

Nyt om menneskets udviklingshistorie

NIELS BONDE



Bonde, N.: Nyt om menneskets udviklingshistorie. *Dansk geol. Foren., Arsskrift for 1975*, side 19–34. København, 6. januar 1976.

Recent discoveries of East African fossil hominids (Olduvai, Omo, East Rudolf) prompted some revisions of ideas on the phylogeny of hominids. Here the problems are reviewed in the light of Hennig's phylogenetic systematics, some basic principles of which are shortly expounded. A few models of the interrelationship of *Homo* and its recent relatives are produced as the relevant framework in which fossil hominids can be interpreted. On the basis of supposed shared specialisations (synapomorphies) the probable phylogenetic relationships of the many fossil »groups« are reconstructed in a few models. An evaluation of the status as monophyletic species (in the sense of Hennig) of most of these fossil »groups« is attempted on the basis of morphology and temporal distribution; and some unsolved problems are pointed out, especially concerning the »*erectus*-group«. Hereby it is shown that some species cannot be excluded as possible direct ancestors of some monophyletic groups. This is taken into account in a concluding phylogenetic classification of most hominidae (incl. *Pan* and ?*Gorilla*) and a corresponding phylogenetic tree (cladogram).

Niels Bonde, Institut for historisk Geologi og Palæontologi, Østervoldgade 10, DK-1350 København K.

Idéer om menneskets oprindelse, udvikling og slægtskabsforhold er i de sidste 5–10 år blevet ivrigt diskuteret især i lyset af meget rige, nye fossilfund fra Østafrika (snart klassiske er Mary og nyligt afdøde Louis S. B. Leakey's fund fra Olduvai slugten i N-Tanzania, mens interessen det sidste par år specielt har fokuseret på sønnen Richard's og Kenya Nationalmuseets internationale projekt ved østbredden af Lake Rudolf, N-Kenya og på Omo dalen ca. 100 km nord for i Ethiopia, hvor indsamlinger er blevet ledet af nu afdøde Camille Arambourg – i en alder af over 80 – og Yves Coppens, begge Paris, samt af F. Clark Howell, Berkeley).

Disse nye fund har givet anledning til afholdelse af en del symposier, hvori alle mulige problemer omkring disse fossile mennesker har været debatteret fra specielle funktionelt anatomiske detaljer over arkæologi og palæobiologi til udviklingshistorie, palæontologi og stratigrafi og dermed relative- og absolute dateringer samt Østafrikas Tertiære og Kvartære geologi i bred almindelighed, inklusive pladetektonik.

Et sådant møde, hvorunder jeg havde det held at deltage i den afsluttende diskussion, blev afholdt 19. til 21. februar 1975 af Geological Society, London under titlen »Geological background to fossil man – recent research in the Gregory Rift Valley, East Afri-

ca«. Hertil var knyttet en overordentlig informativ udstilling af fotos, plancher, kort, profiler, invertebrat og pattedyr fossiler, blandt disse et stort antal af de nyere fund af hominider (hvoraf de fleste som fremragende fiberglas afstøbninger). En publikation fra mødet er under udgivelse fra Geological Society.

Blandt foredragsholdere var internationale kapaciteter, som er aktivt engageret i denne forskning i Østafrika. Trækplaster ved sådanne møder synes ofte at være en debat om menneskets fylogeni (= evolutionshistorie); her foregik den som paneldiskussion med et par korte indledningsforedrag. Dette var min primære interesse i mødet, dels underviser jeg mindst tre gange årligt om emnet på forskelligt niveau til biologi- og geologistuderende, dels har fylogenetiske principper optaget mig en årække.

Den sidstnævnte interesse synes jeg desværre kun at dele med en forsvindende del af dem, der forsker i og formidler de primære data angående menneskets forhistorie.

Bestyrket på mødet i denne min mistanke har jeg følt mig inspireret til at fremlægge ganske skematisk, og til kritisk at begrunde de modeller for menneskets fylogeni, jeg selv har nået frem til i min undervisning, som for det meste er baseret på andenhånds viden hvad fossilerne angår, selvom primitive gips-

afstøbninger er til nogen hjælp. (En fyldigere udarbejdelse i samarbejde med Knud Thomsen, Palæoøkologisk afdeling, Århus Universitet er i trykken.)

Fylogenetiske principper

Her skal meget kort skitseres nogle af de principper for fylogenetisk argumentation, som jeg mener er de mest kritiske, nemlig den såkaldte »fylogenetiske systematik« eller »cladisme«, som den er udarbejdet af Hennig (1950, 1965, 1966; se også Brundin 1968, 1972 Heie 1969, Nelson 1971, Bonde 1975a, Kristensen, 1975).

Den fylogenetiske systematik er baseret på den antagelse, at der i dag (primært blandt dyr med kønnet formering) findes sådanne grupper af individer, som kaldes »biologiske arter« kendetegnet ved, at de er *reproduktivt isolerede* fra hinanden, mens *individerne indenfor arten er (potentielt) formeringsdygtige* (se f. eks. Mayr 1963).

Den mest accepterede model for artsdannelse (speciationen) er den allopatriske speciation (Mayr 1963, 1969, Simpson 1961, Heie 1969, Eldredge & Gould, 1972), hvorved 2 (nye) søsterarter opstår ved opdeling af én art (stamformen, forfaderen) begyndende med *geografisk (fysisk) isolation*. Baseret på disse to fundamentale antagelser om en »naturlig enhed« og en proces hvorved diversitet opstår, kan *fylogenetisk slægtskab* defineres: To arter er hinandens *nærmeste slægtninge* (er søsterarter) når de har en *fælles forfader, som ikke er forfader for andre arter*. Endvidere fører dette til et *relativt og alment begreb, grad af fylogenetisk slægtskab*: To arter er *nærmere beslægtede* med hinanden end med en vilkårlig tredje, når de to første har en *fælles forfader, som ikke er forfader for den tredje*.

I modsætning til den meget uheldige og upræcise definition som blev valgt af Simpson (1961:124) for at kunne dække også Mayr's (f. eks. 1974) tildels præ-Darwinistiske eller typologiske opfattelse af slægtskab (som fremhævet af Nelson (1973), Ruse (1973), Bonde (1975a)), kan *monofyli* nu gives en helt præcis formulering: *En monofyletisk arts-gruppe består af alle arter (og kun disse) nedstammende fra én stam-art (fælles forfader)*. Dette bety-

der da per definition, at *alle arter i en monofyletisk gruppe er nærmere beslægtet med hinanden end med arter udenfor gruppen*.

Monofyletiske grupper, som er hinandens nærmeste slægtninge, kaldes *søster-grupper*.

Det fylogenetiske slægtskabsforhold arter og andre monofyletiske grupper imellem kan afbildes ved et »stamtræ« (dendrogram, cladogram), og grupperne kan *klassificeres entydigt i et modsvarende hierarkisk system* (Hennig 1966, Nelson 1974), *hvori søster-grupper har samme rang*.

Speciation ved isolation må nødvendigvis medføre, at der blandt karaktererne hos (mindst) en af de to nyopståede søsterarter udvikles mindst et karaktertræk forskelligt fra stamartens, samtidigt med at dennes træk bibeholdes uændret hos søsterarten. Det afledte eller »avancerede« træk kaldes relativt *apomorft*, mens det oprindelige eller »primitive« træk kaldes relativt *pleiomorft*.

Da et karaktertræk naturligvis ikke behøver at ændres ved en speciationsproces, kan man vise, at *fælles oprindelige træk (symplesiomorfier) ikke kan anvendes som argument for grupperes nærmere slægtskab*, og hvis man overhovedet skal bruge overensstemmelse i karaktertræk (»ligheder«) som indicier for slægtskab, kan man kun anvende *fælles afledte træk (synapomorfier, fig. 1)*.

Dette medfører, at man inden for en gruppe ikke præcist kan placere former, som kun udviser relativt pleiomorfe træk for gruppen,

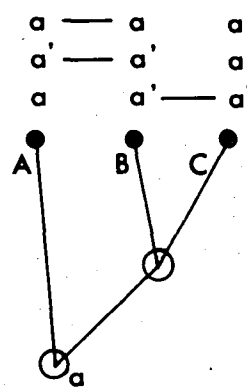


Fig. 1. Indikation af fylogenetisk slægtskab ved hjælp af »ligheder« opsplittet i symplesiomorfi (øverst), konvergens (i midten) og synapomorfi. Pleiomorft træk betegnet a, apomorft a'. (Efter Hennig 1966.) Captions in English at the end of text.

således som gruppens stamform per definition må gøre. Det vil sige, at faktiske fossile forfædre ikke direkte kan påvises i praksis. *Stamformer*, mener vi selvfølgelig, eksisterede engang, men i almindelighed forbliver de for os hypoteser, helt præcist *hypoteser om fylogenetiske slægtskabsforhold* for deres formodede afkom.

Således er en stamforms morfologi, fysiologi, etologi etc. hypotetisk og en følge af analyse af slægtskabsforhold og kan tilsammen kaldes en monofyletisk gruppes *morfortype* (Nelson 1970). Denne holdning til stamformer, fossiler og morfotyper er fundamentalt forskellig fra de fleste palæontologers (og neontologers) opfattelse og har vidtgående konsekvenser for den strategi, der lægges for en forskning. Palæontologer af Mayr/Simpson observans (i denne sammenhæng f. eks. Romer 1966, Kurtén 1965, Simons 1972, Pilbeam 1972) søger i høj grad efter forfædre, ser dem gerne gravet ud, mens fylogenetiske systematikere («cladister») anser dette for en ret irrelevant problemstilling og søger i stedet at påvise søstergruppe-reationer (slægtskabsforhold), idet de antager, at dette er den mest præcise analysemetode, som kan føre til synteser i form af fylogener (udviklingshistorie, og dermed også forfædre), og som frem for

alt kan kommunikeres entydigt (cfr. Simpson 1959) – også i form af en klassifikation (fig. 2).

