Aard en oorsprong van bipedalisme by primate

P.A.J. Ryke

Buro vir Navorsing, PU vir CHO, Potchefstroom 2520

UITTREKSEL

Die verskille en ooreenkomste wat ape en mense kenmerk, is die onvermydelike en voorspelbare gevolg van afstamming van 'n gemeenskaplike voorouer. 'n Belangrike vraag om in hierdie verband te vra, is wat tot verandering van kwadрупedalisme na bipedalisme, waarskynlik ten tye van die divergering van aap- en hominiedstamlyne, aanleiding gegee het? Of het dit voor die splitsing geskied? Wat is die voordele en nadele van bipedale voortbeweging?

'n Evaluering van die oorsprong van bipedalisme verg 'n kennis van die besondere skelet- en voortbewegingseenskappe van die mens as 'n biped in teenstelling met kwadрупede. Die feit dat hominiedvoetspore as fossiele behoue gebly het, gee 'n goeie aanduiding van die bipedale plantigrade voortdrywende skryding van die protohominiede.

Bipedalisme het blykbaar in relatiewe isolasie ontstaan. Dit moet nie beskou word as 'n gevolg van die ontwikkeling van 'n ander eienskap nie, maar eerder as onderliggend vir alle ander besondere eienskappe; die oorsprong daarvan moet dan ook in hierdie lig verklaar word. Lovejoy se voortplantingshipotese word as 'n moontlikheid bespreek.

Volgens onlangse ondersoeke waarin van nuwe statistiese metodes gebruik gemaak is, is bepaal dat die splitsing van die aap en die mens se evolusionêre lyne slegs 2,7 miljoen jaar gelede plaasgevind het. Dit is 'n datum wat lyk of dit nie te rym is met 'n ouderdom van 3,7-5 miljoen jaar vir Australopithecus wie se regophouding een van die eienskappe is wat aandui dat hulle na die stamlynsplitsing geleef het nie. Daar is egter verskeie moontlike verklarings vir hierdie anomalie.

ABSTRACT

Nature and origin of bipedalism in primates

The differences and similarities characterizing apes and humans are the inevitable and predictable consequence of both groups having diverged from a common ancestor. An important question to ask is what prompted the change from quadrupedalism to bipedalism, probably at the time of the divergence of the ape and human lineages. Or did it occur before the split? What are the advantages and disadvantages of bipedal walking? An evaluation of the origin of bipedalism requires a knowledge of the distinctive skeletal and locomotor features of man as a biped in contrast to quadrupeds. Fossil hominid footprints give an indication of the bipedal plantigrade propulsive striding of the protohominids.

Bipedalism probably originated in relative isolation. Rather than the consequence of the development of some other hominid trait, it must be seen as underlying all other traits and its origin must be explained accordingly. Lovejoy's reproductive hypothesis is discussed as a possibility.

According to recent studies using new statistical methods, the splitting of the human and ape evolutionary lines occurred only 2,7 million years ago, a date which seems incompatible with an age of 3,7-5 million years for Australopithecus whose upright posture is one of the features which suggested they lived after the lineages diverged. There are several possible explanations of the anomaly.

Hoewel Leonardo da Vinci (1452-1519) en Galileo Galilei (1564-1642) hulle reeds met die probleem van voortbewegingstipes besig gehou het, is die grondslag van ons kennis van voortbewegingswyses by werwel-diere deur Giovanni Alfonso Borelli gelê in sy publikasie *De motu animalium* (1681). Gedurende die afgelope aantal dekades het voortbeweging heelwat aandag van navorsers gekry veral ten opsigte van die biomeganika en energieverbruik van die verskillende voortbewegingstipes. Wat landwerwel-diere betref, geskied voortbeweging natuurlik meestal met behulp van vier ledemate (*kwadрупedale* voortbeweging), maar *egte*, primêre loop op vier bene is 'n voortbewegingswyse wat uitsluitlik by soogdiere voorkom. 'n Tweetal diergroepe toon in die bou van die bewegingsapparaat oorgange tussen die kruipende en lopende wyses van voortbeweging, naamlik die uitge-

storwe soogdieragtige reptiele en die monotremate. Belangrike werwel-diergroepe beweeg uitsluitlik of hoofsaaklik op die twee agterste ledemate (*bipedale* voortbeweging), maar die wyses waarop dit geskied, verskil ook. Sê is daar die springende vorme (*sal-tatore*) wat, wanneer hulle in snelgang is, met albei agterbene gelyktydig afsit, 'n ruk lank in die lug sweef en daarna die liggaamsmassa ôf met die voorste ekstremitate en die romp (*Anura*), ôf met die agterbene (springende soogdiere soos kangeroes en springhase, en voëls) opvang. Dan is daar die lopende vorme waarby die linker- en regteragterbeen afwieselend die grond verlaat en – altans in stadige gang – die liggaam nie bo die grond sweef nie. Aan hierdie groep behoort eerstens diere by wie – net soos by springende soogdiere – die rompas 'n hoek van ongeveer 45° met die vertikale lyn maak en die romp deur

die teëwig van die lang stert op die agterste ledemate in ewewig gehou word (byvoorbeeld sekere akkedisse en alle bipedale dinosouriers). Tweedens sluit hierdie groep ook diere in met 'n stand en rompbou wat sodanig is dat geen lang stert as teëwig nodig is nie (byvoorbeeld enkele antropoïede ape en die mens).

KWADRUPEDALE VOORTBEWEGING

'n Dier wat loop of hardloop, moet ledemate hê wat sy liggaam nie slegs vorentoe laat beweeg nie, maar dit moet ook 'n opwaartse krag uitoefen om die liggaam van die grond af te hou. Die bene van die vroegste lopende werwelidre – amfibieë en reptiele – het wel beide hierdie funksies vervul, maar nie op 'n baie doeltreffende wyse nie. Hulle ledemate het buite die sye van hulle liggame uitgesteek, wat 'n swak ontwerp vir hardloop is, want die blote inspanning om so 'n liggaam te ondersteun is aansienlik (fig. 1A). Dit is die rede waarom 'n krokodil nie vinnig of ver kan hardloop nie; hy beweeg vorentoe deur die voorste linker en agterste regterledemate saam te beweeg.

'n Soogdier se bene is 'n groot verbetering op die reptielmodel ten opsigte van loop en hardloop want hulle strek afwaarts en nie na die kante nie (fig. 1B); dit is die rede waarom 'n perd gemaklik 'n hele dag lank op sy pote kan rondloop of hardloop. 'n Soogdier se ledemate het nie slegs tot onder die liggaam verskuif nie, maar het ook gedraai; die agterbene het geroteer sodat die knie vorentoe wys terwyl die voorbene se elmboog na agter wys. Hierdie nuwe opstelling bied 'n doeltreffende energie-inset vir hardloop en ook 'n beter energieverbruik. Die energie word ingesit wanneer die agterbene die dier voortdryf en dit word verbruik deur die voorbene wanneer die dier land. Om 'n idee te kry van hoe energie deur die

voorbene geabsorbeer word, kan 'n mens dit as 'n soort skokbrekeraksie beskou wat die impak van die liggaam met elke tree se landing op hulle versag. Om werklik as 'n skokbreker te kan dien, moet die voorbene nie direk aan die skelet gekoppel wees nie; dit is dan ook wat die geval is, want hulle word slegs deur spiere in posisie gehou. Omdat die voorbene van die skouer-gordel geskei is, en nie byvoorbeeld in 'n gewrigpotjie pas nie, is dit vir die dier moontlik om tydens elke hardlooptree energie vlotweg te absorbeer. Die agterbene van 'n soogdier het, daarenteen, nie 'n skokbreker nodig nie, want sy funksie is om energie in te sit en nie om dit te absorbeer nie. Daarom kan die bopunt van die femur direk in die potjie van die bekkengordel pas waar dit deur tendons en ligamente in posisie gehou word.

