdukciju bedra i nadkoljenice i rotaciju bedra prema van. Za razvoj dvonožnosti od velikog je značaja uloga ovih mišića u učvršćivanju i uspravljanju zdjelice. Time sprječavaju pad na bok i omogućavaju uspravan stav i hod.

M. quadriceps i *m. sartorius* dva su mišića koja čine prednju skupinu mišića nadkoljenice i vrše antefleksiju kuka i fleksiju, odnosno ekstenziju koljenskog zgloba (ispravljaju nogu). *M. sartorius*, koji ujedno i rotira nadkoljenicu prema van, polazi sa *spina iliaca anterior superior* i hvata se na gornji dio medijalne površine goljenične kosti. *M. quadriceps*, kao što mu ime govori, ima četiri glave, odnosno tvore ga četiri mišića, *m. rectus femoris*, te *m. vastus lateralis*, *medialis* i *intermedius*. Ovu snažnu grupu mišića možemo vrlo lako napipati na prednjoj strani nadkoljenice. Polazište *m. rectus femoris* je *spina iliaca anterior inferior* i gornji dio zglobne čašice na zdjelici. *M. vastus lateralis* polazi sa velikog obrtača i lateralnog dijela linee aspere na bedrenoj kosti, što je ujedno i polazište *m. vastus medialis*. *M. vastus intermedius* ima polazište na prednjoj i lateralnoj površini tijela bedrene kosti i lateralnoj usni linee aspere. Sva četiri mišića prednje skupine spajaju se u jedinstveno hvatište na iveru (*patella*) i putem ligamenta na hrapavost goljenične kosti (*tuberositas tibiae*).

Stražnja skupina mišića nadkoljenice sastoji se, poput prednje, od više mišića. To su *m. biceps femoris*, *m. semitendinosus* i *m. semimembranosus*. *M. biceps femoris* ima dvije glave, od kojih jedna polazi sa stražnjeg i lateralnog dijela sjedne izbočine, a druga sa lateralnog ruba linee aspere. Glave se spajaju i zajedničko hvatište im je na lateralnom kondilu bedrene kosti i glavi lisne kosti (*fibula*). Ovaj mišić vrši fleksiju bedra i lateralno rotira nogu. *M. semitendinosus* i *m. semimembranosus* polaze sa stražnje strane sjedne izbočine i hvataju se na gornji dio goljenične kosti i to: *m. semitendinosus* na medijalnoj strani, a *m. semimembranosus* na stražnjoj strani medijalnog kondila goljenične kosti. Glavna uloga ova dva mišića je ekstenzija bedra, fleksija koljena te medijalna rotacija noge. Skupno, mišići nadkoljenice imaju odlučujuću ulogu u početnoj fazi hoda – ekstenziji bedra.

Najuočljivije razlike vidljive su u arhitekturi zdjelice (slika 3). Osnovne anatomske promjene nužne za razvoj dvonožnosti uključuju (AIELLO – DEAN 1990; McHENRY 1994; CONROY 1997; WOLPOFF 1999):

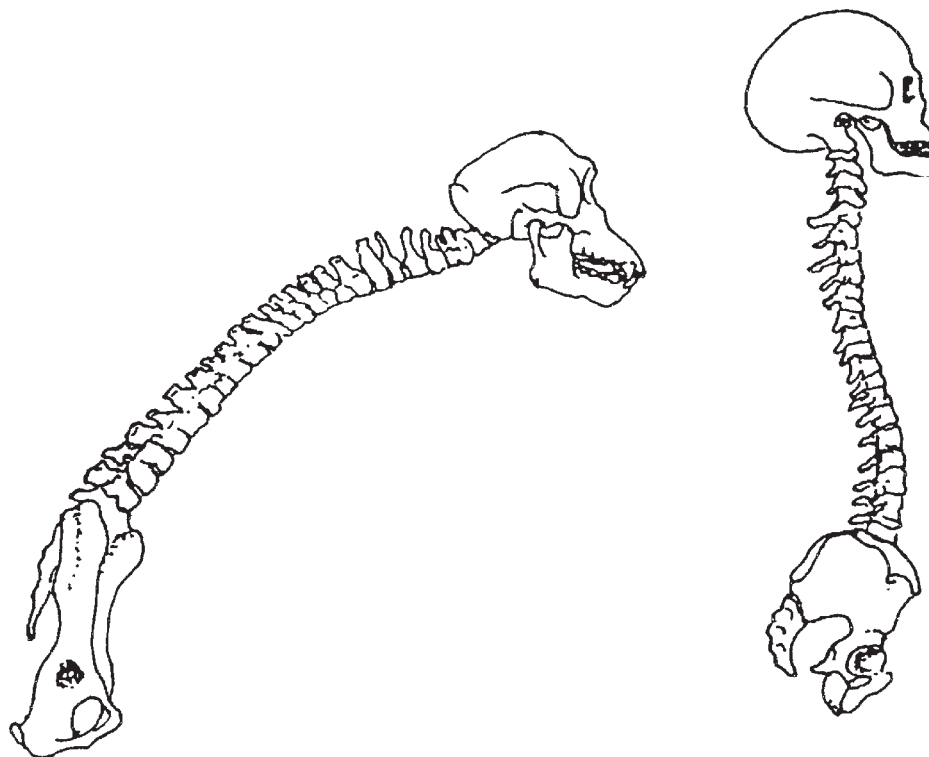
1. razvoj *spina iliaca anterior inferior* (hvatište *m. rectus femoris* i *m. sartorius*),
2. post acetabularna ekstenzija, odnosno vertikalno skraćivanje bočne kosti te nagib križne kosti (*os sacrum*) koji dovodi gornji dio tijela iznad boka i spušta centar ravnoteže,
3. povećanje širine ulaza u zdjelicu,
4. širenje vanjskog promjera zdjelice koji podržava unutarnje organe i ujedno povećava biomehaničke odlike mišića koji vrše abdukciju,
5. promjena u orijentaciji križne kosti kako njena baza ne bi blokirala ulaz u zdjelicu.

Glavne razlike u anatomiji zdjelice čovjekolikih majmuna i čovjeka iznesene su u tablici 1.

