

Termoregulacija in nastanek bipedalizma v evoluciji hominidov

©Miha Krivic

Uvod

Med kopenskimi sesalci je človek izjemen po goloti kože. Čeprav so dlake precej goste po vsem telesu, pa so prave dlake v primerjavi z ostalimi kopenskimi sesalci izjemno redke. Večina kože je zato izpostavljena okolju. Med več hipotezami o izgubi kožuha se najbolj verjetna zdi tista, ki pravi, da se je to zgodilo zaradi boljšega odvajanja odvečne toplote (Kerslake, 1972; Mount, 1979). Neposredna posledica gole kože je najboljši hladilni sistem, kar jih najdemo med vsemi danes živečimi sesalci. Ta hipoteza pa poraja tudi dve vprašanji. Zakaj je človek potreboval tako izpopolnjen hladilni sistem in zakaj gola koža, če je res tak učinkovit hladilni sistem, ni bolj pogosta, na primer med savanskimi sesalci? Wheeler (1984) meni, da je odgovor na obe vprašanji povezan z dvema drugima značilnostma človeka: velikimi možgani in bipedalnostjo.

Primati in pregrevanje

Pregrevanje predstavlja problem pri večini terestrialnih sesalcev. Pojavi se lahko kot posledica mišične aktivnosti ali pa visoke temperature zraka. Medtem ko je večina telesa odporna na nihanja temperature kože, pa je centralni živčni sistem na te spremembe zelo občutljiv. Posledica so različni zaščitni mehanizmi, ki so jih razvili sesalci, da bi zaščitili možgane.

Pri ohlajevanju možganov je najpomembnejše izhlapevanje iz nosne sluznice v nosni votlini in turbinalne kosti (spiralne kosti na stranskih stenah nosne votline), kar znižuje temperaturo krvi v venah, ki vodijo iz površine nosne votline v kaverni sinus. Hlajenje možganov poteka tako, da se venozna kri meša s krvjo, ki vstopa v možgane skozi karotidne arterije. Pri številnih sesalcih so karotidne arterije speljane v žilno omrežje, ko gredo skozi kaverni sinus. To predstavlja veliko površino, ki omogoča odvajanje toplote v ohlajeno venozno kri.

Primati, vključno s človekom, nimajo razvitega takega karotidnega omrežja (Daniel *et al.*, 1953) in zato ne

morejo selektivno ohlajevati krvi v možganih. Zato lahko možgane pred toplotnimi poškodbami obvarujejo le s kontrolo celotne telesne temperature. Problem pregrevanja pri hominidih je še večji, če upoštevamo visoko stopnjo metabolizma živčnega tkiva in relativno velike možgane primatov, ki potrebujejo dosti krvi, kar onemogoča mešanje z ohlajeno krvjo. Možgani tako tudi sami proizvajajo precejšnjo količino odvečne (toplotne) energije, ki dodatno bremeni ohlajevalni sistem.

Vse to pomeni, da so imeli prvi hominidi, ki so živeli v savanah ekvatorialne Afrike, precejšnje težave, saj navpično sončno sevanje okrog poldneva tam povzroča resen toplotni šok. Sesalci v savanah so se temu prilagodili z iskanjem sence v najbolj vročem delu dneva, kar pa vpliva na lov in nabiralništvo, s tem pa na obstoj vrste. To predstavlja še posebej velik problem, če vrsta izkorišča raztresene vire hrane v okolju, kjer primanjkuje drevja in s tem sence. Dokazano je, da izpostavljanje soncu pri velikih sesalcih povzroči pregrevanje telesa (Malory & Hopcraft, 1971). Pri večini sesalcev so možgani med temi obdobji pregrevanja zaščiteni z lokalnim hlajenjem možganov (glej zgoraj). Hominidi pa zaradi fiziološke nesposobnosti ločitve temperature možganov in ostalega telesa ne morejo brez posledic prenašati večjih povišanj telesne temperature. Pri modernem človeku lahko dvig telesne temperature za 4°C že povzroči toplotni šok, ki je mnogokrat usoden (Precht *et al.*, 1973). Iz tega sledi, da je bil ekstremno izpopolnjen sistem hlajenja celotnega telesa predpogoj za preživetje hominidov v savanah.

