

SKELETNE ADAPTACIJE EKSTREMITETA NA BIPEDALIZAM

Perica Vasiljević, Andrea Žabar, Milena Aleksić

Departman za biologiju i ekologiju, Prirodno-matematički fakultet, Univerzitet u Nišu

Sažetak

Bipedalizam je svojstven čoveku. U toku evolucije došlo je do razvoja dvonožnog načina kretanja najverovatnije kao odgovor na promene uslova životne sredine. U razvoju dvonožnosti desile su se krupne promene u skeletnom sistemu čovekovih predaka i to u kostima karlice, femura, kičme i lobanje. Ove promene najlakše je objasniti uporednim pregledom anatomije čovekolikih majmuna, šimpanze ili gorile, australopitekusa i čoveka. Značaj bipedalnog načina kretanja je višestruk. Bipedalizam je oslobodio prednje ekstremitete za nošenje objekata i izradu predmeta i korišćenje alata. U uspravnom stavu životinje imaju širi pogled na okolinu, a na otvorenom prostoru rano uočavanje predatora ima ključan značaj u biološkom opstanku. Bipedalna lokomocija omogućava lakši prelaz većih rastojanja, što je veoma značajno u migraciji hominida.

Ključne reči: bipedalizam, karlica, femur, *Australopithecus afarensis*, *Homo sapiens*.

Uvod

Način na koji se ljudi kreću je jedinstven (Napier, 1967). Uspravno hodanje je veoma retka osobina u živom svetu. Većina primata pokazuje tendenciju držanja tela uspravno. Međutim, za većinu danas poznatih 4000 recentnih vrsta primata takav vid bipedalizma predstavlja tzv. fakultativni bipedalizam, jer jedino čovek hoda na dve noge, odnosno karakteriše se obligatnim bipedalizmom. Bipedalizam predstavlja bitnu karakteristiku koja je odvojila ljudsku liniju od ostalih primata (Fleagle, 1999). Fosilni nalazi stopala ranih hominida iz južne Afrike jasno govore o bipedalnemu hodu, ali istovremeno dobro razvijeni palac i zglobovi stopala ovih hominida, kao i opozitni položaj palca, ukazuju da su ti hominidi provodili značajni deo vremena u arborealnoj ekološkoj niši (Clarke i Tobias, 1995). Ajelo i Din kažu da je dvonožni način kretanja jedina osobina koja jasno definiše rane australopitecine kao hominide (Aiello i Dean, 1990).

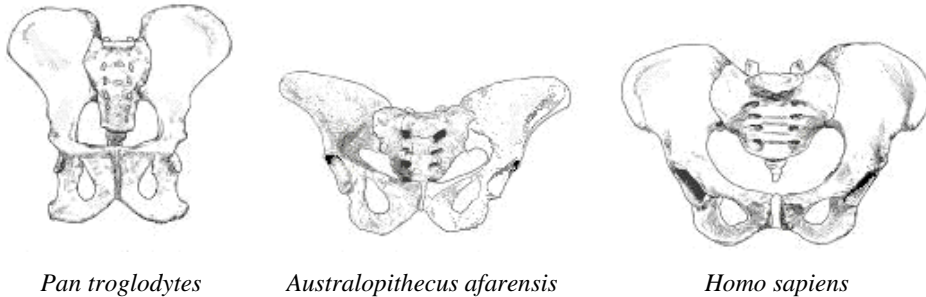
Problem kod dvonožnog kretanja je kako održati ravnotežu tela. Tokom normalnog hoda obe noge su samo 25% vremena istovremeno na podlozi, a kada se brzina kretanja poveća taj procenat je još manji. Stabilno održavanje ravnoteže u ovom položaju zahteva mnoge strukturne i funkcionalne promene u skeletnom i mišićnom sistemu.

Da bi se što lakše shvatio proces evolucije dvonožnog kretanja, moraju se razumeti anatomske promene nastale u skeletnom sistemu prvih hominida. Ove promene najlakše je objasniti uporednim pregledom anatomije čovekolikih majmuna (šimpanze ili gorile, *Pan* ili *Gorilla*), *Australopithecus*-a i čoveka.