Fossiler må umiddelbart behandles fylogenetisk ligesom recente organismer, argumenterne for deres slægtskabsforhold må være af samme art, selvom informationer fra fossiler er langt mere fragmentariske, og hypoteser baseret på sådanne derfor dårligere kan testes.

Tilmed følger det, at for alle monofyletiske grupper, fossile som recente, gælder det, at blandt de nulevende grupper er der én bestemt, de er nærmere beslægtede med end med andre nulevende. Fossile arter/grupper kan således vurderes fylogenetisk helt uafhængigt af andre fossiler.

I forskellige udviklingslinier kan tænkes udviklet ensartede »avancerede« karakterer uafhængigt af hinanden, såkaldte *konvergenser*, men det er et uomgæeligt metodologisk princip, at *fælles apomorfier må umiddelbart vurderes som synapomorfier*, det vil sige som *indici* på nært fylogenetisk slægtskab og ikke som *konvergenser* uden meget vægtige begrundelser i form af andre karaktertræk. Det hænger sammen med, at hypotesen om synapomorfi er den simpleste (et nyt træk opstået én gang, mens konvergens kræver opståen mindst to gange uafhængigt); uden dette princip (»Occams rasekniv«, parsimoni) kan moderne videnskab næppe arbejde. Tilsvarende må antal af parallellismer minimeres i hypoteser om slægtskab, og dette gælder ligeledes antallet af »reversals« i karaktertræk, det vil sige udvikling fra »avanceret« til formodet »primitiv« igen, for ellers kan man lige så godt opgive at rekonstruere fylogener ved hjælp af karaktertræk (Hennig 1966:121). Parallellismer kan jo kun konstateres på baggrund af en idé om slægtskabsforhold baseret på, at visse andre karaktertræk vurderes som synapomorfier.

Hennigs fortjeneste ligger i, at han har analyseret det ret vage begreb »ligheder« i tre komponenter, *symplesiomorfier*, *konvergenser* og *synapomorfier*, og har vist, at kun de sidste kan anvendes som argumenter for fylogenetisk slægtskab (fig. 1), det vil sige som begrundelse for monofyletiske grupper. Grupper, som kun karakteriseres ved symplesiomorfier (f. eks. ved at mangle visse »avancerede« træk, blandt andet som Pongidae gør) kaldes *para-*

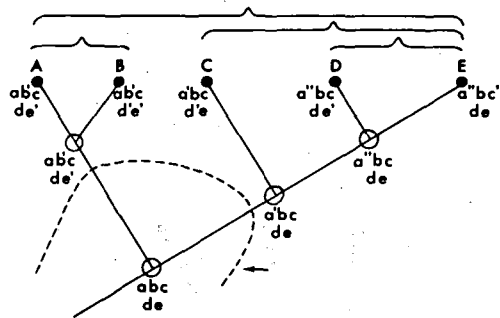


Fig. 2. Forud antaget »sand« fylogeni af 5 arter (eller monofyletiske grupper) A – E. a – e er plesiomorfe karaktertræk; a' – e' tilsvarende apomorfe træk; a, a', a'' udgør en karakter transformation (udviklingstendens). Denne karakteriserer D + E som en monofyletisk gruppe og C som dennes søstergruppe. A + B er monofyletisk (b' synapomorf). A + B + C + D (c symplesiomorf) er parafyletisk. B + C er polyfyletisk (d' konvergent). Cirkler er hypotetiske forfædre; pilen viser hen til det område, hvori en art med kun plesiomorfe træk kan fraspaltes. Fra Bonde 1975a. Modsvarende hierarkisk klassifikation indtegnet.

fyletiske, og grupper baseret på konvergenser kaldes *polyfyletiske* (Hennig 1966, 1965:fig. 2, Nelson 1971a), og de er uacceptable i et fylogenetisk system (fig. 2). Flertallet af de af palæontologer (og andre accepterede »stamgrupper« er parafyletiske (pongider, dryopitheciner etc.).

De er ikke af samme historiske integritet som monofyletiske grupper, der hver repræsenterer resultatet af én genpuljes hele evolution. For palæontologer er det værd at bemærke, at *uddøen for parafyletiske grupper ikke kan have samme præcise mening* som for monofyletiske, idet en del af genpuljen fra stamformen for en parafyletisk gruppe udvikler sig videre uden for denne.

Karaktertræks relative plesiomorfi eller apomorfi indenfor en formodet monofyletisk gruppe kan i praksis afgøres efter følgende metoder (Nelson 1970, 1973a): 1) »direkte«: Ved bedømmelse af ontogenetiske stadier antages de tidligste stadier normalt (men ikke altid) at illustrere de mest »primitive« træk; denne regel (»Häckel's biogenetiske lov«) har så mange velargumenterede undtagelser, at den er ret problematisk. 2) Den »indirekte« metode er langt vigtigere: Det »primitive« træk søges uden for gruppen hos formodet ret nære slægtninge (plesiomorfi af et træk i *Homo* plus menneskeaber afgøres ved reference til gibboner, bavianer, andre østaber etc.). Hennig giver (1966:95) endnu nogle hjælperegler, som dog er ret problematiske. F. eks. er det »geologiske« (hellere stratigrafiske) argument for primitivitet ganske suspekt; per definition må det »primitive« træk optræde først i tid, derfor gælder: jo ældre fossiler, jo primitivere træk som en gennemsnitsbetragtning. Men for hver enkelt konkret sammenligning af to eller flere arter, må nødvendigvis deres slægtskabsforhold analyseres, og man kan ikke blot gå ud fra, at den ældste er mest plesiomorf (træk hos Devone vertebrater er ikke alle mere primitive end tilsvarende hos nutidens *Amphioxus* (lancetfisk)).

For palæontologer spiller tidsbegrebet en særlig rolle, og en modification af artsbegrebet i stil med Hennigs (1966:58–65) er nødvendig. Hermed gøres de eneste »naturlige« (og ikke-arbitrære) diskontinuiteter i den ellers kontinuerte evolutions- og diversifika-

tions-proces, nemlig *speciationerne*, til *skillepunkter mellem arterne* udbredt i tid (også diskuteret af Westoll 1956 og Robinson 1967).

Hennig gør (1966:163–9) meget nøje rede for den eneste måde på hvilken fossiler kan fortælle noget om en gruppes alder: fossiler som har *synapomorfier* overensstemmende med en monofyletisk gruppe kan angive eksistensen af gruppen og dermed en *minimumsalder*. Det følger samtidig, at *gruppens søstergruppe må have eksisteret* den gang, uanset om man har fundet fossile repræsentanter eller ej (f. eks. fund af de tidligste egentlige hvirveldyr i Ordovicium indikerer, at vertebraternes søstergruppe, som med stor sandsynlighed er lancetfisk (trævlemunde, Acrania), også eksisterede dengang, selvom man aldrig har fundet en fossil trævlemund).

Det følger også af det foregående, at det er betydningsfuldt at kunne vise, om to nærtbeslægtede, påståede arter overlapper hinanden i tid, kun på den måde har man rimelig sikkerhed for, om de faktisk er gode arter (og ikke eventuelt kunne være stamform og efterkommer). Dette kan gøres, hvis de er synchrone (og meget gerne sympatriske) eller hvis den form, der kendes tidligst som fossil, har visse mere apomorfe træk end den anden.

Hennigs teori har også vidtrækkende konsekvenser for biogeografi (1966:133, Brundin 1966, 1972a, Cracraft 1973 og beslægtede angrebsvinkler: Croizat et al. 1974) i stærk opposition til Mayr/Simpson skolen (Darlington 1965, 1970; cf. Nelson 1971, 1973 b). Blandt hvirveldyr-forskere har især ichthyologer optaget Hennigs idéer positivt (se Bonde 1975).

Jeg ser Hennigs teori som en logisk konsekvens af Darwins evolutionsteori med en præcis, meningsfuld og biologisk relevant analyse og definition af »slægtskab«, nemlig som *fylogenetisk slægtskab*, der er en vigtig relation, som organismer har til hinanden i modsætning til den livløse verden. Desuden er en vigtig test-procedure bygget ind (Hennig 1966:122): *hypoteser om fylogenetisk slægtskab testes mod fordelingen af formodede synapomorfier* (meget elegant i Miles 1973), en typisk hypotetisk-deduktiv metode. Samtidig indbygges en *forklaring* (historisk) i klassifikationen; Hennig (1966:72) og Crowson (1970: 251) anbefaler separate klassifikationer for

hver tidshorisont, hvilket jeg (1975a, ligesom Nelson 1974) mener både i teori og praksis er helt unødvendigt.

Hennigs teori synes at være den mest »objektive«
fylogenetiske teori (sml. Bonde 1975: 567), da 1) dens enheder, de monofyletiske grupper, er non-arbitrære, i »Naturen«
eksisterende enheder, 2) kommunikationen om dis-

se er entydig, 3) teoriens basale antagelser er veldefinerede og biologisk relevante (teorien fremtræder nærmest som et »semi-axiomatisk«
system), 4) teorien er konsistent, 5) opstillede fylogenetiske hypoteser kan testes.

Interne relationer i teorien er søgt illustreret ved et »flow chart« (fig. 3).