Termoregulacijske prednosti in pomanjkljivosti gole kože

Gola koža hladi telo na dva načina. Prvič, ni več zraka, ki se zadržuje med dlakami in tako zadržuje toploto, in drugič, precej energije se izgubi z izhlapevanjem, ki je mnogo večje kot pri kožuhi.

Pomanjkljivost gole kože pa se pokaže ponoči, ko se temperatura zraka v savanah občutno zniža in postane pomembno zadrževanje telesne temperature. Adaptacijo

človeka na mrzle noči je mogoče pojasniti s še eno le človeku lastno značilnostjo – plastjo podkožne izolacijske maščobe. Ni namreč protislovno domnevati, da je kožuh nadomestila plast maščobe, saj imata oba izolatorja popolnoma različne lastnosti. Kožuh je sicer zelo učinkovito varovalo pred izgubo toplote ponoči, hkrati pa dovoljuje le omejeno odvajanje toplote podnevi in skoraj popolnoma preprečuje izhlapevanje – potenje. Prednost maščobnega tkiva pod kožo je, da ga vroča kri zaobide po kapilarah, ki vodijo do kože in s tem odvajajo odvečno toploto. Druga prednost maščobnega tkiva pa je, da ne ovira potenja.

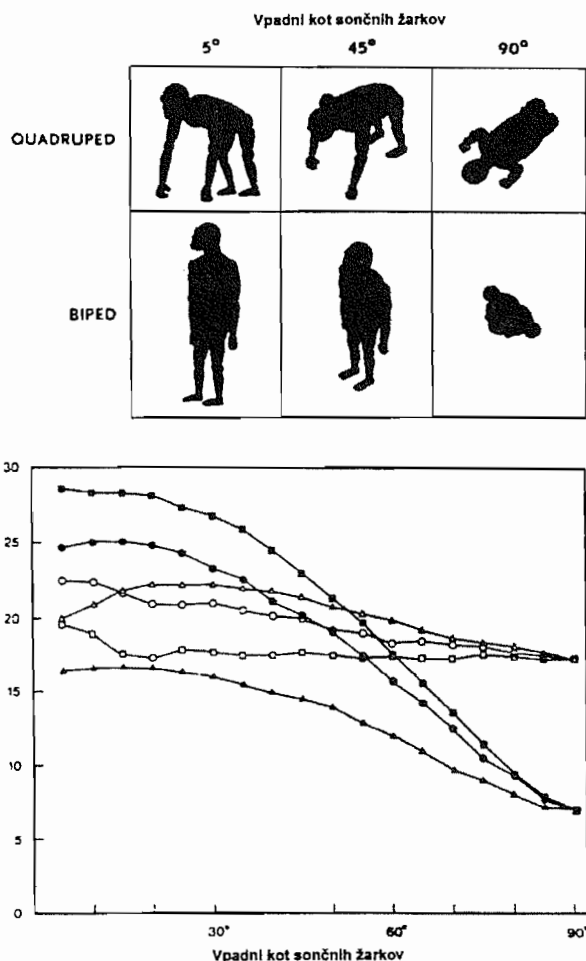
Kljub očitnim prednostim pa ima gola koža zelo veliko pomanjkljivost, ki se pokaže, ko pregretje povzroči direktno sončno sevanje. Tedaj kožuh deluje kot ščit, ki odbije večino žarkov, preden pridejo do kože. To preprečuje povišanje telesne temperature in hkrati ščiti kožo pred poškodbami. Dodaten problem predstavlja pigment melanin, ki je potreben, da absorbira škodljive UV-B žarke in zmanjšuje bledost kože, kar pa povzroča še večje segrevanje (Jacquez *et al.*, 1955a,b). Ti problemi so dovoljevali evolucijo gole kože savanskih sesalcev le na omejenih "toplotnih oknih", na senčnih spodnjih delih trupa.

Bipedalizem kot predpogoj za izgubo kožuha

Wheeler meni, da je bipedalizem tista edinstvena adaptacija hominidov, ki je omogočila zaobiti te težave in razviti dodatne površine za potenje. To dokazuje s proučevanjem dveh spremenljivk.