Za efikasno dvonožno kretanje potrebne su određene adaptacije skeleta koje se kod *Australopithecus*-a i čoveka mogu klasifikovati u nekoliko grupa: 1) adaptacije karlice, 2) femura, 3) kičmenog stuba i 4) lobanje.

Karlica

Pod karlicom (*pelvis*) se podrazumeva najniži deo trupa čoveka, kojim je on povezan sa donjim ekstremitetima. U topografskom smislu razlikuju se mala i velika karlica (*pelvis minor* i *pelvis major*) (Čukuranović i sar., 2003). Karlicu čine dve karlične kosti (*os coxae*), krsna kost (*os sacrum*) i trtična kost (*os coccygis*). Karlična kost je parna. Jedna karlična kost sastoji se iz tri srasle kosti: bedrena (*os ilium*), preponska (*os pubis*) i sedalna kost (*os ischii*).



Slika 1. Izgled karlice šimpanze, australopitekusa i čoveka. Preuzeto (i modifikovano) sa http://johnhawks.net/weblog/topics/bipedalism/bipedal_pelvis.html.

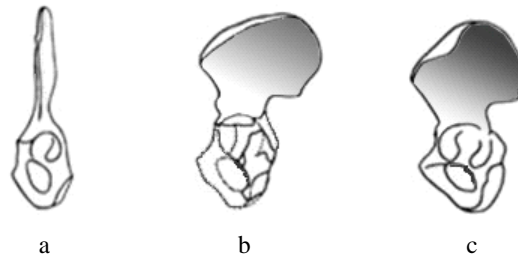
Figure 1. The appearance of the pelvis chimpanzees, *Australopithecus* and humans. Modified from http://johnhawks.net/weblog/topics/bipedalism/bipedal_pelvis.html.

Strukturne promene koje su značajne za dvonožno kretanje uočavaju se na fosilnim ostacima hominida iz istočne i južne Afrike. Prostorna orijentacija karlice uslovljena je načinom kretanja i položajem centra ravnoteže. Kod šimpanze (*Pan*), koji je četvoronožac, centar ravnoteže nalazi se između prednjih i zadnjih ekstremiteta. Karlica je uska i izdužena. Orijentisana je tako da se spoljna strana krila ilijačne kosti nalazi više dorzalno. Gornji deo kosti je posteriorno orijentisan a *crista iliaca* je ravna. Bedrena kost (*os ilium*) je uža i duža. Zglobna površina (*facies auricularis*) je mala. Slabo je razvijena *spina iliaca anterior inferior*. Karlica šimpanze pruža čvrstu i rigidnu potporu telu, onemogućavajući zasebno obrtanje gornje polovine tela od donje. Mišići koji se vezuju za krila bedrene kosti (*m. gluteus*) kod šimpanze su ekstenzori kuka, dok kod čoveka imaju značajnu antogravitacijsku ulogu (Jan-ković, 2005).

Karlica australopitekusa je svojevrsni mozaik. Njen donji deo (*os ischium* i *os pubis*) zadržao je primitivne predačke karakteristike, dok je gornji (*os ilium*) znatno izmenjen, proširen i skraćen, prilagođen dvonožnom načinu kretanja. Smatra se da je *Australopithecus afarensis* bio potpuno prilagođen na dvonožni način kretanja. Promene koje su se dogodile u njegovoj karlici to i dokazuju. Dve bitne, verovatno istovremene, promene u prostornoj organizaciji kostiju karlice i kičmenog stuba su: 1) donji (lumbalni) deo kičme postao je duži, dok je 2) karlica postala šira i kraća u odnosu na predačku. Smatra se da su preci australopitekusa bili četvoronošci, čiji plan građe karlice odgovara današnjim čovekolikim majmunima, šimpanzi i gorili. Promene u kostima karlice: *Os sacrum* je postala šira, što je za posledicu imalo i povećanje interacetabularne distance. Gornja i donja grana preponske kosti izdužuju se ka bočnim stranama tela u pravcu sagitalne ose simetrije, što dovodi do skraćivanja ilijačne kosti i njenog povijanja unazad. Krila ilijačne kosti pomeraju se više bočno, a sa njima i *spina iliaca anterior superior*. Vrat femura kod *A. afarensis* je znatno duži od predačkog. Ove promene, zajedno sa lumbalnom lordozom, smeštaju glutealne mišiće u poziciju za efikasnu abdukciju tokom stava na jednoj nozi i sprečavaju „pad na bok”. Lokomotorne adaptacije učinile su porođajni kanal eliptičnim, a karlica je platipeloidna (Trevathan, 1987). Karlica

