

Hominini kao plijen

Lapaš, Antonija

Master's thesis / Diplomski rad

2024

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Humanities and Social Sciences / Sveučilište u Zagrebu, Filozofski fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:131:321867>

Rights / Prava: [In copyright](#) / [Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-10-17**



Sveučilište u Zagrebu
Filozofski fakultet
University of Zagreb
Faculty of Humanities
and Social Sciences

Repository / Repozitorij:

[ODRAZ - open repository of the University of Zagreb
Faculty of Humanities and Social Sciences](#)



SVEUČILIŠTE U ZAGREBU

Filozofski fakultet

Odsjek za etnologiju i kulturnu antropologiju

DIPLOMSKI RAD

Hominini kao plijen - fosili hominina s tragovima karnivorskog oštećenja i njihovo
evolucijsko značenje

Studentica: Antonija Lapaš

Mentorica: prof. dr. sc. Davorka Radovčić

Zagreb, rujan 2024.

IZJAVA O AUTORSTVU

Ja, **Antonija Lapaš**, izjavljujem pod punom moralnom odgovornošću da sam diplomski rad „**Hominini kao plijen - fosili hominina s tragovima karnivorskog oštećenja i njihovo evolucijsko značenje**“ izradila potpuno samostalno uz stručno vodstvo mentorice dr. sc. Davorke Radovčić. Svi podaci navedeni u radu su istiniti i prikupljeni u skladu s etičkim standardom struke. Rad je pisan u duhu dobre akademske prakse koja izričito podržava nepovredivost autorskog prava te ispravno citiranje i referenciranje radova drugih autora.

Antonija Lapaš

Vlastoručni potpis studenta

Sadržaj

1. Uvod u istraživanje hominina kao plijena	1
2. Fosilni nalazi hominina kao plijena	2
2.1 Metodološki problemi u istraživanju fosila hominina s karnivorskim oštećenjima	2
2.2. Afrika	5
2.2.1 Tugen Hills, Kenija	5
2.2.2 Aramis, Etiopija	6
2.2.3 Taung Quarry, Južna Afrika	7
2.2.4 Swartkrans, Južna Afrika	8
2.2.5 Olduvai Gorge, Tanzanija	9
2.2.6 Olorgesailie, Kenija	11
2.2.7 Florisbad, Južna Afrika	11
2.2.8 Thomas Quarry I, Maroko.....	12
2.3. Europa	12
2.3.1 Dmanisi, Gruzija	12
2.3.2. Cova Negra, Španjolska.....	13
2.4 Azija	14
2.4.1 Zhoukoudian, Kina.....	14
2.5 Predacijski rizik tijekom evolucijske prošlosti	15
3. Evolucijske strategije za izbjegavanje predacije	20
3.1 Bihevioralne obrambene strategije hominina	21
3.2 Morfološke obrambene strategije hominina	28
4. Zaključak	33
5. Prilozi	35
6. Literatura	42
7. Sažetak	52
8. Summary	52

1. Uvod u istraživanje hominina kao plijena

Kompleksan odnos hominina i mesoždera jedna je od tema paleoantropologije koja nam donosi znatne spoznaje o ponašanju i ekologiji hominina. Rosell i suradnici ističu da postoji pet modela kojima možemo sumirati taj dinamičan odnos: hominini kao redoviti strvinari ostataka koje su snabdjeli mesožderi; mesožderi kao strvinari ostataka koje su snabdjeli hominini (najčešći model gledano arheološki); mesožderi kao plijen hominina; hominini kao plijen mesoždera; koegzistencija, komezalizam i domestikacija (2012:127). Istraživački interes, sukladno procjeni da je prehrana mesom imala važnu ulogu u evoluciji čovjeka, okrenut je više homininima koji love i (pasivno ili aktivno) strvinare, nego li homininima kao plijenu grabežljivaca. Dolazi stoga do impetusa da se ipak pokaže veće zanimanje za istraživanje načina na koji je život hominina kao plijena mesoždera milijunima godina utjecao na njihovu bihevioralnu i kognitivnu evoluciju (Daignault 2020).

Tafonomska istraživanja fosila hominina iz razdoblja plio-pleistocena nisu brojna, no njihovi rezultati uključuju i ostatke hominina s karnivorskim oštećenjima koja su mogla nastati perimortalno i time šire sliku koju imamo o interakcijama hominina i mesoždera. Takve studije nastoje otkriti i potencijalni identitet životinje koja je ostavila tragove na fosilima hominina i do koje je mjere rizik od predacije utjecao na aktivnosti hominina na nalazištu (Njau i Blumenschine 2012:408). Iako se metodologija neprestano razvija, utvrđivanje i interpretiranje karnivorskih oštećenja na fosilima ne dovodi do jednoglasnog zaključka. Oštećenja za koje se pretpostavlja da su ih napravili grabežljivci, bilo sisavci, ptice ili gmazovi, na fosilima koji pripadaju rodu *Orrorin*, *Ardipithecus*, *Australopithecus*, *Paranthropus* i *Homo* mogu se nerijetko tumačiti i kao slučaj predacije i kao postmortalne modifikacije (Camarós et al. 2017:607).

Jedan od najpoznatijih fosilnih dokaza za predaciju na hominine jest nalazište Swartkrans (Južna Afrika) gdje su nađeni fosilni ostaci *Australopithecus robustus*-a. C.K. Brain je u *The Hunters or the hunted* (1981) donio uvjerljivu i široko prihvaćenu interpretaciju u kojoj su ovi australopiteci prije 2 milijuna godina bili žrtve napada leoparda. Ovo je djelo imalo važnu ulogu u stvaranju nove paradigme – uz prominentne modele “Man the hunter” i “Man the scavenger”, počinje se razvijati i “Man the hunted” (Hart i Sussman 2011:21-22). Time je tafonomska analiza došla u prvi plan, iako inače čini sporedni dio u paleoantropološkim studijama fosila hominina. U rijetkoj monografiji na ovu temu, *Man the Hunted: Primates, Predators, and Human Evolution* (2005), D. Hart i R. Sussman svoju stručnost u primatologiji

koriste kako bi demonstrirali da su se hominini kao i drugi primati razvijali kao plijen brojnih predatora, odbacujući pritom dokaze za hominine kao lovce do vrlo nedavno u evolucijskoj prošlosti. Ostaje činjenica da je direktna konfrontacija između hominina i velikih zvijeri tema koja nije opširno istražena. Istraživanje predacije na hominine moglo bi se stoga pokazati kao ključnim zadatkom u analizi bihevioralnog i kognitivnog razvoja hominina, uključujući razvoj suradnje i tehnologije (Camarós et al. 2015:635, 642).

Korisnost istraživanja u ovom području proizlazi stoga iz potrebe da se preciznije evaluira predacijski pritisak tijekom naše evolucijske prošlosti te da se procijeni potreba za obrambenim strategijama u homininima. Poučeni i studijama primata, na predaciju se gleda kao na snažni selekcijski pritisak koji utječe na razvijanje protupredatorskih adaptacija u morfološkoj, kognitivnoj i društvenoj domeni primata, što opravdava pretpostavku da su se i hominini našli u okruženju intenzivne predacije koja je utjecala na njihov evolucijski razvoj (Isbell et al. 2018:1).

S namjerom da se sintetizira sadašnje stanje istraživanja hominina kao plijena, u radu će se najprije razmotriti metodologija istraživanja karnivorskih oštećenja na fosilima, a potom donijeti pregled samih fosilnih ostataka hominina s tragovima koji se interpretiraju kao rezultati karnivorskog oštećenja nastalih oko vremena smrti. Pregled obuhvaća osam arheoloških nalazišta u Africi, dva u Europi i jedan u Aziji. Potom se prikazuju arhaični grabežljivci koji su supostojali s homininima na području Afrike i Euroazije. Opasnost koju su predstavljali za hominine pokušava se pobliže odrediti kroz rekonstrukciju njihove morfologije i ponašanja te usporedbi sa srodnim živućim vrstama. U drugom se dijelu rada donose teorije o obrambenim strategijama hominina, koje se oslanjaju u velikoj mjeri na modele živućih primata i analogije s velikim čovjekolikim majmunima. Strategije su podijeljene na bihevioralne i morfološke, s ciljem da se da što preglednija slika o tome kako su se hominini mogli braniti od napada velikih zvijeri i za koje evolucijske promjene je predacija mogla biti stimulus.

2. Fosilni nalazi hominina kao plijena

2.1 Metodološki problemi u istraživanju fosila hominina s karnivorskim oštećenjima

Tragovi zubi na modernim i fosilnim kostima mogu biti rezultat različitih aktivnosti grabežljivaca. Za mesoždere i biljojede kost je mogla biti izvor kalcija, kalija i fosfora, ili pak koštane srži i masnog tkiva u slučaju mesoždera. Glodavci također ostavljaju tragove koristeći kost za nutritivne i nenutritivne svrhe, kao što je trošenje sjekutića. Ako je namjera bila konzumiranje mesa s kosti, sporedan proizvod mogu također biti tragovi na kosti (Pobiner

2008:374). Mikroskopske analize omogućuju stvaranje kriterija po kojima se tragovi klasificiraju kao karnivorska oštećenja. Primjerice, očnjaci sisavaca mesoždera ostavljaju tragove koji gledano u presjeku imaju oblik kosog slova U. Osim probodnih tragova (eng. *tooth punctures*), L.R. Binford razlikuje i jamice (*tooth pits*), usjeka (*tooth scores*) i brazde (*tooth furrows*). Probodni tragovi odnosno puknuća nastaju na mjestima gdje se kost "urušila" pod zubima životinje, i to najčešće kao rezultat glodanja kosti, ne žvakanja mesa (1981:44). Jamice su udubine koje nastaju kada životinja prelazi s meke na tvrdu kost pokušavajući izvaditi koštanu srž unutar šupljine. Usjeci nastaju kada se kost okreće u čeljusti u dodiru sa zubima ili kada životinja vuče zube preko kosti. Ovi tragovi mogu nalikovati modifikacijama koje su rezultat kamenog oruđa, no ovi posljednji ipak rijetko slijede konture kosti (ibid. 46). Brazdanje rezultira rupom u mekom koštanom tkivu zbog opetovanog djelovanja očnjacima na spužvasto koštano tkivo (ibid. 48).

Probodi i jamice su dakle kružne, ovalne ili poligonalne oznake koje nastaju izravnim pritiskom na površine kostiju. Probodni tragovi prolaze kroz sve slojeve kompaktne kortikalne kosti, dok su jamice pliće i manje, i ne penetriraju kroz sve slojeve. Usjeci i brazde su linearni tragovi koji se razlikuju u duljini i, kao što je rečeno, imaju U-oblik. Kao i u prethodnom primjeru, brazde penetriraju kompaktnu kost, a usjeci ne. Osim ovih tragova, prepoznaju se i prijelomi i fragmentacije kosti. Navedeni tragovi zubi mogu biti prisutni pojedinačno ili u skupinama (Pobiner 2008:374). Domínguez-Rodrigo i Piqueras su pokazali da postoje statistički značajne razlike u dimenzijama zubnih jamica na epifiznoj kosti koje se mogu grupirati u tri skupine: tragovi manji od 4 mm, koje ostavljaju svi mesožderi izuzev lavova, posebno manji kanidi poput šakala i felidi srednje veličine poput leoparda i geparda; tragove 4-6 mm ostavljaju mesožderi srednje i velike veličine, što uključuje i lava ali ne i ostale felide; tragove iznad 6 mm ostavljaju velike zvijeri poput lavova i hijena (2003:1386). Identificiranje potencijalnih mesoždera koji su ostavili oštećenja na kostima uslijed konzumiranja utječe na to kako će se rekonstruirati interakcije hominina i mesoždera i time njihove ekologije i ponašanje (ibid. 1385).

Osim mjerenja dimenzija, bilježenje frekvencija pojedinih tragova i omjer jamica spram usjeka su metode koje se također koriste pri identifikaciji životinje. Mikrofotogrametrija i geometrijska morfometrija su novije tehnike koje omogućuju karakterizaciju morfološke varijabilnosti između mesoždera. Nova istraživanja pronalaze načine da nadiđu i tafonomske varijable kao što je gustoća kostiju koje utječu na rezultate (Arriaza et al. 2019:8). Eksperimentalne studije koje simuliraju načine hranjenja mesoždera te stvaranje opsežne

komparativne zbirke pridonosi analizi ovakvih tragova i identifikaciji mesoždera koji ih je ostavio. Ipak, za potpunu istragu analiza tragova zubi na kostima nije dovoljna te se mora spojiti s kontekstualnim dokazima s nalazišta, odnosno potrebna je standardizirana integracija svih dostupnih tafonomskih, paleontoloških i paleoekoloških podataka (Njau 2012:47). Tehnike iz područja znanosti o podacima kao što su 3D modeliranje, robusno modeliranje podataka, algoritmi umjetne inteligencije i već spomenuta geometrijska morfometrija mogu dati rezultate između 88 i 98 % preciznosti, što ih čini vrijednim načinom identifikacije mesoždera preko morfologije njegovih zubnih jama (Courtenay 2021:1).

Točnijoj interpretaciji može znatno pridonijeti i analiza distribucije oštećenja na kostima. Primjerice, studija Camarós et al. (2016) potvrdila je da u napadima velikih zvijeri, kao što su medvjedi, felidi, kanidi i hijene, najviše stradava glava i lice. Tako je osam odraslih ljudskih kranija nađenih u dva brloga hijena u Izraelu nađeno bez lica, s tragovima koji upućuju na žvakanje na bočnim stranama očnih šupljina (Camarós et al. prema Margvelashvili et al. 2022:13). Postoje pak prepoznatljivi obrasci u oštećenjima koji se mogu grupirati po porodicama mesoždera s obzirom na to da porodice imaju specifičan način napada, koji proizlazi i iz toga napadaju li sami ili u čoporu te je li napad predatorske ili defenzivne prirode (Camarós et al. 2015:640).

Korisne mogu biti i metode koje traže analogije s modernim slučajevima predacije na ljude. Forenzičnom metodologijom obrađeni suvremeni napadi i nastale traume na kostima daju vrijedna saznanja po pitanju napada mesoždera u prošlosti kada se uspoređuju s fosilnim oštećenjima. Uspoređivati se mogu ne samo obrasci ozljede, nego i posttraumatske degenerativne osteološke promjene (Camarós et al. 2015:642-643). Analogije su posebno važne zbog malene vjerojatnosti da žrtva napada ostane dobro sačuvana u obliku fosila nakon što je bila barem jednim dijelom konzumirana te potom izložena elementima i strvinarima (Daignault 2020:18). Moderne analogije od pomoći su i pri vrednovanju toga u kojoj su mjeri ljudi preferirani plijen za određene mesoždere (ibid. 23).

Daljnje poteškoće pojavljuju se u interpretaciji karnivorskih oštećenja koja mogu ukazivati i na strvinarenje i na predaciju, što nas dovodi do različitih zaključaka o bihevioralnim implikacijama svakog slučaja. Sličan rezultat daje i fatalni predatorski napad mesoždera, kada govorimo o perimortalnoj tafonomiji, i strvinarenje koje može biti bliže ili dalje od događaja smrti i smatra se postmortalnom tafonomijom (Camarós et al. 2017:614-615). Antemortalne i perimortalne ozljede identificiraju se preko tragova iscjeljivanja i upale,

ili preko prisutnosti spiralnih, nepotpunih ili kompresijskih lomova. Kosi rubovi loma, zrakaste ili zvjezdaste linije i koncentrični kružni uzorci također naznačuju da se možda radi o perimortalnom oštećenju, kao i općeniti dojam da lom ima glatku i finu strukturu jer je kost bila svježija. S druge strane, postmortalne modifikacije na suhoj i krhkoj kosti rezultiraju većom fragmentacijom i različitim bojama na krajevima loma (Margvelashvili et al. 2022:4).

Već spomenuti problem preklapanja tipova oštećenja koje su ostavili mesožderi i koji su nastali korištenjem kamenog oruđa ilustrira slučaj neandertalske lubanje procijenjene starosti na oko 50 000 godina iz spilje Guattari, Monte Circeo (Italija). Prijašnje interpretacije da su oštećenja rezultat kanibalizma zamijenila su tumačenja prema kojima su lubanju, nađenu u brlogu hijene, oštetile hijene ostavljajući na njoj tragove grizenja vidljive u proširenju na bazi lubanje i na čeljusti (Hart i Sussman 2009:261). Nova istraživanja (2019-2023) u jednoj od komora spilje Guattari zvanoj Stanza del Laghetto (hrv. *Komora malog jezera*) potvrđuju da se radi o jazbini hijene. Nađeno je oko 40 ljudskih kostiju, preko 14 000 životinjskih ostataka s kojima su neandertalski ostaci (starosti oko 65 000 godina) pomiješani, stotine koprolita spiljske hijene i brojni kameni artefakti. Veliki dio faunalnih ostataka te neandertalski fosili nose tragove grizenja mesoždera, vjerojatno hijene (Rolfo et al. 2023:1). Petronio i suradnici navode da je spiljska hijena u spilju donosila ulovljeni plijen, ali je bila i uvježbani strvinar (2021:33). Razlikovanje tragova oruđa od karnivorskih, kao što je ovdje slučaj, temelji se na činjenici da tragovi oruđa imaju izdužen, V-oblik u presjeku u kojima su vidljive mikro pruge (Njau 2012:47). Također, ljudi koriste metodu zvanu “crack and twist” koja rezultira spiralnim lomovima te lome duge kosti longitudinalno (Binford prema Tutt 2003:115).

2.2. Afrika

2.2.1 Tugen Hills, Kenija

Najstariji fosil hominina koji nosi znakove predacije jest *Orrorin tugenensis* iz Kapsomina u Baringo distriktu u Keniji. Ovu vrstu našao je 2000. godine istraživački tim koji uključuje Martina Pickforda i Brigitte Senut koji su u sedimentima starim šest milijuna godina našli lijevi femur, dijelove čeljusti sa zubima, izolirane gornje i donje zube te kosti ruke i prsta. Ubrzo nakon nalaska analiza bedrene kosti pokazala je da je ovaj hominin bio sposoban za bipedalni hod, ali nadlaktična kost i falanga ruke potvrđuju da je *O. tugenensis* imao prilagodbe i za kretanje po drveću (Senut et al. 2001:137). Kasnije analize također su došle do zaključka da se radi o bazalnom članu klade hominina koji je bio adaptiran za dvonožnost i imao primitivnu dentalnu anatomiju (Richmond i Jungers 2008:1664).

Upravo su na femuru (Slika 1) i na nekoliko drugih životinjskih kosti Pickford i Senut uočili tragove zubi i predložili objašnjenje po kojem je velika zvijer, možda mačka nalik leopardu, sabrala kosti blizu podnožja stijene. To potkrjepljuje tip ovih tragova, kako na fosilima hominina, tako i na ostacima sisavaca u kojima prevladavaju srednji do mali preživajući i sakati majmuni, i veličina plijena, a na nalazištu je pronađena i falanga ovog grabežljivca (Pickford i Senut 2001:149; Hart i Sussman 2009:257). Okolina u kojoj je živio *O. tugenensis* vjerojatno se sastojala od otvorenog šumskog područja s nekim dijelovima u kojima je drveće bilo gušće te jezerom u blizini (ibid.).