Met die agterbene direk aan die heupbeen bevestig en met die knie gesluit, kan daar geen absorpsie van energie wees nie, want dit kan nêrens heen gaan nie. ('n Mens vind dit maklik uit deur met 'n stywe been van 'n trappie af te spring; die skok trek dwarsdeur die gebeendere van die liggaam.)

Alle *kursoriale* diere (wat vinnig kan loop en hardloop) het dié belangrike voordeel dat hulle groot areas kan dek op soek na voedsel. So kan 'n trop wildehonde oor 'n gebied van 2 000 vierkante kilometer swerf op soek na prooi. Wildsbokke kan ook geweldige afstande aflê wanneer omgewingstoestande sodanig is dat hulle nuwe weivelde en water moet gaan soek. Spoed en uithouvermoë is eienskappe wat kenmerkend van kursoriale diere is. As die groot kursoriale diere sowel uithouvermoë as spoed wil hê, moet hulle nie slegs daardie aanpassing hê wat die lengte en vinnigheid van hulle treë laat toeneem nie, maar ook aanpassings wat die las op hulle voortbewegingsstrukture verminder en die hele voortbewegingsaksie vergemaklik.¹ Sodanige aanpassings is by baie predatoriese en herbivore kwadrupedale soogdiere aanwesig en dra baie by tot hulle suksesvolle voortbestaan.

Gegewe bogenoemde model van 'n tipiese kwadrupedale soogdier, is dit begryplik dat wanneer 'n dier na bipedaliteit oorskakel 'n groot aantal lewensvoordele prysgegee sal moet word. Die doeltreffendheid van so 'n voortbewegingswyse kan die beste bepaal word deur te kyk hoe die energie wat tydens hardloop gebruik word, aangewend word. As 'n groot hoeveelheid daarvan ingesit word in die voorwaartse beweging en slegs 'n bietjie geabsorbeer word om die liggaam regop te hou, sal die resultaat 'n hoë spoed wees. Maar as die meeste van die insetenergie verbruik word om die liggaam regop te hou, dan is 'n vinnige spoed onmoontlik. Met bipedaliteit is die probleem dus dat te veel energie bestee word om die liggaam regop te hou. Daarom kan kwadrupede oor die algemeen vinniger as bipede hardloop. Daar moet dus goeie rede wees waarom bipedaliteit vir die hominiede voordelig was.

FIGUUR 1: Rotering van bene in voorste en agterste ledemate tydens evolusie.

A. Primitiewe terrestriële werwelidre.

B. Soogdier.

PRIMAATVOORTBEWEGINGSTIPES

As ons aanvaar dat die voorvaders van die homi-

niede arboreaal (boombewonend) was, is dit goed om vas te stel watter spesialisasies met *kwadruipedale arboreale voortbeweging* geassosieer word.²

Die hand en voet het lang, soepele digiti met onafhanklike mobiele polleks (duim) en halluks (groottoon) wat opponerend is om takke te kan vasgryp. Die agterste ledemate is langer en kragtiger; die gevolglike agterwaartse verskuiwing van die swaartepunt word geassosieer met 'n sittende rusposisie, met die romp min of meer vertikaal. Die stert word gebruik as 'n struktuur wat 'n rol speel in ewewig.

Die *takswaaiende (bragiërende)* primate wie se voortbeweging in 'n hoë mate takhangend is, word soos volg gekenmerk:

Die arms is verleng in verhouding tot die bene, maar hulle is nog effens korter as die bene; dit gee 'n groter hefvermoë aan die arm- en skouerspiere. Die vingers is verleng, en die kort duim word gewoonlik nie teenoor die ander vingers gebruik nie, maar langs hulle. Die skouerblad en geassosieerde muskulatuur toon wysigings wat verband hou met 'n toename in die krag wat deur die arm uitgeoefen word om die liggaam van bo-af te lig en van onderaf te ondersteun. Die vrye beweging van die arm bokant die kop is moontlik.

Eintlik is die lede van die orde Primates anatomies relatief primitief en die gespesialiseerde eienskappe wat hulle wel het, hou almal direk of indirek verband met arboreale lewe. Hulle kan goed sien en sig is na vore gerig. Die kop word regop gehou en dikwels sit of beweeg hulle rond met die liggaam regop eerder as horisontaal. Hulle is opportunistiese voeders, meestal op plantmateriaal soos blare, stingels, blomme, vrugte en sade, maar sommige mag ander diere vreet wat hulle gevang het. Die hoër lede van die orde toon 'n vaardigheid, visuele persepsie, intelligensie, sosiale organisasie en bewustheid van hulleself en hulle omgewing wat sonder weerga in die diereryk is. Van al bogenoemde kenmerke was die regop liggaam 'n belangrike preadaptasie vir latere ontwikkeling van bipedalisme.

Om regop te loop is nie 'n geskikte voortbewegingswyse vir 'n boombewonende primate nie en een van die probleme wat ons het ten opsigte van vroeë mensevolusie, is om vas te stel hoe so 'n transformasie kon plaasgevind het. Byna alle Primates kan op hulle agterpote staan, en baie van hulle loop soms op hierdie wyse. Die meeste is egter amateurs in vergelyking met die mens se benutting van *bipedalisme*, maar hierdie uniekheid is nie sonder probleme nie: "Human walking is a unique activity during which the body, step by step, teeters on the edge of catastrophe . . . because only the rhythmic forward movement of first one leg and then the other keeps him from falling flat on his face."³ Dit laat dus onmiddellik twee vrae ontstaan; hoe het die basiese liggaamshoudingsaanpassing wat loop moontlik gemaak het (okkasioneel of habitueel) onder die Primates ontstaan, en watter voordele het habituele bipedalisme vir die vroeë mens ingehou? Om hierdie vrae te probeer beantwoord is 'n ondersoek na die

skelet- en spieraanpassings wat daarmee gepaard gegaan het, noodsaaklik. Dit het veral betrekking op die bekkengordel en die voet.^{2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10}

Regoploop op twee bene in plaas van hande-voet behels 'n verandering in die posisie van die swaartepunt van bokant en tussen die *vier* bene na bokant en tussen die *twee* bene. Wanneer 'n mens staan, is die swaartepunt in die bekkenstreek en werk afwaarts net agter 'n lyn tussen die heupgewrigte, en aan die voorkant van 'n lyn tussen die kniegewrigte. As die femur tydens voortbeweging na voor gebuig word en die tibia na agter, is dit duidelik dat in 'n regopstaande posisie met gestabiliseerde voete, 'n rusposisie verkry word waarby heup- en kniegewrigte in volle uitstrekkings gesluit is. Die handhawing van hierdie rusposisie verg baie min spiertonus. 'n Ander rusposisie is wanneer die liggaam ten volle regop is en hierdie twee gewrigte ten volle gebuig is (gehurkte posisie); hier werk die swaartepunt weer afwaarts tussen die voete. Beide hierdie ontspanne bipedale posisies maak die hande heeltemal vry ten opsigte van ondersteuning van die liggaam.