australopitekusa je bila i potpuno prilagođena za efikasan porođaj. Iako je otvor karlice bio manji nego kod današnjih ljudi, ovo nije predstavljalo smetnju, jer se smatra da su njihovi mladunci imali glavu veličine današnjih mladunaca čovekolikih majmuna. Zapremina mozga australopitekusa je manja nego kod čoveka i iznosila je oko 380-430 cm³ kod odrasle jedinke (Tague i sar., 1986; Tague i sar., 1998; Lovejoy, 2005).

Kod čoveka fetus ima veći mozak i veći obim glave nego *A. afarensis*. Promene na karlici koje su se desile, verovatno u pliocenu, usredsređene su na povećanje otvora karlice (ulaza i izlaza) kako bi se olakšalo rađanje mladunaca sa znatno većom glavom. Porođajni kanal postao je veći: širi i više okrugao, a superoinferiorno kraći. Veliki deo karlice je sada u funkciji uspešnog porođaja (Tague i sar., 1986; Trevathan, 1987; Lovejoy i sar., 1973). Telo preponske kosti rotirano je nagore, a telo sedalne kosti suprotno, nadole. Zadnji deo karlice postaje kraći. Na ovaj način porođajni kanal je proširen (naročito srednji i donji deo). Širenje porođajnog kanala imalo je za posledicu skraćivanje gornje grane preponske kosti, ilijačna kost je postavljena više vertikalno, a skraćen je i vrat femura u odnosu na *A. afarensis*. Krila ilijačne kosti postavljena su vertikalno i zakrivljenija su (Lovejoy, 2005). Kod ljudi postoji još jedna jedinstvena odlika karlice, koja se ne sreće kod ostalih hominida. Metamorfoza pubične kosti je odložena (Lovejoy i sar., 1995; Lovejoy i sar., 1997; Budinoff i sar., 1990). Sekundarni centri osifikacije ne razvijaju se sve do kraja treće decenije života. Ovim se sprečava prevremeno srastanje simfize (pre kraja perioda pogodnog za rađanje potomaka, tj. oko 30. godine života) (Tague, 1994; Tague, 1993). Ovakva specijalizovana adaptacija odsutna je kod *A. afarensis*.



Slika 2. Izgled karlice sa strane a – šimpanza, b – australopitekus, c – čovek. Krila ilijačne kosti su rotirana ka bočnoj strani tela kod australopitekusa i čoveka. Preuzeto (i modifikovano) sa http://readingevolution.com/hominid_evolution.html.

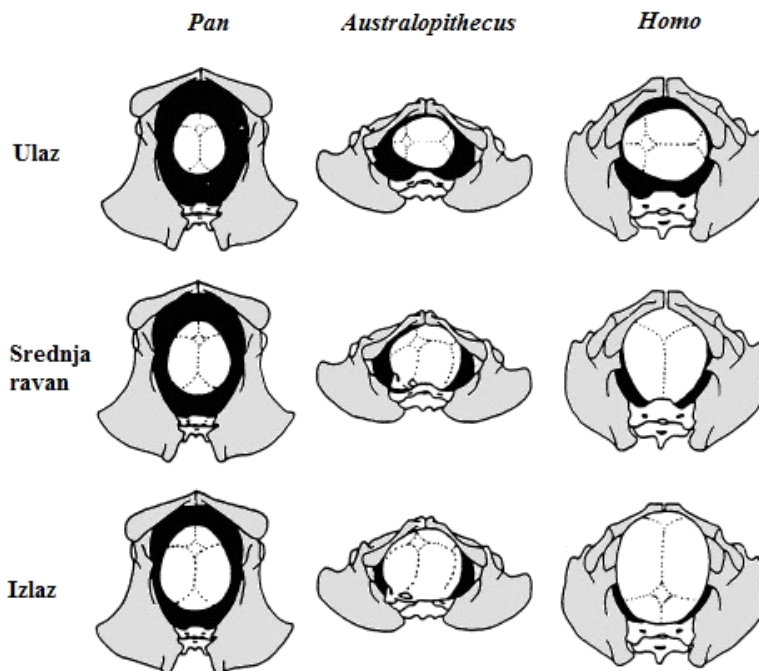
Figure 2. The appearance of the pelvis with a side – chimpanzees, b – *Australopithecus*, c – human. The wings iliac bone is rotated around the side of the body of *Australopithecus* and humans. Modified from http://readingevolution.com/hominid_evolution.html.