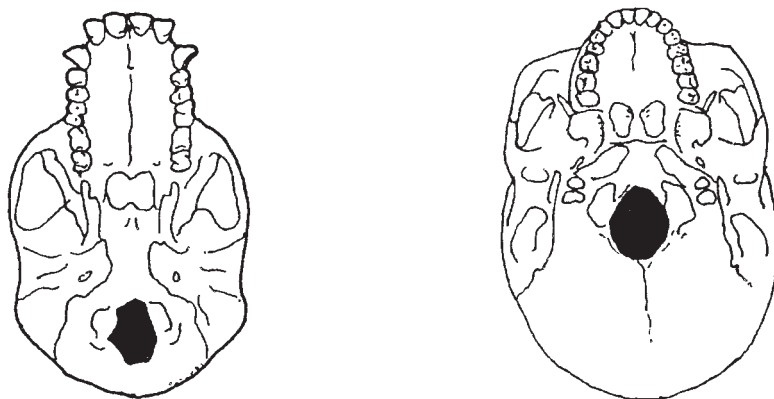
Uz promjene u arhitekturi zdjelice, dvonožno kretanje zahtijeva i promjenu u anatomiji nekih drugih dijelova tijela. Ljudska kralježnica odlikuje se izgledom dvostrukog slova S (slika 5), što je rezultat slabinske lordoze i kifoze toraksa, nastalih zbog pomicanja centra ravnoteže nad spojem krstačne i bočne kosti i održavanja uspravnog stava. Iz istog je razloga zatiljni otvor (*foramen magnum*) smješten na bazi lubanje, puno anteriornije nego u čovjekolikih majmuna (slika 6) te pri uspravnom stavu lubanja balansira na vrhu kralježnice. Promjene u bedrenoj kosti uključuju izduženje vrata te pomicanje hvatišta *m. gluteus maximus* na stražnji dio tijela kosti. Kut bedrene kosti u ljudi nadalje dovodi koljena pod zdjelicu (slika 7), što olakšava održavanje ravnoteže pri uspravnom položaju tijela (AIELLO – DEAN 1990). Najznačajnije se promjene događaju u anatomiji stopala. Ove su promjene očite već pri površnoj usporedbi stopala čovjeka sa stopalom čimpanze, gorile ili bilo koje druge vrste primata (slika 8). Ljudsko stopalo odlikuje se dvostrukim lukom – uzdužnim i poprečnim. Bez ovog dvostrukog luka, koji se kao amortizer suprotstavlja stresovima pri hodu, kretanje na dvije noge predstavljalo bi velik problem, pogotovo na duže destinacije (kao što znaju svi

Tablica 1. Najvažnije anatomske razlike u zdjelici čovjeka i afričkih čovjekolikih majmuna

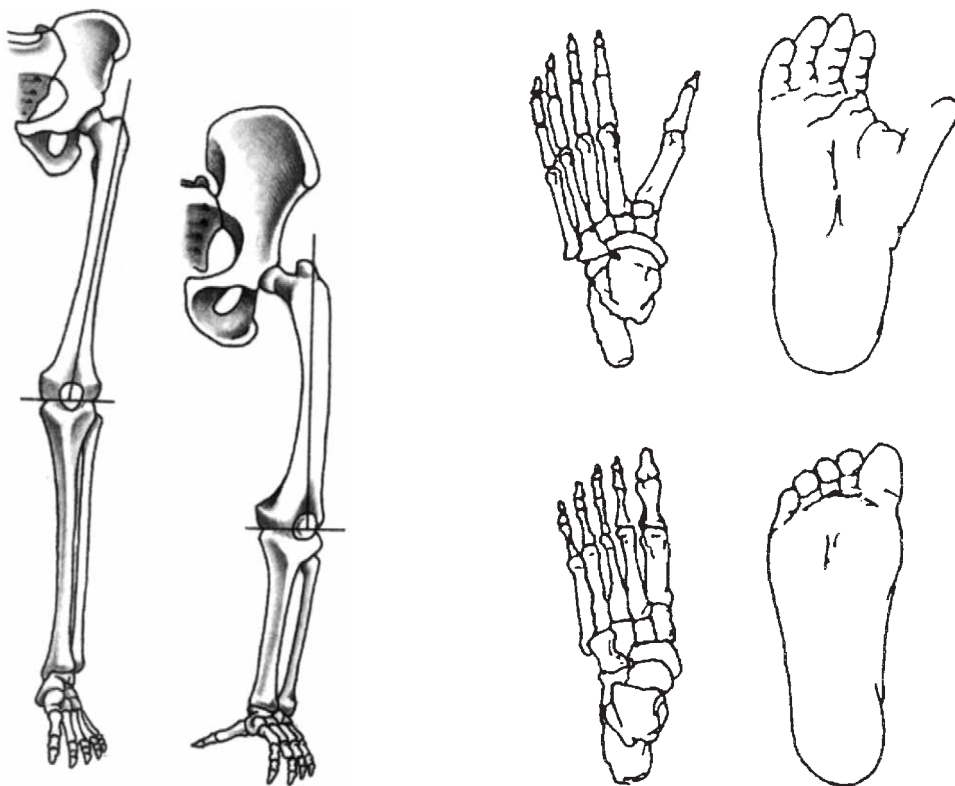
Homo	Pan/Gorilla
<p>Bočna kost (<i>os ilium</i>):</p> <ul style="list-style-type: none"> – kratka i široka – post acetabularna ekstenzija – veliki sjedni urez – lateralna orijentacija gornjeg dijela kosti – <i>crista iliaca</i> je »S« oblika – razvijena <i>spina iliaca anterior inferior</i> – žljeb za <i>m. iliopsoas</i> prisutan – kratka udaljenost od zglobne čašice do <i>facies auricularis</i> – relativno velik <i>facies auricularis</i> 	<p>Bočna kost (<i>os ilium</i>)::</p> <ul style="list-style-type: none"> – izdužena i uža – nema ekstenzije – nema ureza – posteriorna orijentacija gornjeg dijela kosti – <i>crista iliaca</i> je ravna – slabo razvijena <i>spina iliaca ant. inf.</i> – žljeb nedostaje – veća udaljenost od zglobne čašice do <i>facies auricularis</i> – relativno mali <i>facies auricularis</i>
<p>Sjedna kost (<i>os ischii</i>):</p> <ul style="list-style-type: none"> – dobro razvijena <i>spina ischiadica</i> 	<p>Sjedna kost (<i>os ischii</i>):</p> <ul style="list-style-type: none"> – slabo razvijena <i>spina ischiadica</i>
<p>Križna kost (<i>os sacrum</i>):</p> <ul style="list-style-type: none"> – relativno široka 	<p>Križna kost (<i>os sacrum</i>):</p> <ul style="list-style-type: none"> – relativno uska



Slika 5. Usporedba kralježnice čovjeka (desno) i čovjekolikog majmuna (lijevo) (prema JANKOVIĆ – KARAVANIĆ – BALEN 2000: 21)