2.2.2 Aramis, Etiopija

Hominin *Ardipithecus ramidus* nađen je u Aramisu, u regiji Middle Awash koja se nalazi u Afarskoj depresiji Etiopije, početkom 90-ih godina te se njegova starost procjenjuje na 4.4 milijuna godina. Stanište *A. ramidus*-a bilo je šumovito područje (WoldeGabriel et al. 1994:330). Nalaz uključuje djelomični ženski kostur s većinom lubanje, šakama, stopalima, udovima i zdjelicom. Visina ove ženke za života bila je oko 120 cm, a težila je oko 50 kg. Čini se vjerojatnim da je kombinirala palmigradno penjanje i dvonožno kretanje po drveću (White et al. 2009:65; Gibbons 2009:37). Oni koji se ne slažu s teorijom fakultativnog odnosno neobaveznog dvonožnog kretanja naglašavaju da zdjelica i koljeno ne daju u potpunosti uvjerljive dokaze. Kranij pak opravdava izbor da se ovaj nalaz smatra homininom (Gibbons 2009:39).

Tragovi zuba mesoždera prisutni su na kranijalnim i postkranijalnim elementima *A. ramidus*-a, a nalaze se i na kostima većih i srednje velikih sisavaca nađenih na istom nalazištu (Slika 2). WoldeGabriel i suradnici mjesto nalaza ocrtao su kao ravnicu na kojoj su grabežljivci modificirali raštrkane lešine srednje velikih i velikih sisavaca, poput sakatih majmuna i šupljorožaca (1994:332). Iako autori ne identificiraju grabežljivca, značajno je da je nalaz *A. ramidus*-a popraćen nalazima krokodila, pitona, hijena, divljih pasa, sabljozube mačke, mačke koničnih zubi i izumrlog kratkonosnog medvjeda (Hart i Sussman 2009:257). Louchart i suradnici opisuju modifikacije na fauni koju čine srednje krupni i veliki sisavci iz Aramisa kao perimortalna i postmortalna oštećenja. Manji dio tragova zubi interpretira se kao trag krokodila, a odbacuje se mogućnost da su predatorske ptice odgovorne za napade. Vjerojatnije je da su za perimortalno lomljenje kostiju odgovorni veliki sisavci. Ističu se hijenidi *Ikelohyaena abronia* i *Crocota dietrichi*, medvjed *Agriotherium* i četiri prave svinje, ali napominje se i da je kanid svojte *Eucyon* bio prisutan (2009:66e1).

2.2.3 Taung Quarry, Južna Afrika

Juvenilni bipedalni fosil *Australopithecus africanus*-a iz Južne Afrike koji se sastoji od lubanje prepoznao je kao fosil hominina Raymond Dart 1924. godine. Prozvan je Taung djetetom jer je procjena starosti u trenutku smrti tri godine. Starost fosila datira se na oko 2.8 milijuna godina. *Au. africanus* je po nalasku zadobio ključno mjesto u hipotezi poznatoj kao “killer ape”, koju je uz Darta popularizirao Robert Ardrey u knjizi *African Genesis*. Ova je vrsta ocrтана kao inherentno nasilna – bili su vješti lovci te nisu zazirali ni od kanibalizma. Faunska skupina iz Makapansgata za Darta su bili ostaci hranjenja *Au. africanus*-a. Ove je ideje pobio C.K. Brain svojim radom na nalazištu Swartkrans (Brain 1981; Pickering 2012:487).

Krajem prošlog stoljeća L.R. Berger i R.J. Clarke načinili su ponovnu analizu kranija i ostatka nalaza koji većinom čine manje životinje te zaključili da je grabežljiva ptica odgovorna za akumulaciju Taung fosila, pa tako i lubanje australopitecina (Berger i Clarke 1995:275). Taung dijete, težine 10-12 kg, na kraniju i endokastu ima tragove oštećenja u obliku udubljene frakture koja je uobičajena kod plijena orla. Da je u pitanju velika predatorna ptica nalik živućem krunastom orlu (*Stephanoaetus coronatus*) potkrjepljuje ponajviše analiza oštećenja na primatima nađenim u istoj skupini koja je našla mnoge sličnosti sa životinjskim materijalom koje su sakupili i modificirali južnoafrički orlovi. Veličina plijena, distribucija dijelova tijela i općenita kompozicija svih nalaza podudaraju se s plijenom orla, te je sva oštećenja koja je Dart pripisao grabežljivim radnjama samog *Australopithecusa* moguće objasniti kao djelo ptice grabežljivca. Depresijske frakture i probodni tragovi na kraniju načinile su po Bergeru i Clarkeu kandže, otvaranje lubanje i uklanjanje baze kranija u skladu je s postupkom kojim orao dolazi do hrane odnosno mozga, drobljenje lubanja i slomljene i deformirane čeljusti također su nastale u postupku hranjenja, te je ureze V-oblika ostavio kljun. Druge životinje su uz orla također mogle imati udjela u stvaranju ovakve skupine nalaza (ibid. 279-280; Berger 2006:166).

Desetljeće kasnije Berger je našao još uvjerljivije dokaze da je samo Taung dijete bilo plijen orla jer se dotad uočeno oštećenje sastojalo od depresijske frakture na superiornom dijelu lubanje koje neki nisu interpretirali kao trag ptice (Berger 2006:166). Berger, upoznat s novim saznanjima o oštećenju koje kandže krunastog orla mogu ostaviti na lubanjama majmuna, nakon ponovnog proučavanja lubanje Taung djeteta našao je sličan tip oštećenja (Slika 3 i 4) u obliku uboda promjera 1.5 mm lateralno od suznog kanala te nepravilne razderotine na posteriornom dijelu lijevog orbitalnog dna (2006:167-168). Iduće godine Berger i McGraw donose detaljnu usporedbu lubanje *Au. africanus*-a i afričkih majmuna iz Taï šume u Obali

bjelokosti koje su usmrtili i jeli moderni krunasti orlovi, koja je potvrdila sličnosti (2007:496). Autori su zaključili da postoji mogućnost da su velike predatorne ptice imale značajnog utjecaja na evoluciju ponašanja ranih hominina u izbjegavanju grabežljivaca kao što pokazuje jedan od prvih nalaza ranih hominina u Africi uopće (ibid. 498).

2.2.4 Swartkrans, Južna Afrika

Tafonomska istraživanja C.K. Braina faunalnih ostataka iz Sterkfonteina, Swartkransa i Kromdraaia u Južnoj Africi bila su potaknuta Dartovim i Ardreyevim idejama. Dartovi živopisni opisi hominina kao mesožderskih stvorenja koja nasilno batinjaju svoje žrtve do smrti i potom ih razdiru na dijelove kako bi konzumirali njihovu vruću krv i meso, za Braina su bili dovoljno provokativni da se odluči na tafonomsku analizu neke druge spilje kako bi se vidjelo mogu li druga nalazišta potkrijepiti Dartove zaključke (Dart prema Brain 1995:93). Kao što je već spomenuto, pokazala su da su *Australopithecus africanus* i *Paranthropus robustus*, kao i ostale životinje s ovih nalazišta, vjerojatno bile žrtve predacije velikih zvijeri, prije nego vješti lovci (Pickering 2012:489). Najuvjerljiviji dokazi za predaciju na hominine su oni iz Member 1 u Swartkransu iz koje dolazi skupina nalaza stara oko 1.7 milijuna godina. Member 3, star oko 1 milijun godina, sadrži pak prve potencijalne dokaze za korištenje vatre (Brain 1994:220).

Fosil SK 54, djelomični kranij djeteta, nađen je još 1949. godine te je uobičajeno opisan kao *P. robustus*, no postoje mišljenja da je taksonomski krivo klasificiran te treba biti smješten u rod *Homo* (Martin et al. 2024:1). Oštećenja na kraniju sastoje se od dvije rupe na parijetalnim kostima (Slika 5). Brain je ukazao na to da udaljenost između ovih ubodnih tragova iznosi 33 mm što odgovara udaljenosti između donjih očnjaka leoparda iz Swartkransa (SK 349). Vjerojatno je stoga da je leopard usmrtio dijete i odvuкао ga u osamljeno mjesto za hranjenje (Brain 1981:266,268). Ovaj kranij imao je ključnu ulogu u tome da se nalazi interpretiraju kao predacija mesoždera na hominine iako postoje i drugi fosili s karnivorskim oštećenjima (Martin et al. 2024:1). Osim leoparda, skupinu nalaza iz Swartkransa vjerojatno su sakupile i modificirale i druge životinje, kao što su sabljozube mačke i hijene (Brain 1981:268; Pickering et al. 2004:595).

Scenarij koji je opisao Brain temeljio se na tome da leopardi moraju braniti svoj plijen od hijena pa ga često nose na najbliže stablo. U Swartkransu su ta stabla bila iznad otvora pećine u kojoj su završili ostaci hominina i pavijana nakon što su postali plijenom leoparda, i gdje su se potom fosilizirali (Brain 1981:266). Zbog izuzetne količine primata u Member 1 kao plijena leoparda, čija se uobičajena prehrana pak tek manjim dijelom sastoji od primata,

moгуće je da se radilo o mački *Dinofelis* specijaliziranoj odnosno adaptiranoj na hranjenje primatima. Drugo objašnjenje za način na koji se hominini našli u pećini jest da su ondje našli mjesto za spavanje, no potom stradali od leoparda, što je slučaj viđen i kod pavijana na planini Suswa u Keniji (ibid. 270-271). Osim velike količine primata, ovo se nalazište ističe i po tome što je fosilni uzorak plijena obiluje mužjacima. Lockwood i suradnici zabilježili su pristranost prema mužjacima u pronađenim fosilima i povezali ju s društvenom strukturom dimorfne vrste *P. robustus*-a. Kao što je slučaj s dimorfnim primatima, moguće je da je i ove nedominantne mužjake karakteriziralo solitarno ponašanje i držanje na periferiji društvene grupe, zbog čega su bili više izloženi riziku predacije. Vidljivo je to i u pavijana, gdje je opaženo da je smrtnost mužjaka koji su se raspršili barem tri puta veća od mužjaka i ženki koji žive u grupi (2007:1444-1445).

Kromdraai i Sterkfontein također su često bili interpretirani kao nalazišta gdje su hominini sakupljeni i modificirani kao plijen mesoždera (Fourvel et al. 2018:92). Noviji nalazi stari oko 2 milijuna godina s lokaliteta Komdraai B uključuju fosile hominina *P. robustus*-a i ranog *Homo*. Među njima je i patela KW 8182 (Slika 6) s tipičnim tragom mesoždera u obliku zubnog zareza duljine 5 mm na lateralnoj strani. Pretpostavlja se da je velika zvjer koja je bila nagrizla ovu kost leopard ili hijena (ibid. 93). Novija istraživanja na Sterkfontein nalazima iz plio-pleistocena, odnosno nalazima iz Member 4 s obiljem australopitecina, ukazala su na to da je smeđa hijena modificirala 23 uzorka hominina, no pretpostavlja se da se radi o strvinarenju nakon što su umrli prirodnom smrću (Arriaza 2021:2-3,5).

2.2.5 Olduvai Gorge, Tanzanija

I. Davidson i S. Solomon (1990) predložili su interpretaciju po kojoj tragovi zubi na skoro cjelovitoj desnoj parijetalnoj kosti prepoznatoj kao *Homo habilis* s lokaliteta Olduvai Gorge pripadaju krokodilu. Poznat kao OH 7, ovaj je fosil starosti oko 1.7 milijuna godina nađen na nalazištu FLK NN, te pripada muškoj juvenilnoj jedinki. Mary Leakey zabilježila je da parijetalna kost OH 7 i gležanjska kost OH 8 s nalazišta FLK N nose tragove zubi – na OH 7 četiri skoro paralelne brazde široke 4-5 mm, te serija probodnih tragova na OH 8 od kojih je najveći 6x4 mm. Mesožder, ali vjerojatno ne hijena, rješenje je koje je ponudila Leakey (1971:228-229). J. Reader (1981) i P. V. Tobias (1991) smatrali su da se radi o tragovima neidentificiranog grabežljivca ili strvinara. J.K. Njau i R.J. Blumenschine provjerili su hipotezu Davidsona i Solomon da je tri od četiri ureza na kosti ostavio krokodil što se temeljilo na usporedbi s oštećenjima koja je morski krokodil uzrokovao na ljudskoj žrtvi. S obzirom na to da su tragovi (3.1-5.3 mm) bili veći od njihove eksperimentalno zabilježene maksimalne

veličine ureza koji je ostavio veliki krokodil u zatočeništvu (2.5 mm), autori su izrazili sumnju u njihov zaključak. OH 7 je vjerojatnije konzumirao mesožder nalik leopardu (2008:409,416).

Njau i Blumenschine donose detaljniju tafonomsku analizu hominina OH 8 i OH 35. Obje skupine fosila starosti su oko 1.8 milijuna godina. Individuu OH 8, vjerojatno ženku *Homo habilis*-a, predstavlja 12 kosti stopala, proksimalni krajevi kosti šake, dio palčane kosti i ključna kost (Leakey 1971:228). OH 35 čini lijeva goljenična i lisna kost koje su nađene 1959. i 1960. godine na nalazištu FLK Zinj. Taksonomski status nije jasan. Neki smatraju da se radi o nozi *Homo habilis*-a, ali predloženo je i to da pripada *Paranthropusu* (Njau i Blumenschine 2008:409). Autori su našli oštećenja koja upućuju na intenzivno hranjenje mesoždera. Na stopalu OH 8 tragovi u obliku jamica i proboda upućuju na manjeg do srednje velikog krokodila. OH 35 ima tragove hranjenja mesoždera nalik leopardu i krokodila, bez mogućnosti da se odredi slijed konzumacije ovih grabežljivaca. Zaključili su da su olduvajski hominini bili izloženi većem riziku od predacije zbog uporabe kamenog oruđa i strvinarenja zbog čega su posjećivali područje FLK 22 i FLK NN3, spavajući i druge aktivnosti obavljajući na sigurnijem mjestu. S vremenom su pak postali sposobni za nadgledanje i praćenje grabežljivaca u prostoru i učinkovito se počeli braniti oslanjajući se na oružje i kooperativnu obranu (ibid. 416).

Ponovne evaluacije oštećenja na OH 8 i OH 35 došle su do drugačijih zaključaka po pitanju grabežljivca koji ih je konzumirao. E. Baquedano i suradnici pokazao su da OH 8 i OH 35 vjerojatno nisu bili plijen krokodila. Štoviše, krokodili su ondje bili marginalni što se temelji na odsutnosti drugih životinjskih kosti s ekstenzivnim modifikacijama (2012:1728). Stoga, područje u kojima su nađeni ovi fosili nije bilo opasno i predstavljalo je mali rizik od predacije za hominine. Ostaci OH 8 nisu bili plijen krokodila, već ih je manji gmaz – vjerojatno krokodil – modificirao postmortalno. Tragovi na OH 35 ne mogu se definitivno pripisati krokodilima (ibid. 1735-1736). Autori su istaknuli i važnost taksonomske klasifikacije i preciznog određivanja koja je vrsta odgovorna za arheološke nalaze FLK Zinj i FLK NN3. Oko 1.85 milijuna godina prije sadašnjosti u istočnoj je Africi dokumentiran *Homo habilis*, *Homo rudolfensis*, *Homo erectus* i *Paranthropus boisei*, od kojih je svaki potencijalno mogao posredovati u stvaranju ovih nalazišta u Olduvajskom klancu. Rješavanje ovih nepoznanica omogućilo bi i vrednovanje rizika od predacije za svaku vrstu hominina i donošenje zaključaka o opasnosti ovih lokaliteta za hominine koji rabe kameno oruđe (ibid. 1734). Analiza koju je provela J. Aramendi i suradnici potvrdila je ovu interpretaciju. Modifikacije na OH 8 su povezane s krokodilima, a one na OH 35 (Slika 7) pripisane su drugom mesožderu kao što je hijena, lav, jaguar ili vuk (2017:9).

Tragovi na postkranijalnim elementima *Paranthropus boisei*-a (OH 80), starim oko 1.3 milijuna godina, također su analizirani. Sve duge kosti iz ove skupine nose karnivorske modifikacije, no samo bedrena kost, OH 80-12, nosi tragove zubi u obliku jamica na površini. Analiza koja se temeljila na kombinaciji geometrijske morfometrije i algoritama strojnog učenja ukazala je na to da je elemente konzumirao mesožder, te se najvjerojatnije radi o velikom felidu. Moguće je da je sekundarni pristup ostacima imala hijena. Naglašena je sličnost modifikacija s onima koje su napravili felidi u slučaju južnoafričkih australopitecina koje je analizirao C.K. Brain (Aramendi et al 2019:3,15).

2.2.6. Olorgesailie, Kenija

Hominin iz roda *Homo* nađen u Olorgesailieu u Velikoj rasjednoj dolini južne Kenije također ima tragove ugriza mesoždera. R. Potts, A. K. Behrensmeyer i drugi suradnici povezani s institucijom Smithsonian i Nacionalnim muzejom u Keniji objavili su nalazak 11 fragmenata lubanje starih 900 000 godina, od kojih jedan fragment, kako je anegdotalno zabilježeno, nosi tragove ugriza na lijevom grebenu obrve (Slika 8). Iako je moguće da se radi o strvinarenju, individua je mogla biti i žrtva predacije (Small 2005; humanorigins.si.edu “2004 Field Season: Day 13”). Fosili hominina nađeni su u sedimentima blizu vrha vulkanskog grebena. Taj greben spaja visoravni planine Olorgesailie s kotlinama u nizini gdje su nekoć bila jezera. Potts i njegov tim misle da su hominini živjeli u visoravnima oko planine, odakle su dobivali materijal za kameno oruđe, ali su se spuštali do izvora vode radi hrane, što potvrđuje činjenica da su ondje nađeni mnogi artefakti ali ne i fosili hominina. Fragment koji nosi tragove zubi i od kojeg je ostalo samo maleni dio neurokranija možda je pripadao individui koja se nije uspjela vratiti u utočište. Viša su područja vjerojatno bila sigurnija nego rubovi vodenih površina gdje su noću često prisutni grabežljivci (humanorigins.si.edu “Olorgesailie, Kenya”).

2.2.7 Florisbad, Južna Afrika

Djelomični kranij (Slika 9) iz Florisbada u Južnoj Africi našao je prof. T.F. Dreyer 1932. godine i starost mu se procjenjuje na oko 260 000 godina. Radi se o odrasloj jedinki s obzirom na prisutnost trećeg umnjaka (Curnoe i Brink 2010:504-505). Kranij se sastoji od velikog dijela frontalnih i parijetalnih kostiju i fragmenata lica. Fenotip fosila koji čini mješavina pleziomorfni i izvedeni obilježja kompatibilan je s nekoliko vrsta (*H. heidelbergensis*, *H. sapiens* i *H. neanderthalensis*) što otežava preciznu taksonomsku klasifikaciju (Bruner i Lombard 2020:89). Oštećenja na lubanji vjerojatno su ostavili zubi mesoždera poput hijene (Clarke prema Bruner i Lombard 2020:94). Na svodu kranija nalaze se duboke, abrazivne

brazde, vanjski je korteks probijen te je diploe penetrirana na nekoliko mjesta (Curnoe i Brink 2010:504-505).