Karlica i evolucija porođaja

Prema fosilnim nalazima iz Afrike porodica Hominidae (hominidi), gde spadaju i ljudi, nastala je pre oko pet miliona godina (Rosenberg i Trevathan, 2002). Skeletne adaptacije karakteristične za bipedalizam poznate su u fosilnim nalazima od pre četiri miliona godina kod vrste *Australopithecus anamensis* (Leakey i sar., 1995; Leaky i Walker, 1997). Kod ovih prvih hominida, pripadnika roda *Australopithecus*, mozak je bio znatno manji nego kod današnjih ljudi, proporcionalan veličini njihovog tela (slično današnjim šimpanzama i gorilama). Značajnije uvećanje mozga krenulo je sa pojavom roda *Homo* pre oko 2,5 miliona godina, kada su pronađeni i prvi ostaci oruđa napravljenog od kamena (Schick i Toth, 1993). Prve naznake postojanja jezika u vidu predačkog kompleksnog govornog šablona datiraju od pre 200 hiljada godina (Schepartz, 1993).

Ljudsku liniju, osim bipedalnog načina hoda, karakteriše još niz jedinstvenih osobina. Način na koji se ljudi rađaju jedinstven je u živom svetu (asistirani porađaj), a rezultat je niza ograničenja uslovljenih dvonožnim načinom kretanja: veliki obim glave mladunca i široka ramena, encefalizacija, veći mozak u odnosu na pretke, dolazak na svet mladih koji su „bespomoćni” u poređenju sa mladuncima ostalih primata (Rosenberg i Trevathan, 2002). Oblik karlice, njena veličina, kao i dimenzije glave i ramena ljudskih mladunaca, uslovili su pojavu vrlo kompleksnog načina rađanja. Tokom porođaja kod čoveka, telo mladunca (glava i ramena) prolazi kroz niz rotacija prilikom izlaska iz porođajnog kanala. Npr. kada glava mladunca prođe kroz izlaz karlice, potrebna je još jedna rotacija kako bi ramena prošla kroz ulaz karlice; takođe, neophodna je dalja rotacija kako bi ramena prošla kroz izlaz karlice (Rosenberg i Trevathan, 2002). Ovo je uslovljeno veoma bliskim dimenzijama karlice majke sa glavom i ramenima mladunca. Smatra se da je pored veličine glave i širina ramena bila bitan faktor u prirodnoj selekciji, koja je favorizovala više okrugle karlice kasnijih hominida (Trevathan i Rosenberg, 2000).

Pretpostavlja se da su kod vrste *A. afarensis* mladunci prolazili kroz porođajni kanal u transverzalnom položaju zbog platipeloidnog oblika karlice. Rotacija glave unutar porođajnog kanala nije bila neophodna zbog oblika karlice, porođajnog kanala, kao i veličine glave mladunca (Tague i Lovejoy, 1986). Mehanizam rađanja kod *A. afarensis* rezultat je mozaičnog evolutivnog procesa (Tague i Lovejoy, 1986). Međutim, kako bi porođaj bio uspešan, smatra se da je glava mladunca morala da rotira eksterno (tj. van porođajnog kanala), kako bi se omogućio prolaz širokim i rigidnim ramenima (Trevathan i Rosenberg, 2000).