Slika 6. Položaj zatiljnog otvora u čovjeka (desno) i čovjekolikog majmuna (lijevo) (crtež M. Galić)



Slika 7. Usporedba kuta bočne kosti u čovjeka (lijevo) i čimpanze (desno) (prema CONROY, 1997: 207)

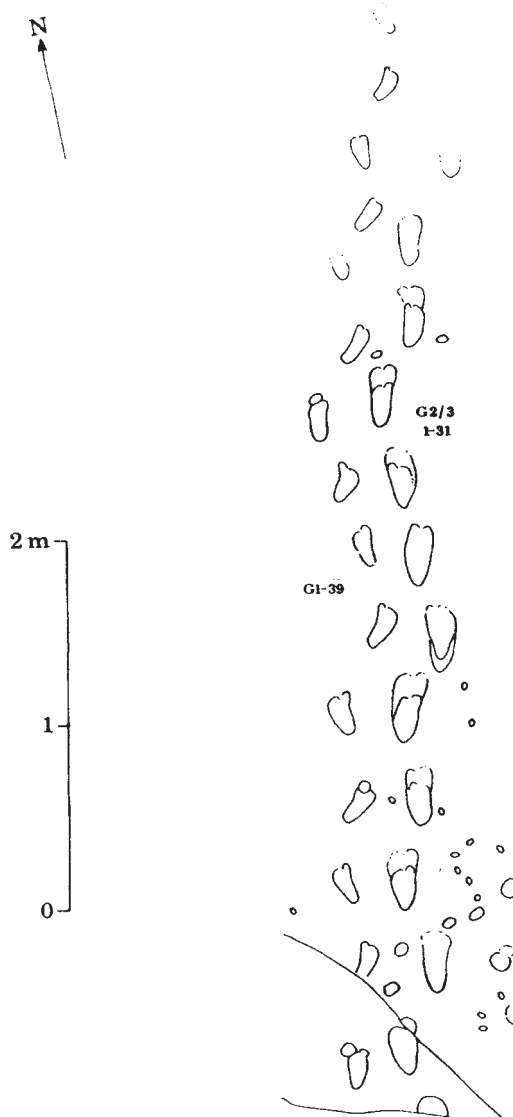
Slika 8. Usporedba stopala čovjeka (dolje) i čovjekolikog majmuna (gore) (prema JANKOVIĆ – KARAVANIĆ – BALEN 2000: 21).

koji pate od tzv. spuštenih stopala). Nadalje, petna kost (*calcaneus*) je većih dimenzija, a palac (*hallux*) robustan i nalazi se u liniji s ostalim prstima stopala. Ovo zadnje je ujedno i najveća razlika između stopala ljudi i ostalih primata i uvjetuje naš gubitak mogućnosti hvatanja predmeta stopalom.

FOSILNI DOKAZI PRILAGODBE NA DVONOŽNO KRETANJE

Nakon što je ukratko iznesen pregled anatomskih zahtjeva za dvonožno kretanje, okrenimo se sada direktnim, odnosno fosilnim dokazima za pojavu bipedalizma u evoluciji hominida. Koji su to od navedenih anatomskih zahtjeva dvonožnosti vidljivi u fosilnim nalazima? Otisci stopala pronađeni na nalazištu Laetoli (slika 9) u Tanzaniji godine 1976. (LEAKEY i sur. 1976; LEAKEY 1978; LEAKEY – HAY 1979) predstavljaju važan doprinos razumijevanju pojave dvonožnosti u evoluciji čovjeka. Najznačajniji od nekolicine lokaliteta fosilnih otisaka u Laetoliu jest lokalitet G, otkriven 1978. godine, na kojem su otkriveni tragovi tri individue, dvije odrasle i jednog djeteta (LEAKEY – HAY 1979; WHITE – SUWA 1987). Analize otisaka nedvosmisleno ukazuju na to da je u vrijeme prije oko 3.56 milijuna godina dvonožni način kretanja bio sasvim razvijen. Anatomske detalje kao što su dvostruki luk stopala te položaj nožnog palca u liniji s ostalim prstima ne razlikuju se puno od morfologije stopala živućih ljudi (TUTTLE 1985; TUTTLE i sur. 1991), iako neki autori ukazuju na određene različitosti i arhaične karakteristike (vidi STERN – SUSMAN 1983) te sumnjaju u to da otisci pripadaju vrsti *A. afarensis*. Analize koje provode White i Suwa (1987), međutim, pokazuju da nema razloga sumnjati da je upravo ova vrsta prošetala vulkanskim blatom Tanzanije prije 3.5 milijuna godina.

Posljednjih nekoliko godina donijelo je nova zanimljiva i uzbudljiva otkrića koja pomiču inicijalnu pojavu dvonožnosti (i samim time, pojavu prvih hominida) za nekoliko milijuna godina u prošlost. Nalaz vrste nazvane *Orrorin tugenensis* u miocenskim slojevima nalazišta Tugen Hills u Keniji izazvao je veliko zanimanje, budući da je njegova starost određena na čak 6 milijuna godina (SENUT i sur. 2001; PICKFORD – SENUT 2001). Analize B. Senut, M. Pickforda i suradnika pokazuju prilagodbe vezane uz dvonožno kretanje, poput smještaja hvatišta *m. obturator externus* i dužeg vrata bedrene kosti, no uz određene primitivne karakteristike vezane uz arborealnu adaptaciju (PICKFORD i sur. 2002; SENUT i sur. 2001; GALIK i sur. 2004). *M. obturator externus* je aduktor, fleksor i lateralni rotator boka. Njegovo polazište smješteno je na gornjoj i prednjoj strani trupa i donjoj strani preponske kosti te vanjskoj strani grane sjedne kosti (opturatori otvor), a hvata se u trohanteričnoj udubini gornjeg dijela bedrene kosti. Ovakav smještaj doprinosi stabilizaciji zdjelice.



Slika 9. Otisci stopala na nalazištu Laetoli, Tanzanija (lokalitet G)
(modificirano prema WOLPOFF 1999: 246).

Uz nalaze vrste *Orrorin tugenensis*, te vrste *Sahelanthropus tchadensis* koju dio znanstvenika ubraja među prve hominide (BRUNET i sur. 2002; ZOLLIKOFER i sur. 2005) stručnjaci s velikim zanimanjem očekuju detaljnu objavu postkranijalnih ostataka vrste *Ardipithecus ramidus* (WHITE i sur. 1994), najvećeg uzorka ranih hominida koji vremenski prethode vrsti *Australopithecus afarensis*.