2.2.8 Thomas Quarry I, Maroko

Dijafiza bedrene kosti iz spilje Grotte à Hominidés blizu Casablance (Maroko) predstavlja još jedan potencijalni dokaz za predaciju na hominine (Slika 10). Starosti procijenjene na oko 500 000 godina, ovaj fosil možda pripada *Homo rhodesiensis*-u, homininu koji je zastupljen u nalazima sa srednjepleistocenskog lokaliteta Thomas Quarry I gdje je femur i nađen u iskapanjima poduzetim između 1994. i 2011. godine. Tragovi zubi u obliku ureza, usjeka i jamica vidljivi su na oba kraja kosti. Pet zubnih jamica duljine veće od 4 mm i širine 2 mm upućuju na to da je velika zvijer modificirala kost. S obzirom na to da nalaz dolazi iz spilje moguće je da je individua ondje dovučena nakon što ju je životinja, možda hijena, usmrtila. Ipak, dokazi da se radi o predaciji a ne o strvinarenju nisu dostatni, pa nije moguće ukloniti niti jednu od opcija (Daignault 2020:18-19; Daujeard et al. 2016:10-11).

S femurom su povezani artefakti ašelejenske kulture i bogata fauna sisavaca (Daujeard et al. 2016:1). Potencijalni grabežljivci na ovu kost su hijene (*Crocota crocota* ili *Hyaena hyaena*), medvjedi (*Ursus biberoni*) ili veliki felid kao što je *Panthera sp.* ili sabljozuba mačka. Na kosti su vidljivi znakovi poput uglačanih rubova i fraktura koje su asocirane s tragovima zuba koje upućuju da je kost bila svježa i da se radi o perimortalnom oštećenju. Drugi lomovi na kosti pak ukazuju i na postmortalnu modifikaciju (ibid. 11-12). Velika količina fosila hominina koja je ondje nađena korespondira količini zebri, pavijana, bradavičastih svinja i antilopa koje su također ondje nađene u raspršenom stanju, što dodatno potvrđuje da se su hominini mogli biti plijen. Ipak, mnogi procesi mogli su utjecati na prostorno raspoređivanje kostiju (ibid. 15). U srednjem pleistocenu u sjevernoj Africi hominini su lovili i koristili isti plijen koji su konzumirali i mesožderi. Kada se tome pridoda da su se ponekad preklapala i njihova prirodna skloništa, autori zaključuju da je odnos hominina i mesoždera mogao karakterizirati konflikt i dinamičnost po pitanju tko je čiji plijen/strvina (ibid. 16).

2.3. Europa

2.3.1 Dmanisi, Gruzija

Dmanisi u Gruziji ranopleistocensko je nalazište na kojem je od 1991. godine nađeno pet kranija, četiri mandibule i mnogobrojni postkranijalni elementi koji uključuju rebra, kralješke, ključne, nadlaktične, bedrene i goljenične kosti, iver i elemente stopala. Starost fosila procijenjena je između 1.7 i 1.8 milijuna godina (Margvelashvili et al. 2022:1-2). Ovi nalazi

dokumentiraju prvu ekspanziju hominina odnosno ranog *Homo* u Euroaziju, koja je dakle prethodila povećanju mozga i unapređenju tehnologije. Osim bogate zbirke fosila hominina, faunalne su kosti također obilne. Najmanje pedeset različitih životinjskih vrsta je zastupljeno; među njima sabljozube mačke, hijene, žirafe, slonovi, nosorozi, nojevi i jeleni. Obilje neobrađenih kamenih manuporta je također nađeno pa se pretpostavlja da su se koristili i u svrhe bacanja na grabežljivce kako bi ih otjerali (Lordkipanidze 2024:12-13). Iako je veličina mozga manja nego što bi se očekivalo od ove vrste, fosili iz Dmanisija smatraju se *H. erectus*-om (Wong 2003:76).

Najuvjerljivije dokaze za predaciju nosi kranij D2280, endokranijalnog volumena 730 cm³. Mesožder koji je konzumirao kranij mogla je biti hijena *Pachycrocuta* ili veliki felid *Panthera*, no ne isključuje se ni mogućnost predatorske ptice (Margvelashvili et al. 2022:14). Ovaj kranij ima oštećenja zigomatične kosti i mastoidnog područja te mu nedostaje lice. Iako nedostaju ubodni tragovi, nedostatak viscerokranija može biti jačim dokazom za aktivnost mesoždera nego li tragovi zubi (Slika 11). Osim D2280, humerus D2715 ima slomljen kraj, ključna kost D4162 ima ubodni trag, te nepravilna oštećenja na gonijanim kutovima mandibula također ukazuju na moguću modifikaciju koju je napravio mesožder. Zabilježene su i kosti s hrapavim rubovima i ljuštenjem koje upućuju na žvakanje, a jedna je bila i u dodiru s koprolitima. Faunalni nalazi s lokaliteta također pokazuju modifikacije u skladu s aktivnošću mesoždera (ibid. 12-13). Na kraniju D2280 analizirana su i ekstenzivna patološka obilježja (ibid. 1). Faktori kao što su bolest, te dob i društveni položaj mogli su imati utjecaj na rizik od predacije (ibid. 14).

2.3.2. Cova Negra, Španjolska

Camarós i suradnici (2017) analizirali su nekoliko neandertalskih fosila s karnivorskim oštećenjima. Manjak studija koje su posvećene ovakvih oštećenjima na fosilima *Homo neanderthalensis*-a ali i hominina općenito objašnjavaju poteškoćama koje se javljaju u prosuđivanju prirode uzroka, odnosno radi li se o predaciji ili strvinarenju, i odgovornog mesoždera (2017:607). Skupine nalaza koje su proučavali dolaze iz Cova Negra (Španjolska), Valdegobe (Španjolska), Los Moros de Gabase (Španjolska), Jarame IV (Španjolska), Fonds de Fôreta (Belgija), Hohlenstein Stadela (Njemačka) i Kalamakije (Grčka). Samo su za nalaze iz spilje Cova Negra (Slika 12) donijeli zaključak da se moglo raditi o velikom napadu mesoždera, prije nego o strvinarenju. Moguće je da je u pitanju leopard (*Panthera pardus*) što se podudara sa životinjskim nalazima u spilji (ibid. 616). Neandertalski fosil koji nosi uvjerljive tragove predacije jest fragment desne parijetalne kosti koji pripada juvenilnoj jedinki. U pitanju

su dvije jamice koje odgovaraju zubima srednje velike zvijeri poput felida. Nalazi iz Cova Negre datiraju se u drugu polovicu srednjeg pliocena do u kasni pleistocen. Ukupno je 24 kranijalna, postkranijalna i dentalna elementa ovdje nađeno (ibid. 608-609). Probodne tragove vidljive na parijetalnoj kosti Camarós i suradnici usporedili su s onima na kranijalnim fragmentima SK 54 koje je C. K. Brain opisao kao napad leoparda (2015:640-641).

2.4 Azija

2.4.1 Zhoukoudian, Kina

Nalazište Zhoukoudian u Kini držalo se do 2000-tih godina primjerom kanibalizma kod hominina zbog oštećenja u obliku nedostatka viscerokranija i proširenog velikog otvora na lubanjama. Fosili koji su pripisani *Homo erectus*-u, stari 450 000 godina, imali su oštećenja koja su N. Boaz, R. Ciochon i suradnici 2000. godine ponovno analizirali i ovaj put interpretirali kao modifikacije koje je uzrokovala velika hijena *Pachycrocuta brevirostris*, a ne drugi hominini (Hart i Sussman 2011:24). Fosili s lokaliteta 1 bili su analizirani kroz njihove originale ili odljeve jer su originalni izgubljeni u Drugom svjetskom ratu (Boaz et al. 2000:224).

Četrdeset i devet koštanih fragmenata nosi neposredne ili posredne dokaze tragova ugriza, grizenja, žvakanja, proboda zubima i/ili fragmentacije koje su uzrokovale velike zvijeri (Slika 13). Tim nalazom su autori doveli u sumnju i prijašnje hipoteze da je spilja Zhoukoudian za *Homo erectus* predstavljala mjesto njegova svojevoljnog obitavanja (ibid. 233). Analiza je pokazala da je vjerojatnije da su hijenidi donijeli ostatke hominina u spilju (ibid. 224). Primjerice, lubanja V nosi trag ugriza na lijevom supraorbitalnom torusu koji u presjeku ima U-oblik. Bez rubova koji se ljušte ili lome, pretpostavka je da je kost još bila svježija kada je došlo do oštećenja. Zapažanja na ovom i drugim elementima u skladu su s onima što su već bili naznačili F. Weidenreich, W.C. Pei, S. Lin, L.R. Binford, C.K. Ho, N. M. Stone i Z. Dong (ibid. 230,233). Najuvjerljiviji dokazi za hipotezu da su hijenidi modificirali ove fosile nalaze se na postkranijalnim ostacima, odnosno na bedrenim kostima, od kojih femur V osim tragova ugriza ima i tragove jetkanja koji upućuju na probavljanje i regurgitaciju (ibid. 226).

Autori nisu izrazili sumnju u to da je veliki i snažni hijenid kao što je *Pachycrocuta brevirostris* mogao modificirati kosti hominina (ibid. 228). No zbog njezine velike građe, trk ove hijene mogao je biti znatno usporen što znači da je bila lošije adaptirana na lov nego moderne hijene. S obzirom na to da se moglo raditi o agresivnom strvinaru prije nego

predatoru, Boaz, Ciochon i suradnici ostavili su otvorenim pitanjem jesu li ostaci u spilju doneseni nakon lova ili strvinarenja velikoga grabežljivca (Pickering 2005:161-162).

2.5 Predacijski rizik tijekom evolucijske prošlosti

Hominini koji su živjeli između 6 i 1.8 milijuna godina prije sadašnjosti na afričkom kontinentu dijelili su taj prostor s brojnim vrstama grabežljivaca. Procijenjeno je da je tada postojalo deset puta više velikih predatorskih vrsta koji su pritom i veličinom nadilazile svoje živuće potomke (Treves and Palmqvist prema Sussman et al. 2018:4). Velike vrste u redu zvijeri mogu se definirati kao one čija je tjelesna masa veća od 34 kg. A. Treves i P. Palmqvist navode da je između 6 i 3.6 milijuna godina bilo pet rodova velikih zvijeri koji su danas izumrli. Među njima je dugonogi medvjed *Agriotherium*, hijenid *Chasmaporthetes*, i sabljozubi felidi *Homotherium*, *Machairodus* i *Dinofelis*. Njima se prije oko 3.6 milijuna godine pridružuju veliki kanid *Lycaon lycaonoides*, tri felida *Acinonyx*, *Megantereon* i *Panthera*, te hijenidi *Crocota*, *Pachycrocota*, *Hyaena* i *Parahyaena* (2007:357). Od tada se pak prati trend smanjenja bioraznolikosti velikih zvijeri (Lewis i Werdelin prema Daignault 2020:13). Oko 1.8 milijuna godina prije sadašnjosti mnoge arhaične zvijeri izumrle su u Africi, u isto vrijeme kada su se počela smanjivati šumska područja što je rezultiralo većim travnatim površinama te se povećao broj papkara u velikim stadima (ibid.). Zapadna Euroazija tijekom plio-pleistocena također je doživjela smanjenje broja velikih zvijeri (Oksanen 2019:615). U kasnom su pleistocenu u centralnoj Europi pak vrhunski grabežljivci bile hijene *Crocota crocuta spelaea* i stepski lav *Panthera leo spelaea* (Diedrich 2014:1).

Medvjed *Agriotherium* i sabljozube mačke *Dinofelis* i *Megantereon* možda su naginjali šumovitijim staništima s obzirom na to da se pretpostavlja da su lovili iz zasjede. Ukazuje na to njihova postkranijalna morfologija, posebice snažne prednje noge. Usporedbe fosila *Dinofelis*-a s modernim zvijerima pokazale su da njegovi kranijalni i dentalni elementi više nalikuju panterama, dok je postkranijalno blizak današnjim lavovima, tigrovima i leopardima. Moguće je da su *Homotherium* i *Machairodus*, također sabljozube mačke, više preferirali otvorena staništa, kao i hijene *Chasmaporthetes* i *Pachycrocota*. *Pachycrocota* se posebno povezuje s otvorenim habitatima u kojima može naći lešine srednje do velikih kopitara koje je iza sebe ostavio *Machairodont*. Sabljozuba mačka *Homotherium* i gepard *Acinonyx* bili su prilagođeni i za napad iz zasjede i za potjeru. S druge pak strane, kanid *Lycaon*, koji je vjerojatno lovio i u čoporu, i hijena *Crocota* mogli su ići za plijenom u potjeri duljine veće od jednog kilometra. Treves i Palmqvist zaključuju da je najranjiviji bio onaj plijen koji je najbliži grabežljivcu, koji je daleko od svog utočišta, ili je prespor zbog starosti ili drugih razloga. Fosili

hominina starosti između 6 i 1.8 milijuna godina nalaze se u područjima koja su nekoć bila mješavina šumovitog i otvorenog staništa gdje su nađeni i ostaci zvijeri *Chasmaporthetes* i *Pachycrocuta*, te *Dinofelis*, *Homotherium*, *Machairodus* i *Megantereon*. Do još većeg preklapanja u staništima dolazilo je oko i u spiljama koje su koristili felidi i hijenidi i vjerojatno hominini – pretpostavka koja se temelji i na spiljskim nalazima kamenog oruđa. U spiljama su lovili leopardi, koji su pak jedini koji love plijen i na drveću na visini do 15 metara (2007:359-360). Primati uobičajeno čine maleni dio leopardove raznovrsne prehrane. Iako preferiraju plijen između 10 i 40 kilograma, leopardi mogu uloviti i eland antilopu od 345 kg te životinje lakše od jednog kilograma (Isbell et al. 2018:2).

S obzirom na to da su moderni sivi medvjedi ponajviše konfrontacijski strvinari, pretpostavlja se da je i već spomenuti medvjed *Agriotherium* također prakticirao strvinarenje, pa su napadi na hominine vjerojatnije bila oportunistička nego li redovna pojava. Isti je zaključak donesen za pliocenske hijene. Ako se njihovo ponašanje može temeljiti na sličnosti s današnjim prugastim i smeđim hijenama, one su bile nekonfrontacijski strvinari većinu vremena (Treves i Palmqvist 2007:363-364). Hijene su, kako pokazuju arheološka istraživanja, redovito skupljale kosti hominina posebno na spiljskim lokalitetima, no to ne vodi automatski do zaključka da su i najviše konzumirale hominine u usporedbi s drugim zvijerima (Daujeard et al 2016:15). Raznolikost hijena bila je velika – preko stotinu vrsta identificiranih na temelju fosilnih nalaza – te se dio njih razvijao u smjeru veće brzine (poput *Chasmaporthetes*) dok je drugi otišao u smjeru veće snage koje danas vidimo u smeđoj i prugastoj hijeni. Sa svojih dvjesto kilograma, *Pachycrocuta* je bila najveća zabilježena hijena ikada. Moguće je da je lovila u čoporima te je posvjedočeno da je na području Kine konzumirala vunastog nosoroga i golemog losa (Daignault 2020:16). Bila je zbog veličine sporija nego hijena *Crocuta* te tafonomske analize naginju strvinarenju kao načinu prehrane. Neke su hijene oportunistički lovci, kao i neki medvjedi, što znači da ih plijen može pokušati izbjeći ako ih detektira na vrijeme i pobjegne u sklonište. Neki će pak oportunistički grabežljivci pratiti plijen u sklonište (Treves i Palmqvist 2007:360). C.K. Brain smatrao je da su izumrle hijene koje su lovile ponašanjem bile slične afričkim divljima psima koji plijen hvataju time što ga iscrpljuju praćenjem na velike udaljenosti (1981:271). Za hijene se dakle može sa sigurnošću reći to da su strvinarile tijela hominina, vjerojatno i tako da su vadile kosti iz zemlje koje nisu bile duboko zakopane, te da su kao i hominini sezonski okupirale određene spilje (Diedrich 2014:25).

Od prije 4 do 5 milijuna godina hominini su koegzistirali i s kanidima. Fosilne potvrde velikih kanida stare su oko 3.5 milijuna godina, no količina fosila nedovoljna je za konkretne

zaključke o tome jesu li predstavljali opasnost za hominine. C. Daignault ipak ističe da veličina, brzina, izdržljivost i suradnja koja je vidljiva u živućih vrsta predstavlja zastrašujući aspekt ove porodice (2020:15). Potencijalna opasnost mogla je doći i od krokodila. Osim primjerice nilskog krokodila, mogao je to biti *Crocodylus thorbjarnarsoni*. Nalaz ove nove vrste objavili su C.A. Brochu i G.W. Storrs. Lubanje i čeljusti ovog velikog grabežljivca nađene su na području jezera Turkana u sjevernoj Keniji u naslagama Koobi Fora, Nachukui i Kanapoi iz pliocena i pleistocena. Najveće jedinke dosezale su i duljinu veću od 7 metara što je ovu životinju činilo najvećim grabežljivcem u tome okolišu. Autori pretpostavljaju da su hominini nađeni u istim naslagama vjerojatno bili plijen (2012:587). Nisu nađeni tragovi ugriza na homininima (robusti australopitecini i rani *Homo*) koji su koegzistirali oko jezera s ovim krokodilima, što bi moglo značiti da takvi fosili jednostavno još nisu nađeni, da su hominini bili uspješni u izbjegavanju, ili da su bili progutani bez mnogo grizenja s obzirom na to da se radilo o velikom krokodilu od dvije tone (ibid. 599).

Strah od zmija ljudi i majmuni uče lakše nego strah od mnogih drugih podražaja. Najvjerojatnije se radi o opasnosti koja je prijetila u mnogo ranijem razvoju – u okolišu ranih sisavaca (Öhman i Mineka 2003:5). No, da je opasnost nastavila biti visoka pokazuju etnografska istraživanja koja su provedena među grupom od 120 Agta ljudi na Filipinima. T.N. Headland i H.W. Greene prenose da su kao pretpismeni lovci i sakupljači, osim jelena, divljih svinja i majmuna, jeli i pitone. No isto tako, 26 % odraslih muškaraca preživjelo je pokušaje predacije mrežastog pitona te se između 1934. i 1973. godine dogodilo šest napada sa smrtnim ishodom. Ovi nalazi potiču preispitivanje davno utvrđenog uvjerenja da velike zmije ljude jedu samo u iznimnim situacijama. Kako mrežasti pitoni jedu i svinje do 60 kg, nije upitana činjenica da su Agta često u rasponu veličine plijena ovih vijugavih gmazova. Pliopleistocenski hominini od *A. ramidus*-a do odvajanja *H. erectus*-a u prosjeku su težili 30-52 kg pa ovakva istraživanja imaju važne implikacije za evoluciju čovjeka i podložnost hominina predaciji velikih zmija (2011:1470-1471). Naposljetku, predacija ptica također je predstavljala potencijalni rizik, iako vjerojatno manji od kopnenih i vodenih grabežljivaca. Slučaj Taung djeteta je među najpoznatijim jer je *Au. africanus* interpretiran kao moguća žrtva krunastog orla koji ima raspon krila od 1.8 metra i kandže koje mogu narasti preko 6 cm duljine. Crni orlovi sposobni su redovito loviti pavijane, a slučaj iz 1983. godine pokazao je da se orlovi mogu okomiti i na djecu. Sedmogodišnji dječak koji je težio oko 20 kg bio je u Zambiji napadnut na putu do škole. Dječak nije smrtno ozlijeđen ali je zadobio posjekotine na glavi,

prsima i rukama. Moguće je da se radilo o pokušaju predacije jer nije nađeno gnijezdo u blizini te je način napada u skladu s njihovim načinom lova (Daignault 2020:17-18).