Slika 3. Uporedni prikaz mehanizma rađanja kod rodova *Pan*, *Australopithecus* i *Homo* (Modifikovano od Tague i Lovejoy, 1998).

Figure 3. Comparative view of the mechanism of birth in gender *Pan*, *Australopithecus* and *Homo*. (Modified from Tague and Lovejoy, 1998).

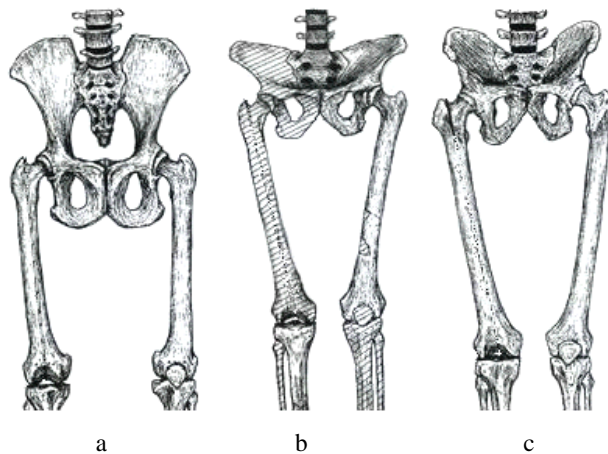
Porodaj kod današnjih čovekolikih majmuna (šimpanze i gorile) bitno je jednostavniji i brži u odnosu na čoveka i *A. afarensis*. Ovo je u skladu sa oblikom, veličinom karlice, veoma prostranim porođajnim kanalom, manjom glavom i užim ramenima mladunaca čovekolikih majmuna (Sl. 3), (Rosenberg i Trevathan, 2002).

Femur

Femur (butna kost) najduža je kost u telu čoveka. Smeštena je u natkolenici, tj. butu. Na njoj se razlikuju telo (*corpus femoris*) i donji i gornji okrajak. Na gornjem okrajku butne kosti nalazi se glava femura (*caput femoris*), vrat femura (*collum femoris*) i dve kvрге, trohanteri (*trochanter major* i *trochanter minor*). Na donjem okrajku, nalaze se dva zglobna ispupčenja, kondili: spoljašnji (*condylus lateralis*) i unutrašnji (*condylus medialis*) (Stefanović i sar., 2002).

Kao deo zgloba kuka (*articulatio coxae*), proksimalni deo femura je važna lokomotorna komponenta. Oblik glave, vrata i velikog trohantera najviše zavise od načina kretanja (Harmon, 2007). Moguće je zapaziti određene razlike u obliku i veličini ovih delova femura kod bipedalista i četvoronožaca.

Najveće promene u butnoj kosti prisutne su kod čoveka, uključuju i izduživanje vrata femura i povećanje glave. Glava femura je velika i superiorno orijentisana. Vrat je dugačak, veliki trohanter je superoinferiorno kratak, a mediolateralno proširen. Međutrohanterični greben je posteriorno orijentisan. Bikondilarni ugao kod čoveka iznosi oko 8–12°, veći je nego kod šimpanze i *A. afarensis* (Lovejoy, 2007). Ova promena omogućava postavljanje kolena ispod karlice i olakšava održavanje ravnoteže pri uspravnom položaju tela (Aiello i Dean, 1990).



Slika 4. Uporedni pregled kosti femura i karlice, a –šimpanza, b –australopitekus, c –čovek. Modifikovano i preuzeto sa <http://historum.com/blogs/ghostorcist/1452-how-tell-if-fossil-hominid-bipedal.html>.

Figure 4. Comparative review of the femur and pelvis bones, a – chimp, b – *Australopithecus*, c – human. Modified from <http://historum.com/blogs/ghostorcist/1452-how-tell-if-fossilhominid-bipedal.html>.