Fosilni nalazi vrste *Australopithecus afarensis* najbolje su poznati nalazi ranih hominida, prvenstveno zahvaljujući izuzetnoj očuvanosti fosilnog kostura AL 288-1 (očuvano je oko 40% skeleta), starosti otprilike 3 milijuna godina, popularno nazvanog Lucy (JOHANSON – TAIEB 1976; JOHANSON i sur. 1982) (slika 10). Ovo je otkriće u Afar regiji Etiopije godine 1974. zadivilo svjetsku javnost, dok je nadimak, dan prema popularnoj pjesmi grupe The Beatles, dodatno pridonio popularizaciji ovog nalaza. Uz kostur Lucy ovoj vrsti pripisujemo i brojne nalaze lokaliteta Hadar u Etiopiji, te je samim time vrsta *A. afarensis* postala temeljem proučavanja rane etape evolucije čovjeka (iako, kao što je ranije napomenuto, danas poznajemo više vrsta vremenski ranijih hominida). Većina stručnjaka smatra da je Lucy bila u potpunosti prilagođena dvonožnom kretanju, iako je sama prilagodba bila anatomske nešto drugačija od one današnjih ljudi (WHITE 1980; KRAMER 1999; ABITBOL 1995a; McHENRY 1991; 1994; JUNGERS 1991; MACLACHTY 1996), što se odražava u arhitekturi zdjelice (RAK 1991; NAGANO i sur. 2005) i nekih drugih anatomske regija. Wang i suradnici (2004) smatraju da razlike u anatomiji vrste *A. afarensis* i kasnijih pripadnika roda *Homo* (*H. ergaster*) odražavaju prilagodbe kasnijih hominida na trčanje i hodanje na dužim distancama. Nalazima vrste *A. afarensis* vremenski prethode nalazi vrste nazvane *Australopithecus anamensis* (LEAKEY i sur. 1995). Morfologija ove vrste slična je onoj *A. afarensis*-a, iako nešto primitivnija, posebice u anatomiji čeljusti i gornjih udova (WARD i sur. 2001). Nalazi pripisani *A. anamensis*-u dolaze s kenijjskih nalazišta Allia Bay i Kanapoi, a datirani su između 3.8 i 4.2 milijuna godina prije sadašnjosti (LEAKEY i sur. 1998). Zbog sličnosti u morfologiji neki autori smatraju da se radi o vremenski ranijoj varijanti vrste *A. afarensis* (vidi COFFING i sur. 1994). Bez obzira radi li se o zasebnoj vrsti ili ne, fosili pripisani *A. anamensis*-u već pokazuju nedvojbene dokaze o prilagodbi na dvonožno kretanje (WARD i sur. 1999; 2001).

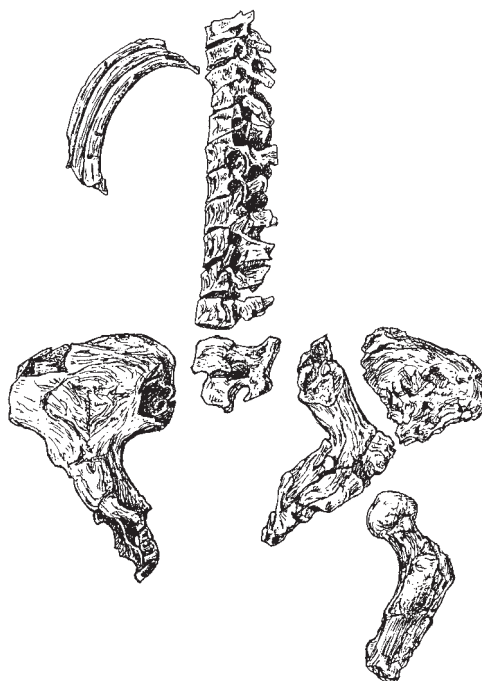


Slika 10. Nalaz AL 288-1 (Lucy)
(fotografija J. Ahern)

Moguće je da su vrste poput *A. anamensis*, *A. afarensis*, *A. africanus*, te *H. habilis* zadržale određene arborealne karakteristike, bilo kao odraz još uvijek prisutne adaptacije na ko-

rištenje krošnji drveća pri kretanju (SUSMAN – STERN 1991; STERN 1999; SABATER-PI i sur. 1997; WARD i sur. 2001; WARD 2002) ili kao rezultat mozaičke evolucije i činjenice da se određene anatomske odlike javljaju (i gube) u različito vrijeme. Iako postoje određene anatomske razlike između spomenutih vrsta te su razni autori predložili i različitosti u načinu dvonožnog kretanja, odnosno smatraju da su neke vrste koristile arborealne resurse više od drugih (vidi HÄUSLER 2002; DAY – WOOD 1968; OXNARD – LISOWSKI 1980; CLARKE – TOBIAS 1995; DAY – NAPIER 1964), jasno je kako je osnovni način kretanja svih hominida dvonožan. Za razliku od Sterna i Susmana (1983; 1991), Robinson (1972.) smatra da su ove, popularno nazvane »gracilne« vrste bile sasvim prilagođene na dvonožno kretanje i korištenje resursa na tlu, dok su tzv. »robustne« vrste australopitecina (ili *Paranthropus*) u svojoj ekološkoj niši uključivale i korištenje arborealnih resursa. Novije analize kosti stopala ukazuju i na mogućnost da su biomehaničke prilagodbe na dvonožan hod kod tzv. robustnih vrsta australopitecina bile nešto drugačije (GEBU – SCHWARTZ, u tisku). McHenry (1991; 1994), međutim, ispravno primjećuje da kod stvaranja koja su izgubila mogućnost hvatanja stopalom (vezano uz spomenute promjene u arhitekturi stopala i smještaja palca u liniji s ostalim prstima) korištenje arborealnih resursa ne može predstavljati osnovnu ekološku nišu. Koje god objašnjenje prihvatili, nema sumnje da su australopitecini bili sasvim prilagođeni na habitualno dvonožno kretanje (LOVEJOY i sur. 1973), te su anatomske prilagodbe na ovaj način kretanja jedan od osnovnih kriterija za smještaj takvih fosila unutar hominida (McHENRY – TEMERIN 1979; ZILHMAN – BRUNKER 1979).