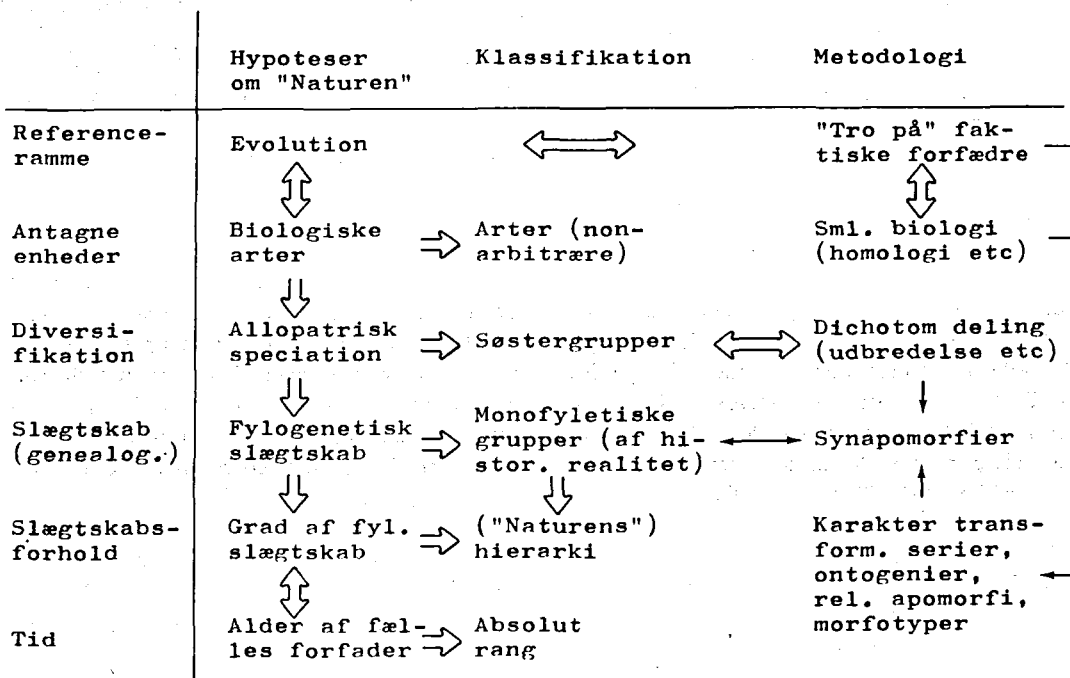


Fig. 3. Indre relationer i Hennigs teori for fylogenetisk systematik. Dobbelt-pile kan kalde »bio-logiske impli-

kationer«, mens enkelt-pile kan læses som »fører til«. Modificeret efter Bonde 1975a.

Menneskets nærmeste nulevende slægtninge

I almindelighed fremstilles det således at mennesket, arten *Homo sapiens*, er eneste nulevende repræsentant for familien Hominidae, og at nærmeste slægtninge til denne er de store menneskeaber, familien Pongidae, bestående af (3-4 arter: chimpanze, *Pan troglodytes*, dværgchimpanze, *P. paniscus* (af enkelte opfattet som kun en underart), gorilla (*Pan* eller) *Gorilla gorilla* og orangutan, *Pongo pygmaeus*; ofte indregnes som en egen underfamilie også gibboner: *Hylobates* (flere arter) og siamang, *Symphalangus* (en art).

Dette er en uacceptabel fremstilling, hvad de fylogenetiske slægtskabsforhold angår, for praktisk taget alle forskere er enige om, at

de afrikanske menneskeaber er spaltet fra menneskets aner senere, end orangutan-linien er fraspaltet. *Pan* og *Gorilla* havde da fælles forfader med *Homo* senere i tid end med nogen anden gruppe og er derfor nærmere fylogenetisk beslægtet med *Homo* end med andre. I Hennig's terminologi danner de afrikanske menneskeaber muligvis søstergruppen til *Homo*, således som det faktisk ofte fremstilles af »Neodarwinisterne«, f. eks. Mayr-Simpson skolen (Simpson 1963, Mayr 1950 og 1969) i diagrammer, men ikke i systematikken.

I en konsekvent fylogenetisk systematik vil le Pongidae omfattende alle menneskeaber, eventuelt inklusive *Hylobatinae*, opfattes som en parafyletisk gruppe, kun karakteriseret ved

relativt primitive træk og ubrugelig i systemet. Følgelig må Pongidae for at blive en strengt monofyletisk gruppe indskrænkes til *Pongo*, og de afrikanske menneskeaber må klassificeres i Hominidae som f. eks. en egen underfamilie modstillet Homininae (med kun *Homo*).

Jeg er dog lidet overbevist om, at dette er den bedst begrundede løsning på spørgsmålet om menneskets nærmeste slægtninge, for en del af de serologiske, immunologiske og karyologiske undersøgelser antyder, at chimpanzerne (*P. troglodytes* plus *P. paniscus*) alene udgør søstergruppen til *Homo*. Dermed burde *Pan* inkluderes i Homininae eller – hvis systematikken angående mennesket skal bruges bare nogenlunde på linje med praksis for resten af dyreriget – endda snarere inkluderes som underslægt i *Homo* (og dermed er vi forresten tilbage nær Linné's oprindelige betegnelse for »hulemennesket«, *Homo Sapiens Troglodytes*) (1758:24), således at chimpanzen nok burde have et andet artsnavn, f. eks. *satyrus* (1758:25; cf. Hill 1969:29–30)).

For fuldstændighedens skyld skal nævnes, at det end ikke er umuligt, at dværgchimpanzen alene er vor allernærmeste slægtning. Visse undersøgelser antyder noget sådant, og en meget sandsynlig synapomorfi for *P. paniscus* og *Homo* kunne være samlejstillingen (sml. Tratz & Heck 1954 fide Hill 1969:46). *P. paniscus* har også ligesom *Homo* en del pædomorfe træk i forhold til de større menneskeaber. Men i almindelighed er karaktererne for vore allernærmeste slægtninge slet ikke analyseret på relevant måde i litteraturen hvad angår relativt apomorfi og plesiomorfi. Uanset det ringe antal nulevende arter, er de oftest ikke alle medtaget i oversigtsartikler om hominoidernes slægtskab, og tit angives karaktertræk summarisk som forekommende hos »pongider« eller »afrikanske menneskeaber« eller »*Pan*« på trods af, at disse grupper kunne være parafyletiske og derfor lidet anvendelige i en fylogenetisk sammenhæng. Karaktererne mangler næsten altid for dværgchimpanzen og oftest for flere af gibbonarterne.

Sådanne mangler gælder i særlig høj grad for litteraturen om serologi, immunologi og karyologi (Chiarelli 1973; Goodman, Moore, Conti, og andre in Chiarelli (ed.) 1968), Sarrich & Wilson 1967), som derved kun med

vanskelighed kan anvendes i fylogenetisk øjemed. Denne del af litteraturen kunne ellers synes at *indicere* netop det postulerede nære slægtskab mellem *Homo* og chimpanzerne (en eller begge arter; sml. King & Wilson 1975), mens anatomerne, anthropologerne og især palæontologerne (f. eks. Romer, Pilbeam, Simons) tværtom synes at støtte opfattelsen af menneskeaberne, Pongidae, som en »naturlig« gruppe. Da de sidstnævnte undersøgelser oftest begrunder de anvendte taxonomiske grupper med oplagte symplesiomorfier (fælles primitive karakterer), har jeg sammen med Knud Thomsen forsøgt at finde enkelte anatomiske træk som taler imod den gængse palæontologopfattelse (uden at vi dog er sikre på, om opgivelserne for *Pan* også gælder dværgchimpanzen i alle tilfælde).

Af karakterer, som med stor sandsynlighed er synapomorfier, og som indikerer nærmere slægtskab mellem *Homo* og de afrikanske menneskeaber end mellem disse og *Pongo*, kan nævnes (fra Romer 1966): 1) hælbenets position og funktion; 2) håndrodens os centrale forsvundet ved fusion: 1) ? plesiomorft.

Endelig kan en analyse af Remanes grundige beskrivelse af tandsæt hos primater (1960) anvendes som argument for at *Pan* og *Homo* er søstergrupper, idet de har følgende sandsynlige synapomorfier: 3) krydsmønster på nedre molarer med tilsvarende høj frekvens hos *Pan* og *Homo*; 4) reduceret antal rødder på præmolarer; 5) bygningen af forreste præmolar; 6) skærekanten på øvre fortænder.

Visse anatomiske træk stemmer således ikke nær så dårligt med blod- og celleundersøgelserne, som flertallet af palæontologer tenderer til at hævde. Det skal retfærdigvis nævnes, at enkelte af disse karakterer har været stærkt kritiseret, f. eks. af Schultz (1936:270 ff.), som søgte at imødegå de af Weinert (1932) fremførte ideer om *Homo*'s særligt nære slægtskab med chimpanzer. Schultz' kritik er dog ikke særligt overbevisende, da distinktion mellem formodet primitive og avancerede træk ikke er gennemført.

De rimeligste modeller af menneskets slægtskabsforhold mener jeg således er de på fig. 4 viste.