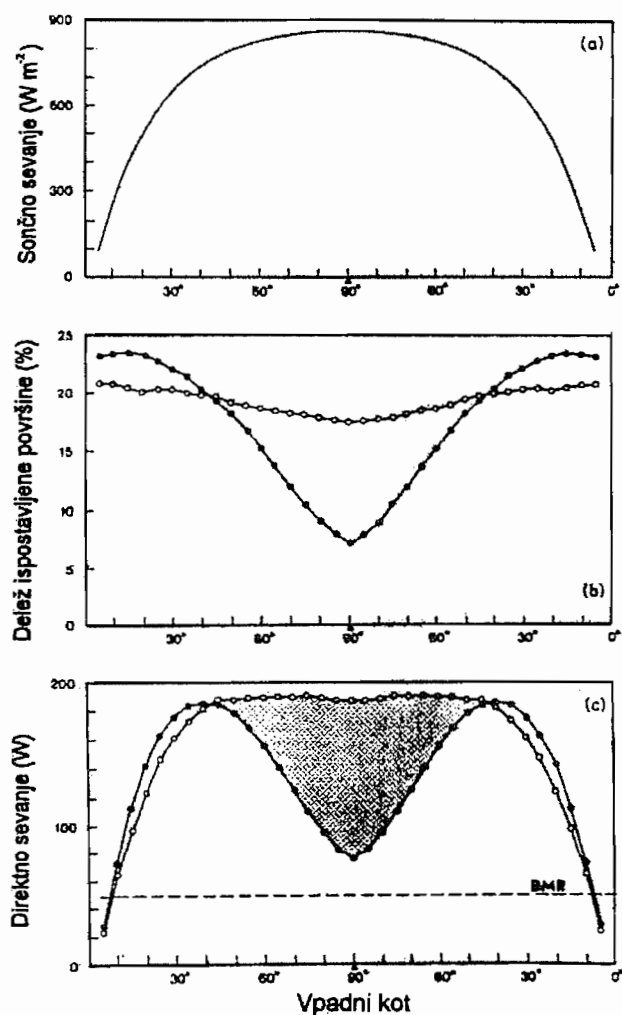
Prva je moč sončnega sevanja na Zemljini površini, ki je premosorazmerna z navpičnostjo sončnih žarkov, ker se s približevanjem sonca zenitu krajša pot žarkov skozi atmosfero, to pa pomeni manj odbite in absorbirane sončne energije (Gates, 1966).

Druga spremenljivka je delež telesa, ki je direktno izpostavljen sončnemu sevanju. Wheeler je na modelih (sliki 1 in 2) pokazal, da bi bilo pri štirinožnem hominidu direktnemu sončnemu sevanju izpostavljeno 21% telesa, ko bi bilo sonce na horizontu in 17%, ko bi bilo sonce v



Slika 1. Ocena odstotka površine telesa, ki je izpostavljena direktnemu sončnemu sevanju v bipedalni (polni simboli) in štirinožni (prazni simboli) drži ob spreminjanju vpadnega kota. Izračuni so bili opravljeni fotografsko na modelu, ki je predstavljal hominida, velikega 1.25 m in težkega 35 kg. Za model so vzeli srednjo vrednost med domnevno velikostjo afarensov in navadnih šimpanzov. Izračuni so bili opravljeni pri azimutih 0° (kvadrati), 45° (krogi) in 90° (trikotniki); 0° je obrnjeno proti soncu. Nekaj silhuet modela pri azimutu 45° je predstavljenih zgoraj.

zenitu in sevanje najmočnejše. Delež obsevanega telesa pri dvonožcu pa je precej drugačen. Ko je sonce na horizontu,



Slika 2. (a) Sončno sevanje na ekvatorju ob potovanju sonca preko zenita (90°). (b) Ocena odstotka telesne površine izpostavljene direktnemu sončnemu sevanju pri bipedalnem (polne pike) in štirinožnem (prazne pike) hominidu. Točke predstavljajo povprečje med rezultati iz slike 1. (c) Segrevanje telesa hipotetičnega hominida zaradi direktnega sončnega sevanja v obeh položajih. Izračunano iz (a) in (b). Če bi bila koža hipotetičnega hominida podobna koži modernega črnca, bi bilo absorbirane 80% te energije. Potemnjeno polje med krivuljama kaže na izjemno energetske prednosti, ki jo pomeni bipedalizem zaradi zmanjševanja absorbirane toplote. Pomem-

bnost tega zmanjšanja lahko vidimo pri primerjavi s predvidevano 'osnovno stopnjo metabolizma' (Basal Metabolic Rate) 35 kg težkega hominida, ki se nanaša na energijo, ki jo ustvarja metabolizem današnjih sesalcev.

je obsevanega nekoliko več telesa kot pri štirinožcu, ko pa se sonce dvigne nad 40° , ta površina pade pod površino štirinožca in se zmanjšuje, dokler ne pride do 7%, ko je sonce v zenitu. To pomeni, da dvonožec v najhujši sončni pripeki izpostavlja soncu le 40% površine štirinožca. S tem dvonožec močno zmanjša dodatno energijo, ki jo sicer prejme štirinožec ob najbolj vročem delu dneva, kar pomeni, da lahko zmanjša površino, pokrito z dlakami.