Nalaz zdjeličnih kostiju i dijela kralježnice vrste *A. africanus* Sts 14 (slika 11) nalazišta Sterkfontein (BROOM i sur. 1950; BROOM – ROBINSON 1950) datiran je u vrijeme od prije 2.5 milijuna godina (VRBA 1982) i prema Langdonu i suradnicima (1991) anatomija kralježnice pokazuje slabinsku zakrivljenost (slabinska lordoza). Vidljiv je lateralni otklon gornjeg dijela bočne kosti



Slika 11. Nalaz Sts 14 nalazišta Sterkfontein, Južna Afrika
(modificirano prema JANKOVIĆ – KARAVANIĆ – BALEN 2000: 22)

(tzv »*iliac flare*«), što je također anatomska karakteristika koja omogućava mišićima efikasnije djelovanje pri dvonožnom kretanju, te je prisutan u većini nalaza ove anatomske regije australopitecina (LOVEJOY i sur. 1973; BRAIN i sur. 1974; DART 1949; 1958). Analize fosilnih nalaza poput Lucy (*A. afarensis*), zatim Sts 14 i Stw 431 (*A. africanus*), nedavno otkrivene bočne kosti iste vrste Stw 441/465 (HÄUSLER – BERGER 2001) nalazišta Sterkfontein, fosilnog nalaza SK 50 (Swartkrans) (BROOM – ROBINSON 1952; BRAIN i sur. 1974; DAY 1973; MAYER – VAN GERVEN 1978), kao i fosila nalazišta Makapansgat (DART 1949; 1958) u Južnoj Africi, omogućavaju detaljnija saznanja o razvoju dvonožnosti.

Osim zdjeličnih i bedrenih kostiju, za proučavanje razvoja dvonožnosti od velikog značaja su fosilni nalazi kostiju stopala. Promjene u arhitekturi stopala vidljive su, osim u ostacima nalazišta Laetoli, i u fosilnim nalazima poput AL 288-1 i AL 333-115 nalazišta Hadar u Etiopiji, Koobi Fora u Keniji (LEAKEY 1972; 1973), Stw 573 (tzv »*little foot*«) nalazišta Sterkfontein u Južnoj Africi, koji je ujedno i najbolje očuvan nalaz stopala (a možda i najbolje očuvan kostur) australopitecina uopće, zatim nalazima lokaliteta Kromdraai (BROOM 1943). Detaljan opis anatomskih promjena u stopalu donose Latimer i Lovejoy (1989; 1990a; 1990b). Anatomija ovih fosilnih nalaza u potpunosti odgovara otiscima lokaliteta Laetoli – nema otklona palca i prisutan je dvostruki luk (LANGDON i sur. 1991), dok članci prstiju, iako ponešto zakrivljeni, u potpunosti odgovaraju dvonožnom stvaranju (LATIMER – LOVEJOY 1990b). Analiza petnih kostiju (*calcaneus*) nalazišta Hadar (AL 333-8 i AL333-55) također pokazuju da se radilo o stvaranju u potpunosti prilagođenom bipedalizmu i njihove morfometrijske karakteristike svojim su vrijednostima unutar varijacije opažene u današnjim ljudskim populacijama (LATIMER – LOVEJOY 1989).

Vremenski nešto mlađi, nalaz gotovo cijelog stopala jedne individue (OH8), pripisane vrsti *Homo habilis* pronađen je na poznatom lokalitetu Olduvai Gorge u Tanzaniji (slika 12). Više autora smatra da karakteristike ovog nalaza odgovaraju u potpunosti ranije spomenutoj anatomiji i prilagodbama na habitualni bipedalizam, iako postoje određeni primitivni anatomske detalji u odnosu na kasnije pripadnike roda *Homo* (DAY – NAPIER 1964; DAY – WOOD 1968; OXNARD – LISOWSKI 1980).



Slika 12. Nalaz stopala OH8 nalazišta Olduvai Gorge, Tanzanija (fotografija I. Janković)

ZAKLJUČAK

Razvoj dvonožnog kretanja predstavlja prvu odliku po kojoj se ljudi razlikuju od svojih najbližih rođaka, čovjekolikih majmuna a koja je vidljiva u fosilnim nalazima. Tijekom evolucije hominida, način prilagodbe na dvonožno kretanje se razlikuje u pojedinim vrsta, a moguće je da se vrste razlikuju i korištenju određenih ekoloških niša. U kasnijoj etapi evolucije čovjeka (*Homo ergaster/erectus*) izgleda da dolazi do većih evucijskih pritisaka u smjeru iskorištavanja većih prostora savane ili/i trčanja i hodanja na duže udaljenosti. Ovo je osobito vidljivo pri usporedbi svih ranijih vrsta (uključujući i *H. habilis/rudolfensis*) s nalazima pripisanim vrsti *H. ergaster* i *H. erectus*, te kasnijih ljudi. Način kretanja koji prethodi razvoju dvonožnosti ostaje upitan, dok je sam razlog ove promjene predmet brojnih rasprava u antropološkoj literaturi. Najvjerojatnije je da se radi o kombi-

naciji više čimbenika, pri čemu su promjene u okolišu nesumnjivo odigrale važnu ulogu. Fosilni nalazi raznih oblika hominida omogućuju uvid u anatomske promjene i prilagodbe vezane uz razvoj dvonožnosti. Noviji pristupi istraživanju ove problematike, poput analiza srednjeg uha (SPOOR i SUR. 1994; 1996) ukazuju na mogućnosti drugačijeg pristupa proučavanju evolucije ranih hominida. Otisci stopala koje su naši pretci ostavili u vulkanskom blatu Tanzanije prije više od 3.5 milijuna godina odjekuju u otiscima koje danas pripadnici naše vrste ostavljaju na površini mjeseca. Mala stopala ponekad uistinu čine velike korake.