Utvrđivanje koegzistencije hominina s mnogobrojnim zvijerima nije pak dovoljan dokaz za to da su hominini bili (redoviti) plijen. Da bi hominini razvili učinkovite obrambene strategije protiv grabežljivaca morali su redovito smrtno stradavati u napadima. Također, takva predacija morala je biti nenasumična u odnosu prema svojstvima hominina (Treves i Palmqvist 2007:357). No, osim utvrđivanja preklapanja u staništima, istraživanja zubne cakline i izotopa ugljika i dušika u kostima upotpunjuju naše znanje o prehrani arhaičnih grabežljivaca. Grabežljivci čija se prehrana više temelji na životinjama koje su pasle C4 biljke poput tropskih trava imat će veći udio ^{13}C naspram ^{12}C u hidroksiapatitu cakline i u kolagenu kosti, nego oni koji su se hranili životinjama koje su se hranile C3 biljem poput drveća, grmlja, trava i gomolja (ibid. 364). Analize Member 1 i Member 2 iz Swartkransa koje su proveli Lee-Throp i kolege pokazuju da je ondje *Dinofelis* više konzumirao plijen koji se hranio C4 biljem pa se čini da nije usmrtio 140-ak australopitecina i preko 300 pavijana kako je pretpostavljao C.K. Brain. S druge pak strane, *Panthera pardus*, *Megantereon* i *Crocuta* najjači su kandidati za ulov hominina i pavijana nađenih u Member 1 (2000:565). Značajne nalaze koji bacaju svjetlo na predaciju na hominine dalo je i istraživanje koje su objavili M. Eppinger i suradnici o razvoju *Helicobacter acinonychis* koji je najrodniji s *H. pylori*. Prije oko 200 000 godina (raspon između 50 000 i 400 000) ova se vrsta razvila nakon skoka *H. pylori* s ljudi na velike mačke. Tako je bakterija koju su hominini vjerojatno stekli i prije migracija modernih ljudi iz Afrike konzumacijom prešla na tigrove, lavove i geparde (2006:1097-1098).

Argument koji se također koristi u prilog hipotezi da su hominini bili plijen jest predacija grabežljivaca na velike čovjekolike majmune. Primjerice, na dva mjesta proučavanja u Africi leopardi i lavovi godišnje su konzumirali 5-6 % populacije čimpanzi. Leopardova prehrana može se oslanjati i na gorile sudeći po koprolitima s područja Srednjoafričke Republike (Hart i Sussman 2011:25). Leopardi konzumiraju i majmune, iskorištavajući ih za hranu još više u periodima kada im zaprijeti konkurencija većih grabežljivaca. Smatra se stoga da predacija na primata općenito varira s određenim uvjetima. Plijen koji životinja preferira na temelju starosti, staništa i drugoga nije jednolik unutar vrste (Treves i Palmqvist 2007:362). Interakcija hominina i grabežljivaca pokušava se osvijetliti i proučavanjem njihova odnosa u suvremeno doba, iako se pritom mora računati i na utjecaj modernog oružja i modernih subzistencijalnih praksi. A. Treves i L. Naughton-Treves odgovore su potražili u ruralnoj Ugandi. Njihovi arhivi demonstriraju da su se tijekom 1930-ih povremeno događali napadi

zdravih leoparda i lavova na ljude sa smrtonosnim ishodom. Seljaci su bili napadnuti baveći se različitim aktivnostima, kao što je lov, sakupljanje, ali i stočarstvo koje nema paralele u plio-pleistocenu. S protekom stoljeća frekvencija napada je opala, što je vjerojatno povezano s istovremenim snižavanjem veličine populacije grabežljivaca. Autori drže da se predacija na ljude u 20. stoljeću razlikuje od one u pleistocenu ponajviše u stupnju, ali ne i načinu. Arhivski podaci iz Ugande ukazuju i na to da su ljudi sposobni otjerati velike grabežljivce s njihova plijena, i to s manjim rizikom kad su u pitanju leopardi nego lavovi koji su se pokazali izrazito opasnim. Također, više je muškaraca bilo napadnuto. Lavovi su češće napadali muškarce nego leopardi, dok su djecu i žene češće napadali leopardi, što je možda povezano s podjelom aktivnosti (1998:281).

Pitanje jesu li hominini tjerali grabežljivce s njihova plijena i na koje načine još uvijek je predmet rasprava. No, pokušaji hominina da ukradu plijen svakako bi povećalo njihov rizik od napada. Strvinarenje bi zahtijevalo učinkovite obrambene strategije odnosno učinkovite strategije čuvanja strvine od životinja koje su ju pokušavale ukrasti (Lewis i Werdelin 2007:97). Iako gore navedena i druge studije bilježe slučajeve kada su ljudi bez ili s malo oružja otjerali grabežljivca s njegova plijena, moguće je da takva dinamika proizlazi iz suvremenih uvjeta u kojima životinje gaje veći strah od ljudi (Treves i Palmqvist 2007:365). Veća inkorporacija mesa u prehranu ranog *Homo* iziskivala je vrlo vjerojatno grupnu obranu od grabežljivaca (Hagen 2022:266).

Da ljudi pa tako ni hominini ipak nisu prirodni plijen velikih mačaka u divljini sugeriraju okolnosti napada, koji su ionako relativni rijetki. D. Blake ističe da se radi o anomaliji ako dođe do konzumiranja čovjeka i da se radi o situaciji koju je sam čovjek izravno ili neizravno uzrokovao time što je naštetio staništu životinje i/ili je došlo do smanjenja dostupnosti prirodnog plijena. Leopardi napadaju kada su isprovocirani ili kad, primjerice, štite mladunčad. Inače, leopardi ignoriraju ili aktivno izbjegavaju čovjeka (2024:125-126). Kada je došlo do porasta leoparda koji jedu ljude u Indiji krajem 20. stoljeća, moglo se to povezati s degradacijom prirodnog staništa leoparda oko sirotinjskih četvrti na periferiji Mumbaija (ibid. 129). Kada dolazi do napada leoparda, lava ili tigra na čovjeka, radi se o defenzivnom napadu kako bi se čovjek otklonio kao prijetnja, a ne predaciji, koje je ponekad teško razlikovati jer oba mogu rezultirati smrću. Životinja će prije defenzivnog napada pokazati znakove zastrašivanja u obliku pokazivanja zubi i režanja čime iskazuje strah. Njihovi ugrizi tada neće ciljati vrat ili glavu čovjeka kao što bi to bilo kod plijena. Ako napad i završi smrću, oni neće pojesti žrtvu (ibid. 127-128). Leopardi koji jedu ljude abnormalne su situacije, primjerice

vrijeme pandemije kada je mnoštvo ljudskih leševa nezakopano i dostupno. Nakon iscrpljivanja ovog izvora, leopard može početi loviti žive ljude. Na temelju svog iskustva s grabežljivcima u divljini i zatočeništvu, Blake smatra da ljudi nisu prirodni plijen ni za jednog velikog, kopnenog grabežljivca. Nema dokaza ni za to da su hominini bili prirodni plijen. Pitanje koje može dati vrijedne rezultate jest pitanje zašto ljudi nisu tretirani kao redoviti plijen, ponajprije, radi li se o naučenom ili instinktivnom ponašanju (ibid. 130-131). Dio odgovora, po Blakeu, možda leži u aposemiji, koja je šire obrađena u sljedećem poglavlju.

3. Evolucijske strategije za izbjegavanje predacije

Obrana od predacije grabežljivaca u hominina slabo je zastupljena tema u paleoantropologiji. A. Kortlandt bio je jedan od izuzetaka u drugoj polovici 20. stoljeća sa svojim člankom o eksperimentima s trnovitim granama koje su homininima mogle poslužiti kao učinkovita obrana protiv prirodnih neprijatelja. Kortlandt je pretpostavio da je utjecaj grabežljivaca na adaptivne evolucijske procese u hominina bio dalekosežan (1980:80). D. Hart i R.W. Sussman istaknuti su predstavnici paradigme hominina koji je bio lovljen. Teza koju pokušavaju dokazati u monografiji (prvo izdanje 2005.) posvećenoj ovoj paradigmi jest da je predacijski pritisak bio jedan od središnjih sila u evoluciji čovjeka sudeći po razinama predacije na živuće primata (2009:247). Hominini su kao primati već posjedovali zajedničke antipredacijske prilagodbe – povećanje veličine tijela od vremena prvih malih protoprimata, društveno grupiranje, vokalizaciju odnosno pozive na uzbunu, veća kognitivni razvoj kako bi se nadmudrio grabežljivac, i protunapad. Te su strategije hominini nastavili koristiti i razvijati što je rezultiralo bipedalnim stavom i govorom (ibid. 165-166). Hart i Sussman (2011) naglasili su utjecaj predacije i na razvoj suradnje. Ovaj model, iako prihvaća činjenicu da je predacijski pritisak bio evolucijski impetus u mnogim pogledima, ipak na hominine gleda kao na plijen koji se nije mogao adekvatno obraniti te je preživljavao poglavito bježeći na drvo. Nedostatak modela ogleda se dakle u činjenice da ne nudi zadovoljavajuće objašnjenje načina na koji je takav laki plijen uspio preživjeti u otvorenoj savani, migrirati Afrikom i na koncu van nje, šireći se svijetom (Jordania 2024:2).

U spomen sjećanja na A. Kortlandta održana je interdisciplinarna konferencija “Defense Strategies in Early Human Evolution” u lipnju 2023. godine. Organizirao ju je Međunarodni istraživački centar Jim Corbett sa Sveučilišta Grigol Robakidze u Tbilisiju (Gruzija). Konferencija je okupila evolucijske biologije i psihologe, paleoantropologe, neuroznanstvenike, kognitiviste, konzervacioniste i evolucijske muzikologe (Jordania i Wade

2024). J. Jordania evolucijski je muzikolog koji u svojim radovima u fokus stavlja upravo ovu temu, s posebnim interesom za aposemiju, te smatra da je zapostavljena ponajviše dugujući Charlesu Darwinu i Raymondu Dartu. Darwin je smatrao da teorija spolne selekcije bolje objašnjava evoluciju čovjeka nego li teorija prirodne selekcije jer se čovjek razvijao u okolišu bez opasnih grabežljivaca.¹ Model koji je u svojim kasnijim radovima promicao Raymond Dart hominine je postavljao kao vrhovne grabežljivce njihova ekosistema koji ne trebaju obrambene strategije i koji su sami sposobni za lov na krupne životinje i veliku agresivnost. Ovaj model je znanstveno nadiđen, ali i dalje ima svoje mjesto u radovima o ljudskom nasilju i ratu, iako se od 1970-ih ne govori samo o čovjeku već i o agresivnim čimpanzama koje ubijaju članove vlastite vrste (Jordania 2024:2; Milam 2019).

3.1 Bihevioralne obrambene strategije hominina

Neke obrambene strategije koriste se kako do bliskog susreta s grabežljivcem ne bi ni došlo. Konstantno skeniranje okoline može plijenu omogućiti da detektira grabežljivca prije nego grabežljivac uoči plijen. Ova metoda univerzalna je kod primata i pomaže im u krajnjem cilju – potpuno izbjeći grabežljivca (Hart i Sussman 2009:181). Stanje opreznosti neprestano se moralo ponovno uspostavljati kada bi dolazilo do prelaska u manje poznato područje gdje će tek skeniranje i praćenje okoline smanjiti nesigurnost (Treves i Palmqvist 2007:366). Hominini su vjerojatno i izbjegavali određena područja koja su se doimala riskantnim kao što su zamračene spilje, područja bez drveća i gdje je trava visoka, dok se ne utvrdi da nema opasnosti. Ako je grabežljivac bio uočen, vjerojatno su pokušavali biti nezamijećeni, kao što je viđeno i u velikih čovjekolikih majmuna. Zapaženo je kod čimpanzi u Senegalu da su bile tiše nego inače kada su prelazile veliko travnato područje. Također, nizinske gorile su se nakon uočavanja leoparda nastavile kretati brzo i tiho (ibid.). Za nadziranje okoline posebno je važan vid jer pruža informacije o tipu grabežljivca, njegovoj lokaciji i kretanju, no sluh obogaćuje ove informacije kada postoje vizualne zapreke poput grana s lišćem. Dvije studije s majmunima ukazale su na to da je područje s većim vizualnim preprekama povezano s manje vremena u stanju opreza, pa je moguće da su hominini kojima je stanište bila savana s mjestimičnim

¹„But granting that the progenitors of the man were far more helpless and defenseless than any existing savages, if they inhabited some warm continent or large island, such as Australia or New Guinea, or Borneo (the latter island being now tenanted by the orang), they would not have been exposed to any special danger. In an area as large as one of these islands, the competition between tribe and tribe would have been sufficient, under favorable conditions, to have raised man, through the survival of the fittest, combined with the inherited effects of habit, to his present high position in the organic world” (Darwin 1871 prema Jordania 2024:2).

drvećem proveli više vremena ulažući u vizualno nadziranje nego u zatvorenim, šumovitim područjima (ibid. 367).

Kao i živi veliki čovjekoliki majmuni, hominini su se od početka oslanjali na svoj oštri binokularni vid, ne izoštravajući sposobnosti njuha ili sluha. Zavisnost o vizualnim informacijama imala je dominantno mjesto u izbjegavanju grabežljivaca te traženju hrane i potencijalnih kandidata za parenje (Stuart-Fox 2015:252). Takva zavisnost mogla je tijekom vremena dovesti i do kognitivnog razvoja. M. Stuart-Fox predložio je model kojim je veliki kognitivni napredak postignut onda kada su hominini stekli sposobnost prepoznavanja i zaključivanja o uzrocima vidljivih prirodnih znakova. Ti prirodni znakovi mogli su biti ogrebotine na stablu, otisci šapa u pijesku, oštećena vegetacija i drugi znakovi koje su rani hominini redovito viđali i koje su počeli kategorizirati i povezivati s kategorijama onoga što ih je uzrokovalo. Ovaj kognitivni pomak po Stuart-Foxu dogodio se nakon što se zadnji zajednički predak između čovjeka i čimpanzi počeo prilagođavati na poluterestrijalni način života u otvorenijem šumovitom ekosustavu (ibid.) Pogodan kandidat je *A. ramidus* koji je jedan od prvih za kojeg se pretpostavlja da je veći dio vremena provodio u potpomognutom dvonoštvu te je mogao početi iskorištavati drugačije resurse, zbog čega je bio izložen i novim opasnostima u svom mozaičnom okolišu (ibid. 258-259).

Jesu li hominini bježali na drveće, prakticirali agresivnu obranu i išli u protunapad, ili ostajali “zamrznuti” na mjestu? Kada primati bježe, umjesto da pokušavaju stvoriti što veću udaljenost između sebe i grabežljivca, oni bježe u utočište kao što su drveća i litice. Veliki čovjekoliki majmuni pa i ljudi prakticiraju takav bijeg (Treves i Palmqvist 2007:368). Gorile su jedan od izuzetaka i, s obzirom na njihovu veličinu, ne traže utočište na visokim granama drveća. Gorile, kao i čimpanze, često će pokazivati znakove agresivne obrane (Daignault 2020:20). Trk do drveća mogao je biti prerizičan za hominine za koje se pretpostavlja da su živjeli u mozaičnom krajoliku savane, otvorene šume, grmlja i travnjaka, a nisu bili prilagođeni za brzo, već dugotrajno trčanje (Kortlandt 1980:85). Agresivni preventivni napad (mobing) nastoji zastrašiti potencijalno opasnog grabežljivca kako bi ga se otjeralo ili kako bi se dobila prilika za bijeg. Takav napad može uključivati nekoliko članova ili cijelu grupu koja zvukovima podiže uzbunu, prilazi grabežljivcu te mu čak zadaje udarce. U rezultatima upitnika, koji su Hart i Sussman poslali istraživačima primata na terenu o protupredacijskim strategijama, mobing je bila strategija u 14 % slučajeva, a protunapad u 8 % slučajeva korištenja protupredacijskih strategija odnosno susreta s grabežljivcem (nije navedeno koje skupine primata doprinose ovim postotcima koji se potom uzimaju kao reprezentativne za primare

općenito) (Hart i Sussman 2009:187-188). Kao što je već rečeno, čimpanze ali i pavijani koji žive u otvorenoj savani pretežno koriste ovaj način obrane. Uobičajeno se radi o nekoliko odraslih mužjaka koji sudjeluju te se ponekad posluže i kamenjem i štapovima. Združeni protunapad mužjaka mogao je biti raširen i kod hominina, posebno u uvjetima kada se područje savana proširilo (Willems i Schaik 2017:17). Hominini koji su poznavali nekakvo oružje možda su još češće išli u protunapad (Treves i Palmqvist 2007:370-371). Naposljetku, predloženo je i agresivno “zamrzavanje” na mjestu kao strategija obrane. Za razliku od pasivnog ukočenja na mjestu, agresivno ukočenje popraćeno je aposematičnim karakteristikama životinje koja grabežljivcu poručuje da se ne boji i da će se boriti s grabežljivcem ako ovaj nastavi s napadom. Neke od aposematičnih životinja koje koriste ovaj pristup su tvorovi, ježevi, dikobrazi i zmije otrovnice. Ova teorija ne čini se toliko neuvjerljiva kada se prisjetimo da je čovjekova instinktivna reakcija u situacijama opasnim po život često takvo zamrzavanje na mjestu i nemogućnost pomaka (Jordania 2024:8-9).

Pretpostavlja se da se društvenost u primata razvila pod utjecajem različitih faktora od kojih je jedan od primarnih predacijski pritisak. Visoka razina društvenosti karakteristika je primata općenito (Barrett 2015:247). Iako se pretpostavljalo da predacijski rizik ima utjecaja na veličinu i kompoziciju društvenih grupa, istraživanje u Tai šumi u zapadnoj Africi koje su provodili K. Zuberbühler i D. Jenny ukazuje na drugačije stanje. Proučavajući odnos predacije leoparda i evolucije primata, Zuberbühler i Jenny došli su do saznanja da evolucijske prilagodbe u obliku grupe s više mužjaka, veće grupe ili povećane veličine tijela možda ipak nisu korisne za obranu od grabežljivaca jer su leopardi u Tai šumi preferirali primare većeg tijela koji žive u većim grupama s brojnim mužjacima (Hart i Sussman 2009:171). Umjesto društvenih aspekata koji se razvijaju pod utjecajem predacije, zaključak do kojeg su došli jest da su leopardi utjecali na povećanje kognitivne fleksibilnosti u primata (Pickering 2005:160). Ovakva istraživanja osvjetljavaju činjenicu da zaštita koja proizlazi iz velikih grupa može fluktuirati. Osim koristi koja može doći u obliku smanjenja rizika kada je veličina grupe (N) obrnuto povezana s *per capita* rizikom, te u situacijama kada grupiranje dovodi do zbunjivanja grabežljivca ili omogućuje učinkovitiji protunapad, grupiranje ima i svoje negativne strane. Studije ptica i kopitara pokazale su da dolazi do smanjenja individualne opreznosti u većim grupama. Umjesto da se stvaraju veće grupe, veća sigurnost može proizaći iz stvaranja odnosa recipročnosti, povjerenja i prisnosti. Lokalni faktori kao što je dostupnost hrane mogli su također ograničiti gornje granice grupiranja. Stoga, formiranje većih grupa možda ipak nije bila strategija obrane od predacije u hominina (Treves i Palmqvist 2007:369).