Bipedalnost zmanjša tudi drugi problem gole kože. Močno namreč zmanjša površino, ki je direktno izpostavljena sončni svetlobi in s tem možnost površinskih poškodb kože. Zato so samo glava in zgornji deli ramen izpostavljeni direktnemu sončnemu sevanju (predvsem ob ekvatorju). Hominidi so zato morali obdržati predvsem lase na glavi, saj so možgani, kot smo že ugotovili, še posebej občutljivi na povišano temperaturo.

Ali je bipedalizem termoregulacijska adaptacija?

Bipedalizem bi zaradi občutnega zmanjšanja dobljene energije pomenil napredno adaptacijo tudi pred izgubo kožuha. Pokončna drža ima v odprtih ekvatorialnih savanah tudi druge, čeprav manj pomembne prednosti. Hitrost vetra je v travnati pokrajini bistveno višja nekaj metrov nad zemljo kot pri tleh (sploh, če je trava visoka), kar pomeni dodatno ohlajevanje tako skozi izhlapevanje kot tudi s forsirano konvekcijo (oddajanje toplote zraku).

Z upoštevanjem vseh teh prednosti vzravnane drže je možno, da je bipedalizem evolvirala kot termoregulacijska prilagoditev primatov z velikimi možgani, ki nimajo karotidnega omrežja in povečane nosne površine za izhlapevanje, na življenje v ekvatorialnih savanah. Mogoče je predvidevati, da so bili predhodniki prvih pravih dvonožcev verjetno gozdni hominoidi, ki so se premikali vzravnano, ko so bili na tleh (energijsko zelo potratni

Bipedalizem*	Adaptacija na vroče savane
	↓
Spretnejše in občutljivejše roke	Eksaptacija zaradi bipedalizma
	↓
Povečanje možganov	Adaptacija na zahtevnejše "ročne" operacije
	↓
Zavest kot najpopolnejši produkt možganov	Eksaptacija zaradi povečanja možganov

*Mišljen je 'pravi' bipedalizem, ki pomeni vzravnano hojo, kot jo poznamo pri človeku. Najstarejši znani fosil, ki nedvomno kaže tako vrsto lokomocije, je KNM WT 15000 ('Turkana boy') star cca. 1.6 milijona let. Tedaj je bila vzhodno od Velikega tektonskega jarka že prevladujoča oblika pokrajine savana, saj je vzhodna Afrika zaradi ohladitve planeta in nastanka dveh tektonskih pregrad postajala vse bolj suha že od srednjega miocena (glej deMenocal & Bloemendal, Bonnefille, Wesselman v "Paleoclimate and Evolution" (Vrba et al., 1996)). Nastanek 'proto-bipedalizma' (apiteki in parantropi) ni predmet tega sestavka.

'proto' bipedalizem kot ga opazimo pri *Hylobates*), kar je bila najverjetneje posledica brahiacije (vešenje po vejah). Ko so se s prehodom iz zaprtih gozdov v odprte savane pojavili problemi, povezani s toploto, se je tehtnica nagnila v prid izpopolnitve bipedalizma kot učinkovitega načina premikanja. Zato se izvora bipedalizma ne da pojasniti zgolj kot lokomotorno adaptacijo, kot to poskuša Tuttle, saj bipedalizem ne pomeni nobenih energijskih prednosti (s čimer se ne strinjata Dean in Aiello (1992), glej zgoraj), hkrati pa zmanjšuje hitrost in okretnost (Taylor & Rowntree, 1973b; Lovejoy, 1981).