Wanneer 'n mens staan, word die gewig van die romp en die boonste dele van die liggaam omtrent alles deur die werwelkolom gedra wat afwaarts inwerk op die sakro-iliom. Kwadruipedale diere het 'n geboë werwelkolom van die sakro-iliom na die skouergordel, vrygedraag soos 'n brug deur die afwaartse kragte van die romp en kop. Mensbabas word gebore met 'n geboë *primêre kurwatuur* (kromming) van die ruggraat, maar daarna ondergaan dit 'n sekondêre kurwatuur deur die ontwikkeling van twee retrofleksies (buiging in 'n ander rigting). Die eerste retrofleksie kom in die babas se nek voor deurdat die nekwerwels agterwaarts buig om die kop op te lig sodat dit vorentoe gerig is. Die tweede en groter retrofleksie is in die lendewyk waar die lendewerwels se sentrums en intervertebraalskywe meer aan die anteroventrale kant uitbrei as wat dorsaal die geval is; die gevolg is dat hulle wigvormige, silindriese eenhede word. Hierdie groeiverandering vind plaas wanneer die kind leer loop. Die resulterende kronkelkolom van die ruggraat besit drukvastheid sowel as veerkragtigheid.

In 'n staanposisie word gewig deur die sentrums en sakro-iliom na die bekkenbeen oorgedra, afwaarts deur die asetabulum, femurkop en femurskag na die knieë. By die mens is die knieë naby mekaar onderkant die swaartepunt, maar die bekken is breed om genoeg spieraanhegtingspunte vir die skrydende loopstyl moontlik te maak. Dit het gepaard gegaan met 'n wysiging van die femur. In vergelyking met die ape, het die femur 'n langer nek en die distale kniegewrig is met so 'n hoek tot die skag geplaas dat dit horisontaal artikuleer. Nieteenstaande hierdie inbringproses van die knieë, onder die swaartepunt, sal daar nog 'n neiging van die bekkengordel wees om aan dieselfde kant af te sak wanneer een been tydens die loopbeweging gelig word. Dit word by die mens teëgewerk deur die sametrekking van abduktorspiere, die *m. gluteus medius* en *m. gluteus minimus* wat vanaf die ilium (heupbeen) na die bopunt van die

femurskag strek (fig. 3). Hierdie abduktorspiere trek afwisselend aan elke kant saam, en minimaliseer so-doende kanteling van die bekken.

Bekken gordel. Die struktureel komplekse bekken gordel het in 'n hoë mate van vorm verander, 'n verskynsel wat natuurlik nou saamhang met die verandering van die hoek van die femur tot die werwelkolom en die veranderde funksie van die geassosieerde muskulatuur. Dit is veral die bekken, in sy rol as anker vir die belangrike spiere vir vorentoe beweging en laterale ewewig, wat verbreed het om hierdie spiere groter hefvermoë om die heupgewrig te gee. Hierdie verbreding het gepaard gegaan met 'n verkorting van die ilium en 'n approksimering van die punte waardeur die liggaamsgewig oorgedra word – die sakrale artikulase en asetabulum. Die bekkenholte het saam met die werwelkolom 'n herrangskikking ondergaan en gee noodsaaklike steun aan die vissera.

By die mens is die loopbene reguit en die hele liggaamsgewig word direk deur die kniegewrig van die asetabulum na die enkel oorgedra. Die bene is ook langer in verhouding tot die romp en arms sodat die kenmerkende liggaamsproporsies van ander hominiede nie hier voorkom nie.

'n Kwadrupele liggaamshouding benodig twee stelle spiere om as die hoofekstensors van die heup te dien. Hulle is die *gluteus*-groep (veral die *m. gluteus medius* en *minimus*) wat die bekken met die bodeel van die femur verbind, en die dyspiergroep wat die femur en die tibio-fibula verbind; van hulle word slegs die *m. biceps femoris* van die gorilla in fig. 2B aangetoon. Die skeletareas waar die spiere aanheg, word in fig. 2A aangedui. By die meeste primate is die *m. gluteus maximus* betreklik klein.

FIGUUR 2: Agterste ledemaat en bekkengordel van gorilla (sien verw. 3).

A. Bene en aanhegtingsplekke van spiere.
B. Belangrikste spiere.

In 'n bipedale liggaamshouding is daar 'n omkering van die rolle wat dieselfde bekken- en femurspiere speel. Die *m. gluteus medius* en *m. gluteus minimus* het van ekstensors na abduktors verander. Die funksie van rompstrekking wat noodsaaklik is wanneer 'n tweebeenige hardloop of klim, is deur die *m. gluteus maximus* oorgeneem. Die dyspiere dien nou, op hulle beurt, hoofsaaklik as stabiliseerders en ekstensors van die heup. In fig. 3A word die skeletareas waaraan die bo- en onderente van die spiere vasheg, aangedui, terwyl die spiere in 3B getoon word.

FIGUUR 3: Onderste ledemaat en bekkengordel van mens (sien verw. 3).

A. Bene en aanhegtingsplekke van spiere.
B. Belangrikste spiere.

Voet en enkel. Die voet en enkel van die mens is ook in 'n hoë mate gewysig. In vergelyking met dié van die aap is die enkelgewrig redelik stram en kan nie maklik links en regs gedraai word nie; die voet kan egter maklik ondertoe wys. Daar is 'n groot kalkaneum (hakbeen) waaraan 'n goed ontwikkelde Achillestendon geheg is wat vir die aanhegting van die kuitspiere dien en 'n kragtige strekking van die voet moontlik maak. Wanneer uitstrekking tydens voortbeweging plaasvind, sal dit nie platvoetig wees nie, maar dit voorsien, met elke tree, 'n voortdrywings- en opheffingskrag. Die hele bou van die voet is gewysig vir hierdie voortdrywingselement.

Ape en mense is plantigraad (soollopers), maar eersgenoemde het 'n ongewelfde voetstruktuur en 'n opponerende halluks; by die mens lê die groottoon parallel in lyn met die ander tone (fig. 3A). Die metatarsales is verleng en daar is 'n geboë lyn van gewigsoordrag vanaf die hak deur die buiterand van die voet tot by die bal van die voet en groottoon.

Voorts is daar ook die **gewelfboog** van hak na bal aan die binnekant. Die mensvoet het dus evolusie ondergaan van 'n veralgemeende na 'n gespesialiseerde toestand. Dit is gewysig om die hele gewig van die liggaam wisselend op die linker- en regtervoet te dra wanneer geloop word. Die gewigsoordragspunte het presies en drievoudig geword eerder as algemeen, en die primêre gewiglyn het tot naby die halluks beweeg. Tone 2-5 het verkort, en die buitenste metatarsales het verdik.

Skryding. Bogenoemde verskillende wysiginge moes blykbaar 'n hele paar miljoen jaar geneem het om so 'n mate van perfeksie te kon bereik. Die voortbewegingsaanpassings van die moderne mens kan dus beskryf word as 'n goed ontwikkelde **bipedale plantigrade voortdrywende skryding**.⁹ Die geweldige krag van skryding by die mens is om die beurt in drie spiere geleë. Die *m. biceps* (biseps) bring die liggaam vorentoe oor die knie; die *m. gluteus maximus* voltooi strekking by die heup; die *m. gastrocnemius* gee 'n laaste hefhupstootjie deur die voethefboom op die distale punte van die metatarsales te lig. Die bipedale skryding van die moderne mens is dus uniek en was reeds goed gevorderd by *Australopithecus*; daar was slegs 'n paar kleiner eienskappe van die bene by die genus wat nog nie so ver soos by die moderne mens ontwikkel het nie.¹⁰ Die algemene mening is dat *Australopithecus* reeds 'n paar miljoen jaar gelede bipedaal was en dat bipedalisme met die verskyning van *Homo erectus* waarskynlik reeds volledig gevestig was.