BIBLIOGRAFIJA

- ABITBOL, M. M. 1995. Lateral view of *Australopithecus afarensis*: Primitive aspects of bipedal positional behavior in earliest hominids. *JHE*, 28/1995: 211–229.
- AIELLO, L. – M. COLLARD 2001. Our newest oldest ancestor? *Nature*, 410, 2001: 526–527.
- AIELLO, L. – C. DEAN 1990. *Introduction to Human Evolutionary Anatomy*. London, 1990: Academic Press Limited.
- BRAIN, C. K. – E.S. VRBA – J.T. ROBINSON 1974. A new hominid innominate bone from Swartkrans. *AnnTransvaalMus*, 29/1974: 55–63.
- BROOM, R. 1943. An ankle bone of the ape-man *Paranthropus robustus*. *Nature*, 152, 1943: 689–690.
- BROOM, R. – J.T. ROBINSON 1950. Further evidence of the structure of the Sterkfontein ape-man *Plesianthropus*. *MemTransvaalMus*, 4, 1950.
- BROOM, R. – J.T. ROBINSON 1952. Swartkrans ape-man *Paranthropus crassides*. *TransvaalMus-Mem*, 6, 1952.
- BROOM, R. – J. T ROBINSON – G. W. H. SCHEPERS 1950. Sterkfontein Ape-man *Plesianthropus*. *MemTransvaalMus*, 4, 1950.
- BRUNET, M. – F. GUY – D. PILBEAM – H. TAISSO MACKAYE – A. LIKIUS – D. AHOUNTA – A. BEAUVILAIN – C. BLONDEL – H. BOCHERENS – J.-R. BOSSIERE – L. DE BONIS – Y. COPPENS – J. DEJAX – C. DENYS – P. DURINGER – V. EISENMANN – G. FANONE – P. FRONTY – D. GERAADS – T. LEHMANN – F. LIHOREAU – A. LOUCHART – A. MAHAMAT – G. MERCEON – G. MOUCHELIN – O. OTERO – P. PELAEZ CAMPOMANES – M. PONCE DE LEON – J.-C. RAGE – M. SAPANET – M. SCHUSTER – SUDRE J. – P. TASSY – X. VALENTIN – P. VIGNAUD – L. VIRIOT – A. ZAZZO – C. ZOLLIKOFER 2002. A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature*, 418, 2002:145–151.
- CAMPBELL, B.G. 1966. *Human Evolution: An Introduction to Man's Adaptation*. Chicago, 1966: Aldine Publishing Co.
- CLARKE, R.J. – P.V. TOBIAS 1995. Sterkfontein member 2 foot bones of the oldest South African hominid. *Science*, 269, 1995: 521–524.
- COFFING, K. – C. FEIBEL – M. LEAKEY – A. WALKER 1994. Four-million year old hominids from East Lake Turkana, Kenya. *AJPA*, 93, 1994: 55–65.
- CONROY, G.C. 1997. *Reconstructing Human Origins: A Modern Synthesis*. New York: W. W. Norton & Co. Inc.
- COPPENS, Y. 1975. Evolution des hominidés et de leur environnement au lours du Plio-Pleistocene dans la basse vallée de L'Omo en Ethiopie. *CRAcadSci*, 281, 1975: 1693–1696.

- COPPENS, Y. 1994. East side story: the origin of humankind. *SciAm*, (May 1994): 88–95.
- CORRUCCINI, R.S. – H. McHENRY 2001. Knuckle-walking hominid ancestors. *JHE*, 40, 2001: 507–551.
- DART, R. A.
– 1925. *Australopithecus africanus*: The ape-man of South Africa. *Nature*, 115, 1925: 195–199.
– 1949. Innominate fragments of *Australopithecus prometheus*. *AJPA*, 7/1949: 301–333.
– 1958. A further adolescent australopithecine ilium from Makapansgat. *AJPA*, 16/1958: 473–479.
- DAY, M. H. – J.R. NAPIER 1964. Hominid fossils from Bed I, Olduvai Gorge, Tanganyika. Fossil foot bones. *Nature*, 201, 1964: 67–970.
- DAY, M. H. – B.A. WOOD 1968. Functional affinities of the Olduvai Hominid 8 talus. *MAN*, 3, 1968: 440–455.
- DAY, M. 1973. Locomotor features of the lower limb in hominids. *SympZoolSocLondon*, 33: 29–51.
- FLEAGLE, J. G. 1988. *Primate Adaptation & Evolution*. San Diego, 1988: Academic Press.
- GALIK, K. – B. SENUT – M. PICKFORD – D. GOMMERY – J. TREIL – A.J. KUPERAVAGE – R.B. ECKHARDT 2004. External and internal morphology of the BAR 1002'00 *Orrorin tugenensis* femur. *Science*, 305, 2004: 1450–1453.
- GEBO, D. 1992. Plantigrady and Foot Adaptation in African Apes: Implications for Hominid Origins. *AJPA*, 89/1992: 29–58.
- GEBO, D. L. – G. T. SCHWARTZ 2006. Foot bones from Omo: implications for Hominid evolution. *AJPA* (u tisku).
- HÄUSLER, M. 2002. New insights into the locomotion of *Australopithecus africanus* based on the pelvis. *EvolAnth* (suppl. 1), 2002: 53–57.
- HÄUSLER, M. – L. BERGER 2001. Stw 441/465: A new fragmentary ilium of a small-bodied *Australopithecus africanus* from Sterkfontein, South Africa. *JHE*, 40/2001: 411–417.
- HUNT, K.D. 1994. The evolution of human bipedality: Ecology and functional morphology. *JHE*, 26/1994: 183–202.
- JABLONSKI, N. – G. CHAPLIN 1993. Origin of terrestrial bipedalism in the ancestor of *Hominidae*. *JHE*, 24/1993: 259–280.
- JANKOVIĆ, I. – I. KARAVANIĆ – J. BALEN 2005. *Odiseja čovječanstva. Razvoj čovjeka i materijalnih kultura starijeg kamenog doba*. Arheološki muzej u Zagrebu, Zagreb.
- JOHANSON, D.C. – M. TAIEB 1976. Plio-Pleistocene hominid discoveries in Hadar, Ethiopia. *Nature*, 260, 1976: 293–297.
- JOLLY, C.J. 1970. The seed eaters: A new model of hominid differentiation based on a baboon analogy. *MAN*, 5/1970: 5–26.
- JUNGERS, W.L. 1991. A pigmy perspective on body size and shape in *Australopithecus afarensis* (AL 288-1, »Lucy«). In: *Origine(s) de la Bipédie Chez les Hominidés*. Paris, 1991: Editions du CNRS.
- KRAMER, P.A. 1999. Modelling the locomotor energetics of extinct hominids. *JExperimBiol*, 202, 1999: 2807–2818.
- KRMPOTIĆ-NEMANIĆ, J. 1990. *Anatomija čovjeka*. Zagreb, 1990: Jugoslavenska Medicinska Naklada.