Kod šimpanze, koji se kreće na 4 noge, kost femura se bitno razlikuje od kosti čoveka i *A. afarensis*. Prva razlika je to što šimpanze imaju srazmerno kraći femur (odnosno kraće zadnje ekstremitete). Odnos dužine humerusa i femura predstavlja humero-femoralni indeks i kod

vrste *Pan troglodytes* iznosi oko 100–101, kod *A. afarensis* 84 i kod *H. sapiens* 71. Računa se tako što se dužina humerusa (izražena u centimetrima) podeli dužinom femura i pomnoži sa 100. Iz izraza se vidi da će četvoronošci uglavnom imati vrednost ovog indeksa oko 100, jer su im prednji i zadnji ekstremiteti približno iste dužine. Za bipedaliste je karakteristično da ova vrednost bude manja od 100, pošto su donji ekstremiteti duži u odnosu na gornje. Iz humero-femoralnog indeksa može se doneti zaključak o načinu kretanja neke životinje. Glava femura kod šimpanze je mala (i nije izrazito superiorno orijentisana), a mediolateralno dugačka. Vrat je kratak, jama (*fossa trohanterica*) je duboka. Veliki trohanter je superoinferiorno dugačak, a mediolateralno uzak. Međutrohanterični greben (*crista trohanterica*) posteriorno je orijentisan, a manji trohanter superiorno postavljen (Harmon, 2007). Femur je kod šimpanze vertikalno orijentisan u odnosu na horizontalnu ravan. Bikondilarni ugao je slabo izražen ili ga nema. Prema Lovdžoju (Lovejoy, 2007) iznosi 0°. Kolena su rastavljena i postavljena bliže bočnim stranama tela. Uspostavljanje centra ravnoteže tokom kretanja je manje kritično, pošto se tokom kretanja četvoronošci uvek oslanjaju na dve noge ili više nogu.

Australopithecus afarensis ima femur sličan čovekovom. Glava femura je velika (veća nego kod šimpanze, a manja nego kod čoveka). Vrat je izrazito dugačak, duži nego kod bilo kog primata, pa i čoveka. Interacetabularno rastojanje je veliko. Bikondilarni ugao je blizak ljudskom i iznosi 7-9° (Aiello i Dean, 1990). Kolena su spojena i stopala su postavljena ispod centra ravnoteže. *A. afarensis* se uspešno kretao na dve noge.

U čemu se ogleda značaj bipedalizma?

Funkcionalno, dvonožni način kretanja je značajno energetski efikasniji od četvoronožnog. Evoluciono, dvonožni način kretanja pruža značajne prednosti. Koje? Pre svega, bipedalizam je oslobodio prednje ekstremitete za nošenje objekata i izradu predmeta i korišćenje alata. U uspravnom stavu životinje imaju širi pogled na okolinu, a na otvorenom prostoru rano uočavanje predatora, što ima ključni značaj u biološkom opstanku. Fiziološki gledano, bipedalni stav je pogodniji za hlađenje životinja nego četvoronožni, jer se telo manje izlaže sunčevom zračenju, a istovremeno veći deo tela je podignut iznad zemlje, pa se manje zagreva od izlučivanja sa površine zemlje. Shodno tome, uspravan hod omogućava kretanje i tokom toplijeg dela dana, pri čemu se izbegava konkurencija i predatori koji su pravashodno noćne životinje. Na kraju, bipedalna lokomocija omogućava lakši prelaz većih rastojanja, što je veoma značajno u migraciji hominida.

Zahvalnica. Rad je realizovan u okviru projekta br. III 41017 Ministarstva za prosvetu, nauku i tehnološki razvoj Republike Srbije.

Literatura

- Aiello L, Dean C. *Introduction to human evolutionary anatomy*. 1990. London, Academic Press Limited.
- Budinoff LC, Tague RG. Anatomical and developmental bases for the ventral arc of the human pubis. *American Journal of Physical Anthropology*. 1990; 82: 73–79.
- Clarke RJ, Tobias PV. Sterkfontein member 2 foot bones of the oldest South African hominid. *Science*. 1995; 269: 521–524.
- Čukuranović R, Stefanović N, Bakić V. *Anatomija čoveka - karlica*. Univerzitet u Nišu, Medicinski fakultet, Niš, 2003.
- Fleagle JG. *Primate Adaptation and Evolution*, 2nd ed. 1999. Academic Press, California & London.
- Harmon E. The shape of the hominoid proximal femur: a geometric morphometric analysis. *Journal of Anatomy*. 2007; 210: 170–185.