Oorsprong van regoploop en skryding

Noudat ons gesien het wat die voortbewegingsaanpassings by die mens is, moet ons na getuienis soek om vas te stel of daar tussenontwikkelingstadia was. Die eerste vraag is of enige protohominiede kwadrupedaal was. Omdat hulle blykbaar kleiner gebou was as sjimpansees, is die suggestie gemaak dat hulle *semibrigiatore* was, baie soos die jong sjimpansees van vandag. Dr. E.A. Ashton van die Mediese Skool in Birmingham het deur meervariante analise van verskillende primaatskouergordelspiersistels gedemonstreer dat die mensskouer meer mobiel en beter aangepas is vir suspensieondersteuning as sekere ander skouersistels van habituele kwadrupedale primate soos bobbejane. Die breë bors en hoekige skouers is goeie taksaaie-eienskappe. Waarnemings van gibbons wat uitblink as **brigiatore** (voortbeweging deur soos pendulums van tak tot tak te swaai), het onthul dat wanneer hulle op die grond is, neem hulle 'n regopposisie in – al is dit maar bakkenerig – waggel rond, en hou hulle hande vry. As die protohominiede reeds regop na die grond gekom het soos hierdie gibbonmodel aandui, moes ander voordele gevolg het om bipedalisme beter te vestig.

Dat daar nadele moes wees is duidelik. Vroeë bipedalisme moes 'n stadige manier van voortbeweging gewees het; viervoetige sjimpansees en ander ape kan vandag, minstens oor 'n kort afstand, vinniger as 'n mens hardloop. Hulle moes dus kwesbaar wees vir nuwe predatore waarmee hulle vir die eerste keer op

die grond te doene sou kry. Daar was byvoorbeeld primitiewe luiperds en hiënas in die Plioseen en om van hulle te kon ontvlug moes waarskynlik in bome weggekruip word. As 'n mens egter aanvaar dat daar 'n sosiale tropstruktuur was wat kon meehelp om die vyand dop te hou, was die veiligheidsaspek miskien nie so 'n groot probleem nie. Wat kompetisie met ander spesies betref, was daar geen ander grond-bewonende ape nie.

Die eerste voordeel van bipedalisme moes ongetwyfeld die vrykoms gewees het van arms en hande om voorwerpe te kon dra.¹¹ Selfs by sjimpansees kom die dra van stokke vir verdediging voor, asook die versameling van beddegoed vir nesmaak. Die dra van kleintjies is 'n goed ontwikkelde primaatkenmerk, maar as die kleintjie en moeder sedentêr was, dan kon voedselversameling en voedselverdeling deur die mannetjie belangrik gewees het. 'n Regop gesig wat na voor kyk, kon sosiaal belangrik binne die trop gewees het⁹ as deel van die seksuele saambinding tussen mannetjies en wyfies. Die regopstand en toepaslike bewegings het waarskynlik ook die skyn van groter fisiese voorkoms gegee, wat 'n voordeel sou wees wanneer hulle deur predatore bedreig is. Voorts maak dit natuurlik 'n beter uitsig moontlik; selfs huidige savannebewonende bobbejane staan dikwels regop om 'n beter uitsig te kry. Dit is dus moontlik dat die hoogtevoordeel 'n hoë seleksiewaarde reeds vroeg in bipedale evolusie kon gehad het.

Die gebruik van implemente het seker by die vroeë hominiede voorgekom, want dit is iets wat selfs nie aan sjimpansees vreemd is nie; stokke, blare en klippe word soms deur hulle in voedselversameling, voedselverwerking en vertoningsgedrag gebruik. As implementgebruik by die vroeë hominiede gepostuleer word, kon dit 'n belangrike komponent van daardie tipe gedrag gewees het wat voortbeweging op twee bene en die reduksie van die kanini gestimuleer het.¹² In hierdie verband moes die hande 'n belangrike rol gespeel het.

Navorsing en spekulering ten opsigte van die verloop van die evolusie van die mens het eintlik nog maar weinig aandag gegee aan die rol wat deur die hand gespeel is. Eintlik is dit nog 'n relatief primitiewe struktuur: "It is a matter of considerable surprise to many to learn that the human hand, which can achieve so much in the field of creative art, communicate such subtle shades of meaning, and upon which the pre-eminence of *Homo sapiens* in the world of animals so largely depends, should constitute in a structural sense, one of the most primitive and generalized parts of the human body" (p. 49).¹³ Die hand en arm het nog die basiese voorkoms van die pentadaktiele ledemaat, maar die behendigheid waarmee dit funksies by die moderne mens vervul, is beslis nie primitief nie; hierin speel die ontwikkelende brein natuurlik die hoofrol.

In kwadrupedale voortbeweging van die meeste primate word die hand en die voet beide plat op die grond geplaas (plantigraad); die diere kan dus nie enigiets met hulle saamdra terwyl hulle loop nie.

Gorillas en sjimpansees het egter 'n vorm van voortbeweging ontwikkel wat bekend staan as **kneukelloop** wat hierdie ape in staat stel om normaalweg te loop terwyl hulle voorwerpe tussen hulle vingers en die handpalm dra. Hierdie kneukellopende stand (liggaamshouding) van basies halfregop-kwadrupede kom op die grond sowel as op stewige horisontale boomtakke voor.¹⁴ Die distale en middelsegmente van die vingers is dan gebuig en die proksimale segmente hipergestrek. Die palm word gelig en in lyn gebring met die pols en voorarm. By die kneukellopers kom dus slegs die rugkante van die middelsegmente van die vingers in aanraking met die substraat; hierdie kontakareas van die vingers is met kneukelkussings bedek wat wrywing kan deurstaan.

Die vraag kan dus gevra word of die mens se voorvaders dalk kneukellopers was voor hulle bipedaal geword het. Sommige antropoloë (soos Washburn) meen dat daar 'n kneukellopende stadium tussen bragië en bipedalisme was. Tuttle¹⁴ vind egter geen aanduiding in die bene, ligamente en spiere van die mens se hand dat daar ooit 'n kneukelloopstadium was nie. Die beskikbare fossielgegewens van vroeë hominiede toon ook geen blyke van die moontlikheid van so 'n tussenstadium nie. Dit lyk eerder of die begin van skrydingsbewegings direk op bragië gevolg het.