Treves i Palmqvist smatraju da su rani hominini formirali manje (<20), visoko povezane grupe s brojnim mužjacima kao što je to u pavijana. Stanje opreznosti je tako ostajalo visoko, a uočljivost među grabežljivcima smanjena tijekom diurnalnog traganja za hranom (ibid. 370). Willems i Schaik donose suprotan zaključak za razdoblje ranog *Homo* – velike grupe (>100) s višebrojnima mužjacima koje u početku nemaju još razinu fisije i fuzije kakva je viđena u šumskih čimpanzi. Mužjaci u takvim grupama kooperiraju i imaju glavnu ulogu u napadima, koristeći se i o oružjem (2017:17). No, K.G. Hatala i suradnici pokazali su na temelju analize 1.5 milijuna starih otisaka stopala u mjestu Ileret (Kenija) da je *Homo erectus* formirao grupe od najmanje 20-ak individua koje su se pretežno sastojale od mužjaka. Ovi otisci hodanja daju nam prve direktne dokaze za kooperativno grupiranje mužjaka u fosilnom zapisu hominina (2016:2, 5). *Homo ergaster*, koji je značajan dio vremena provodio na otvorenoj savani, morao se osloniti na nešto više od bijega na stablo. Da je njegova obrana bila učinkovita dokazuje to što je imao reducirano tempo razvoja od rođenja do smrti (eng. *life history*) u usporedbi s ranijim hominima, što ukazuje na smanjeni rizik od ekstrinzične smrtnosti (Willems i Schaik 2017:12).

Kada je fisija-fuzija dinamika počela prevladavati, odnosno kada su se hominini počeli razdvajati u manje subgrupe za određene aktivnosti, nije moralo nužno doći do smanjenja suradnje. J.E. Smith i kolege naglašavaju da komparativne analize mesoždera koji žive u društvima koje obilježava fisija i fuzija pokazuju da se takva dinamika ne odražava negativno na razine kooperativnosti. Životinje koje prakticiraju fuziju i fisiju sudjelovale su u jednako brojnim oblicima suradnje, kao i vrste koje žive u vrlo kohezivnim grupama, te su bile kooperativnije nego vrste koje žive u parovima. Hominini koji su počeli živjeti u sve kompleksnijem višerazinskom društvu koje se po potrebi razdvaja i ponovno skuplja mogli su proširiti raspon područja u kojem traže hranu (2004:448). Da je suradnja hominina neposredno vezana uz predaciju velikih grabežljivaca na hominine hipoteza je koju zastupaju Hart i Sussman. Oni predlažu da su hominini, kao i ostale društvene životinje, mehanizme za suradnju i društvenost razvili kroz prirodnu selekciju. Bolja prilagođenost okolini proizašla je iz povećanja relativne veličine mozga koja je omogućila kompleksne oblike kooperativne obrane. Do sličnog su zaključka došli i Treves i Palmqvist kada su napisali da su visoke razine suradnje i recipročnosti od kritične važnosti pod velikim predacijskim pritiskom (Hart i Sussman 2011:29-30). Ova hipoteza ne nastoji negirati ulogu koju je agresija i nadmetanje mogla imati u društvenim interakcijama hominina, ali naglašava da je društvena organizacija pod

predacijskim pritiskom išla u smjeru minimalnog sukobljavanja i koordinirane opreznosti (ibid. 34).

Diurnalnost je jedan od načina na koji su hominini mogli izbjeći neke ali ne i sve grabežljivce. Povrh toga, zapažanja upućuju na to da grabežljivci love primata i danju i noću. Danju su se hominini mogli zaštititi tako što su ostajali u blizini srednje velikih i velikih kopitara. Ovu strategiju predložio je S. Badenhorst na temelju toga što se pavijani tijekom dana združuju s drugim životinjama, primjerice antilopama, bivolima i slonovima. Pavijani se u detekciji grabežljivaca koriste vidom, a antilope svojim ostrim njuhom, pa se njihovim kombiniranjem stvara bolja uzajamna zaštita (2018:1-2). Noću su opasnost od napada grabežljivca hominini mogli smanjiti opreznim biranjem mjesta za spavanje, primjerice manje stablo, s kojeg bi grabežljivca mogli uočiti prije i spriječiti njihov brz pristup (Treves i Palmqvist 2007:359-360). Čimpanze spavanje na drvetu dodatno čine sigurnijim tako što grade gnijezda koja predstavljaju barijeru životinji koja će se pokušati popeti na stablo. Gnijezda su najčešće iznad 3 m visine od tla. Niža gnijezda nisu netipična za područja gdje čimpanze spavaju u blizini gorila. Odrasli mužjaci, oko dvije trećine mladih mužjaka i ženki i jedna trećina najmlađih gorila spavaju na tlu (Kortlandt 1980:84).

U vrste kao što je *Au. afarensis* čiji se fosili pojavljuju u rasponu od 3.9 milijuna do 3 milijuna godina prije sadašnjosti teži mužjaci su mogli, kao i većina gorila, spavati u gnijezdu na tlu, no u blizini drveća kako bi se mogli popeti ako bude potrebno. Zbog njihove građe visoka mjesta na drveću nisu im bila dostupna. Ženke, manje građe i potencijalno bolje prilagođene na habitualno arborealno kretanje nego mužjaci, mogle su kao živuće čimpanze i orangutani graditi gnijezda na drveću. Ženkama i mladima u gnijezdima ipak bi i dalje prijetila opasnost od leoparda koji primata na drveću love noću (Coss 2021:241). Gradeći na ovim postavkama R.G. Coss je pretpostavio da je prirodna selekcija djelovala na mužjake *Au. afarensis*-a u obliku uspješnije anticipacije prizemne opasnosti, dok su ženke koje su spavale na drveću napad felida očekivale od dolje. Coss je istraživanje proveo na 140 predškolske djece i 404 odrasle osobe koje su se prisjećale svoga djetinjstva. Sudionici su morali odabrati lokaciju zamišljenog zastrašujućeg objekta u njihovoj sobi po noći u odnosu na njih – iznad, ispod ili sa strane. Očekivalo se da će djevojčice i žene birati lokaciju ispod sebe samih, a dječaci i muškarci lokaciju sa strane. Statistički značajna frekvencija pronađena je kod muških sudionika u biranju lokacije s bočne strane. Ženski izbor lokacije sa strane i od dolje nije se značajno razlikovao. Kao što je bilo očekivano, i muški i ženski sudionici najrjeđe su birali lokaciju iznad (ibid. 239). Objašnjenje za to što je ženska skupina u sličnim frekvencijama

birala lokaciju ispod njih i s bočne strane Coss je pronašao u transformacijskom razdoblju *Au. afarensis*-a u *Homo*. U tom razdoblju ženke su također postepeno gubile svoje arborealne sposobnosti te su ženke koje rade gnijezda na tlu i uspješno anticipiraju napad grabežljivca sa strane imale veće šanse za preživljavanje i razmnožavanje (ibid. 248).

Ta gnijezda mogla su s vremenom poprimiti izgled trnjem ograđenog prostora. L.A. Isbell i suradnici promatrali su pavijane i leoparda te primijetili da leopardi izbjegavaju pavijane po danu ali ih love noću, što je možda bila dinamika i između leoparda i hominina. Rani *Homo*, veći od pavijana i manje agilni na drveću nakon prilagođavanja na dvonožnost, pri spavanju na tlu suočavao se s opasnošću od grabežljivaca te im je sigurnost moglo pružiti utočište napravljeno od trnovitih grana (2018:1). Ta su utočišta mogla nalikovati ograđenjima koje se podižu u istočnoj Africi za zaštitu stoke i ljudi od grabežljivaca po noći (eng. *bomas*) i bila su ključna, prije nego se za zaštitu počela koristiti vatra. Biljka pogodna za ovu svrhu jest *Acacia spp.* te se koristi i danas, a mogla se koristiti i u davnoj prošlosti kada se rezala kamenim oruđem koje se pojavilo prije 3.3-2.6 milijuna godina prije sadašnjosti u istočnoj Africi. Rast *Acacia spp.* potvrđen je na nekoliko nalazišta važnih za evoluciju čovjeka: Koobi Fora, Olduvai, Laetoli, Stekfontein i Swartkrans. Analize oldovanskog oruđa s nalazišta u Keniji ukazuju na to da je to oruđe bilo korišteno za rezanje drva prije 2 milijuna godina i za piljenje drva prije 1.5 milijuna. Fitoliti za koje se smatra da pripadaju drvetu *Acacia spp.* nađeni su na ašelejenskim ručnim sjekirama starim oko 1.5 milijuna godina u Peninju u Tanzaniji. Smatra se da su ove sjekire bile prenošene i nekoliko kilometara, pa bi njihovo korištenje za gradnju trnovitog skloništa opravdavalo takvo ulaganje energije (ibid.10-11).

Da su hominini koristili trnovito granje predložio je već Kortlandt. Kada su građom još uvijek bili preslabi da bacaju veliko kamenje i koriste teške štapove što je praksa poznata i čimpanzama, lako ali trnovito granje moglo je pružiti učinkovitu obranu. Eksperimenti su pokazali da se lavovi boje trnja i ne usuđuju se šapama dodirnuti trnovito granje. Držanje grana drveta *Acacia* ili *Commiphora* za obranu po Kortlandtu je moglo poduprijeti razvoj redovitog bipedalnog kretanja. Oruđe nije bilo potrebno jer su se trnovite grane vjerojatno mogle naći na tlu, a grane nekih vrsta mogu se odlomiti bez većih problema, pogotovo ako su se počele sušiti (1980:79,90). F. Fifer i B. Isaac, 1987. godine, također su predložili teoriju po kojoj su hominini bacanje kamenja i drugih predmeta koristili kao najraniji način obrane. Etnografski podaci podupiru ovu teoriju jer se moderni ljudi još uvijek koriste bacanjem kamenja za učinkovitu obranu (Jordania 2014:27). Bacanje kamenja i drugih projektila velikom silom smatra se jednim od glavnih evolucijskih faktora koji su utjecali na oblik ljudskoga tijela, posebice

muškog gornjeg dijela tijela. Interpretacije se nakon tog zaključka razlikuju jer neki smatraju da se bacanje koristilo za lov, dok drugi drže da je u pitanju bila obrana (Jordania 2024:9). Jača oružja razvijena mnogo kasnije mogla su imati dvostruku svrhu, kao što je to slučaj s drvenim kopljima iz Schöningena starima oko 300 000 godina. Kako su ondje nađeni i fosili sabljazube mačke *Homotherium* pretpostavlja se da koplja nisu bila samo za lov već i za samoobranu (Serangeli et al. 2015:8). Ovakvo oružje, kao i u suvremeno doba, ne poništava u potpunosti rizik od fatalnog napada velikog grabežljivca (Treves i Palmqvist 2007:355).

Vatra, prije nego što je bila korištena radi topline ili za kuhanje, mogla je biti korištena za smanjenje predacijskog rizika. Prije faze samostalnog potpaljivanja vatre, vatra nastala bez čovjekova utjecaja naučila se održavati u situacijama kada je nađeno zapaljeno granje. Vatru je mogla uzrokovati munja te su hominini mogli primijetiti da ju druge životinje izbjegavaju. Po noći je osvijetljavala grabežljivce u blizini mjesta spavanja i tjerala ih svojom toplinom (Daignault 2020:21). Dokaz prednosti koju je mogla donijeti vatra vidljiva je u Swartkransu gdje u Member 1 hominini čine 20.3 % individualnih žrtava predacije, Member 2 sadrži 16.7 %, dok u Member 3 – sloju koji je nastao nakon prve potvrde vatre na nalazištu – hominini čine tek 5.1 % usmrćenih životinja (Brain 1981:273; Daignault 2020:20-21). Najstarija potvrda vatre koja je povezana s homininima otkrivena je dakle u Africi, u Swartkransu, gdje je nađeno 270 spaljenih kostiju starih oko 1.5 milijuna godina (Stancampiano et al. 2023:1). Uvjerljivi dokazi gorenja u arheološkom kontekstu dolaze i iz spilje Wonderwerk u Južnoj Africi te su stari oko 1 milijun godina (Berna et al. 2012:1215). Izvan Afrike prvi jasni dokazi dolaze iz Izraela, nalazišta Geshar Benot Ya'aqov datiranog oko 790 000 godina prije sadašnjosti, gdje su nađene pougljene biljke i termalno modificirana litika. U Europi se kontrola vatre možda širila zajedno s ašelejenskom tehnologijom oko 500 000 godina prije sadašnjosti. Neki od najstarijih nalaza su Menez-Dregan 1, La Grande Vallée i Terra Amata u Fracusknoj, Vertesszollós u Mađarskoj, Bilzingsleben i Schöningen u Njemačkoj, Gruta da Aroeira u Portugalu i Beeches Pit u Engleskoj (Stancampiano et al. 2023:1-2).

N.M. Herzog i suradnici istraživali su utjecaj spaljenih područja na odnos vervet majmuna i grabežljivaca te su pretpostavili da će opasnost od predacije biti niža u područjima koja su nedavno gorjela. Rezultati su potvrdili da su pokušaji napada grabežljivca rjeđi u uvjetima spaljenog staništa, što sugerira da se grabežljivci kreću manje u takvim područjima, ali i da je sposobnost plijena da detektira grabežljivca vjerojatno veća zbog manjka vizualnih zapreka (2020:4). Korist koju vervet majmuni imaju od spaljenih područja upućuje na to da su možda i hominini u takvim uvjetima također nalazili prednosti u obliku učinkovitijeg

pronalaska hrane zbog bolje preglednosti i manje opasnosti od grabežljivaca (ibid. 6). S. Hoare u svojoj studiji uzima u obzir da su grabežljivci koji ne love iz zasjede već love plijen i na velike udaljenost također mogli koristiti spaljena područja. Ako su takvi grabežljivci predstavljali veliku opasnost za hominine pretpostavlja se da hominini nisu koristili redovito spaljena područja između 3 i 2 milijuna godina prije sadašnjosti, odnosno prije nego li je došlo do postepenog izumiranja velikih grabežljivaca prije oko 1.8 milijuna godina. Ako su pak grabežljivci koji napadaju iz zasjede i kojima spaljeno područje ne donosi prednost u lovu bili za hominine veća opasnost, spaljena područja mogla su biti korištena i češće nego samo oportunistički u razdoblju između 3 i 2 milijuna godina (2019:6). Potraga za hranom u područjima obilježenima povećanom pojavom prirodne vatre u afričkim savanama prije oko 3 milijuna godina mogla je biti jedna od prvih faza zavisnosti hominina o vatri, što je na koncu rezultiralo sposobnošću korištenja i kontroliranja vatre (ibid. 1).

G. Bassotti i S. Müller-Lissner ističu da je učenje kontrole defekacije moglo biti od evolucijskog značenja. Selektivnost mjesta za defekaciju koja se zapaža kod modernih ljudi mogla bi biti strategija kojom se nastojao prikriti olfaktorni trag koji bi grabežljivac mogao nanjušiti dok se radnja odvija ili ga pratiti kasnije. U kontroliranju defekacije od velike je važnosti uspravan stav pa je razvoj ovog položaja potencijalno povezan upravo sa stvaranjem oštrijeg anorektalnog kuta i povećanjem kontinencije (2015:461). Naposljetku, među teorijama o bihevioralnim strategijama za obranu treba spomenuti kanibalizam. Iako se endokanibalizam i egzokanibalizam prakticirao u prošlosti iz različitih razloga, Jordania smatra da se ova radnja pojavila iz potrebe da se eliminira, u nedostatku drugih opcija, prisutnost mrtvih tijela hominina iz okoliša kako grabežljivci ne bi imali gotov pristup tijelu (2024:9).

3.2 Morfološke obrambene strategije hominina

Predacijski rizik mogao je utjecati na povećanje veličine i kompleksnosti mozga hominina. Mozak hominina od kasnog miocena do srednjeg pleistocena povećao se s manje od 500 cm³ na oko 1500 cm³. Povećanje mozga povezuje se s intelektualnim razvojem koje se ogleda u naprednijoj tehnologiji i ponašanju. Postoje korelacije i između povećanja mozga u hominina i stopa izumiranja zvijeri u pliocenu i pleistocenu (Faurby et al. 2020:538; Hart i Sussman 2009:180). S. Shultz i R.I.M. Dunbar pokazali su da felidi i čimpanze imaju najveću sklonost među grabežljivcima prema plijenu manjeg mozga. Takvi nalazi sugeriraju da je razvoj velikog mozga mogla pokretati selekcija prema sofisticiranijim i bihevioralno fleksibilnijim protupredatorskim strategijama (2006:505). Kognitivno utemeljena strategija omogućavala je učinkovitiji odgovor na specifičnog grabežljivca. Odnosno, hominini su postali

uspješniji u razlikovanju životinjskih vrsta i u razumijevanju njihova ponašanja i karakterističnog načina lova. Kao što su pokazala istraživanja na vervet majmunima, dio informacija je instinktivan (majmuni su već kao mladunci razlikovali između zračnih i kopnenih grabežljivaca), ali se i jedan dio usvaja učenjem. Mnoštvo informacija o grabežljivcima i načinima obrane potrebno je naučiti te se učenje odvijalo prenošenjem znanja na mlađe članove grupe u situacijama susreta s grabežljivcem (Tecumseh Fitch i Zuberbühler 2024:16,18). Kompleksni društveni odgovori na predaciju mogli su uključivati složenije obrambene planove (Daignault 2020:22). Predacija je predstavljala selektivni pritisak koji je utjecao na strukturu našega mozga, kako u domeni percepcije tako i straha (Barrett 2015:254).

Bipedalno kretanje koje je vjerojatno pratilo tranziciju u više terestrijalni način života moglo je dovesti do povećanja predacijskog rizika. Rani *Homo* bio je lošiji u penjanju u usporedbi s australopitecinima ali i spor u trčanju (Gheerawo 2024:209-210). Veza između dvonožnosti i predacije napravljena je već u prvim desetljećima 20. stoljeća u Dartovoj teoriji da se bipedalizam razvio iz potrebe da hominini pogledaju preko visoke trave na savani kako bi detektirali grabežljivca (od kojeg će se braniti ili kojeg će sami napasti). Mnoge životinje koriste bipedalni stav za skeniranje okoline no brzo se vraćaju na zemlju kako bi se prikriale (ibid. 213). G. Bartholomew i J. Birdsall 1953. godine predložili su, na temelju Darwinove ideje da je nošenje oruđa i oružja bilo važno za preživljavanje hominina, da je bipedalno kretanje nastalo iz potrebe da se drži odnosno baca predmet s kojim se hominin mogao braniti. Nalikovalo bi to čimpanzama koje napuštaju svoje kretanje na četveronoške te zauzimaju bipedalni stav kad bacaju kamenje u obrani. F. Livingston je prvi 1960-ih predložio da je bipedalni stav hominine činio višima što je zastrašivalo grabežljivce. Mnoge vrste rabe bipedarno zastrašivanje tijekom konfrontacije, iako ih to naravno nije dovelo do habitualnog dvonožnog kretanja (Jordania 2014:26). Jordania predlaže da su hominini usvojili dvonožni stav kao konstantan, a ne tek privremen način da zastraše grabežljivca. Na dvonožni stav se na taj način gleda kao na aposematični znak, koji inače mogu biti privremeni odnosno korišteni u kritičnim situacijama ili stalni, tj. korišteni neprestano. U hominina je, dakle, kratkotrajno upozorenje usvojeno kao konstantno (ibid. 96-97). Da je prilagodba najprije bila na bipedalni stav, a ne bipedarno kretanje, ide u prilog činjenica da su hominini u počecima prilagodbe imali smanjenju lokomotornu spretnost (Bassotti i Müller-Lissner 2015:460). Uspravan stav bi grabežljivcu signalizirao alertnost što je glavni element pasivnog obrambenog sistema mnogih životinja, primjerice čimpanzi i kopitara (Walter 2004:31). Čini se da etnografski podaci daju potporu ovoj teoriji. U područjima gdje još uvijek prijete opasnost od napada grabežljivca,

poznato je da čovjek postaje ranjiviji onda kada ne stoji uspravno. Sjedenje, čučanje pa i radnje poput saginjanja i sakupljanja drva za ogrjev ljude čini ranjivijim na napad (ibid. 34-35). Predstoji objašnjenje koje će ovu teoriju integrirati s dokazima da dvonožnost ima arborealne a ne terestrijalne korijene (Gheerawo 2024:212).