Disse modeller stemmer også ganske godt med moderne ideer om bevægeapparatets ud-

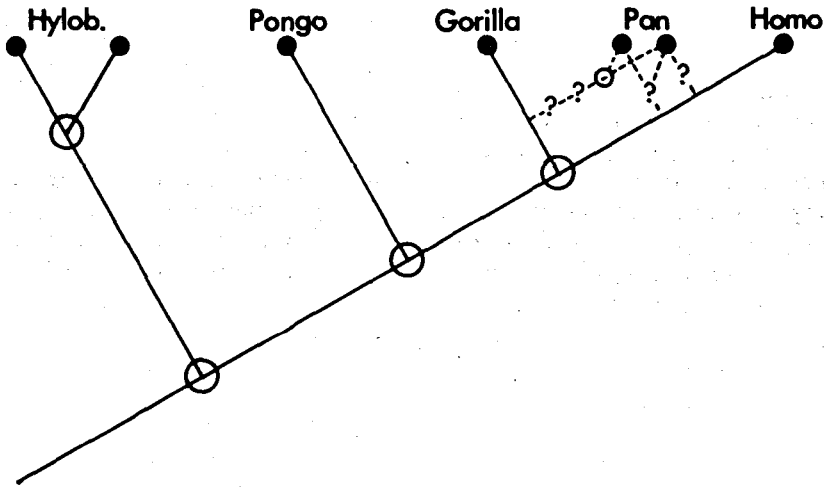


Fig. 4. Modeller for det fylogenetiske slægtskab mellem recente Hominoider. Flere spørgsmålstegn angiver formodet mindre sandsynlighed.

vikling: Hylobatider er egentlige brachiatorer (armsvingere), men *Pongo* kunne kaldes en »semibrachiator«, *Gorilla* og *Pan* er knogængere og som unge i nogen grad semibrachiatorer, mens *Homo* er opretgående. Det primitive forhold for hominoiderne kan da meget vel have været semibrachiation (en formodet tidligt afspaltet gruppe af uddøde hominoider er jo også semibrachiatoren *Oreopithecus*). Fra dette stadi specialiseres hylobatider ekstremt til at færdes i tyndere grene. *Pongo* bevarer stort set det primitive forhold. *Pan* og *Gorilla* bibeholder tildels den primitive bevægelsesmåde, men specialiseres også til liv på jorden som knogængere; dette sidste er en mulig synapomorfi, som argument for at *Gorilla* og *Pan* er søstergrupper som i fig. 4 (relationen til venstre) hvilket yderligere forstærkes ved den følgende betragtning.

Et semibrachiatorstadi kunne udmærket virke som præadaptation for oprejst gang på jorden i ret åbent terræn, da kroppen holdes lodret i begge tilfælde, og Oxnard (1969) har peget på påfaldende ligheder (morfometriske) i skulderregionen hos *Pongo* og *Homo*, mens Tuttle (1969) mener at kunne vise, at der næppe har været et knogængerstadi i menneskets forhistorie.

Der er således meget stærke indicier for at én, to eller alle tre afrikanske menneskeaber er søstergruppe til *Homo* (fig. 4), og at »Pongidae« som almindeligt brugt om alle eller

kun de store menneskeaber er en parafyletisk gruppe, som ikke kan accepteres i det fylogenetiske system, men som dog med fordel kan indskrænkes til kun at omfatte orangutanen. Et muligt argument for monofyli af de store menneskeaber er dog deres store, skovformede fortænder, som sandsynligvis er en specialisering.

Disse modeller for menneskets fylogenetiske relationer til andre recente, »højere primater« bør være referencerammen for bedømmelse af de fossile slægtninge.

Fossile hominider

Typiske *Homo sapiens* kan kun følges godt 35.000 år tilbage i Europa (f. eks. Cromagnon-manden) og fund med en alder af ca. 40.000 år fra Sarawak, Borneo, synes også at være typiske *H. sapiens* (Oakley 1964). Af vigtige avancerede træk skal nævnes den høje pande, hjernerumfang i snit ca. 1400 cm³ (varierer fra små 1.000 – godt 2.000 cm³), veludviklet hage, meget svage øjenbrynsbuer. Vore allernærmeste slægtninge er utvivlsomt de typiske neanderthalere (fra sidste istids 1. fase, Würm I), de har af apomorfier et lidt større gennemsnits hjernerumfang, enormt kraftige øjenbrynsbuer og noget afvigende postkranialskelet, mens plesiomorfe træk er den vigen- de pande og hage. Vigtige synapomorfier for de to former er det store hjernerumfang (14–1500 cm³) og det ret spinkle, moderne tand-

sæt. Typiske neanderthalere forsvinder i Europa i Würm I/II varmetiden lige før Cromagnon-manden dukker op – overlap i tid kan næppe påvises med sikkerhed hér. De to former kan regnes for gode arter, *H. sapiens* og *H. neanderthalensis* (eller to underarter af *H. sapiens*). Visse fund i Israel (Skhul) med en alder på ca. 45.000 år viser dog nogle *sapiens* apomorfier (f. eks. hage) og må regnes som repræsentanter for denne (under-)art synchrone med typiske neanderthalere »palæoindianere« har måske ca. samme alder i USA (Bada et al 1974)). Minimumsalder for (sub-)speciationen mellem de to (under-)arter må være sidste interglacial tid.

Såkalde »præ-neanderthalere« er nært beslægtet med disse to, og udviser kun plesiomorfe træk i forhold til dem. De kendes fra sidste interglacialtid, Riss/Würm og fra mellemste Pleistocæn.

Sådanne former har f. eks. spinkelt tandsæt, hjernerumfang på 1,1–1,3 l og »moderne« hjernekasse form (bredeste mål højt beliggende). De ældste af disse fossiler er ret fragmentariske og udgøres af kraniefundene fra f. eks. Swanscombe (GB), Steinheim (BRD) og Vérteszöllöz (Ungarn) fra Mindel/Riss og Mindel og som det ældste muligvis Heidelberg underkæben fra Mindel (? eller Günz/Mindel). Heidelberg kæben er trods de ret små, »moderne type« tænder meget kraftig (Howell 1960), et træk, hvori den ligner tidligere Hominider. Disse former repræsenterer nok kun en enkelt art, og de kan med deres relativt plesiomorfe træk ikke afvises som mulige direkte forfædre for *sapiens*- og *neanderthalensis*-former; kendskabet til dem er dog for utilstrækkeligt til en afgørende bedømmelse. Arten bør kaldes *Homo heidelbergensis*.

Det er vigtigt for forståelsen af de følgende former, »pitheanthropinerne«, at bemærke sig, at disse overlapper de førnævnte i tid. Nogle pitheanthropin-lignende fund er af tvivlsomt tilhørsforhold, som de sent Pleistocæne »Rhodesia-mand«, »Saldanha-mennesker« og andre afrikanske fund, samt »Solomennesker« fra Ngandong, Java. Men »Peking-mennesket«, som regnes for en typisk pitheanthropin, er sandsynligvis fra Mindel, ligesom de ældste kendte »moderne« typer.

Tilsvarende pitheanthropiner findes fra

Mindel eller præ-Mindel fra Ternifine i Alger (mest underkæber; mere dubiøse er lignende, noget yngre fund fra Marokko).

Af andre lignende former skal nævnes kranier og underkæber og lårben af den typiske *H. (= Pitheanthropus) erectus* fra Trinil Zonen på Java, der er af tidlig Mindel eller præ-Mindel alder (? Günz/Mindel eller Günz, (sandsynligvis 0,5–0,75 (– ?? 1) mill. år gammel, og det nok lidt ældre fund fra øvre del af Bed II i Olduvai (»Chellean Man«), samt de noget ældre (?Günz – præ-Günz) ca. 0,75–over 1 mill. år (Isaac 1972: ? op mod næsten 2 mill. år) gamle fund fra Djetis Zonen på Java, et voksent kranium kaldet »*Pitheanthropus robustus*« (= *P. IV*), et juvenilt kaldet »*Pitheanthropus modjokertensis*«, begge former sandsynligvis repræsentanter for samme art (blandt underkæbe fragmenter fundet i Djetis lag er også de såkaldte »*Meganthropus*«, se senere). Mens Djetis, Trinil og Olduvai formerne har hjernerumfang på ca. 800–1050 cm³ (Holloway 1974; oprindeligt vurderet lidt lavere), har en form af Trinil eller Djetis alder fra Lantian i Nordkina et rumfang næsten 800 cm³, og de yngre og langt rigere fund af »Peking-mennesker« har rumfang på 1050 ± 200 cm³. »*Telanthropus*« fra Swartkrans i Transwall, S. Afrika regnes også for en *H. erectus* form (Clarke et al. 1970, Robinson 1961) og har en alder på små 2 mill. år (se Tobias 1973), den kendes fra kæbe og ansigtsdele og findes sammen med robuste australopitheciner.

De typiske pitheanthropiner fra Java og Kina har som specialiserede karaktertræk meget tykke kranieknogler (ligeledes tykke knoglevægge i lemmerne) og meget kraftige og næsten retlinet sammenhængende øjenbrynsbuer. Disse to træks signifikans er diskutabel, og de er de eneste jeg kan finde som måske indicerer, at *H. erectus* (i al fald flertallet af formerne) kan karakteriseres som monofyletisk gruppe (sml. Kurtén 1965:77), hvilket nemlig synes at være et meget problematisk spørgsmål omkring pitheanthropinerne. Hjernerumfanget indicerer, at de er nærmest beslægtede med de mere avancerede hominider, mens selve hjernekasens form og kraftige muskelfæster samt relativt kraftige tandsæt og ret svære kæber må betragtes som primitive træk

(Djetis formen har endog diastem foran øvre hjørnetand!).

Tidsoverlappet viser klart, at Pekingmennesket (og mulige yngre pithecanthropiner) er en art forskellig fra de mere moderne typer, men tilsvarende er mindre sikkert for de ældre pithecanthropiner, som er vanskelige at udelukke som mulige stamformer for hominiderne i Mindel, medmindre de to ovenfor nævnte mulige specialisationer tillægges stor vægt, og særligt markante træk er der jo ikke tale om. Således mener jeg ikke at problematikken omkring *erectus*-formerne overhovedet er nær en løsning, selv om de i de fleste bøger fremstilles som en »naturlig« gruppe, hvad enten de nu tillægges status som vore direkte forfædre eller en blind sidegren.