Tydens die ontwikkeling van die skrydingsbewegings by hominiede sou seleksiekragte in werking kon

kom om hierdie nuwe voortbeweging te verbeter deur 'n toename in treelengte, veerkragtigheid in die gang, en verandering in bekkenvorm (fig. 4) en femurhoeke; selfs die bloedstelsel moes belangrike bydraes maak.¹⁵ Dit was waarskynlik 'n stadige proses, maar teen vier miljoen jaar VR (voor resente tyd) het die eerste ware hominiede getoon dat die prehominiëde regop gestaan het. Die hominied-voetspore van 3,7 miljoen jaar gelede wat by Laetoli in Tanzanië gevind is,^{16,17} toon 'n byna moderne skrydingspatroon. 'n Studie van die voetspoorlaag het aan die lig gebring dat 'n volwassene en twee jong individue oor 'n oop stuk droë meerbodem geloop het na 'n vars vulkaniese karbonatietlawasneerslag. Kort daarna het reën hierdie sementagtige as na soliede rots verander. 'n Ontleding van die treelengte dui op 'n volwassene wat ongeveer 1-1,2 meter lank was. Die kleinste kind se spore is reg langs dié van die volwassene en dit lyk of hulle hand aan hand geloop het. Die ouer kind se spore volg agter dié van die volwassene en elke voet van hom is in die groter voetspoor van die ouer geplaas.

Anatomiese skakels. Dit is duidelik dat die evolusie van bipedalisme een van die vroeë karakterkomplekse was wat in die evolusie van die mens verskyn het. Hierdie verkryging van 'n regop liggaamshouding en skrydende bipedale gang was 'n belangrike evolusionêre gebeurtenis. Trouens, dierkundiges en antropoloë definieer vandag die familie Hominidae op grond van die anatomiese kenmerke wat met habituele bipedale voortbeweging verband hou. Na die ontdekking van die voetspore by Laetoli het dit duidelik geword dat die ouer scenario's van menslike evolusie wat 'n direkte terugkoppelingsmeganisme gepostuleer het tussen tegnologiese, breinvergroting, kaninireduksie en bipedalisme, verplaas sal moet word deur alternatiewe modelle.¹⁸ Die meeste ondersoekers is vandag van mening dat 'n dieetverskuiwing nie die sleutel tot hominisering is nie. Dit lyk dus of bipedalisme by die hominiede in relatiewe isolasie staan en nie aan ander kenmerke gekoppel kan word nie.

In die soektog na die oorsprong van bipedale voortbeweging is voorstelle al gemaak dat die protohominiede wat by die oorgang na habituele skrydende bipedaliteit betrokke was, soos sekere lewende ape gelyk het. Zihlman¹⁹ het die pigmeesjimpansee, *Pan paniscus*, as 'n model vir die voorouerlike morfotipe gebruik om as basislyn te dien vir vergelyking met vroeë hominiede, omdat hy selfs minder gespesialiseerd is as die gewone sjimpansee, *Pan troglodytes*. Hierdie kleiner ape is ten opsigte van grootte geskik om met die vroeë hominiede vergelyk te word; met 'n gemiddelde liggaamsmassa van 35 kg en die gemiddeld van 31 kg vir wyfies, is pigmeesjimpansees presies binne die omvang van die liggaamsmasse van 35 kg en 32 kg respektiewelik vir *Australopithecus*.²⁰

Die ooreenkomste in hulle skouergordel-, elmboog-, heup-, knie- en enkelgewriggrootte, en in die lengte van die femur, kan moontlik die retensie wees van kenmerke wat afkomstig is van 'n kleinliggaamvoorouer soos 'n pigmeesjimpansee. Die verskille is

FIGUUR 4: Bekkengordelbene (sien verw.3).

A. Bekkengordel en sakrum van mens.

B, C en D. Laterale aansig van ilium en iskium van gorilla, *Australopithecus* en moderne mens respektiewelik.

waarskynlik 'n weerspieëling van die adaptiewe verandering van kwadrupele na bipedale voortbeweging. Dit sluit die volgende in: 'n kort, breë ilium en sakrum, en 'n korter os innominatum in die geheel, 'n femur wat nie langer geword het nie en 'n humerus wat korter is. Die konfigurasie van metinge illustreer ook die bepaalde liggaamsbou van vroeë hominiede, wat hulle van sowel ape as die moderne mens onderskei.¹⁹ Die australopiteekbekkengordel (fig. 4C) en ledemaatbene kon met minimale veranderinge afkomstig wees van dié van 'n klein aap met 'n slanke boliggaam en gelyke bo- en onderste ledemaatlengtes. Die verandering na regopvoortbeweging sou aanvanklik 'n reduksie van boonste ledemaatlengte en die verwyding van die ilium en sakrum meebring het. Reduksie in armlengtes sou die swaartepunt verlaag het en ewewig in 'n regopposisie vergemaklik het. Latere verfynings sou, onder meer, 'n toename in onderste ledemaatlengtes en in die grootte van die heup-, knie- en enkelgewigte behels het.

Schwartz,²¹ daarenteen, is van mening dat die mens eintlik min morfologiese eienskappe met of die sjimpansee of die gorilla deel, terwyl daar baie kenmerke is wat 'n aanduiding is van verwantskappe tussen die mens, die orangoetang en die uitgestorwe *Sivapithecus* (wat lyk of dit die kake en tande van 'n hominied het, maar die gesig van 'n orangoetang). Hy meen ook dat nie-morfologiese getuieis nie noodwendig steun verleen aan die teorie dat mense en die Afrikaanse ape naverwant is nie. Die gevolgtrekking waartoe Schwartz kom, is dat die hominiede *Pongo* en *Sivapithecus* 'n gemeenskaplike voorouer gehad het wat nie met enige aap van Afrika gedeel word nie. Hy gaan egter nie in op die kwessie van die evolusie van bipedalisme nie.

OORSAKE VAN BIPEDALISME

In die bespreking hierbo is 'n aantal keer verwys na moontlike redes vir en voordele van die ontstaan van bipedalisme by primate. Die gebruik van werktuie en Jolly se saadeterhipoteses²² was populêre verklarings. Napier³ meen dat dit die inisiële, dinamiese aanpassing aan boomlewe kon wees waaruit die daaropvolgende voortbewegingspatrone van al die lewende primate gestam het. Ander outeurs, soos Strauss,²³ is van mening dat die primate op 'n vroeë stadium die meganisme ontwikkel het wat dit moontlik gemaak het om die romp regop te hou, en dat hierdie neiging as 'n basiese primaatkenmerk beskou moet word. Die sentrale aanpassings vir die regopposisie van die liggaam, wat by die meeste lewende primate behoue gebly het, het blykbaar die nodige anatomiese grondslag gelê vir die okkasionele bipedale gedrag wat ons vandag by ape en bobbejane waarneem.

Anatomiese grondslag is egter nog nie 'n rede waarom bipedalisme 'n beter opsie as kwadrupele sal wees nie. Spoed om voedsel te vang of aan predatore te ontsnap word ingeboet. Redes wat genoem word, is dat die vroeë hominiede die savanne betree het en geleer het om regop te staan sodat hulle beter kon sien, maar dit sou miskien 'n bietjie laat gewees het om dit dan eers te leer. Die gebruik van

werktuie is 'n ander rede wat genoem word, maar alle aanduidings is daar dat werktuie eers gebruik is nadat bipedalisme al gevestig was. En dan moet dit ook in gedagte gehou word dat die breinontwikkeling in daardie stadium nog relatief laag was. Waar vroeë modelle dus bipedalisme beskou het as 'n gevolg van een of ander hominiedkenmerk, moet dit eerder beskou word as onderliggend vir alle ander besondere kenmerke. Die oorsprong van hierdie verskynsel moet daarvolgens verklaar word. 'n Posing om juis so 'n verklaring te gee, is deur Lovejoy aangewend met sy voortplantingshipotese.²⁴