Nova teorija koja nudi obećavajuće rezultate u području ljudskih protupredatorskih strategija jest aposemija. Aposematizam ili aposemija jest oblik obrane u kojem životinja daje znak upozorenja da je opasna. Umjesto da ostane tiha, teško vidljiva, bez mirisa i da bježi što brže, aposematična životinja će nastojati zastrašiti grabežljivca svojim jarkim bojama, mirisom, veličinom tijela, bukom i neustrašivim ponašanjem (Jordania 2024:2). Grabežljivci imaju korist od dobivanja ovakvih znakova jer im nije u interesu plijen kojeg neće moći uloviti, usmrtniti ili sigurno pojesti. Iako je i mimikrija ovakvih znakova raširena u prirodi, aposematični znakovi uglavnom nisu neiskreni (Hagen 2022:267). Ipak, ovakvi znakovi su tek primarni stupanj obrane i životinja mora imati razvijene i konkretne, sekundarne načine obrane koji će biti dovoljni jaki (iako ne moraju biti fatalni) da grabežljivac upamti da je životinja opasna. Primjerice, u sekundarnu obranu spada otrov zmija, pauka i žaba i pražnjenje napona kod električne jegulje. Aposemija dijeli sličnosti sa spolnom selekcijom preko muškog nadmetanja time što aposematični znakovi mogu biti korisni i u zastrašivanju drugih mužjaka pa ova dva mehanizma mogu biti komplementarni (Jordania 2024:3). Louis Leakey je među prvima, iako nije koristio termin aposemija, predložio da nešto u vezi ljudi, možda miris, odbija lavove od napada.² Do ovog zaključka je došao jer su jednom prilikom u istočnoj Africi u šator u kojem su bili on i njegovi studenti ušli lavovi, no nakon njuškanja otišli su bez da su napali. Leakey je smatrao da je, osim mirisa, u pitanju činjenica da je meso čovjeka lavovima neukusno. Ovo objašnjenje ne čini se adekvatno jer velike zvijeri imaju tek mali broj okusnih pupoljaka na jeziku te meso ne žvaču prije gutanja (Blake 2024:131).

Zbog velikog broja pretjerano aktivnih žlijezda znojnice ljudi imaju snažan tjelesni miris. Pritom imamo i velike otiske stopala koji grabežljivcima olakšavaju slijedeće plijena. To je zato što se u praćenju grabežljivci najviše oslanjaju na različite mirise tla koja su ostala pri otisku stopala (Kortlandt 1980:80). Je li jak miris hominine stavljao u još veću opasnost ili

²„I seriously believe that one of things which protected many early primates, including early man, in the defenseless days before he had weapons or tools, and when he was living on the ground, was that he was unpalatable to the carnivores.... Whether man's natural immunity to large carnivores is smell by itself—they certainly sniff at us—or whether it is a combination of smell plus knowledge of how flesh tastes, I do not know, but I am convinced that a major defense mechanism of the earlier stages of protoman and early man was neither weapons nor canine teeth, nor claws nor physical strength, but his nature-endowed characteristic of being unpalatable, of not being good food for large carnivores” (Leakey 1967 prema Jordania 2024:4).

je smanjivao rizik od napada? P.J. Weldon ponovno je sagledao Leakeyevu opasku o čovjekovom mirisu i zaključio da je moguće da su ljudi kemijski aposematični. Miris ljudi, pa tako vjerojatno i miris hominina u prošlosti, sadrži kemijske odašiljače za koje Weldon smatra da upućuju na učinkovita obrambena obilježja, kao što su veličina tijela, agilnost, sposobnost grupne obrane i korištenja oružja (2018:221). Jordania je predložio da se čovjekova veća dlakavost na području pazuha i prepona razvila upravo radi stvaranja jačeg mirisa u defenzivne svrhe (2024:7).

Pri prelasku na auditorne aposematične znakove, najprije treba istaknuti teoriju koja razvoj samog govora, relativno nove sposobnosti u evoluciji čovjeka, povezuje s potrebom da hominini komuniciraju o grabežljivcima. Hominini su kao i primati vjerojatno često oslanjali na pozive za uzbuću (eng. *alarm calls*), a u kasnijoj fazi iz njih se razvila vokalna komunikacija koja im je omogućila razmjenu kompleksnih ideja i planiranje defenzivnih strategija (Daignault 2020:23). Razvoj govora predmet je mnogih rasprava i teško je donositi zaključke o artikuliranom govoru kod hominina (Hart i Sussman 2009:185). Visoko sinkronizirana proizvodnja zvukova i evolucija ritma također svoje izvor po nekim teorijama vuku iz potrebe da se grabežljivcima pokaže da je u pitanju dobro organizirana grupa. Plesanje, ritmično pljeskanje, bubnjanje, skandiranje i pjevanje poznato je zajednicama ljudi koje prakticiraju lovačko-sakupljački način života kao način da se otjeraju divlje životinje. Sinkronizirani auditorni (i vizualni) nastupi hominina mogli su služiti kao upozorenje grabežljivcu da je detektiran i da će grupa pružiti učinkovit način obrane ako bude napadnuta (Hagen 2022:271-272). Disonantno pjevanje grupe možda je prethodilo ritmičnom i sinkroniziranom pjevanju, s obzirom na to da je ritam u većini slučajeva nepoznanica životinjskim vrstama. Disonancija je naizgled češći element životinjskog glasanja, kao što je to kod vukova i kojota (Jordania 2024:5). Ovakvo ponašanje zbunilo bi grabežljivca. Istovremeno udaranje nogama u tlo, vikanje i pjevanje te mahanje granama moglo je grabežljivcu otežati procjenu veličine grupe. Grabežljivcu se moglo činiti da pred sobom ima samo jednu, veliku životinju (Hagen 2022:273). Sama grupa koja se sinkronizirano glasa i kreće mogla je iskusiti i izmijenjeno stanje svijesti (eng. *battle trance*) u kojem pojedinci više ne osjećaju strah ni bol (Jordania 2024:5). Već je Kortlandt, pozivajući se na čimpanze, predložio da su se hominini pred spavanje noću osiguravali tako što su izvodili tzv. večernje koncerte koji su tjerali potencijalne grabežljivce (ibid. 7).³

³ S. Brown naglasio je ulogu koju su u grupnim plesnim ritualima mogle imati perle. Perle napravljene od morskih školjaka su osim kao osobni ornament učinkovite i za stvaranje zvuka udaraljke. Od prije oko 150 000 godina

Povećanje veličine tijela od prvih malih primata moglo je biti povezano s predacijskim pritiskom, no povećanje tijela u hominina vjerojatno nije bila jedna od bitnijih obrambenih strategija. Hart i Sussman analizirali su odnos težine tijela plijena na rizik od predacije. Rezultati su pokazali da povećanje tijela u primata donosi prednosti u bijegu od grabežljivaca do težine od 12 funti (5.44 kg). Iznad toga povećanje težine ne pridonosi sigurnosti i grabežljivci koji love takvu životinju su još veći (2009:166-167). I neki od najvećih primata kao što su gorile i dalje su u rasponu veličine plijena leoparda (ibid. 168). Umjesto povećanja tijela u obliku veće težine, hominini su, po Jordaniji, razvili druge vizualne aposematične znakove. Uz već spomenuti dvonožni stav, takav znak su dulje noge koje su se razvile kako bi individua bila viša. Viši profil tijela čini čovjeka manje ranjivim na napad grabežljivca, što je vidljivo kod djece kojima prijete povećani rizik. Kao i duge noge, činjenica da ljudi zadržavaju dugu kosu na glavi moglo je biti korisno jer je osobu činilo višom ako se pretpostavi da je kosa hominina imala gustu, kovrčavu teksturu koja nalikuje suvremenim teksturama kose koje su česte u područjima vruće klime (2024:6).

Osim što se boja lica u ljudi mijenja kada su ljuti, i to u crvenu – vrlo aposematičnu boju – voljno bojanje tijela moglo je biti dio protupredatorskih strategija hominina. Crveni oker koristi se već oko 250 000 godina. Tada je prvi put zabilježen u Africi, a čini se da su ga u isto vrijeme počeli koristiti i neandertalci u Europi. Iako kontroverzan zaključak, predložena je i uporaba crvenog okera u *Homo heidelbergensis*-a prije 400 000 godina. Prije okera za bojanje tijela crvenim okerom i crnim manganovim dioksidom, homininima je bila dostupna krv, zemlja, bobičasto voće, glina. Bojanje tijela objasnilo bi činjenicu da se sredstva poput okera nalaze na arheološkim nalazištima bez prisutnosti pećinskih slika (ibid. 6-7). Najzad potrebno je spomenuti Jordanijin prijedlog da ljudi imaju tzv. lažne oči dok spavaju (eng. *eyespot*). Lažne su oči oznake na tijelu životinje koje nalikuju oku i time grabežljivca odvraćaju od napada. Jordania ističe da većina grabežljivaca napada kada plijen ne gleda u njih. Da ljudi stave sunčane naočale na stražnju stranu glave ili da nacrtaju par očiju i postave ih na šesir ili kacigu, savjeti su koji se i danas daju jer je poznato da takvi postupci mogu biti učinkoviti u zadržavanju životinje na sigurnoj udaljenosti. Lažne oči koje se pojavljuju na ljudskom licu dok spava, a oblikuju ga obrve okrenute prema gore i trepavice okrenute prema dolje što čini oval, mogle su štititi hominine u snu od velikih mački koje su osjetljive na ovaj znak (ibid. 8).

perle su mogle pridonijeti zvukovima koji su se stvarali tijelom, primjerice udaranjem nogu, i pričvrčivale za tijelo ili držale u rukama kako bi se pospješila ritmičnost plesanja (2024:46).

4. Zaključak

Istraživanje predacije na hominine temelji se na sveobuhvatnoj analizi fosilnih nalaza i komparativnom proučavanju živućih primata, posebice velikih čovjekolikih majmuna. Tragovi karnivorskog oštećenja u obliku tragova zuba i tafonomska analiza nalazišta sugeriraju da su neki od lokaliteta ključnih za razumijevanje evolucije čovjeka također mjesta gdje su grabežljivci modificirali ostatke hominina oko vremena smrti. Najstarije takvo nalazište je Tugen Hills u Keniji iz kasnog miocena. Drugo značajno nalazište u Keniji jest Olorgesailie koje se datira u pleistocen. Ostala pleistocenska nalazišta su Florisbad u Južnoafričkoj Republici, Grotte à Hominidés u Maroku i Zhoukoudian u Kini. Cova Negra u Španjolskoj datira se u drugu polovicu srednjeg pliocena do u kasni pleistocen. U pliocen kojeg omeđuju miocen i pleistocen smještaju se fosilni nalazi iz Aramisa u Etiopiji, Taung Quarry i Swartkrans u Južnoafričkoj Republici, Olduvai Gorge u Tanzaniji i Dmanisi u Gruziji. Neki od nalaza s karnivorskim oštećenjima (Taung Quarry, Swartkrans, Olduvai Gorge, Cova Negra) pripadaju juvenilnim jedinkama. Interpretacija ovih nalaza kao dokaza da je napad grabežljivca ondje uzrokovao perimortalne ozljede na homininu kao plijenu jest sporan. Postupak analize i dalje se razvija na području mikroskopije, morfometrije i fotogrametrije te će u budućim istraživanjima pospješiti identifikaciju grabežljivca koji je uzrokovao oštećenje. Ključan problem je i dalje interpretacija radi li se o slučaju strvinarenja ili napada na živu jedinku. Nadalje, kategorizacija napada kao predatorskog ili defenzivnog je od velike važnosti u donošenju zaključaka o tome može li se uopće govoriti o hominima kao (preferiranom) plijenu.

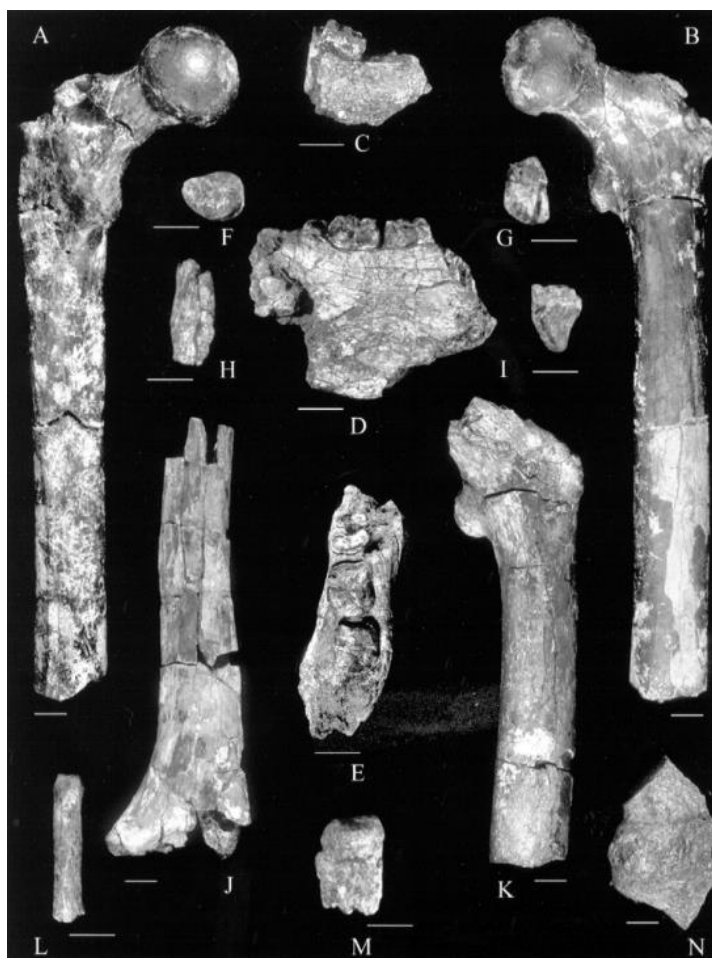
Susret hominina s velikim grabežljivcima tijekom plio-pleistocena vjerojatno nije bila rijetka pojava. Veliki su grabežljivci tada bili još brojniji i bili su prilagođeni na različite vrste lova – na napad iz zasjede, praćenje plijena na velike udaljenosti ili na mješavinu ovih strategija. Hominini bi stoga, ovisno o tome dominira li u okolišu u kojem se nalaze drveće ili otvoreni prostor i nisko raslinje, bili više ili manje izloženi opasnost od napada različitih vrsta grabežljivaca. Neki od velikih grabežljivaca nemaju živuće analogije, primjerice sabljozube mačke. Ipak, pretpostavlja se za mnoge od ovih grabežljivaca da ne bi lovili hominine osim u bliskim susretima.

Kao i primati i druge životinje, za hominine se ipak pretpostavlja da su mogli kao odgovor na brojne grabežljivce u okolini razvili različita ponašanja koja umanjuju rizik od napada. Skeniranje okoline, zvukovi upozorenja drugim članovima grupe i opreznost vjerojatna je strategija. Modificiranje oblika grupe te suradnja i recipročnost kompleksni su

odgovori na predacijski pritisak koji je mogao biti razvijen i kod hominina. Društveno učenje o grabežljivcima i suočavanju s njima te grupne radnje u obliku stvaranja buke i sinkronizirane proizvodnje zvukova neki autori također ističu kao ponašanje s obrambenim prednostima. Ove diurnalne jedinke noću su vjerojatno pravile gnijezda na drveću slična gnijezdima čimpanzi. Prva skloništa od grabežljivca na tlu mogla su biti napravljena od trnovitih grana i bez kamenog oruđa. Kada se kamen počeo koristiti, bio je to novi način da se otjera grabežljivac, zajedno s trnovitim granama te, kasnije, oružjem kao što su koplja. Vatra je i prije nego što se kontrolirano palila u pećinama, mogla igrati važnu ulogu jer je utilizacija spaljenih područja čini dio strategije u kojoj se stanište za traženje hrane bira ovisno o prisutnosti grabežljivaca. Korištenje istih područja za traganje za resursima kao i grabežljivci povećalo bi stope susreta što bi povećalo i rizik od napada, stoga je selektivnost vjerojatno bila prioritizirana. Ako je opasnost od smrtnog stradavanja od grabežljivaca bila uistinu redovita te je predacija bila nenasumična u odnosu prema nekim svojstvima hominina, u hominina je moglo doći i do morfoloških promjena koje su minimizirale rizik od napada. Neki od predloženih su miris tijela i duge noge. Predacijski pritisak na hominine predložen je i kao impetus za razvoj govora, bipedalnog kretanja i encefalizacije.

Neke od ovih teorija (primjerice, lažne oči u ljudi) teško je testirati te i dalje vrijedi opaska T.R. Pickeringa da je potrebno daljnje proučavanje tafonomskog zapisa u kojemu su nađeni ostaci hominina kako bismo mogli donositi zaključke o utjecaju kao što je predacija na društvene strukture hominina i druge adaptivne strategije (2005:163). Tvrdnje da su hominini bili aktivno lovljeni, odnosno da su bili preferirani a ne povremeni plijen, iz tog su pogleda preuranjene. Ako hominini nisu bili preferirani plijen, pitanje zašto također je vrijedno istraživanja. Pronalazak dodatnih dokaza direktne konfrontacije u obliku ozbiljnog ili smrtonosnog oštećenja na fosilnim kostima pridonijet će shvaćanju dinamičnog odnosa hominina i grabežljivaca u plio-pleistocenu. Kako je ulazak hominina u grupu srednje velikih i velikih mesoždera utjecao na promjenu interakcija hominina i grabežljivaca također je otvoreno pitanje. Dosadašnje spoznaje nisu dovoljne za evaluaciju utjecaja predacijskog pritiska na razvoj evolucijskih prekretnica, kao što je govor i obligatno bipedarno kretanje.

5. Prilozi



Slika 1: Fosilni nalazi *Orrorin tugenensis*-a: A: lijevi femur, posteriorni pogled, B: lijevi femur, anteriorni pogled, C desni fragment mandibule, bukalni pogled, D lijevi fragment mandibule, lingvalni pogled, E: lijevi fragment mandibule, okluzalni pogled, F: desni M3, okluzalni pogled, G: desni P4, distalni pogled, H: donji I1, labijalni pogled, I: desni C, lingvalni pogled, J: desni distalni humerus, posteriorni pogled, K: proksimalni lijevi femur, anteriorni pogled, L: proksimalna falanga šake, superiorni pogled, M: desni M3, distalni pogled, N: fragmentarni lijevi proksimalni femur, posteriorni pogled.

Preuzeto iz Senut et al. 2001.