- LANGDON, J. H. – J. BRUCKNER – H. BAKER 1991. Pedal mechanics and bipedalism in early hominids. U: *Origine(s) de la Bipédie Chez les Hominidés*. Paris, 1991: Editions du CNRS.
- LARSEN, C.S. – R.M. MATTER – D.L. GEBO 1991. *Human Origins. The Fossil Record* (2nd ed.). Prospect Heights, 1991:Waveland Press.
- LATIMER, B. – C.O. LOVEJOY
- 1989. The calcaneus of *Australopithecus afarensis* and its implications for the evolution of bipedality. *AJPA*, 78, 1989: 369–386.
 - 1990a. Hallucal tarsometatarsal joint in *Australopithecus afarensis*. *AJPA*, 82, 1990: 125–133.
 - 1990b. Metatarsophalangeal joints of *Australopithecus afarensis*. *AJPA*, 83, 1990: 13–23.
- LEAKEY, M.D. 1978. Pliocene footprints at Laetoli, Northern Tanzania. *Antiquity*, 52/1978: 133.
- LEAKEY, M.D. – R.L. HAY – G.H. CURTIS – R.E. DRAKE – M.K. JACKES – T.D. WHITE 1976. Fossil hominids from the Laetoli beds, Tanzania. *Nature*, 262, 1976: 460–466.
- LEAKEY, M.G. – C.S. FEIBEL – I. MACDOUGALL – A. WALKER 1995. A new four-million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. *Nature*, 376, 1995: 565–571.
- LEAKEY, M.G. – C.S. FEIBEL – I. MACDOUGALL – C.V. WARD – A. WALKER 1998. New specimens and confirmation of an early age for *Australopithecus anamensis*. *Nature*, 363, 1998: 62–66.
- LEAKEY, M. – J. HARRIS 1987. *Laetoli: A Pliocene Site in Northern Tanzania*. Oxford, 1987: Oxford University Press.
- LEAKEY, M. – R. HAY 1979. Pliocene footprints in the Laetoli bed at Laetoli, Northern Tanzania. *Nature*, 278, 1979: 317–328.
- LEAKEY, R.E.F. 1972. Further evidence of Lower Pleistocene hominids from East Rudolf, Northern Kenya. *Nature*, 237, 1972: 264–269.
- LEAKEY, R.E.F. 1973. Further evidence of Lower Pleistocene hominids from East Rudolf, Northern Kenya. *Nature*, 248, 1973: 653–656.
- LEONARD, W.R. – M.L. ROBERTSON 1997. Rethinking the energetics of bipedality. *CurrAnthrop*, 38/1997: 304–309.
- LEONARD, W.R. – M.L. ROBERTSON 2001. Locomotor economy and the origin of bipedality: Reply to Steudel-Numbers. *AJPA*, 116, 2001: 174–176.
- LOVEJOY, C. O. – 1981. The origin of man. *Science*, 211, 1981: 341–350.
- LOVEJOY, C.O. – K.G. HEIPLE – A.H. BURSTEIN 1973. The gait of *Australopithecus*. *AJPA*, 38/1973: 757–780.
- MACLACHTY, L.M. 1996. Another look at the australopithecine hip. *JHE*, 31/1996: 455–476.
- MAYER, P.J. – D.P. VAN GERVEN 1978. Evidence of hip dislocation in Hominid Sk 50 and its bearing on assesment of hip extension. *MAN*, 13/1978: 52–54.
- McHENRY, H.M. – L.A. TEMERIN 1979. The evolution of Hominid bipedalism: Evidence from the fossil record. *YrbkPhysAnthropol*, 22/1979: 105–131.
- McHENRY, H. 1991. First steps? Analyses of the postcranium of early Hominids.. In: *Origine(s) de la Bipédie Chez les Hominidés*. Paris, 1991: Editions du CNRS.

- McHENRY, H. 1994. Tempo and mode in human evolution. *Proc Natl Acad Sci USA*, 91/1994: 6780–6786.
- MELDRUM, D.J. 1993. On plantigrady and quadrupedalism. *AJPA*, 91/1993:379–385.
- NAGANO, A. – B.R. UMBERGER – M.W. MARZKE – K.G.M. GERRITSEN 2005. Neuromusculoskeletal computer modelling and simulation of upright, strait-legged, bipedal locomotion of *Australopithecus afarensis* (AL 288-1). *AJPA*, 126, 2005: 2–13.
- NAPIER, J. 1967. The antiquity of human walking. In: *Human Ancestors – readings from Scientific American*. San Francisco, 1967: W. H. Freeman & Co.
- OXNARD, C.E. – P.F. LISOWSKI 1980. functional articulation of some Hominoid foot bones: Implications for the Olduvai (Hominid 8) foot. *AJPA*, 52/1980: 107–117.
- PICKFORD, M. – B. SENUT 2001. The geological and faunal context of late Miocene hominid remains from Lukeino, Kenya. *CRAcadSci*, 332, 2001: 145–152.
- PICKFORD, M. – B. SENUT – D. GOMMERY – J. TREIL 2002. Bipedalism in *Orrorin tugenensis* revealed by its femora. *CRPaevol*, 1/2002: 191–203.
- PLATZER, W. 1989. *Sustav organa za pokretanje*. Zagreb, 1989: Jugoslavenska Medicinska Naklada.
- POTTS, R. 1998. Environmental hypotheses of hominin evolution. *YrbkPhysAnthrop*, 41/1998: 93–136.
- PROST, J. H. 1980. Origin of bipedalism. *AJPA*, 52/1980: 175–189.
- QUEIROZ DO AMARAL, L. 1996. Loss of body hair, bipedality and thermoregulation. Comments on recent papers in the Journal of Human Evolution. *JHE*, 30, 1996: 357–366.
- RAK, Y. 1991. Lucy's pelvic anatomy: Its role in bipedal gait. *JHE* 20, 1991: 283–290.
- REED, K.E. 1997. Early hominid evolution and ecological change through the African Plio-Pleistocene. *JHE*, 32, 1997: 289–322.
- RICHMOND, B.G. – D.S. STRAIT 2001. Knuckle-walking hominid ancestor: A reply to Corruccini & McHenry. *JHE*, 40, 2001: 513–520.
- RICHMOND, B.G. – D.R. BEGUN – D.S. STRAIT 2001. Origin of human bipedalism: The knuckle-walking hypothesis revisited. *YrbkPhysAnthrop*, 44/2001: 70–105.
- ROBINSON, J. T. 1972. *Early Hominid Posture and Locomotion*. Chicago, 1972: University of Chicago Press.
- RODMAN, P. S. – MCHENRY, H. M. 1980. Bioenergetics and the origin of hominid bipedalism. *AJPA*, 52/1980: 103–106.
- SABATER PI, J. – J.J. VEA – J. SERRALLONGA 1997. Did first hominids build nests? *CurrAnthrop*, 38, 1997: 914–916.
- SEMAW, S. – P.RENNE – J.W. HARRIS – C.S. FEIBEL, – R.L. BERNOR – N. FESSEHA – K. MOWBRAY 1997. 2.5-million-year-old stone tools from Gona, Ethiopia. *Nature*, 385, 1997: 292–293.
- SENUT, B. – M. PICKFORD – D. GOMMERY – P. MEIN – C. KIPTALAM – Y. COPPENS 2001. First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya). *CRAcadSci*, 332, 2001: 137–144.
- SPOOR, F. – B. WOOD – F. ZONNEVELD 1994. Implications of early hominid labyrinthine morphology for the evolution of human bipedal locomotion. *Nature*, 369, 1994: 645–648.

