



Människans evolution

De senaste decenniernas allt snabbare ökning av vår kunskap om människans evolution har på flera punkter radikalt förändrat synen på vår utvecklingslinje som helhet och på vår art, *Homo sapiens*, i synnerhet. I denna artikel beskriver författaren på ett kortfattat sätt kunskapsläget vad gäller människans evolution. Trots allt vi vet finns det många spännande forskningsfrågor att gå vidare med, till exempel när förändringen från fyrfota till upprätt gång skedde.

LARS WERDELIN

Werdelin, L. 2016. Människans evolution – Fauna och Flora 111(2): 2–10.

V ar och varannan vecka finner vi rubriker om en ny art i vårt stamträd, eller om nya genetiska studier av *Homo sapiens* relation till närbesläktade arter under de senaste 100 000 åren. Den mångfacetterade evolutionsbild som vi ställs inför idag är långt ifrån den enkla bild som presenterades av evolutionsbiologen Ernst Mayr i början av 1950-talet, då han sammanförde all dåvarande kunskap om vår evolution till en enkel och rak kedja av tre eller fyra arter som ledde fram till *Homo sapiens*. I motsats till detta tyder kunskapsläget idag på att så många som sex arter inom vår utvecklingslinje kan ha levat samtidigt i Afrika för ungefär två miljoner år sedan.

Utöver denna ökade fossila artmångfald har också ämnesområdet genomgått en tudelning i två forskningsfält med skilda mål, metoder och frågeställningar. Dels finns den ”traditionella” paleontologiska (eller paleoantropologiska om man vill göra denna uppdelning) grenen som söker efter och tolkar fossil efter människoförfäder, dels den ”moderna” molekylär-genetiska som skapar en bild av vår arts och dess samtida släktingars populationshistoria med hjälp av vår arvsmassa. Dessa två områden kompletterar varandra, eftersom paleontologiska studier spänner över en tidsrymd som bara till en mindre del täcks av genetiken. I dagsläget leder oss förhistoriskt, s.k. aDNA (ancient DNA) tillbaka några hundratusen år, medan fossilen sträcker sig sju miljoner år bakåt. DNA-studier kan däremot besvara frågor på en detaljnivå som fossilen aldrig kan uppnå; mängden neandertalgener i nutida människor är ett exempel.

Jag ska här ge en kort översikt över kunskapsläget vad gäller människans utveckling – med den brasklappen att allt inte får plats – och peka på några punkter där vi är i starkt behov av ökad kunskap för att förstå hur vi kom till, och hur vi kommit att påverka andra djurarter, ekosystem, och till sist klimatet. Vi vet mycket om människans utveckling, och denna kunskap ökar i allt snabbare takt tack vare ny teknologi och ny kunskap inom angränsande områden som klimatforskning, isotopkemi och molekylärbiologi. Det vi inte vet är i mycket ett resultat av forskningsmaterialens begränsningar. Människoförfäder var sällsynta jämfört med många andra djur, och detta avspeglar sig

i antalet fossil. Dessutom är fynden av fossila människor begränsade till områden där de rätta bergarterna finns, och där de dessutom är åtkomliga. Detta gör att stora delar av till exempel Västafrika är utforskade vad gäller mänskliga förfäder. Studier av DNA av människoförfäder är begränsade av DNA-molekylens kemi, vilket innebär att de inte kan sträcka sig hur långt tillbaka i tiden som helst. På bägge dessa områden sker emellertid nya landvinningar, och vi kan hoppas på mer kunskap i framtiden.

De första upprättgående varelserna

Molekylära och fossila dateringar är överens om att vår utvecklingslinjes historia börjar någon gång i slutet av miocentiden, för mellan fem och sju miljoner år sedan. Det som hände vid denna tid kan ses som det viktigaste under hela vår evolution, men det är också det skeende som vi vet minst om. En allmän uppfattning är att vid eller strax efter tidpunkten för vår utvecklingslinjes uppkomst började våra förfäder gå upprätt, och det är spåren efter en sådan förändring som söks i fossilen från denna tid.

Tre grupper av fossil med spår efter möjlig upprätt gång har hittats från denna tid. De tre har av sina upptäckare förts till tre olika släkter: *Sahelanthropus* från Tchad, *Orrorin* från Kenya och *Ardipithecus* (i form av arten *Ardipithecus kadabba*) från Etiopien. Alla tre är baserade på ett begränsat material, där tecknen på upprätt gång (skallbasens form hos *Sahelanthropus*, lärbenshalsens form hos *Orrorin* och ett tåbens form hos *A. kadabba*) är svårtolkade. Det är dessutom möjligt att alla tre tillhör samma släkte. Samtidigt som detta är otillfredsställande, eftersom vi så gärna vill få en tydligare bild av våra äldsta direkta förfäder, är det helt i linje med vad vi kan förvänta oss. Dessa äldsta representanter för vår utvecklingslinje borde för det första vara sällsynta, eftersom det kan hinna gå lång tid från uppkomsten av en utvecklingslinje tills den är tillräckligt spridd för att vara vanlig som fossil; för det andra borde spåren av upprätt gång vara mindre tydliga hos de allra tidigaste arterna med denna anpassning än hos senare arter, där hela kroppen hunnit bli välanpassad till detta nya sätt att ta sig fram. Dessutom är det uppenbart att dessa tidiga arter måste ha fört en marginell existens i dåtidens ekosystem. Annars skulle

vi hittat fler av dem på fler platser, eftersom denna tidsperiod är väl dokumenterad genom flera fyndlokaliteter i Östafrika.