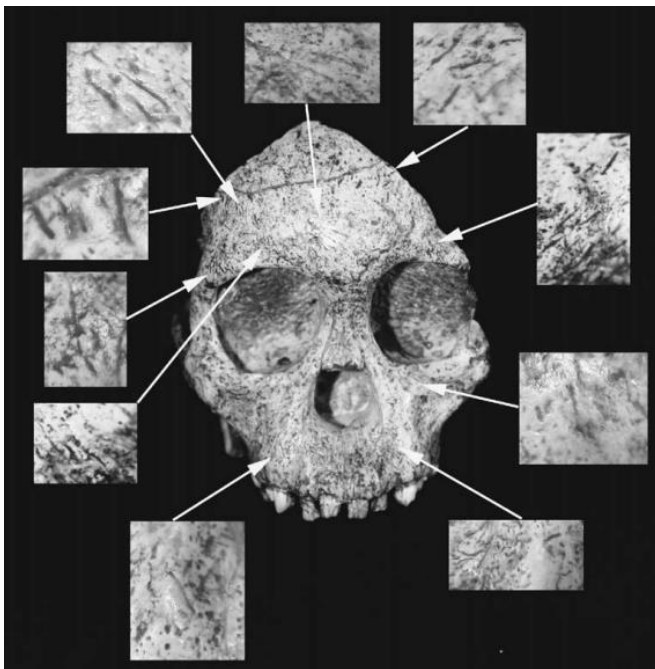
Sika 2: Modifikacije na ostacima sisavaca (Lower Aramia Member), A: Oštećenja od termita, B: Unutarnji ožiljci od grizenja mesojeda, C: Tragovi zubi na tijelu mandibule *Ardipithecus ramidus*-a, D: Tragovi jetkanja na falangi srednje velikog sisavca, E: Probodi zuba medoždera, F: Oštećenja nastala žvakanjem malog do srednje velikog mesoždera na kostima udova majmuna starog svijeta, G: Slično oštećenje na metakarpalnoj kosti *Ardipithecus ramidus*-a, H: Oštećenje od grizenja malog glodavca na kosti velikog sisavca.

Preuzeto iz Louchart et al. 2009.



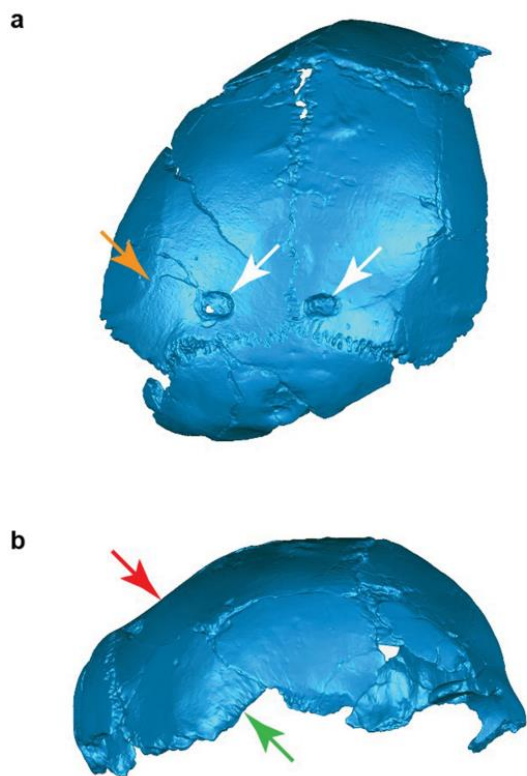
Slika 3: Oštećenje na bazi orbita Taung djeteta.

Preuzeto iz Berger i McGraw 2007.



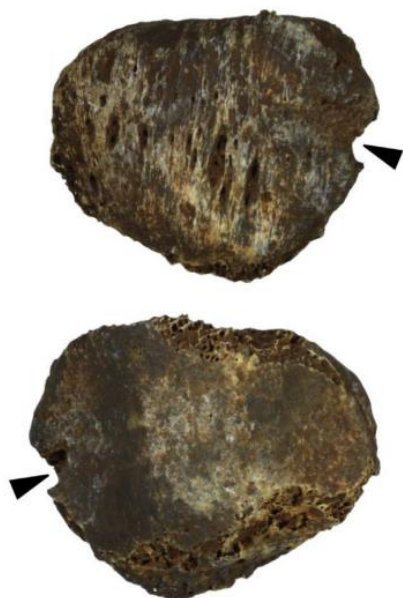
Slika 4: Distribucija tragova ogrebotina na kraniju Taung djeteta.

Preuzeto iz Berger i McGraw 2007.



Slika 5: Trodimenzionalni površinski snimci SK 54 prikazani u (a) superoposteriornom i (b) lateralnom prikazu. Bijele strelice označavaju tragove uboda.

Preuzeto iz Martin et al. 2024.



Slika 6: Patela KW8182 s karnivorskim oštećenjem, anteriorni i posteriorni pogled.

Preuzeto iz Fourvel et al. 2018.



Slika 7: Medijalni pogled na OH 35 tibiju i fibulu (gore), anteriorni (donja lijevo) i posteriorni (donja desno) pogled na distalnu tibiju s naznačenim karnivorskih oštećenjima.

Preuzeto iz Njau i Blumenschine 2012.



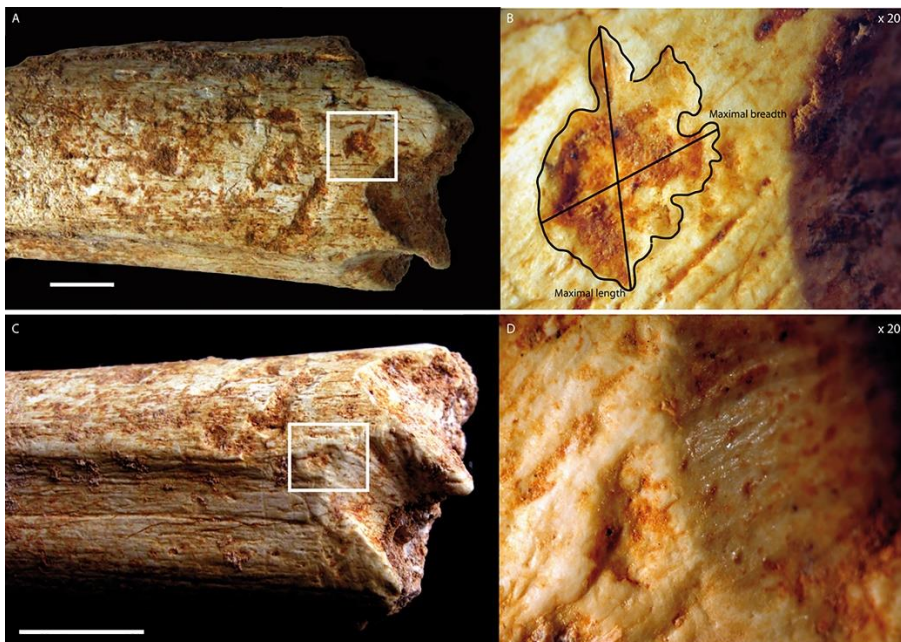
Slika 8: Olororgesailie fosil s tragom karnivorskog oštećenja na grebenu obrva.

Preuzeto s humanorigins.si.edu "Olororgesailie, Kenya"



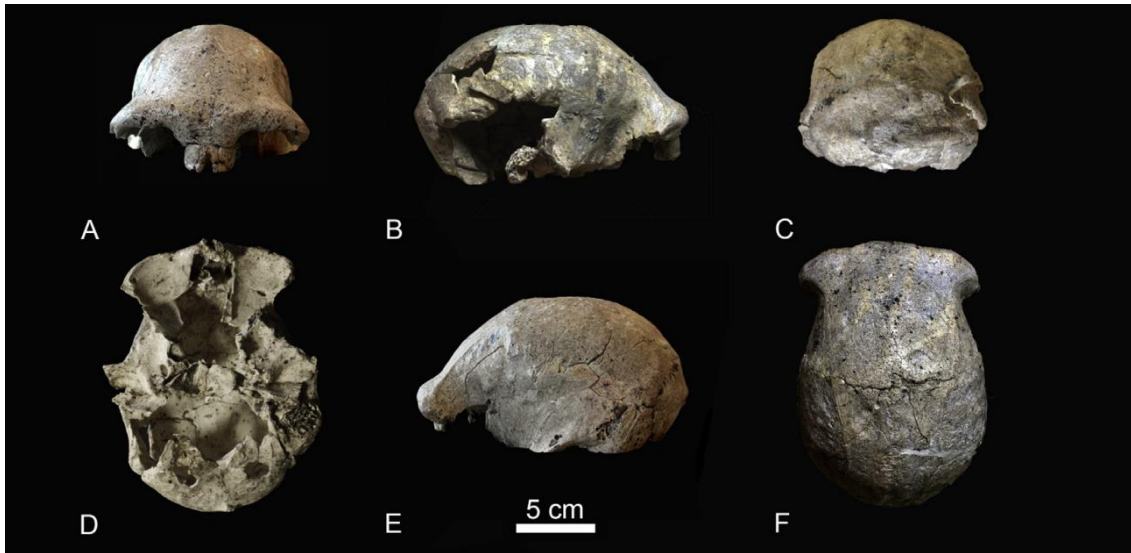
Slika 9: Anteriorni pogled na kranij iz Florisbada.

Preuzeto iz Curnoe i Brink 2010.



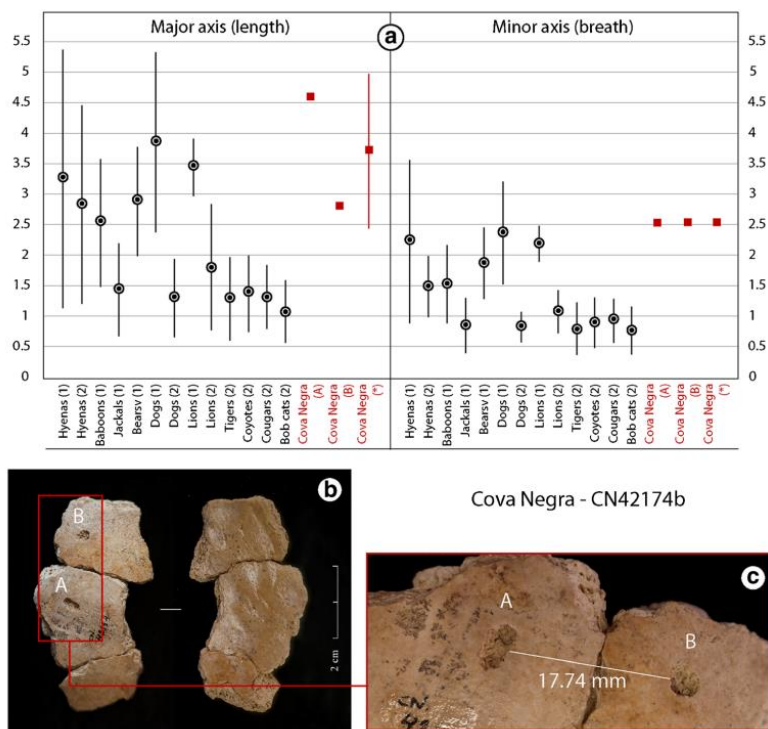
Slika 10: Karnivorska oštećenja na distalnom kraju femura.

Preuzeto iz Daujeard et al 2016.



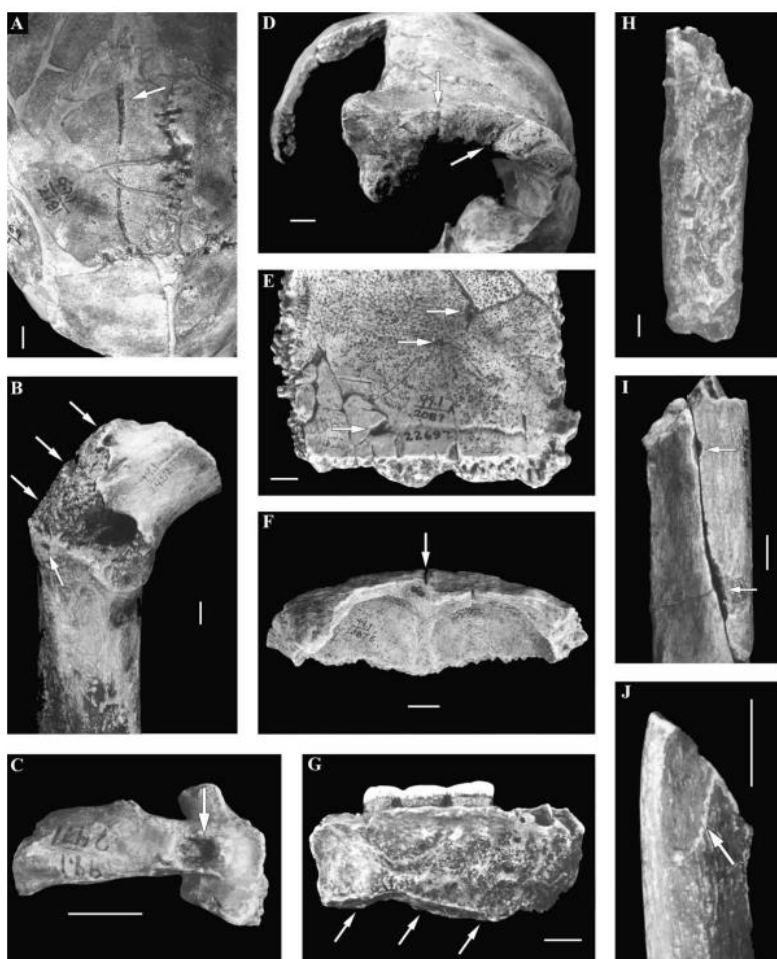
Slika 11: Fosil D2280, A: anteriorni pogled, B: desni lateralni pogled, C: posteriorni pogled, D: inferiorni pogled, E: desni lateralni pogled, F: superiorni pogled

Preuzeto iz Margvelashvili et al. 2022.



Slika 12: Cova Negra fosili, a: usporedba veličine uboda na Cova Negra nalazima s prosječnim postotcima tragova uboda na dijafizama koje su proizveli različiti mesožderi, b: desna parijetalna kost s tragovima ugriza, c: detalji tragova zubi s izmjerenom udaljenošću.

Preuzeto iz Camarós et al. 2015.



Slika 13: Karnivorska oštećenja na fosilnim odljevima *Homo erectus*-a iz Zhoukoudiana, A: superiorni pogled na desne parijetalne kosti, B: posteriorni pogled na femur I; C: element kralježnice, atlasu nedostaje lijeva strana, D: anteriorni pogled na lubanju II, E: unutrašnji pogled na desnu parijetalnu kost lubanje III, F: postero-inferiorni pogled na okcipitalnu kost lubanje III, G: lateralni pogled na mandibulu I; H: femur V, I: dva fragmenta femura VI, J: distalni kraj ključne kosti.

Preuzeto iz Boaz et al. 2004.

6. Literatura

“2004 Field Season: Day 13”. 2004. *humanorigins.si.edu*, <https://humanorigins.si.edu/research/east-african-research-projects/olorgesailie-field-blog/2004-olorgesailie-dispatches/olorgesailie-2004-field-season/2004-field-season-day-13> (pristup 15. 8. 2024.)

“Olorgesailie, Kenya“. 2024. *humanorigins.si.edu*,

<https://humanorigins.si.edu/research/east-african-research-projects/olorgesailie-kenya>
(proistup 15. 8. 2024.)

ARAMENDI, Julia, Mari ARRIAZA, José Yravedra, Miguel Ángel González, María Ortega, Lloyd COURTENAY, Diego González-Aguilera, Agness GIDNA, Audax MABULLA, Enrique BAQUEDANO, Manuel RODRIGO. 2019. “Who ate OH80 (Olduvai Gorge, Tanzania)? A geometric-morphometric analysis of surface bone modifications of a *Paranthropus boisei* skeleton“. *Quaternary International* 517/4:1-27.

ARAMENDI, Julia, Miguel Angel MATÉ-GONZÁLEZ, José YRAVEDRA, María Cruz ORTEGA, Mari Carmen ARRIAZA, Diego GONZÁLEZ-AGUILERA, Enrique BAQUEDANO, Manuel DOMÍNGUEZ-RODRIGO. 2017. “Discerning carnivore agency through the three-dimensional study of tooth pits: Revisiting crocodile feeding behaviour at FLK- Zinj and FLK NN3 (Olduvai Gorge, Tanzania)”. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 488/15:93-102.

ARRIAZA, Mari Carmen, Julia ARAMENDI, Miguel Ángel MATÉ-GONZÁLEZ, José YRAVEDRA i Dominic STRATFORD. 2019. “Characterising Leopard as Taphonomic Agent through the Use of Micro-Photogrammetric Reconstruction of Tooth Marks and Pit to Score Ratio”. *Historical Biology* 33/2:176–185.

ARRIAZA, Mari, Julia ARAMENDI, Miguel Ángel GONZÁLEZ, José YRAVEDRA, Dominic STRATFORD. 2021. “The hunted or the scavenged? Australopith accumulation by brown hyenas at Sterkfontein (South Africa)“. *Quaternary Science Reviews* 273/2:1-7.

BADENHORST, Shaw. 2018. “Possible predator avoidance behaviour of hominins in South Africa”. *South African Journal of Science* 114(7/8):1-2.

BAQUEDANO, Enrique, Manuel DOMINGUEZ-RODRIGO, Charles MUSIBA. 2012. “An experimental study of large mammal bone modification by crocodiles and its bearing on the interpretation of crocodile predation at FLK Zinj and FLK NN3“. *Journal of Archaeological Science* 39:1728–1737.

BARRETT, Clark H. 2015. “Adaptations to Predators and Prey”. *The Handbook of Evolutionary Psychology*: 200-223.

- BASSOTTI, G., S. MÜLLER-LISSNER. 2015. "Controlling defecation: to be (predator) or not to be (prey), that is the question..." *Zeitschrift für Gastroenterologie* 53/5:460-2.
- BERGER, Lee R. 2006. "Brief communication: predatory bird damage to the Taung type-skull of *Australopithecus africanus* Dart 1925". *American journal of physical anthropology* 131/2:166-8.
- BERGER, Lee R., Ronald J. Clarke. 1995. "Eagle Involvement in the Accumulation of the Taung Child". *Journal of Human Evolution* 29:275-299.
- BERGER, Lee R., William S. MCGRAW. 2007. "Further evidence for eagle predation of, and feeding damage on, the Taung child". *South African Journal of Science* 103:11-12.
- BERNA, Francesco, Paul GOLDBERG, Liora K. HORWITZ, James BRINK, Sharon HOLT, Marion BAMFORD, Michael CHAZAN. 2012. "Microstratigraphic evidence of in situ fire in the Acheulean strata of Wonderwerk Cave, Northern Cape province, South Africa". *PNAS* 109/20:1215-1220.
- BINFORD, Lewis Roberts. 1981. *Bones: Ancient men and modern myths*. Orlando: Academic Pres, INC.
- BLAKE, David. 2024. "Humans are not Natural Prey for Big Cats in the Wild". U *Defense strategies in early human evolution: materials of an international conference, held at Grigol Robakidze University*. Tbilisi: Logos, 119-134.
- BOAZ, Noel T., Russell L. CIOCHON, Qinqi XU, Yinyi LIU. 2004. "Mapping and taphonomic analysis of the *Homo erectus* loci at Locality 1 Zhoukoudian, China". *Journal of human evolution* 46/5:519-49.
- BOAZ, Noel, Russell CIOCHON, Qinqi XU, Jinyi LIU. 2000. "Large Mammalian Carnivores as a Taphonomic Factor in the Bone Accumulation at Zhoukoudian". *Acta Anthropologica Sinica* 19:224-234.
- BRAGA, José, Jean-Baptiste FOURVEL, Francis THACKERAY, James BRINK, Anna O'REGAN. 2018. "Taphonomic interpretations of a new Plio-Pleistocene hominin-bearing assemblage at Kromdraai (Gauteng, South Africa)". *Quaternary Science Reviews* 190/2:81-97.