Pithecanthropinerne indikerer altså mindst én speciation, hvis minimumsalder må være ca. Günz/Mindel; dog helt tilbage i Günz, såfremt Trinil-fundene henregnes til en monofyletisk *H. erectus* art; om en sådan gruppe også omfatter Djetisformerne er langt mere usikkert, da deres øjenbrynsbuer er dårligt kendt. Tilsvarende gælder for »*Telanthropus*«, mens »Chellean Man« fra Olduvai snarere kan være en typisk *erectus*.

Problematikken kompliceres yderligere af de såkaldte *Homo habilis* fund fra Olduvai og lignende fund ved Lake Rudolf, Kenya. Typen for *H. habilis* (OH 7) er fra nedre del af Bed I og har en alder på ca. 1.75 mill. år og består af en juvenil underkæbe og parietalerne. Issens krumning kan rekonstrueres og dermed kan hjernerumfanget skønnes til små 700 cm³. En lille fod, komplet bortset fra tærne, og diverse juvenile og voksne håndknogler er fundet i samme niveau. Da foden funktionelt anatomisk synes bygget helt som moderne menneskers, og da hånden kun afviger lidt fra disses, henføres disse fossiler til *H. habilis* og ikke til den omtrent samstedts fundne robuste australopitheciner »*Zinjanthropus*«, som formodes at måtte have haft et mere afvigende postkranialt skelet (sådan vides om bækkenregion og lårben – se nedenfor – mens australopithecineres hænder og fødder er ret dårligt kendte).

De yngre fund, blandt andet OH 13, fra nedre del af Bed II, som oprindeligt henførtes til *H. habilis*, har en alder på godt 1 mill. år.

De synes at være lidt mere avancerede end typematerialet, hvad tandsæt angår og regnes af mange forfattere som tidlige *erectus*-former (Tobias & Koenigswald 1964, Tobias 1966) nærmest svarende til pithecanthropiner fra Djetis Zonen på Java og »*Telanthropus*« fra Transvaal. Hjernevermængde for OH 13 angivet Holloway dog til kun 650 cm³ (1974).

Siden beskrivelsen 1964 har der været strid om *H. habilis*, som f. eks. Robinson (1966, 1972) ikke mener er signifikant forskellig fra *Australopithecus africanus*, hverken hvad angår det tilsyneladende noget større hjernerumfang (se også Wolpoff 1970) eller tandsættet, som er lidt spinklere især med smalle premolarer (Tobias 1966:954); ingen af afvigelserne regnes statistisk signifikante.

De nye fund fra 1970-erne ved østbredden af Lake Rudolf, Kenya, sætter imidlertid disse problemer omkring *H. habilis* og tidlige »pithecanthropiner« i et noget andet lys. Først må de bedre kendte »australopitheciner« dog diskuteres.

»Australopitheciner« er en samlebetegnelse for de mere primitive mennesketyper, som ofte regnes for vore direkte forfædre. Dette kan dog højst gælde den mindste form, *Australopithecus africanus* (de såkaldte »gracile« former), mens den anden type, de »robuste australopitheciner« synes for stærkt specialiserede i tandsæt og kæbefunktion.

Jeg vil ikke komme nærmere ind på de siden 1925 kendte former fra Sydafrika, men blot henvise til oversigter som Le Gros Clark (1964, 1967), Kurtén (1965), Day (1965, 1971), Pilbeam (1972) og Robinson (1972), og nævne at blandt disse former er den ovennævnte type-art for australopithecinerne kendt fra hulefund ved Taung i Botswana, Sterkfontein (Broom & Schepers 1950) og Makapansgat i Transvaal og den »robuste« type-art, *Paranthropus robustus* (af nogle regnet til *Australopithecus*), fra karsthuler ved Kromdraai og Swartkrans i Transvaal (Broom & Robinson 1952).

De sydafrikanske funds aldre har altid været meget problematiske, de nyeste skøn (Tobias 1973) er baseret på biostratigrafi i overensstemmelse med hypoteser om geomorfologi (tidligste åbning af hulerne ekstrapoleret på basis af floddalenes erosionssnit, Partridge

1973) og angiver i rækkefølge med faldende aldre, at ældst er Makapansgat og dernæst Sterkfontein, begge mellem 2,5 og 3 mill. år; Swartkrans, og lidt yngre Kromdraai, er små 2 mill. år, og overraskende skønnes Taung til en del under 1 mill. år, og ikke længere som et af de ældste fundsteder (det drejer sig dog om et andet afvandingssystem og kunne være helt misvisende skønnet).

Det er værd at bemærke, at de ældste fund fra Makapansgat er beskrevet som *A. africanus*, men med nogle *robustus*-træk i kranium og tandsæt (og at de muligvis repræsenterer begge grupper (Tobias 1973:80)). Såfremt der, som anført nedenfor, er grund til at antage, at de robuste former udgør den relativt apomorfe gruppe blandt australopithecinerne, burde Makapansgat fundene da nok hellere klassificeres som tidlige *P. robustus*.

De samme to grupper findes i Østafrika mellem 5 og 1 mill. år gamle. Den robuste type beskrives af nogle som separate slægter og arter, nemlig *A. (Zinjanthropus) boisei* fra Olduvai (Tobias 1967) og *Paraustralopithecus aethiopicus* (Arambourg & Coppens 1968) fra Omo, som begge er super-robuste, men dog udmærket kunne være hanner af den samme robuste art.

De vigtigste nye informationer fra Østafrika er den tilsyneladende samtidige tilstedeværelse af både gracile og robuste former (fordelt på mindst to arter) i Omo Valley og det lidt sydligere East Rudolf (Howell 1969, 1972, Leakey 1974, Brock & Isaac 1974) fra 2,5–3 indtil for ca. 1,75 mill. år siden (den yngre del overlapper de ældste fund fra Olduvai). Tilmed eksisterer de ved East Rudolf sammen med *H. (habilis)*-lignende former, af hvilke de ældste har hjernerumfang på næsten 800 cm³ og er 3,1 mill. år gamle (Leakey 1973; og det antydes endog (1974), at visse »super-robuste« fund måske burde regnes som en fjerde, samtidig hominid-art). Alle tre former kendes fra rimeligt komplette kranier og mange underkæber, idet dog den gracile form synes at være meget sjælden; dette kan dog skyldes, at den er vanskelig at skelne fra den tidlige *Homo*, og først ret sent er blevet erkendt. Der er dog kun fundet 2 typer af postkranialt skelet (mest lemmeknogler), den ene meget menneskelignende og den anden afvi-

gende, som det andetsteds fra kendes hos de robuste australopitheciner.

At der kun er 2 arter med kraftig kønsdimorfi er muligt; kønsdimorfi forfægtes af Leakey angående den robuste form (1972, 1974, dog *ikke* inklusive den »super-robuste«). At de »gracile« former med hjernerumfang ca. 500 cm³ kunne være hunner af en art af *Homo* med nogle hanner på næsten 800 cm³ synes ikke ganske udelukket, når man sammenligner med variationen i *H. erectus* (sml. Holloway 1974) og nutidsmennesker.

Den robuste type synes meget vidt udbredt, idet Robinson (1953, 1961) har argumenteret overbevisende for, at »*Meganthropus*« fra Djetis-lagene på Java med sine meget kraftige kæber og store tænder ikke kan skilles fra de robuste australopitheciner i Afrika. Både på Java, i Sydafrika og i Olduvai (nederst i Bed II) findes således robuste »australopitheciner« sammen med tidlige »pithecanthropiner« i lag af alderen 1–2 mill. år. I Olduvai Bed I ses samme association af tidlig *Homo (habilis)* og den robuste art og ved East Rudolf går de to omkring 3 mill. år tilbage (Leakey 1974). I Afar-området, Ethiopia, findes op mod 3 mill. år gamle aflejringer med hominider, blandt andet første kendte association af ret komplet postkranialskelet og en underkæbe af en spinkel (?) gracil australopitheciner (Johanson & Taieb 1975).

Det synes at blive mere og mere klart, at distinktionen mellem *H. habilis*-lignende former og tidlige »pithecanthropiner« bliver vanskelig at opretholde. Disse sidste kan måske kun udskilles på de lidt mindre dimensioner af tænderne, mens hjernerumfangene synes at overlape noget. Man kan altså ikke udelukke *H. habilis* former som direkte forfædre for tidlige (Djetis) pithecanthropiner og som repræsentanter for den samme art (som da ikke vil kunne bære artsnavnet *habilis*). Problemet er helt tilsvarende hvad angår denne gruppes afgrænsninger mod *A. africanus*. Med mindre man helt sikkert kan fastslå et tidsoverlap for de to former (de isolerede kæbefragmenter og tænder fra Omo henregnet til *africanus* kan måske være vanskelige at skelne fra *habilis*, og Sterkfontein og Makapansgat fundene kunne vel være ældre end East Rudolf, og Taung fundets alder synes ret usikker) eller man end-

og kan konstatere direkte sympatri, som kan fastslå et tidsoverlap for de to former; så kunne også *A. africanus* repræsentere samme art, der da måtte bære det af Robinson (1966, 1972) foreslåede navn *Homo africanus* (evt. som underslægt *Australopithecus*).

Men hvad de gracile »australopitheciner« angår, kompliceres sagen yderligere ved, at de bedømt på kraniekarakterer eventuelt også kunne være forfædre for den monofyletiske gruppe af robuste »australopitheciner«. Den lidt hvalvede pande kunne dog være en specialisering, der indicerer, at de gracile former, der har ca. 450 cm³ i hjernerumfang, er nærmere beslægtet med *Homo* end de robuste former er, trods disses godt 500 cm³ hjernerumfang, for de sidste er noget større og tungere dyr (McHenry 1975).