- SPOOR, F. – B. WOOD, – F. ZONNEVELD 1996. Evidence for a link between human semicircular canal size and bipedal behaviour. *JHE*, 30, 1996 : 183–187.Š
- STERN, J.T. – R.L. SUSMAN, 1983. The locomotor anatomy of *Australopithecus afarensis*. *AJPA*, 60/1983: 279–317.
- STERN, J. T. 1999. The cost of bent-knee, bent-hip bipedal gait. A reply to Crompton et al. *JHE*, 36, 1999: 567–570.
- SUSMAN, R.L. – J.Z. STERN 1991. Locomotor behavior of early hominids: Epistemology and fossil evidence. U: *Origine(s) de la Bipédie Chez les Hominidés*. Paris, 1991: Editions du CNRS.
- TUTTLE, R.H. 1985. Ape footprints and Laetoli impressions: A response to SUNY claims. U: Tobias, P. (ur.) *Hominid Evolution: Past, Present and Future*. New York, 1985: Alan R. Liss.
- TUTTLE, R.H. – D.M. WEBB – N.I. TUTTLE 1991. Laetoli footprint trails and the evolution of hominid bipedalism. U: *Origine(s) de la Bipédie Chez les Hominidés*. Paris, 1991: Editions du CNRS.
- VANCATA, V. 1991. The roots of hominid bipedality. U: *Origine(s) de la Bipédie Chez les Hominidés*. Paris, 1991: Editions du CNRS,
- VRBA, E.S. 1982. Biostratigraphy and chronology based particularly on Bovidae, od southern hominid-associated assemblages. U: DeLUMLEY, H. i M.A. DeLUMLEY, (Ur.): *Pretirage 1er Congresse Internationale de Paleontologie Humaine*, Vol. 2. Nice, 1982. Centre National de Recherche Scientifique.
- WALSH, J.E. 1996. *Unraveling Piltdown – The Science Fraud of the Century and Its Solution*. New York, 1996: Random House.
- WANG, W. – R.H. CROMPTON – T.S. CAREY – M.M. GÜNTHER – Y. LI – R. SAVAGE – W.I. SELLERS 2004. Comparison of inverse-dynamics musculo-skeletal models of AL 288-1 *Australopithecus afarensis* and KNM-WT 15 000 *Homo ergaster* to modern humans, with implications for the evolution of bipedalism. *JHE*, 47, 2004: 453–478.
- WARD, C.V. 2002. Interpreting the posture and locomotion of *Australopithecus afarensis*: where do we stand? *YrbkPhysAnthrop*, 45/2002: 185–215.
- WARD, C.V. – M.G. LEAKEY – A. WALKER 1999. The new hominid species *Australopithecus anamensis*. *EvolAnth*, 7/1999: 197–205.
- WARD, C. V. – M.G. LEAKEY – A. WALKER 2001. Morphology of *Australopithecus anamensis* from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. *JHE*, 41, 2001: 255–368.
- WHEELER, P.E.
- 1984. The evolution of bipedality and loss of functional body hair in hominids. *JHE*, 13, 1984: 91–98.
 - 1985. The loss of functional body hair in man: the influence of thermal environment, body form and bipedality. *JHE*, 14, 1985: 23–28.
 - 1991. The thermoregulatory advantages of hominid bipedalism in open equatorial environments: The contribution to increased convective heat loss and cutaneous evaporative cooling. *JHE* 21, 1992: 117–136.
 - 1992. The influence of the loss of functional body hair on the water budgets of early hominids. *JHE*, 23, 1992: 379–388.
 - 1994. The foraging times of bipedal and quadrupedal hominids in open equatorial environments (a reply to Chaplin, Jablonski & Cable). *JHE*, 27, 1994: 511–517.

- WHITE, T.D. 1980. Evolutionary implications of Pliocene Hominid footprints. *Science*, 208, 1980: 175–176.
- WHITE, T.D. – G. SUWA 1987. Hominid footprints at Laetoli: Facts and interpretations. *AJPA*, 72/1987: 485–514.
- WHITE, T. D. – G. SUWA – B. ASFAW 1994. *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature*, 371, 1994: 306–312.
- WOLPOFF, M.H. 1971. Competitive exclusion among Lower Pleistocene hominids: The single species hypothesis. *MAN*, 6/1971: 601–614.
- WOLPOFF, M.H. 1999. *Paleoanthropology* (2nd Ed.). New York: McGraw-Hill.
- WOOD, B. – B.G. RICHMOND 2000. Human evolution: taxonomy and paleobiology. *JAnat*, 196, 2000: 16–60.
- WOOD, B. – P. CONSTANTINO 2004. Human origins. Life at the top of the tree. U: CRACRAFT, J. – M.J. DONOGHUE (ur.) *Assembling the tree of life*. Oxford, 2004: Oxford University Press.
- WORLDGABRIEL, G. – Y. HAILE-SELASSIE – P.R. RENNE, – W.K. HART – S.H. AMBROSE – B. ASFAW – G. HEIKEN – T.D. WHITE 2001. Geology and paleontology of the Late Miocene Middle Awash Valley, Afar Rift, Ethiopia. *Nature*, 412, 2001: 175–178.
- ZILHMAN, A. – L. BRUNKER 1979. Hominid bipedalism: Then and now. *YrbkPhysAnthropol*, 22/1979: 132–162.
- ZOLLIKOFER, C.P.E. – M. PONCE DE LEON – D.E. LIEBERMANN – F. GUY – D. PILBEAM – A. LIKIUS – H.T. MACKAYE – P. VIGNAUD – M. BRUNET 2005. Virtual cranial reconstruction of *Sahelanthropus tchadensis*. *Nature*, 434, 2005: 755–759.

SUMMARY

SMALL FEET – LARGE STEPS

The development of bipedal locomotion as the first stage in human evolution

Bipedal locomotion is the first feature to arise during human evolution and therefore used to define the beginning of the hominid/hominin clade. This review paper is aimed to present a general overview of main theories on where, when and why this novel mode of locomotion arose. As understanding of necessary anatomical changes and adaptations related to bipedalism is crucial for understanding hominid/hominin evolution, most important of these changes are summarized. Further, origin of bipedalism is traced through the fossil record for hominid/hominin evolution and most important fossils showing bipedal adaptations.

Rukopis primljen: 16.XI.2005.
Rukopis prihvaćen: 20.XI.2005.