- Janković I. Mala stopala, veliki koraci, *Vjesnik arheološkog muzeja u Zagrebu*, 3.s., XXXVIII, 2005; 93–11.
- Leakey MG, Feibel CS, McDougall I, Walker A. New four-million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. *Nature*. 1995; 376: 565–571.
- Leakey M, Walker A. Early hominid fossils from Africa. *Scientific American*. 1997; 276(6): 74–79.
- Lovejoy CO, Heiple KG, Burstein AH. The gait of Australopithecus. *American Journal of Physical Anthropology*. 1973; 38: 757–780.
- Lovejoy CO, Meindl RS, Tague RG, Latimer BM. The senescent biology of the hominoid pelvis: Its bearing on the pubic symphysis and auricular surface as age-at-death indicators in the human skeleton. *Rivista de Anthropologia Roma*. 1995; 73: 31–49.
- Lovejoy CO, Meindl RS, Tague R, Latimer B. The comparative senescent biology of the hominoid pelvis and its implications for the use of age-at-death indicators in the human skeleton. In: *Paine RR editor. Integrating archeological demography: multidisciplinary approaches to prehistoric population*. Carbondale IL: Center for Archaeological Investigations at Southern Illinois University, Occasional Paper. 1997; 24: 43–63.
- Lovejoy CO. The natural history of human gait and posture Part 1: Spine and pelvis. *Gait and Posture*. 2005 ;21: 95–112.
- Lovejoy CO. The natural history of human gait and posture Part 3. The knee. *Gait and posture*. 2007; 25(3): 325–341.
- Napier PH. *A Handbook of Living Primates*. New York: Academic Press. 1967.
- Schepartz LA. Language and modern human origins. *Yearbook of Physical Anthropology*. 1993; 36: 91–126.
- Schick K, Toth N. *Making Silent Stones Speak: Human Evolution and the Dawn of Technology*. New York: Touchstone, Simon and Schuster. 1993.
- Stefanović N, Antić S, Pavlović S. *Anatomija donjeg ekstremiteta*. Univerzitet u Nišu, Medicinski fakultet, 2002.
- Tague RG, Lovejoy CO. AL288-1 – Lucy or Lucifer: gender confusion in the Pliocene. *Journal of Human Evolution*. 1998; 35: 75–94.
- Tague RG. Maternal mortality or prolonged growth: age at death and pelvic size in three prehistoric Amerindian populations. *American Journal of Physical Anthropology*. 1994; 95: 27–40.
- Tague RG. Pubic symphyseal synostosis and sexual dimorphism of the pelvis in *Presbytis cristata* and *Presbytis rubicunda*. *International Journal of Primatology*. 1993; 14: 637–654.
- Tague RG, Lovejoy CO. The obstetric pelvis of A.L.288-1 (Lucy). *Journal of Human Evolution*. 1986; 15: 237–273.
- Trevathan W, Rosenberg K. The shoulders follow the head: postcranial constraints on human childbirth. *Journal of Human Evolution*. 2000; 39: 583–585.
- Trevathan WR. *Human birth: an evolutionary perspective*. 1987. New York: Aldine de Gruyter.

SKELETAL ADAPTATIONS TO BIPEDALISM

Perica Vasiljević, Andrea Žabar, Milena Aleksić

Summary

Bipedalism is the main characteristic of humans. During evolution bipedalism emerged probably as an adaptation to a changing environment. Major changes in skeletal system included femur, pelvis, skull and spine. The significance of bipedal locomotion: Bipedalism freed the forelimbs for carrying objects, creation and usage of tools. In the upright position animals have a broader view of the environment and the early detection of predators is crucial for survival. Bipedal locomotion makes larger distances easier to pass, which is very important in the migration of hominids.

Key words: bipedalism, pelvis, femur, *Australopithecus afarensis*, *Homo sapiens*.