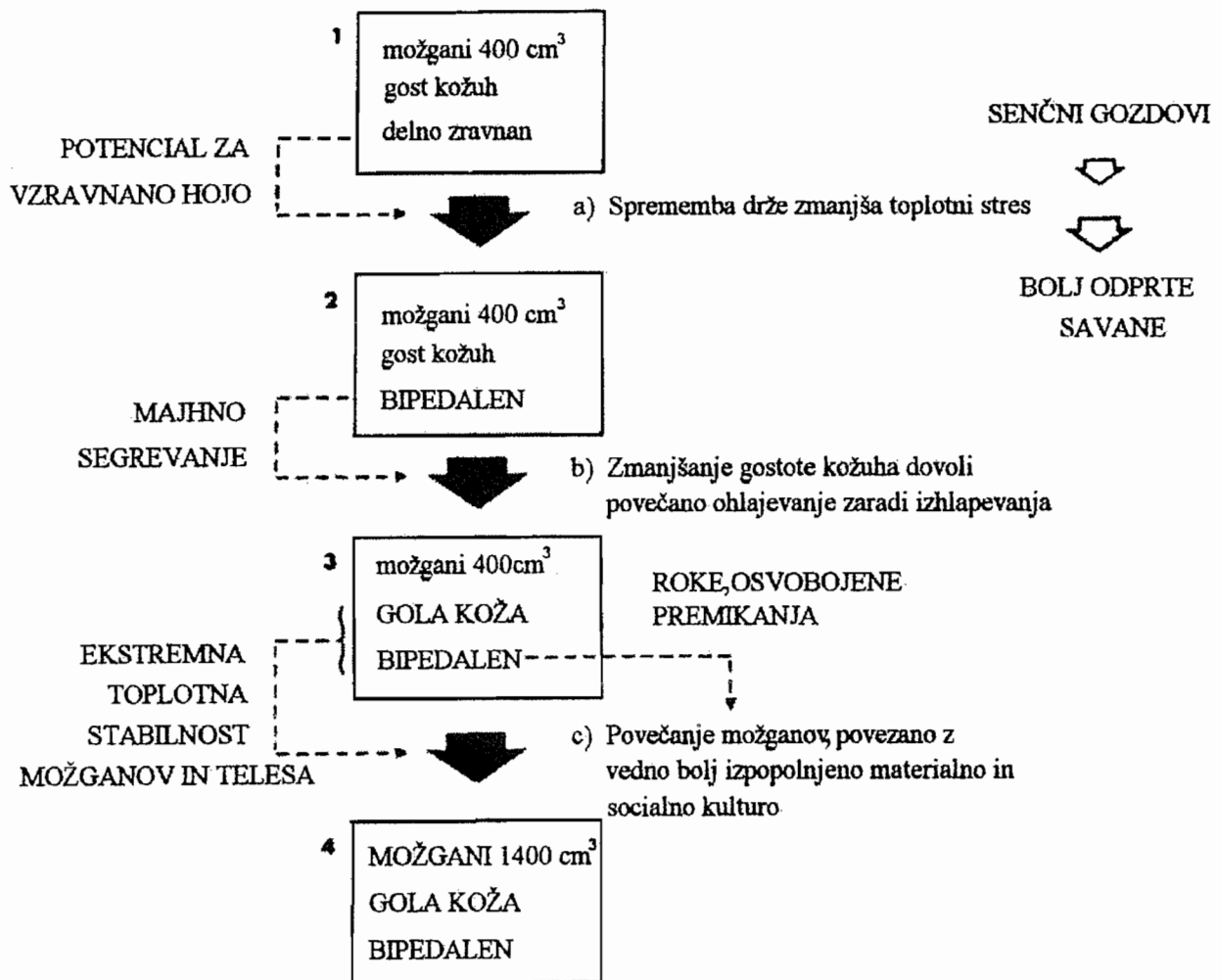
Upoštevati moramo tudi dejstvo, da je prehod uspel le eni skupini savanskih sesalcev, ki so že bili potencialni dvonožci. Na drugi strani pa so pavijani, ki jim manjkajo adaptacije na 'proto' bipedalizem, kot jih poznajo afne (*Hylobates*, *Pan*, *Pongo* in *Gorilla*), ohranili pravo štirinožno hojo. Bipedalizem hominidov je nastal kot adaptacija na verjetno največji problem preživetja v odprtih savanah: segrevanja zaradi direktnega sončnega sevanja.

Vzravnana drža je zelo zmanjšala površino telesa, ki je izpostavljena direktni sončni svetlobi ob najbolj vročem delu dneva, zaradi česar so se kasneje lahko povečale površine gole kože na telesu, kar je povečalo izhlapevanje in s tem zmanjševalo telesno temperaturo (slika 3).