Voortplantingshipotese. Voortplanting kan beskou word as 'n individu se belegging in die genetiese toekoms van die bevolking waaraan hy behoort. Hoe gouer die belegging gemaak word, hoe langer tyd sal beskikbaar wees om rente in die vorm van nakomelinge te ontvang. Tog is daar baie diere wat voortplanting vertraag selfs lank nadat hulle geslagsryp geword het. Hierdie paradoks kan eers begryp word wanneer daar ondersoek ingestel word na die omgewingstoestande wat vroeë en hoë voortplantingsaktiwiteit begunstig, en dit dan met dié wat konserwatiewe voortplanting begunstig, kontrasteer. As daar baie vakante ekologiese nisse en bestaansgeleenthede in die omgewing bekikbaar is, dan sal natuurlike seleksie 'n vroeë en aansienlike belegging in soveel nakomelinge as moontlik, begunstig. Aan die ander kant, as die omgewing reeds oorlaai is en die jong diere moet om ekologiese vakatures meeding of veg om hulle te skep, dan word 'n groot belegging in slegs 'n paar kleintjies begunstig. So, byvoorbeeld, begunstig 'n hoë mortaliteitskoers onder volwassenes vroeë voortplanting, hoë vrugbaarheid, vinnige ontwikkeling, spreidingsaksies en klein liggaamsgroottes, selfs ten koste van groter gevoeligheid vir omgewingsveranderinge en dus 'n nog hoër mortaliteitskoers vir volwassenes.²⁵ 'n Lae koers van volwassene-mortaliteit het 'n gedronge bevolking tot gevolg waarin oorlewing en mededingingsvermoë begunstig word, beide waarvan makliker gemaak word deur groter liggaamsgrootte en 'n hoë mate van ouersorg, selfs ten koste van vertraagde en gereduseerde vrugbaarheid wat oueroorlewing meer moontlik maak en gedrongendheid vererger.

Bogenoemde twee basies verskillende wyses waarop 'n dier geslagtelik kan funksioneer om baie of min nakomelinge voort te bring, is deur MacArthur & Wilson²⁶ as *r*-seleksie versus *K*-seleksie benaam. Dit is 'n metafoor wat ontleen is aan die parameters van die logistiese vergelyking van bevolkingsgroei, waar *r* die groeikoers meet per individu by lae bevolkingsdigtheid (biotiese potensiaal), en *K* die ekwilibrium-bevolking meet waarna 'n gedronge (hoëdigtheid-) bevolking neig (maksimum-bevolking).

'n Uiterste voorbeeld van *r* is 'n oester wat soveel as 500 000 000 eiers per jaar kan produseer. Aan die ander uiterste van die skaal is die groot ape (gorilla, sjimpansee, orangoetang) 'n voorbeeld van *K*; by hulle word daar gewoonlik net een kleintjie elke vyf of ses jaar gebore. Eintlik kan 'n uiterste *r*-strategie as 'n ondoeltreffende voortplantingswyse beskou

word, en die vraag is wat is die nut om 'n halfmiljard eiers te produseer as slegs 10 of 12 volwassenheid bereik. Die waarde vir die oesters is egter daarin geleë dat hulle nie 'n ander opsie het nie; hulle het rudimentêre sinsorgane, geen brein nie, en kan nie rondbeweeg nie. Hulle kan dus nie na hulle eiers omsien nie – nie eers om dit in 'n veilige plek te bêre nie. Al wat hulle kan doen is om soveel as moontlik eiers uit te stort om op so 'n wyse hulle oorlewingskans as 'n spesie te maksimaliseer. Soos dit met alle strategieë gaan, het die *r*-strategie natuurlik ook sy perke.

Die *K*-voortplantingstrategie kom veral by hoër ontwikkelde diere voor en is duidelik baie doeltreffender as *r*, maar dit moet ook binne bepaalde perke toegepas word. So, byvoorbeeld, is die potensieel bipedale grootape minder suksesvol as die minder *K*-georiënteerde ander ape en bobbejane wat tot elke twee jaar 'n kleintjie kan kry. Laasgenoemdes is nie so intelligent as die grootape nie en is ook nie sulke goeie ouers nie, maar hulle is goed genoeg om meer as te vergoed met 'n verbeterde voortplantingskoers. Die huidige sukses van hierdie groepe primate suggereer dat die meer *K*-georiënteerde grootape die strategie te ver gevoer het;⁸ dit hou moontlik verband met bipedalisme.

Lovejoy²⁴ sien die oorsprong van bipedalisme as deel van 'n breër verandering in die voortplantingstrategie van vroeë hominiede. Volgens sy mening het hulle *reeds* regop geloop toe hulle na die savanne-omgewing verskuif het. Om groter oorlewingsukses as die grootape te kon behaal, was 'n vermindering van *K* 'n aanvaarbare strategie; bipedalisme was dus 'n strategie wat kon meehelp om meer babas in die lewe te bring. Lovejoy se model is deels gebaseer op die aanname dat prehistoriese pongiede (byvoorbeeld *Sivapithecus*) demografies ooreengestem het met moderne ape, veral die sjimpansees. Laasgenoemde is in 'n uiters prekêre posisie, gemeet in terme van die vermoë van 'n gegewe bevolking om hulleself van generasie tot generasie reproduktief aan te vul. Soos in die geval van enige geslagtelik voortplantende dierbevolking moet elke sjimpansee gemiddeld twee nakomelinge voortbring wat tot die voortplantingsvaardige ouderdom oorleef, as die bevolking stabiel wil bly. 'n Wyfiesjimpansee wat op 10-jarige ouderdom geslagsryp is en met 'n spasiëringstydperk van 5,5 jaar tussen opeenvolgende geboortes, moet tot die ouderdom van 21 jaar oorleef om hierdie voortplantingstaak te kan uitvoer. Die beperkte beskikbare demografiese gegewens toon egter aan dat baie min wyfies werklik tot of na daardie ouderdom oorleef. Sjimpanseebevolkings besit dus baie min voortplantingsreserwes wat vir enige toename in mortaliteit – wat byvoorbeeld deur omgewingsagteruitgang veroorsaak word – kan kompenseer.

Dit was juis 'n tipe omgewingsagteruitgang wat aan die gang was tydens die kritieke tydperk tussen agt en vier miljoen jaar gelede. Die wydverspreide woude van vroeëre periodes was besig om op te breek in tropiese eilande van stabiele reënwoorde wat deur meer gematigde woude-/boomveld-/grasveld-mosaïeke omring is. Sommige van die pongiede wat

geaffekteer is, sou, volgens Lovejoy, teruggetrek het na die stabiele toevlugsoorde om sodoende die sogenaamde demografiese dilemma vry te spring; hulle kon uiteindelik aan die moderne ape oorsprong gee. Volgens hierdie nuwe model het egter minstens een groep – die toekomstige hominiede – op 'n meer dinamiese wyse gereageer op die potensieel voortplantingskrisis.