Disse sidstes monofyli indiceres af specialisationer i tandsættet: dm₁ (første mælkekindtand i undermund) er mere molariseret end hos *Homo* og de gracile former, og forholdet mellem de små fortænder og hjørnetænder og de kolossale kindtænder er en specialisering (Robinson 1956, 1962). Sandsynligvis udgør de robuste former én art, *Paranthropus robustus*.

Lemmeknoglerne er forskellige i de to grupper *Paranthropus* og *Homo* (Robinson 1972), f. eks. lårbenet; men hvilken modifikation der er mest plesiomorf kan næppe afgøres med sikkerhed. Derimod synes bækkenet at give nogle sikre indikationer (Le Gros Clark 1967), idet *africanus*-formens bækken er mere menneskelignende, mens *Paranthropus* har nogle flere menneskeabetræk, hvilket oplagt er plesiomorft, gangarten har været forskellig fra menneskets (Robinson 1972).

A. africanus er nærmere beslægtet med *Homo* end med andre former og bør inkluderes i denne slægt, evt. i egen underslægt.

Dichotomien mellem *Homo* og *Paranthropus* har en minimumsalder højere end fund fra Makapansgat eller *Homo* fra East Rudolf, det vil sige nok over 3 mill. år. De få fragmentariske kæbestumper og isolerede tænder af mulig større alder fra Østafrika (Kanapoi, Garusi, Omo, og 5 mill. år gamle Lotlagam – se Pilbeam 1972) henføres oftest til *A. africanus*, men dette er ikke begrundet i fælles avancerede træk. »Australopitheciner« beteg-

ner en oplagt parafyletisk gruppe; *A. africanus* delvis også.

Som afslutning på omtalen af disse betydningsfulde, nye østafrikanske fund skal nævnes, at fra Baringo bassinet i Kenya er fundet en hominid kindtand i Lukeino Formation med alderen ca. 6,5 mill. år (Pickford 1975) og en lignende tand i Ngorora Formation med en alder på 10–12 mill. år (Bishop & Pickford 1975). Disse tænder kan næppe sikkert bestemmes, men ligner i nogen grad *Ramapithecus*.

Ramapithecus er kun kendt fra kæbefragmenter og tænder især fra formodet Nedre Pliocæn Siwalik-lag i Himalaya, Pakistan og Indien med en alder på ca. 9 mill. år.

R. punjabicus regnes af de fleste for en tidlig hominid, idet tandform med blandt andet ret små, næsten lodrette fortænder, bicuspид første præmolar, lille hjørnetand og slidmåden på kindtænderne helt svarer til »australopithecinerne«, og tandbuen er parabolisk som hos mennesker (Simons 1963, 1964, 1972).

Østafrikanske former fra Øvre Miocæn med en alder på 12–14 mill. år er beskrevet som *Kenyapithecus*, men regnes af mange for endog samme art som den indiske. I det mindste nogle af de østafrikanske har dog muligvis en mere primitiv, divergerende tandbue end de indiske (se Walker & Andrews 1973). Disse »ramapitheciner« har kun plesiomorfe træk i forhold til resten af hominiderne, med hvem de deler de førstnævnte synapomorfier, så de kan ikke afvises som mulige hominid-forfædre.

To slægter af formodede »ramapitheciner« er beskrevet fra Nedre Pliocæn i Ungarn (Kretzoi 1975) på grundlag af kæber, tænder og måske tilhørende lemmefragmenter, og fund i Spanien er måske fra nært beslægtede former. »Ramapitheciner«-gruppen får dog nemt karakter af en parafyletisk rodeggruppe for mulige hominider med (næsten) kun primitive træk.

Gigantopithecus blacki fra Mellem Pleistocæn i Kina er den største kendte primat; den kendes kun fra tre underkæber og mængder af løse tænder. Den har et ekstremt specialiseret knuse-male gebis, idet også de moderate hjørnetænderes slid og måske de små fortænderes slid indicerer at de også fungerede malende. Ofte regnes den for en »pongid« med

mange træk udviklet fra »dryopitheciner« parallelt med hominider (Simons 1972, Pilbeam 1972). Disse specialiserede træk er det dog mere rimeligt at betragte som synapomorfier, der faktisk indikerer nært slægtskab med hominider og måske helt specielt med *Paranthropus robustus*, der også har et kraftigt knuse-male gebis, dog mindre ekstremt udviklet. Således kan jeg tilslutte mig Robinson (1972), som placerer *Gigantopithecus* som søstergruppe til *Paranthropus*. Simons' og Pilbeam's forsøg på specifik afledning af *Gigantopithecus* fra »dryopitheciner« er næsten intetsigende. Med det stede analysen af de Mio-cæn/Pliocæne »dryopitheciner« befinder sig på i dag (f. eks. Pilbeam 1969) betyder et sådant udsagn ikke andet end, at *G.* er en hominoid. »Dryopitheciner« er en helt oplagt parafyletisk gruppe af primitive hominoider, og Pilbeam's påstande om, at visse arter er chimpanze- eller gorilla- eller endog orangutan-forfædre, har intet på sig i form af påviste synapomorfier, men er kun baseret på løse overvejelser over størrelser og geografisk forekomst, (se også Andrews & v. Couvering 1975:93).

Speciationen, der ledte til *Pan* (? + *Gorilla*) og *Homo* kan da muligvis med påvisningen af de ca. 14 mill. år gamle hominider, »ramapithecinerne«, fastsættes til præ-Øvre Miocæn.

Gigantopithecus har interesse, fordi den har en påstået »forfader« fra Indien, *G. bi-*

laspurensis (én underkæbe) der er 5–9 mill. år gammel. Med det antydede nære slægtskabsforhold til *Paranthropus*, kunne det indikere, at dennes dichotomi med *Homo* har mindst den samme alder! Dog er det nok lige så rimeligt blot at betragte *Gigantopithecus* som søstergruppe til resten af hominiderne, hvormed muligheden for at nye fund vil indikere slægtskab med de store menneskeaber bliver ret nærliggende.

Undersøgelsen af hominidernes slægtskabsforhold kan konkluderes i en fylogenetisk klassifikation, følgende regler som afstukket af Nelson (1974), og et dertil svarende cladogram (fig. 5). Af dette kan enhver arts fylogeni aflæses på linierne i modellen, og de fælles forfædre, som kan hypotetisk rekonstrueres som morfotyper, angiver de morfologiske (og andre) stadier udviklingen har gennemgået. Et så væsentligt etologisk træk som redskabsfremstilling er sandsynligvis opstået på *Homo*-linien omtrent på *H. africanus*/*H. habilis* stadiet, mens sådant næppe med sikkerhed kan tillægges *Paranthropus* (Robinson 1972), da der på (næsten?) alle steder, hvor *P.* og redskaber findes sammen, også findes en mere »avanceret« hominid som sandsynligere redskabsmager. Ældste veldaterede stenredskaber er 2,6 mill. år gamle fra East Rudolf (Fitch et al. 1974, Isaac 1972). Det er muligt, at stenredskaber fra Sterkfontein er ældre (? 3 mill. år eller mere); der er endog tvivlsomme sten-

Klassifikation af hominider:

Hominidae

Paninae

Pan

? *Gorilla*

? Homininae eller Paninae

Gigantopithecus

Homininae

incerta sedis *Ramapithecus* (og andre)

Paranthropus

Homo

inc. sed. *H.* (*Australopithecus*)

H. (*Pithecanthropus*)

H. (*Homo*)

inc. sed. *H.* (*H.*)

H. (*H.*)

H. (*H.*)

trogloodytes

paniscus

gorilla

blacki og *bilaspurensis*

robustus

africanus

(syn. *habilis* etc.)

erectus (syn. *pekinensis*)

heidelbergensis (syn. *steinheimensis*)