Tako sosledje dogodkov bi zadovoljivo pojasnilo zgodnji razvoj bipedalizma pri hominidih, kar potrjuje tudi pokranialni material afarensov in stopinje iz Laetolija. Pred temi najdbami je bilo najbolj razširjeno prepričanje, da je bipedalizem nastal zato, da so se roke otresle svoje lokomotorne funkcije in bile na razpolago za uporabo orodja in orožja. Afarensi pa so vsaj 2 milijona let pred nastankom prvih izdelkov človeških rok že hodili po dveh nogah (Lovejoy, 1981). Zelo je verjetno, da je bipedalizem olajšal nastanek materialne in socialne kulture, ni pa bil njegova posledica.

Glede na izjemno občutljivost kompleksnih nevrofizioloških procesov na toploto je celo mogoče, da je bila (popolna?) temperaturna stabilnost, ki so jo hominidi dosegli z evolucijo gole kože in bipedalizma, zelo pomembna pri kasnejšem zelo hitrem povečanju možganov, ki je nastopilo z začetkom rodu *Homo* (Jerison, 1973; Holloway, 1974). To ne pomeni, da so bile pridobitve v zvezi s termoregulacijo vzrok za povečanje možganov, ampak le to, da so odpravile fiziološke ovire, ki so preprečevale povečanje možganov. Vzroki za to povečanje, še posebej za povečanje cerebralnega korteksa, so skoraj gotovo v vedenjskih zahtevah in zato verjetno povezani z vedno bolj izpopolnjeno materialno in socialno kulturo. Najbrž pa ni naključje, da ima danes vrsta, ki ima najbolj razvite možgane in socialno kulturo, tudi najbolj izpopolnjeni hladilni sistem.

Za konec naj pogledam na Wheelerjevo teorijo skozi Gouldovo teorijo o eksaptacijah. Stephen Jay Gould je v svojem članku "Exaptation: a crucial tool for an evolutionary psychology" (Gould, 1991) razvil in apliciral na sociologijo in kulturo nov termin za evolucionarne procese, ki jih ne moremo poimenovati s terminom adaptacija. Eksaptacija pomeni proces, pri katerem neka telesna značilnost, ki je nastala kot adaptacija ali pa povsem po naključju – to kar Darwin imenuje "correlation of



Slika 3. Diagram evolucije človeka po Wheelerju. Večje selekcijske pritiske označujejo večje puščice (a, b in c), manjše pa nujne adaptacije, ki so omogočile te spremembe. Diagram ni v časovnem sorazmerju, saj je do izgube kožuha prišlo kmalu po osvojitvi bipedalizma, medtem ko je povečanje možganov postopen proces, ki traja zadnje tri do štiri milijone let. (Wheeler 1984)

growth" – pridobi novo funkcijo. Eksaptacijo tudi loči od po njegovem mnenju povsem zavajajočega termina predadaptacija, ki ne vključuje druge kategorije – značilnosti, ki niso nastale kot adaptacije. Gould navaja več primerov eksaptacij, med drugimi tudi krila ptičev, ki so nastala kot termoregulacijska adaptacija in kasneje dobila novo (dodatno) vlogo. Omenja tudi bolj karikiran

primer – težo letelih rib, ki jih spravi nazaj v vodo in jim s tem reši življenje in je nedvomno ne moremo imeti za adaptacijo. Za nas pa je bolj zanimiv naslednji primer iz življenja primatov. Ultradarvinisti so trdili, da je mehka lobanja novorojenčkov afen adaptacija na preozek medenični vhod. Owen je opozoril, da imajo nižji vretenčarji in predniki sesalcev ob rojstvu enako nestrjeno

lobanjo kot afne, čeprav morajo samo zlesti iz počene jajčne lupine. To pomeni, da je ta značilnost sedaj le izrabljena za drugačno nalogo – doseči čim večjo glavo v prednatalni dobi – in seveda ni adaptacija, temveč eksaptacija.