- BRAIN, Charles K. 1981. *The Hunters or the Hunted? An Introduction to African Cave Taphonomy*. Chicago, London: The University of Chicago Press.
- BRAIN, Charles K. 1994. “The Swartkrans palaeontological research project in perspective: results and conclusions.” *South African Journal of Science* 90/4:220-223.
- BRAIN, Charles K. 1995. “The Importance of Predation to the Course of Human and Other Animal Evolution”. *The South African Archaeological Bulletin* 50/162: 93–97.
- BROCHU, Christopher A., Glenn W. STORRS. 2012. “A Giant Crocodile from the Plio-Pleistocene of Kenya, the Phylogenetic Relationships of Neogene African Crocodylines, and the Antiquity of *Crocodylus* in Africa”. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32/3:587–602.
- BROWN, Steven. 2024. “Beading for Beating: Body Percussion and the Interpersonal Origins of Rhythm”. U *Defense strategies in early human evolution: materials of an international conference, held at Grigol Robakidze University*. Tbilisi: Logos, 39-49.
- BRUNER, Emiliano, Marlize LOMBARD. 2020. “The skull from Florisbad: a paleoneurological report”. *Journal of anthropological sciences = Rivista di antropologia: JASS* 98:89-97.
- CAMARÓS, Edgard, Marián CUETO, Carlos LORENZO, Valentín VILLAVARDE, Florent RIVALS. 2015. “Large carnivore attacks on hominins during the Pleistocene: a forensic approach with a Neanderthal example“. *Archaeological and Anthropological Sciences* 8:635-646.
- CAMARÓS, Edgard, Marián CUETO, Ardèvol ROSELL, Diez Carlos JORDI, Ruth BLASCO, Corinne DUHIG, Andreas DARLAS, Katerina HARVATI, Pardo Jesús JORDÁ, Lourdes MONTES, Valentín VILLAVARDE i Florent RIVALS. 2017. “Hunted or Scavenged Neanderthals? Taphonomic Approach to Hominin Fossils with Carnivore Damage“. *International Journal of Osteoarchaeology* 27: 606-620.
- COSS, Richard G. 2021. “Something Scary Is Out There: Remembrances of Where the Threat Was Located by Preschool Children and Adults with Nighttime Fear”. *Evolutionary Psychological Science* 7:239–253.

- COURTENAY, Lloyd, Darío HERRANZ-RODRIGO, Diego GONZÁLEZ-AGUILERA, José YRAVEDRA. 2021. “Developments in data science solutions for carnivore tooth pit classification“. *Scientific Reports* 11/1:1-15.
- CURNOE, Darren, James BRINK. 2010. “Evidence of pathological conditions in the Florisbad cranium“. *Journal of human evolution* 59/5: 504-13.
- DAIGNAULT, Carrie A. 2021. “There’s More Than One Way to Skin a Hominin: An Analysis of Plio-Pleistocene East and South African Hominins as Prey“. *Proceedings of GREAT Day*: Vol. 2020:11-28.
- DAUJEARD, Camille, Denis GERAADS, Rosalia GALLOTTI, David LEFÈVRE, Abderrahim MOHIB, Jean-Paul RAYNAL, Jean-Jacques HUBLIN. 2016. “Pleistocene Hominins as a Resource for Carnivores: A c. 500,000-Year-Old Human Femur Bearing Tooth-Marks in North Africa (Thomas Quarry I, Morocco)“. *PloS one* 11/4:1-22.
- DAVIDSON, Ian, S. SOLOMON. 1990. "Was OH7 the Victim of a Crocodile Attack?". U *Problem Solving in Taphonomy: Archaeological and Palaeontological Studies from Europe, Africa and Oceania*, ur. S. Solomon, I. Davidson, D. Watson. St. Lucia: University of Queensland, 198-206.
- DIEDRICH, Cajus G. 2014. “Palaeopopulations of Late Pleistocene Top Predators in Europe: Ice Age Spotted Hyenas and Steppe Lions in Battle and Competition about Prey“. *Pelontology Journal*:1-34.
- DOMÍNGUEZ-RODRIGO, Manuel, Ana PIQUERAS. 2003. “The use of tooth pits to identify carnivore taxa in tooth-marked archaeofaunas and their relevance to reconstruct hominid carcass processing behaviors“. *Journal of Archaeological Science* 30/11:1385-1391.
- EPPINGER, Mark, Claudia BAAR, Bodo LINZ, Günter RADDATZ, Christa LANZ, Heike KELLER, Giovanna MORELLI, Helga GRESSMANN, Mark ACHTMAN, Stephan C. SCHUSTER. 2006. “Who ate whom? Adaptive *Helicobacter* genomic changes that accompanied a host jump from early humans to large felines“. *PLoS genetics* 2/7:1097-1110.

- FAURBY Soren, Daniele SILVESTRO, Lras WERDELIN, Alexandre ANTONELLI. 2020. "Brain expansion in early hominins predicts carnivore extinctions in East Africa". *Ecology Letters* 23/3:537-544.
- FITCH, Tecumseh W., Klaus ZUBERBÜHLER. 2024. "Group Vocal Displays, Anti-Predator Behaviour and the Evolution of Musicality". U *Defense strategies in early human evolution: materials of an international conference, held at Grigol Robakidze University*. Tbilisi: Logos, 15-34.
- GHEERAWO, Preetum. 2024. "From Flight to Fight: How Predator Pressure Shaped the Evolution of Hominins and the Origin and Development of the Human Society". U *Defense strategies in early human evolution: materials of an international conference, held at Grigol Robakidze University*. Tbilisi: Logos, 198-245.
- GIBBONS, Ann. 2009. "Ardipithecus ramidus. A new kind of ancestor: Ardipithecus unveiled". *Science* 326/5949:36-40.
- HAGEN, Edward H. 2022. "The Biological Roots of Music and Dance: Extending the Credible Signaling Hypothesis to Predator Deterrence". *Human Nature* 33/3:261-279.
- HART, Donna, Robert Wald SUSSMAN. 2009. *Man the Hunted: Primates, Predators, and Human Evolution*. Boulder: Westview Press.
- HART, Donna, Robert Wald SUSSMAN. 2011. "The Influence of Predation on Primate and Early Human Evolution: Impetus for Cooperation". U *Origins of Altruism and Cooperation*, ur. Robert W. Sussman i C. Robert Cloninger. New York: Springer New York, 19-40.
- HATALA, Kevin G, Neil T. ROACH, Kelly R. OSTROFSKY, Roshna E. WUNDERLICH, Heather L. DINGWALL, Brian A. WILLMOARE, David J. Green, John W. K. HARRIS, David R. BRAUN, Brian G. RICHMOND. 2016. "Footprints reveal direct evidence of group behavior and locomotion in *Homo erectus*". *Scientific reports* 6:1-9.
- HEADLAND, Thomas N., Harry W. GREENE. 2011. "Hunter-gatherers and other primates as prey, predators, and competitors of snakes". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108/52:1470-4.

- HERZOG, Nicole M., Christopher PARKER, Earl KEEFE, Kristen HAWKES. 2020. "Fire's impact on threat detection and risk perception among vervet monkeys: Implications for hominin evolution". *Journal of human evolution* 145:1-8.
- HOARE, Sally. 2019. "The possible role of predator-prey dynamics as an influence on early hominin use of burned landscapes." *Evolutionary anthropology* 28/6:295-302.
- ISBELL, Lynne A., Laura R. BIDNER, Eric K. CAN CLEAVE, Akiko MATSUMOTO-ODA, Margaret C. CROFOOT. 2018. "GPS-identified vulnerabilities of savannah-woodland primates to leopard predation and their implications for early hominins". *Journal of human evolution* 118:1-13.
- JORDANIA, Joseph, Jenny WADE. 2024. "Introduction: Neglected Topic of Human Evolutionary History." U *Defense strategies in early human evolution: materials of an international conference, held at Grigol Robakidze University*. Tbilisi: Logos, 5-11.
- JORDANIA, Joseph. 2014. *Tigers, Lions and Humans: History of Rivalry, Conflict, Reverence and Love*. Tbilisi: Logos.
- JORDANIA, Joseph. 2024. "Music as aposematic signal: predator defense strategies in early human evolution". *Frontiers in Psychology* 14:1-14.
- KORTLANDT, Adriaan. 1980. "How might early hominids have defended themselves against large predators and food competitors?". *Journal of Human Evolution* 9/2:79-94.
- LEAKEY, Mary D. 1971. *Olduvai Gorge Vol 3*. Cambridge: Cambridge University Press.
- LEE-THORP, Julia, Francis THACKERAY, Nikolaas VAN DER MERWE. 2001. "The hunters and the hunted revisited". *Journal of human evolution* 39:565-76.
- LEWIS, Margaret, Lars WERDELIN. 2007. "Patterns of change in the Plio-Pleistocene carnivorans of eastern Africa". U *Hominin Environments in the East African Pliocene: An Assessment of the Faunal Evidence*, ur. René Bobe, Zeresenay Alemseged, Anna K. Behrensmeyer. Dordrecht: Springer Dordrecht, 77-105.
- LOCKWOOD, Charles A., Colin G. MENTER, Jacopo MOGGI-CECCHI, Andre W. KEYSER. 2007. "Extended Male Growth in a Fossil Hominin Species". *Science* 318:1443-1446.

- LORDKIPANIDZE, David. 2024. “Dmanisi Hominds: Anatomy, Paleoenvironment, and Behavior”. U *Defense strategies in early human evolution: materials of an international conference, held at Grigol Robakidze University*. Tbilisi: Logos, 12-14.
- LOUCHART, Antoine, Henry WESSELMAN, Robert J. BLUMENSCHINE, Leslea J. HLUSKO, Jackson K. NJAU, Michael T. BLACK, Mesfin ASNAKE, Tim D. WHITE. 2009. “Taphonomic, avian, and small-vertebrate indicators of *Ardipithecus ramidus* habitat”. *Science* 326/5949:66e1-4.
- MARGVELASHVILI, Ann, Martha TAPPEN, Philipp G. RIGHTMIRE, Nikoloz TSIKARIDZE, David LORDKIPANIDZE. 2022. “An ancient cranium from Dmanisi: Evidence for interpersonal violence, disease, and possible predation by carnivores on Early Pleistocene *Homo*”. *Journal of human evolution* 166:1-17.
- MARTIN, Jesse M, A.B. LEECE, Andy I.R. HERRIES, Stephanie E. BAKER, David S. STRAIT. 2024. “We the hunted”. *South African Journal of Science* 120:1-5.
- MILAM, Erika Lorraine. 2019. *Creatures of Cain: The Hunt for Human Nature in Cold War America*. Princeton – Oxford: Princeton University Press.
- NJAU, Jackson. 2012. “Reading Pliocene Bones”. *Science* 336:46-47.
- NJAU, K. Jackson, Robert J. BLUMENSCHINE. 2012. “Crocodylian and mammalian carnivore feeding traces on hominid fossils from FLK 22 and FLK NN 3, Plio-Pleistocene, Olduvai Gorge, Tanzania”. *Journal of human evolution* 63/2:408-17.
- ÖHMAN, Arne, Susan MINEKA. 2003. “The Malicious Serpent: Snakes as a Prototypical Stimulus for an Evolved Module of Fear”. *Current Directions in Psychological Science* 12/1:5-9.
- OKSANEN, Otto. “Patterns of relative abundance among large Carnivora in western Eurasia during the Plio-Pleistocene”. *Evolutionary Ecology Research* 20:615-638.
- PETRONIO, Carmelo, Mario ROLFO, Piero CERULEO, Francesco DI MARIO, Angelica FERRACCI, Ivana FIORE, Maurizio GATTA, Leonardo SALARI. 2021. “Preliminary report on the new faunal remains from Grotta Guattari (Late Pleistocene, San Felice Circeo, Latium)”. *Bulletin of Regional Natural History* 1/4:29-38.

- PICKERING, T. Rayne, Manuel DOMÍNGUEZ-RODRIGO, Charles P. EGELAND, Charles K. Brain. 2004. "Beyond leopards: tooth marks and the contribution of multiple carnivore taxa to the accumulation of the Swartkrans Member 3 fossil assemblage". *Journal of human evolution* 46/5:595–604.
- PICKERING, Travis. 2005. "Underrated Prey?". *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 14:159 - 164.
- PICKERING, Travis. 2012. "African Genesis revisited: reflections on Raymond Dart and the 'predatory transition from ape(-man) to man'". U *African Genesis: Perspectives on Hominin Evolution*, ur. Sally C. Reynolds i Andrew Gallagher. Cambridge: Cambridge University Press, 487-505.
- PICKFORD, Martin, Brigitte SENUT. 2001. "The geological and faunal context of Late Miocene hominid remains from Lukeino, Kenya". *Earth and Planetary Sciences* 332:145–152.
- POBINER, Briana. 2008. "Paleoecological Information in Predator Tooth Marks". *Journal of Taphonomy* 6:373-397.
- RICHMOND, Brian G., William L. JUNGERS. 2008. "*Orrorin tugenensis* femoral morphology and the evolution of hominin bipedalism". *Science* 319/5870:1662-1665.
- ROLFO, Mario Federico, Monica BINI, Francesco DI MARIO, Angelica FERRACCI, Biagio GIACCIO, Hu HSUN-MING, Iliaria ISOLA, Laura SADORI, Chuan-Chou SHEN, Cristiano VIGNOLA, Giovanni ZANCHETTA. 2023. "Neanderthal bones collected by hyena at Grotta Guattari, central Italy, 66e65 ka: U/Th chronology and paleoenvironmental setting". *Quaternary Science Reviews* 311:1-15.
- ROSELL Ardèvol Jordi, Enrique BAQUEDANO, Ruth BLASCO, Edgard CAMARÓS. 2012. "New insights on hominid-carnivore interactions during the Pleistocene". *Journal of Taphonomy* 10:125-128.
- SENUT, Brigitte, Martin PICKFORD, Dominique GOMMERY, Pierre MEIN, Kiptalam CHEBOI, Yves COPPENS. 2001. "First Hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya)". *Earth and Planetary Science* 332:137-144.

- SERANGELI, Jordi, Thijs Van KOLFSCHOTEN, Britt M. STARKOVICH, Ivo VERHEIJEN. 2015. "The European saber-toothed cat (*Homotherium latidens*) found in the "Spear Horizon" at Schöningen (Germany)". *Journal of human evolution* 89:172-80.
- SHULTZ, Susanne, R. I. M. DUNBAR. 2006. "Chimpanzee and felid diet composition is influenced by prey brain size." *Biology letters* 2/4:505-8.
- SMALL, Lawrence M. 2005. "Our adaptable ancestors". *Smithsonianmag.com* <https://www.smithsonianmag.com/science-nature/our-adaptable-ancestors-86346478/> (pristup 15. 8. 2024.)
- SMITH, Jennifer, Eli SWANSON, Daphna REED, Kay HOLEKAMP. 2012. "Evolution of Cooperation among Mammalian Carnivores and Its Relevance to Hominin Evolution". *Current Anthropology*: 436-452.
- STANCAMPIANO, Lavinia M., Susana RUBIO-JARA, Joaquín PANERA, David URIBELARREA, Alfredo PÉREZ-GONZÁLEZ, Clayton R. MAGILL. 2023. "Organic geochemical evidence of human-controlled fires at Acheulean site of Valdocarros II (Spain, 245 kya)". *Scientific reports* 13/1:1-16.
- STUART-FOX, Martin. 2015. "The origins of causal cognition in early hominins". *Biology & Philosophy* 30:247-266.
- SUSSMAN, Robert W., Lana K. OLIVER, Donna HART. 2018. "Hunting and scavenging". U *The International Encyclopedia of Biological Anthropology*, ur. W. Trevathan, M. Cartmill, D. Dufour, C. Larsen, D. ORourke, K. Rosenberg and K. Strier. John Wiley & Sons, Inc., 1-6.
- TREVES, Adrian, Lisa NAUGHTON-TREVES. 1999. "Risk and Opportunity for Humans Coexisting with Large Carnivores". *Journal of human evolution* 36/3:275-82.
- TREVES, Adrian, Paul PALMQVIST. 2007. "Reconstructing Hominin Interactions with Mammalian Carnivores (6.0–1.8 Ma)". U *Primate Anti-Predator Strategies*, ur. Sharon L. Gursky, K. A. I. Nekaris. New York: Springer New York, 355-381.
- TUTT, Chad M. A. 2011. "Cannibalism Among Fossil Hominids: Is There Archaeological Evidence?". *The University of Western Ontario Journal of Anthropology* 11/1:113-120.

- WALTER, M. 2004. "Defence of bipedalism". *Human Evolution* 19:19-44.
- WELDON, Paul J. 2018. "Are we chemically aposematic? Revisiting L. S. B. Leakey's hypothesis on human body odour". *Biological Journal of the Linnean Society* 125/2:221–228.
- WHITE, Tim, Berhane ASFAW, Yonas BEYENE, Yohannes HAILE-SELASSIE, Owen LOVEJOY, Gen SUWA, Giday WOLDEGABRIEL. 2009. "Ardipithecus Ramidus and the Paleobiology of Early Hominids". *Science* 326:64-86.
- WILLEMS, Erik P., Carel P. VAN SCHAIK. 2017. "The social organization of *Homo ergaster*: Inferences from anti-predator responses in extant primates". *Journal of Human Evolution* 109:11-21.
- WOLDEGABRIEL, Giday, Tim D. WHITE, Gen SUWA, Paul RENNE, Jean de HEINZELIN, William K. HART, Grant HEIKEN. 1994. "Ecological and temporal placement of early Pliocene hominids at Aramis, Ethiopia." *Nature* 371/6495:330–333.
- WONG, Kate. 2003. "Stranger in a New Land". *Scientific American* 289/5:74-83.

7. Sažetak

Hominini kao plijen jedan je od modela koji nastoji objasniti čovjekovu evolucijsku prošlost. Rad prikazuje fosilne nalaze hominina koji nose uvjerljive dokaze perimortalne tafonomije. Na temelju utvrđivanja koegzistencije s brojnim grabežljivcima u plio-pleistocenu i izotopskih analiza pretpostavlja se da su hominini bili oportunistički lovljeni te eventualno bili redoviti plijen nekih vrsta izumrlih vrsta grabežljivaca. Donosi se sinteza teorija o adaptivnim obrambenim strategijama koje su se u hominina razvile uslijed predacijskog pritiska.

Ključne riječi: hominini, grabežljivci, plijen, karnivorsko oštećenje, defenzivne strategije

8. Summary

Hominins as prey is one of the models that tries to explain human evolutionary past. The thesis presents hominin fossil finds that bear convincing evidence of perimortal taphonomy. Based on the determination of coexistence with numerous predators in the Plio-Pleistocene and isotopic analyses, it is assumed that hominins were opportunistically hunted

and were possibly regular prey of some extinct species of predators. A synthesis of theories on adaptive defense strategies developed in hominins due to predation pressure is presented.

Key words: hominins, carnivores, prey, carnivore damage, defense strategies