neanderthalensis

sapiens

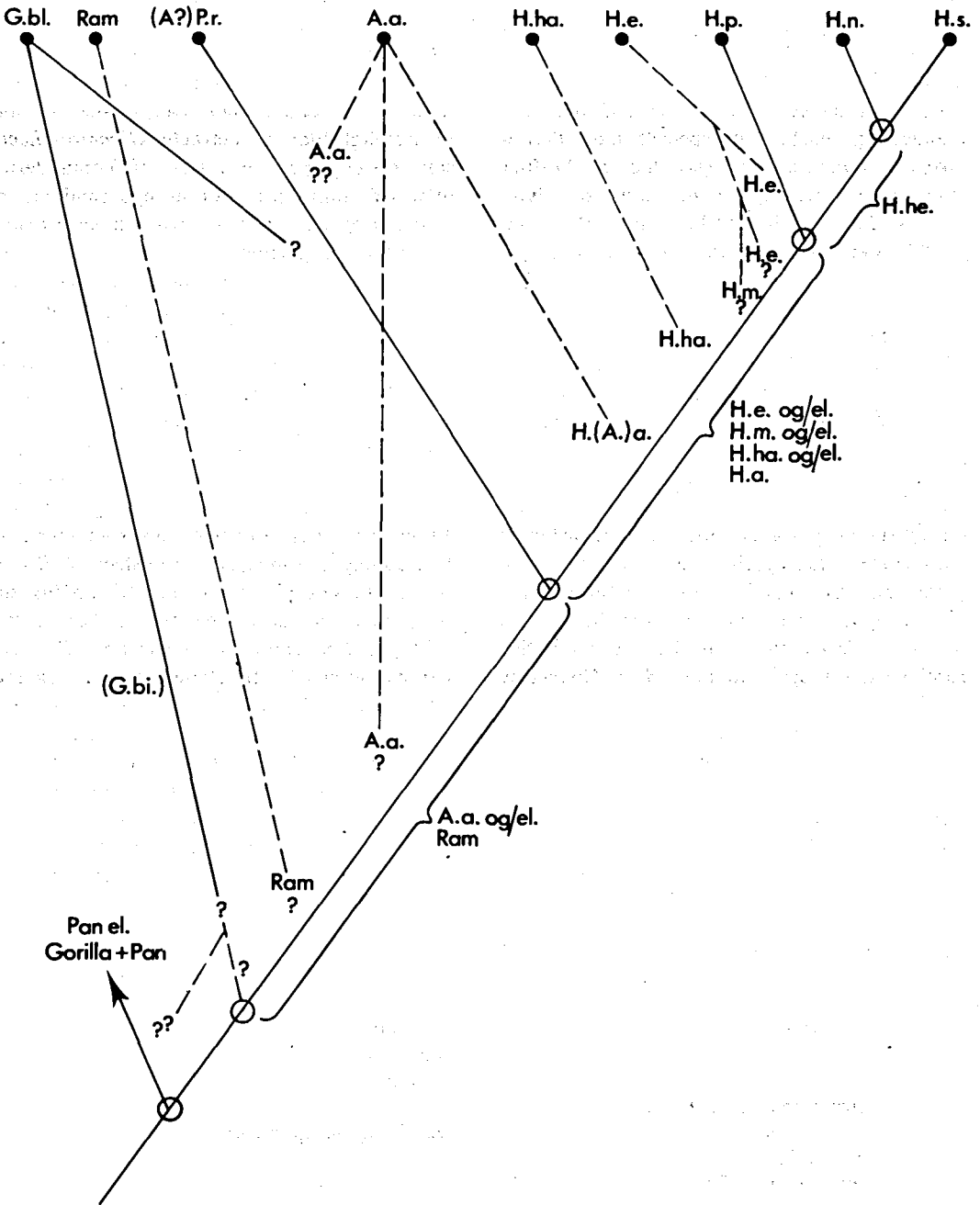


Fig. 5. Modeller for menneskets udviklingshistorie (fylogeni). Fuldt optrukne linier angiver de mest sikre monofyletiske arters fylogenetiske slægtskab. Slægtskabsforhold for mere usikre, fossile arter (eller dele af arter) antydnet ved stiplede linier. Navne for arter, som ikke kan udelukkes som direkte forfædre for andre arter, er også angivet nær den eventuelle »forfader-position» på linierne. Flere ? angiver mere usandsynlige muligheder. A = Australopithecus, a = africanus, bi = bilaspurensis, bl = blacki, e = erectus, G = Gigantopithecus, H = Homo, ha = habilis, he = heidelbergensis, m = modjokertensis, n = neanderthalensis, P = Paranthropus, p = pekinensis, r = robustus, Ram = »ramapitheciner«, s = sapiens.

tion» på linierne. Flere ? angiver mere usandsynlige muligheder. A = Australopithecus, a = africanus, bi = bilaspurensis, bl = blacki, e = erectus, G = Gigantopithecus, H = Homo, ha = habilis, he = heidelbergensis, m = modjokertensis, n = neanderthalensis, P = Paranthropus, p = pekinensis, r = robustus, Ram = »ramapitheciner«, s = sapiens.

redskaber fra Makapansgat. Herfra kommer også den af Dart (1957) påståede »osteodontokeratiske« kultur; den består af »tilvirket« knoglemateriale, som nogle mener blot er gnavet af andre dyr (se Pilbeam 1972), så denne kultur er ret dubiøs.

Et sådant præcist cladogram visende de væsentlige usikkerhedsmomenter i de fylogenetiske interpretationer kan med fordel sammenlignes med tilsvarende, men upræcise, lidet informative diagrammer hos Simpson (1959: fig. 7, og 1961: fig. 28, kaldt »impressionistisk«) og med tildels misvisende (de basale arter) og uklare (polyfyli?) »stamtræer« hos Tobias (1967: figs. 38 og 39). Deres diagrammer kan ikke entydigt »oversættes« til en klassifikation.

Jeg takker Geologisk Centralinstitut, KU, for finansiering af symposierejsen. Henrik Egelund har fremstillet tegningerne og Annelise Dawes og Else Møller-Hansen har renskrivet manuskriptet, jeg er dem alle stor tak skyldig. Jeg er meget taknemmelig over, at Ella Hoch, KU, og Knud Thomsen, AU, har foreslået mange nyttige rettelser i manuskriptet.

(Foredrag i Palæontologisk Klub 12. maj).

Litteratur

- Andrews, P. & v. Couvering, A. H. 1975: Palaeoenvironment in the East African Miocene. In Szalay, I. (ed.): Approaches to Primate Paleobiology. *Contrib. Primat.* 5, 62-103.
- Arambourg, C. & Coppens, Y. 1968: Découverte d'un australopithecien nouveau dans les gisements de l'Omo. *S. Afr. J. Sci.* 64, 58-59.
- Bada, J. L., Schroeder, R. A. & Carter, G. F. 1974: New evidence for the antiquity of man in North America deduced from aspartic acid racemization. *Science* 184, 791-793.
- Bishop, W. W. & Pickford, M. 1975: Geology, fauna and palaeoenvironment of the Ngorora Formation, Kenya Rift Valley. *Nature, Lond.* 254, 185-192.
- Bonde, N. 1975: Review of "Interrelationships of Fishes" (Eds. Greenwood, H., Miles, R. & Patterson, C.). *Syst. Zool.* 23, 562-569.
- Bonde, N. 1975a: Origin of higher groups, viewpoints of phylogenetic systematics. *Coll. Internat. CNRS (Paris). Problèmes actuels de paléontologie. Evolution des Vertébrés.*, 239-265.
- Bonde, N. & Thomsen, K. (in press): Models of the phylogeny of Man. In Sahni, M. R. (ed.) Orlov Memorial Vol. (*Pal. Soc. India*).
- Brock, A. & Isaac, G. L. 1974: Paleomagnetic stratigraphy and chronology of hominid-bearing sediments east of Lake Rudolf, Kenya. *Nature, Lond.* 247, 344-348.
- Broom, R. & Robinson, J. T. 1952: Swartkrans Ape-Man. *Transvaal Mus. Mem.* 6.
- Broom, R. & Schepers, G. W. H. 1950: Sterkfontein Ape-Man. *Transvaal Mus. Mem.* 2.
- Brundin, L. 1966: Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges. *K. Svenska Vetensk. Akad. Handl.* (4) 11, 1-472.
- Brundin, L. 1968: Application of phylogenetic principles in systematics and evolutionary theory. In Ørving, T. (ed.): Current Problems of Lower Vertebrate Phylogeny, 473-495. *Nobel Symp.* 4. Stockholm.
- Brundin, L. 1972: Evolution, causal biology, and classification. *Zool. Scripta* 1, 107-120.
- Brundin, L. 1972a: Circum-Antarctic distribution patterns and continental drift. *XVIII Congr. Int. Zool. Theme 1*, 11 pp. Monaco (preprint).
- Chiarelli, B. (ed.) 1968: *Taxonomy and Phylogeny of Old World Primates with references to the origin of Man*. Rosenberg & Sellier: Torino.
- Chiarelli, B. 1973: *Evolution of the Primates*. Acad. Press: London.
- Clarke, R. J., Howell, F. C. & Brain, C. K. 1970: More evidence of an advanced Hominid of Swartkrans. *Nature, Lond.* 225, 219-222.
- Cracraft, J. 1973: Continental drift, paleoclimatology, and the evolution and biogeography of birds. *J. Zool.* 169, 455-545. London.
- Croizat, L., Nelson, G. J. & Rosen, D. E. 1974: Centers of origin and related concepts. *Syst. Zool.* 23, 265-287.
- Crowson, R. A. 1970: *Classification and biology*. Heinemann: London.
- Darlington, P. J. 1965: *Biogeography of the southern end of the world*. Harvard Univ. Press.
- Darlington, P. J. 1970: A practical criticism of Hennig-Brundin "Phylogenetic Systematics" and Antarctic biogeography. *Syst. Zool.* 19, 1-18.
- Dart, R. A. 1957: The osteodontocercate culture of *Australopithecus prometheus*. *Transvaal Mus. Mem.* 8.
- Day, M. H. 1965: *Guide to Fossil Man*. World Publ. Co.: Cleveland.
- Day, M. H. 1971: Det forhistoriske menneske. *Fakta i farver*, Lademann: København.
- Eldredge, N. & Gould, S. J. 1972: Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism. In Schopf, T. J. M. (ed.): *Models in Paleontology*, 82-115. San Francisco.
- Fitch, F. J., Findlater, J. C. & Watkins, R. T. 1974: Dating of the rock succession containing fossil hominids at East Rudolf, Kenya. *Nature, Lond.* 251, 213-215.
- Heie, O. 1969: *Evolutionslære*. Aschehoug Dansk Forlag.
- Hennig, W. 1950: *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin.
- Hennig, W. 1965: Phylogenetic systematics. *Ann. Rev. Entomol.* 10, 97-116.
- Hennig, W. 1966: *Phylogenetic systematics*. Univ. Illinois Press.
- Hill, W. C. O. 1969: The nomenclature, taxonomy and distribution of chimpanzees. *The Chimpanzee* 1, 22-49.
- Holloway, R. L. 1974: The cast of fossil hominid brains. *Sci. Amer.* 231, 106-115.
- Howell, F. C. 1960: European and northwest African Middle Pleistocene hominids. *Curr. Anthropol.* 1, 195.
- Howell, F. C. 1969: Remains of Hominidae from Pliocene/Pleistocene formations in the Lower Omo Basin, Ethiopia. *Nature, Lond.* 223, 1234-1239.
- Howell, F. C. 1972: Pliocene/Pleistocene Hominidae in eastern Africa - absolute and relative ages.