Die sleutel tot hierdie aanpassingsreaksie was 'n reduksie in die geboortespasieëringsinterval, dit wil sê die tydverloop tussen opeenvolgende geboortes. Aangesien potensieel lewensduur en die lengte van die tydperk tot by geslagsrypheid fisiologies/genetiese faktore is wat nie maklik in die individu verander kan word nie, is 'n verandering in geboortespasieëring die enigste relatief maklike gedragswysiging van voortplantingstrategieë. Deur meer nakomelinge te lewer binne 'n gegewe tydperk sal 'n groep en individue se kwesbaarheid ten opsigte van 'n toename in mortaliteitsrisiko's verminder word. So 'n reaksie sal op sy beurt ander gevolge meebring. Lovejoy redeneer dat, gegewe die uiters onvolwasse stadium waarin pongiede (en hominiede) gebore word, is die lengte van die geboortespasieëringsrustye grootliks 'n funksie van die hoeveelheid tyd wat dit neem vir 'n wyfie se vorige kleintjies om 'n staat van relatiewe onafhanklikheid en selfonderhoudendheid te bereik. Om eersgenoemde tydperk te verkort sonder om dit ook met laasgenoemde tydperk te doen (wat gewoonlik nie moontlik is nie) sal beteken dat 'n wyfie belas word met twee of miskien meer hoogs afhanklike nakomelinge. Dit kan verwag word dat dit haar beweeglikheid ietwat sal strem, wat veral 'n belangrike oorweging is vir 'n spesie wie se dieetbronne al meer en meer verspreid word in 'n toenemende mosaïekhabitat.

Na aanleiding van strategieë wat deur ander wereldierspesies met soortgelyke voortplantingskedules toegepas is, stel Lovejoy voor dat hierdie hominiede in wording na alle waarskynlikheid 'n reaksie ontwikkel het wat bestaan het uit tuisbasis- en voorsieningsgedrag. Voedselvoorsiening aan minder mobiele wyfies met afhanklike kleintjies deur meer mobiele groeplede (miskien meestal, maar nie uitsluitlik mannetjies nie) sou 'n klein gedragswysiging meegebring het in vergelyking met dié van moderne sjimpanseemannetjies. Laasgenoemde swerf ver en wyd rond op soek na voedselbronne en roep die res van die groep met 'n voedselroep as hulle iets gevind het. As hulle eenvoudig die voedselitems moes versamel en na die sentrale plek moes saambring, sou die netto effek bevoorrading gewees het. Dit kon ook die begin van monogamie gewees het waar die paargebonde mannetjie voedsel aan sy wyfie na 'n sentrale plek bring.

Die sentrale plek sou die ekwivalent wees van 'n tuisbasis, 'n plek vanwaar wyfies oor kleiner afstande kon beweeg om self voedselitems te versamel. Dit sal ook die lokus wees van die verspreiding en konsumpsie van groepversamelde voedsel, die slaapplek, en dit sal vir sosialisering kan dien. Die ruimtelike konsentrasie van hierdie aktiwiteite blyk 'n besondere hominiedgedragspatroon te wees.

Volgens hierdie model kon bipedalisme ontstaan het om te help met die dra van kleintjies en/of die versameling van voedselitems. In laasgenoemde geval kon groot blare, basskinkborde of diervelle as bruikbare dra-apparate gedien het wat op hulle beurt die grondslag gelê het vir verdere elementêre implimentgebruik (wat egter nie maklik as 'n argeologiese oorblyfsel behoue sou gebly het nie). Geen noemenswaardige tand- of kaakverandering sou verwag kon word nie, want die aard van die dieetitems het nie verander nie. Slegs hulle ruimtelike verspreiding, en dus die geskikte wyse om dit in die hande te kry, het in 'n hoë mate verander.

Hierdie voortplantingshipotese verbind die unieke en voorheen onverwagte reeks eienskappe van vroeë hominiedkenmerke onderling en verklaar ook hulle aanwesigheid. Die tyd sal leer of hierdie hipotese sal bly staan. Bipedalisme kon beslis ontstaan het om bevoorrading van 'n tuisbasis te vergemaklik, maar dit kan ook verband hou met 'n totaal ander gedragspatroon. Die idee van Lovejoy kan tans nóg bevestig nóg gefalsifiseer word; dit is moontlik, maar nie logies dwingend nie.¹⁰ Die loshandestrategie wat met bipedalisme gepaard gegaan het, is later nog verder uitgebou met die gebruikmaking van werktuie om aan daaglikse behoeftes te kon voldoen. Maar 'n mens moet ook nie die moontlikheid uit die oog verloor dat dit bipedalisme kon wees wat met die hoofstrategie van loshandigheid gepaard gegaan het nie. Wanneer beide hierdie strategieë in werking gestel is, hang ook nog nou saam met die vasstelling van filogenetiese verwantskappe binne die Primates.

VERWANTSAPPE BINNE DIE HOMINOIDEA

Die superfamilie Hominoidea van die orde Primates sluit die grootape en die mens in, terwyl die familie Hominidae slegs mense en hulle uitgestorwe direkte verwante insluit.²⁷ Gedurende die afgelope dekade het revolusionêre vooruitgang ten opsigte van geologie en molekulêre biologie²⁸ heelwat wysiginge aangebring ten opsigte van idees aangaande die geografie en tydbepaling van hominiedevolusie, asook die biologiese verwantskappe tussen mense en ander hoër primate. So, byvoorbeeld het data uit molekulêre biologie die rekonstruksie van primaatafstamming makliker gemaak. Baie fisiese antropoloë het egter skepties gestaan teenoor die molekulêre bioë se suggestie dat die Afrikaanse ape naverwant aan die mens is, maar Asiatiese ape (orangoetangs en gibbons) nie. Die grootste verrassing was die molekulêre bioë se bevinding dat die mens heelwat minder as 10 miljoen jaar gelede van die Afrikalyn van die ape gedivergeer het. Vandag bestaan daar heelwat meer eenstemmigheid.¹² Die meeste paleontoloë stem saam dat die molekulêre patrone van die Afrikaanse ape geneties baie min van dié van die mens verskil. Intensiewe vergelykend-anatomiese ondersoeke bevestig ook die molekulêre bevindings; enkele outeurs verskil egter van hierdie interpretasie.²¹

Die eerste onbetwisbare hominiede het waarskynlik hulle verskyning ongeveer 4 tot 3,75 miljoen jaar gelede gemaak. Die morfologie van die heup-, knie-

en enkelgewrigte van fossiele soos *Australopithecus afarensis* (en wat Tobias²⁹ as 'n subspesie van *A. africanus* beskou) toon dat hierdie hominiede beslis bipedaal was.³⁰ Wanneer bipedalisme egter presies ingetree het, is nog onduidelik want getuienis aangaande hominiede evolusie wat voor hierdie tyd plaasgevind het, is nog versluier. Daarbenewens word sake ook bemoeilik deur nuwe molekulêre biologiese gegewens wat met behulp van kragtige statistiese tegnieke verkry is.

Volgens 'n molekulêre klokondersoek van Hasegawa et al.³¹ het die splitsing van die mens en aap se evolusionêre stamlyne 2,7 miljoen jaar gelede geskied, 'n datum wat lyk of dit nie verenigbaar is met 'n ouderdom van 3,75 Mjr vir *Australopithecus afarensis* wie se regophouding een van die kenmerke is wat sou aandui dat hulle geleef het *nadat* die stamlyne geskei het nie. Vorige molekulêre klokstudies het splitsingsdatums gegee wat nader aan 5 Mjr was. Molekulêre klokke is biologiese molekule met veranderingstempo's wat min of meer konstant is in evolusionêre tyd. Van al die sodanige molekule gee DNA die mees direkte inligting ten opsigte van die genetiese afstand tussen spesies. Wetenskaplikes bepaal die ligging en volgorde van dieselfde geen in die DNA van verskillende spesies. Enkele veranderinge in die volgorde van nukleotiede gee 'n aanduiding van die chronologiese verband tussen die gene. Hasegawa et al. is die eerste navorsers wat DNA-volgordedata bestudeer het om die mens-aap splitsingstyd te bepaal, en hulle het van 'n kragtige nuwe statistiese tegniek gebruik gemaak.