Na koncu Gould drzno usmeri svojo teorijo naravnost na najbolj občutljivo področje v antropologiji – človeške možgane. Gould privzame najbolj ortodoksno darvinovsko stališče – da so izjemno veliki človeški možgani posledica naravne selekcije na določeni stopnji razvoja naše vrste. Takoj zatem pa poudari, da to še ne pomeni, da je vse, kar zmorejo naši možgani, posledica naravne selekcije, ampak je prav lahko eksaptacija. Možgani so se torej povečali zaradi naravne selekcije (adaptacija), ti povečani možgani pa lahko izvajajo zelo zahtevne operacije, ki so kasneje postale osrednjega pomena za razvoj kulture. Gould gre do konca in za eksaptacijo označi tudi pojav zavesti. Po Freudu povzame, da je religija, s tem pa tudi vedno kompleksnejši rituali in celotna kultura, nastala kot posledica zavedanja individuuma o svoji smrtnosti in minljivosti. Število eksaptacij naj bi tako močno presevalo prvotne adaptacije možganov (obdelava podatkov stereoskopskega vida in ostalih razvitih čutil...)

Kaj pa bipedalizem? Če se strinjamo z Gouldovo eksaptacijsko teorijo, dokončno podremo staro shemo o tem, kako naj bi bili povezani bipedalizem, povečanje možganov in pojav zavesti in kulture. Oblikuje se novo videnje povezanosti teh treh "temeljnih kamnov" človeka. 'Pravi' (glej opombo pod shemo) bipedalizem je očitno adaptacija na vroče savansko podnebje, sledila je sprostitvev rok in kot eksaptacija se je pojavila večja občutljivost in spretnost rok. Ta je zahtevala novo adaptacijo - povečanje možganov, da so bili sposobni bolj zapletenih ročnih operacij. Pojav najbolj zapletenih možganskih operacij in zavesti kot najvišjega produkta možganov pa je (le) eksaptacija, ki je sledila povečanju možganov. Menim torej, da je človek slučajno pametnejši od ostalih hominoidov (če to sploh lahko trdimo) zaradi (le zanj) srečne kombinacije adaptacij in eksaptacij (glej shemo).

Literatura

- DANIEL P. M., DAWES J. D. K., PRICHARD M. M. L. 1953, Studies on the carotid rete and its associated arteries. -*Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 237, Series B, str. 173-208.
- DEAN C., AIELLO L. 1990, *An Introduction to Human Evolutionary Anatomy*. -Academic Press, London.
- GATES M. D. 1966, Spectral distribution of solar radiation at the earth's surface. -*Science* 151, str. 523-529.
- GOULD, S.J. 1991, *Exaptation: A crucial tool for an evolutionary psychology*. -*Journal of social issues* 47, str. 43-65.
- HOLLOWAY R. L. 1974, The casts of fossil hominid brains. -*Scientific American* 230 (1), str. 106-113.
- JACQUEZ J. A., KUPPENHEIM H. F., DIMITROFF J. M., MCKEEHAN W., HUSS J. 1955a Spectral reflectance of human skin in the region 235-700 nm. -*Journal of Applied Physiology* 8, str. 212-219.
- JACQUEZ J. A., KUPPENHEIM H. F., DIMITROFF J. M., MCKEEHAN W., HUSS J. 1955b Spectral reflectance of human skin in the region 0.7-2.6 mm. -*Journal of Applied Physiology* 8, str. 297-299.
- JERISON H. J. 1973, *Evolution of the Brain and Intelligence*. -Accademic Press, New York.
- KERSLAKE D. 1972, *The Stress of Hot Environments*. -C. U. P., London.
- LOVEJOY C. O. 1981, The origin of man. -*Science* 211, str. 341-350.
- MALORY G. M. O., HOPCRAFT D. 1971, Thermoregulation and water relations of two East Africa antelopes: The hartebeest and impala. -*Comparative Biochemistry and Physiology* 38A, str. 525-534.
- MOUNT L.N. 1979, *Adaptation to Thermal Environment*. -Arnold, London.
- PRECHT H., CHRISTOPERSON J., HENSEL H., LARCHER W. 1973, *Temperature and Life*. -Springer-Verlag, Berlin.
- TAYLOR C. R., ROWNTREE V. J. 1973, Running on two or on four legs: which consumes more energy? -*Science* 179, str. 186-187.
- VRBA E. S., DENTON G. H., PARTRIDGE T. C., BURCKLE L. H. (ur.) 1996, *Paleoclimate and evolution with emphasis on human origin*. -Yale University Press, New York.
- WHEELER P.E. 1984, The evolution of bipedality and loss of functional body hair in hominid. -*Journal of Human Evolution* 13, str. 91-98.