- In Bishop, W. W. & Miller, J. A. (eds.): *Calibration of hominoid evolution*, 331-368. Scott. Acad. Press.
- Isaac, G. L. 1972: Chronology ad tempo of cultural change during the Pleistocene. In Bishop, W. W. & Miller, J. A. (eds.): *Calibration of hominoid evolution*, 381-430. Scott Acad. Press.
- Johanson, D. & Taieb, M. (in press): Preliminary results of the International Afar Research Expedition 1973-74. In *Geological Background to Fossil Man. (Geol. Soc. London, Symp. Abstract 1975)*.
- King, M.-C. & Wilson, A. C. 1975: Evolution at two levels in humans and chimpanzees. *Science* 188, 107-116.
- Kretzoi, M. 1975: New ramapithecines and *Pliopithecus* from the Lower Pliocene of Rudabánya in north-eastern Hungary. *Nature, Lond.* 257, 578-581.
- Kristensen, N. P. 1975: The phylogeny of hexapod "orders". A critical review of recent accounts. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 13, 1-44.
- Kurtén, B. 1965: *Menneskets udvikling*. Munksgaard: København.
- Leakey, R. E. F. 1972: Man and sub-men on Lake Rudolf. *New Scientist*, 16 Nov. 1972, 385-387.
- Leakey, R. E. F. 1973: Evidence for an advanced Plio-Pleistocene hominid from East Rudolf, Kenya. *Nature, Lond.* 242, 447-450.
- Leakey, R. E. F. 1974: Further evidence of Lower Pleistocene hominids from East Rudolf, North Kenya, 1973. *Nature, Lond.* 248, 653-656.
- Le Gros Clark, W. E. 1964: *The fossil evidence for human evolution*. Univ. Chicago Press, 3rd ed.
- Le Gros Clark, W. E. 1967: *Man-apes or Ape-men*. Holt, Rinehart & Winston: New York.
- Linné, C. 1758: *Systema Naturae*. 1. 10. udg., Salvii: Stockholm.
- Mayr, E. 1950: Taxonomic categories in fossil hominids, Cold Spring Harbor Symp. *Quant. Biol.* 15, 109-118.
- Mayr, E. 1963: *Animal species and evolution*. Harvard Univ. Press.
- Mayr, E. 1969: *Principles of systematic zoology*. McGraw-Hill: New York.
- Mayr, E. 1974: Cladistic analysis or cladistic classification. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 12, 94-128.
- McHenry, H. M. 1975: Fossil hominid body weight and brain size. *Nature, Lond.* 254, 686-688.
- Miles, R. S. 1973: Relationships of acanthodians. In Greenwood, P. H., Miles, R. S. & Patterson, C. (eds.): *Interrelationships of Fishes*, 63-104. *Zool. J. Linn. Soc.* (London), 53, Suppl. 1.
- Nelson, G. J. 1970: Outline of a theory of comparative biology. *Syst. Zool.* 19, 373-384.
- Nelson, G. J. 1971: "Cladism" as a philosophy of classification. *Syst. Zool.* 20, 373-376.
- Nelson, G. J. 1971a: Paraphyly and polyphyly: Redefinitions. *Syst. Zool.* 20, 471-472.
- Nelson, G. J. 1973: Comments on Hennig's "Phylogenetic Systematics" and its influence on ichthyology. *Syst. Zool.* 21, 364-374.
- Nelson, G. J. 1973a: The higher-level phylogeny of vertebrates. *Syst. Zool.* 22, 87-91.
- Nelson, G. J. 1973b: Comments on Leon Croizat's biogeography. *Syst. Zool.* 22, 312-320.
- Nelson, G. J. 1974: Classification as an expression of phylogenetic relationships. *Syst. Zool.* 22, 344-359.
- Oakley, K. P. 1964: *Frameworks for dating fossil Man*. Weidenfeld & Nicholson: London.
- Oxnard, C. E. 1969: Evolution of the human shoulder: Some possible pathways. *Amer. J. Phys. Anthrop.* 30, 319-332.
- Partridge, T. C. 1973: Geomorphological dating of cave openings at Makapansgat, Sterkfontein, Swartkrans and Taung. *Nature, Lond.* 246, 75-79.
- Pickford, M. 1975: Late Miocene sediments and fossils from the northern Kenya Rift Valley. *Nature, Lond.* 256, 279-284.
- Pilbeam, D. R. 1969: Tertiary Pongidae of East Africa: Evolutionary relationships and taxonomy. *Peabody Mus. Bull.* (Yale) 31.
- Pilbeam, D. R. 1972: *The ascent of Man*. Macmillan: New York.
- Remane, A. 1960: Zähne und Gebiss. *Primatologia* III/2, 637-846.
- Robinson, J. T. 1953: *Meganthropus*, australopithecines, and hominids. *Amer. J. Phys. Anthrop.* 11, 1-38.
- Robinson, J. T. 1956: The dentition of the Australopithecinae. *Transvaal Mus. Mem.* 9.
- Robinson, J. T. 1961: The australopithecines and their bearing on the origin of man and of tool making. *S. Afr. J. Sci.* 57, 3-13.
- Robinson, J. T. 1966: The distinctiveness of *Homo habilis*. *Nature, Lond.* 209, 957-959.
- Robinson, J. T. 1967: Variation and the taxonomy of the early hominids. In Dobzhansky, T., Hecht, M. K. & Steere, W. (eds.): *Evolutionary Biology*, 69-99.
- Robinson, J. T. 1972: *Early hominid posture and locomotion*. Univ. Chicago Press.
- Romer, A. S. 1966: *Vertebrate paleontology*. Univ. Chicago Press, 3rd ed.
- Ruse, M. 1973: *The philosophy of biology*. London.
- Sarich, W. M. & Wilson, A. C. 1967: Immunological time scale for hominid evolution. *Science* 158, 1200-1203.
- Schultz, A. H. 1936: Characters common to higher primates and characters specific for man. *Quart. Rev. Biol.* 11, 259-283 & 425-455.
- Simons, E. L. 1963: Some fallacies in the study of hominid phylogeny. *Science* 141, 879-889.
- Simons, E. L. 1964: The early relatives of Man. *Sci. Amer.* 211, 51-62.
- Simons, E. L. 1972: *Primate evolution*. MacMillan: New York.
- Simpson, G. G. 1959: The nature and origin of supra-specific taxa. *Cold Spring Harbor Symp. quant. Biol.* 24, 255-271.
- Simpson, G. G. 1961: *Principles of animal taxonomy*. Columbia Univ. Press.
- Simpson, G. G. 1963: The meaning of taxonomic statements. In Washburn, S. L. (ed.): *Classification and human evolution*. *Viking Fund Publ. Anthropol.* 37, 1-31.
- Tobias, P. V. 1966: The distinctiveness of *Homo habilis*. *Nature, Lond.* 209, 953-957.
- Tobias, P. V. 1967: The cranium of *Australopithecus (Zinjanthropus) boisei*. Olduvai Gorge, 2. Cambridge Univ. Press.
- Tobias, P. V. 1973: Implications of the new age estimates of the early South African hominids. *Nature, Lond.* 246, 79-83.
- Tobias, P. V. & v. Koenigswald, G. H. R. 1964: A comparison between the Olduvai hominines and those of Java and some implications for hominid phylogeny. *Nature, Lond.* 204, 515-518.
- Tratz, E. & Hick, H. 1954: Der afrikanische Anthropoide 'Bonobo', eine neue Menschenaffen-Gattung. *Säugetierk. Mitt.* 2, 97-101.

- Tuttle, R. H. 1969: Knuckle walking and the problem of human origins. *Science* 156, 953-961.
- Walker, A. & Andrews, P. 1973: Reconstruction of the dental arcades of *Ramapithecus wickeri*. *Nature, Lond.* 244, 313-314.
- Weinert, H. 1932: *Ursprung der Menschheit. Ueber den engeren Anschluss des Menschengeschlechts an die Menschenaffen*. Stuttgart.
- Westoll, T. S. 1956: The nature of fossil species. In Sylvester-Bradley, P. C. (ed.): *The species concept in palaeontology. Syst. Assoc. Publ. 2.* (London), 53-62.
- Wolpoff, M. H. 1970: Taxonomy and cranial capacity of Olduvai hominid 7 (continued). *Nature, Lond.* 227, 747.

Captions to textfigures

Fig. 1. Phylogenetic relationship based on "similarities" divided into symplesiomorphy (upper), convergens (middle) and synapomorphy (lower line). a' is the relatively apomorph condition of a . (After Hennig 1966).

Fig. 2. Assumed "true" phylogeny of 5 species (or monophyletic groups) A-E. Plesiomorph features are $a-e$; corresponding apomorph ones $a'-e'$; a, a', a'' form a trend, which indicates that D+E is monophyletic and C its sistergroup. A+B is monophyletic (b' synamorph). A+B+C+D (c symplesiomorph) is paraphyletic. B+C is polyphyletic (d' convergent). Arrow point to area in which a species with only plesiomorph features could branch off. (From Bonde 1975a).

Fig. 3. Internal relations in Hennig's theory of phylogenetic systematics. Fat arrows mean "bio-logical implication", thin arrows should be read "leading to". (After Bonde 1975a).

Fig. 4. Models of the phylogenetic relationships of recent hominoids. Several? indicate less likely interpretations.

Fig. 5. Models of the phylogeny of Man. Full lines indicate the polygenetic relationships of species, which are almost certainly monophyletic. Relationships of more problematic fossil species (or parts of species) indicated by stippling. Names of species which cannot be excluded as possible ancestors of other species are also shown near their "ancestral position" on the lines, ? as in fig. 4.