Daar bestaan verskillende moontlike verklarings vir die verskil in die tydperk wat vorige ondersoekers vir die splitsingstyd bepaal het. Die een wat deur Hasegawa en sy medeouteurs voorgestaan word, is dat die molekulêre klok wat hulle gekies het (mitochondrion-DNA) deur interspesiekruisteling tussen vroeë hominiede en protosjimpanseewyfies versteur is. Die bestaan van 'n hominied wat ouer as 2,7 Mjr is, soos *A. afarensis* wat op 3,7 Mjr gestel word, bly egter problematies. Miskien het *afarensis* voor die mens-aapsplitsing geleef. Dan sal hulle regoploery 'n kenmerk moet wees wat sjimpansees verloor het, eerder as 'n eienskap wat mense ontwikkel het; 'n ander moontlikheid is dat *afarensis* 'n onafhanklike evolusionêre eksperiment in bipedalisme was en glad nie voorouerlik vir enige primate was nie. En wat dan van *A. africanus*?

Die DNA wat deur Hasegawa et al. bestudeer is, was mitochondrion-DNA en dit bied 'n ander moontlike verklaring:³² 'n Dier erf hierdie selorganelle slegs van sy moeder oor en die mitochondrion-DNA ondergaan nie rekombinasie nie. Die gevolg is dat as hierdie DNA van een spesie na 'n ander oorgedra word, kan dit intakt bly as getuienis van die kruisteling. Trouens, dit is bekend dat mitochondrion-DNA die spesiegrens oorgesteek het by muise, paddas en vrugtevlêë.

Dit is biologies moontlik dat vrugbare paring tussen protosjimpansees en protohominiede 2,7 Mjr gelede kon voorgekom het, selfs al het die mens-

aapsplitsing nader aan 5 Mjr gelede plaasgevind. Indien dit so was, is die vraag in watter rigting die mitochondria oorgedra is? Van sjimpansee na protohominied of omgekeerd. Die feit dat mitochondrion-DNA van sjimpansees meer divers is as dié van mense, suggereer, op statistiese gronde, 'n groter moontlikheid dat die oordrag van die sjimpansee-na die hominiedstamlyn was, en dit kon Hasegawa et al. se molekulêre klok weer gestel het. Anders as wat die geval met mitochondrion-DNA is, toon die DNA van die selkern nie 'n maklik leesbare weergawe van toevallige interspesiekruistelings nie. 'n Ontleding van kern-DNA-volgordedata deur gebruikmaking van Hasegawa se kragtige statistiese tegniek, sal waarskynlik kan bepaal of sjimpansees en vroeë hominiede nog een spesie was 2,7 Mjr gelede of slegs geneig was tot toevallige hibridisering.³² Die antwoord op hierdie probleem sal ook meer lig werp op die ontstaantydstip van bipedalisme.

Ontvang 4 Aug. 1986; aanvaar 3 November 1986.

LITERATUURVERWYSINGS

- Hildebrand, M. (1960). *How animals run*. In *Vertebrate adaptations*, Scientific American (W.H. Freeman and Co., San Francisco) p 30-37.
- Campbell, B.G. (1974). *Human evolution. An introduction to man's adaptations* (Aldine Publ., New York).
- Napier, J. (1967). *The antiquity of human walking*. In *Vertebrate adaptations*, Scientific American (W.H. Freeman and Co., San Francisco) p 38-48.
- Schultz, A.H. (1969). *The life of primates* (Universe, New York).
- Le Gros Clark, W.E. (1971). *The antedecents of man* (Quadrangle Books, Chicago).
- Lovejoy, C.O. (1974). The gait of *Australopithecus*, *Yearbook of Physical Anthropology*, 17, 147-161.
- Gould, S.J. (1979). The upright ape, *New Scientist*, Sept. 1979, 738-739.
- Johanson, D.C. & Edey, M.A. (1981). *Lucy. The beginnings of mankind* (Granada, London).
- Tomkins, S. (1984). *The origins of mankind* (Cambridge Univ. Press, Cambridge).
- Jacobs, K.H. (1985). *Human origins*. In *What Darwin began*, Godfrey, L.R. (ed.), (Allyn & Bacon, Boston) p 274-292.
- Stringer, S. (1982). The evolution of man, *New Scientist*, 94, 152-155.
- Pilbeam, D. (1984). The descent of hominoids and hominids, *Scient. Amer.*, 250, (3), 60-69.
- Napier, J. (1962). *The evolution of the hand*. In *Vertebrate adaptations*, Scientific American (W.H. Freeman and Co., San Francisco) p. 49-55.
- Tuttle, R.H. (1969). Knuckle-walking and the problem of human origins. *Science*, 166, 953-961.
- Falk, D. & Conroy, G.C. (1983). The cranial venous sinus system in *Australopithecus afarensis*, *Nature*, 306, 779-781.
- Leakey, M.M. & Hay, R.L. (1979). Pliocene footprints in the Laetoli Beds at Laetoli, Northern Tanzania, *Nature*, 278, 317-323.
- Hay, R.L. & Leakey, M.D. (1982). The fossil footprints of Laetoli, *Scient. Amer.*, 246, 50-57.
- White, T.D. (1980). Evolutionary implications of Pliocene hominid footprints, *Science*, 208, 175-176.
- Zihlman, A.L. (1979). Pygmy chimpanzee morphology and the interpretation of early hominids, *S. Afr. J. Sci.*, 75, 165-167.
- Suzman, I.M. (1980). On the genesis of bipedalism, *Palaeontologia Africana*, 23, 19.
- Schwartz, J.H. (1984). The evolutionary relationships of man and orang-utans, *Nature*, 308, 501-504.
- Jolly, C.J. (1970). The seedeaters: a new model on hominid differentiation based on baboon analogy, *Man*, 5, 5-26.
- Straus, W.L. (1949). The riddle of man's ancestry. *Quart. Rev. Biol.*, 24, 200-223.
- Lovejoy, C.O. (1981). The origin of man, *Science*, 211, 341-351.
- Horn, H.S. & Rubenstein, D.I. (1984). *Behavioral adaptations and life history*. In *Behavioral ecology. An evolutionary approach*, Krebs, J.R. & Davies, N.B. (eds.), (Blackwell Scient., Publ., London) p 279-303.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967). *The theory of island biogeography* (Princeton Univ. Press, New Jersey).
- Spies, A. (1984). Op soek na 'n spoor van die mens in Afrika. *S.A. Tydskrif vir Natuurwetenskap en Tegnologie*, 3 (2), 93-100.
- Ninio, J. (1982). *Molecular approaches to evolution* (Pitman, London).
- Tobias, P.V. (1980). "*Australopithecus afarensis*" and *A. africanus*: critique and an alternative hypothesis, *Palaeontologia Africana*, 23, 1-17.
- Wolpoff, M.H. (1983). Lucy's lower limbs: long enough to be fully bipedal? *Nature*, 304, 59-61.
- Hasegawa, H., Kishino, H. & Yano, T. (1985). Dating of the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA, *J. Mol. Evol.*, 22, 160-174.
- Nee, S. (1986). When did we leave apes behind? *New Scientist*, 109, 16.