En effekt av den dåliga kunskap vi har om dessa tidigaste representanter för vår utvecklingslinje är att vi inte heller har någon större kunskap om vilka omständigheter i klimat, miljö eller annat som ledde fram till utvecklingen av upprätt gång och andra egenskaper som utmärker våra tidigaste förfäder. Uppkomsten av upprätt gång och processen som ledde fram dit är den viktigaste obesvarade frågan kring mänsklighetens utveckling, och som ett resultat av detta har otaliga spekulativa teorier presenterats för att fylla detta tomrum. Dessa teorier spänner över ett brett spektrum, från vetenskap till pseudovetenskap och från komplicerade till förenklade. De har dock alla ett gemensamt: De kan inte verifieras utan kunskap om den miljö i vilken de tidigaste upprättgående varelserna levde.

Ardipithecus

Tidsmässigt efter dessa första (kanske) upprättgående varelser kommer en annan art av *Ardipithecus*, *A. ramidus*. Denna art har lite av en särställning bland fossil efter mänskliga förfäder. Vi har god kännedom om dess anatomi och i vilken miljö den levde, och de flesta tror att den var upprättgående. Men samtidigt avviker den på en rad sätt från vår föreställning om hur våra förfäder borde ha sett ut vid denna tid (för omkring 4,4 miljoner år sedan). Främst gäller detta fotens anatomi. Hos oss och andra upprättgående människosläktingar är foten smal, välvd och har en stortå som pekar i samma riktning som de andra tårna (dvs. i "färdriktningen"). Hos *Ardipithecus* ser det annorlunda ut. Foten är inte välvd som hos oss, även om mellanfotsbenen är krökta, medan stortån pekar i nästan 90 graders vinkel bort från de andra tårna. I själva verket är *Ardipithecus* fot mycket lik den hos de apor och människoapor som lever i träd och springer omkring på ovansidan av trädens grenar. Foten ser ut på detta sätt hos den tidiga människoapan *Proconsul*, från 20 miljoner år gamla avlagringar i Östafrika. I grunden har alltså *Ardipithecus* en fot anpassad för ett liv i träden. Denna grundkonstruktion har sedan modifierats en aning på ett sätt som tolkas som en an-



Fig. 2. Schimpansen *Pan troglodytes* är tillsammans med bonobon *Pan paniscus* vår nu levande närmaste släkting. Deras gren skiljdes av från människornas för ca 7 miljoner år sedan. Foto: Tomas Carlberg, Uganda.

passning till upprätt gång. Emellertid står det klart att *Ardipithecus* inte gick upprätt som vi och våra närmaste förfäder. Det är därför alltså oklart om den kan betraktas som en förfader på vår utvecklingslinje, eller om den är en avlägsen kusin som inte har med senare människoförfäders utveckling att göra. Nya fynd av fotbenen av de äldsta förfäder som diskuterats ovan skulle kunna visa om *Ardipithecus* fot var typisk för de första upprättgående varelserna, eller en avvikande anpassning.

Australopithecus

Inte så långt efter *Ardipithecus ramidus* (med geologiska mått mätt, alltså) utvecklades släktet *Australopithecus*. Detta släkte, som består av ett antal mer eller mindre väldokumenterade arter, omfattade de första med säkerhet upprättgående människoförfäderna. Det var det första släktet som vi kan dokumentera hade en bred miljöanpassning, och som spred sig så långt som till södra Afrika från ursprungsområdet i Östafrika. *Australopithecus* var också det första släktet (förutom *Homo*) att upptäckas. Det första *Australopithecus*-fossillet beskrevs av Raymond Dart år 1924 och fick namnet *Australopithecus africanus*. Det var få i samtiden

som trodde på Dart, av flera skäl. Dels var fossilet en skalle av ett barn (3–4 år gammalt, enligt nutida beräkningar), dels hittades det i Sydafrika, fast man vid den tiden trodde att mänsklighetens vagga stod i Europa eller möjligen Asien. Fyndet fick emellertid upprättelse ett tiotal år senare, då Robert Broom beskrev flera likartade fynd från andra fyndplatser i Sydafrika. Sedermera har fossil av flera arter av tidiga människor påträffats på ett dussintal fyndplatser i Sydafrika.

Inte förrän på 1970-talet beskrevs fossil av *Australopithecus* från Östafrika, det område vi nu tror att släktet utvecklades i. Då rörde det sig om *Australopithecus afarensis* från Etiopien och Tanzania (Fig. 1), den idag allra bäst kända arten av *Australopithecus*. Att vi har så stor kunskap om denna art beror på det stora antal fynd (närmare 300) som gjorts i Hadar i norra Etiopien (Fig. 3). Av dessa fynd är ”Lucy” – ett par-

tiellt skelett av en kvinna – det ojämförligt viktigaste och kanske bäst kända av alla fossil av förhistoriska människor. Lucy var en kortväxt kvinna (eller hona, om man vill) – i själva verket den mest kortväxta individen av alla kända *A. afarensis*. Hon var i 20-årsåldern (en hög ålder vid den tiden) och hade fött flera barn. Hennes skelett, framför allt bäckenet, visar ovedersägligen att hon gick upprätt på ett sätt som liknade vårt, fast inte exakt. Lucys art uppvisar, förutom den upprätta gången, inte så många egenskaper som skiljer den från människoaporna. Armarna var långa i förhållande till benen, hjärnan var av samma storlek som hos en människoapa, och artens livshistoria (åldern för viktiga skeenden i livet som tändernas frambrytande, könsmognaden, första barnafödandet och döden) tycks ha varit ungefär som den är hos schimpanser idag.



Fig. 3. Hadar. Översiktsvy mot sydöst från platsen där kvarlevorna av Lucy påträffades. Kunskapsläget idag tyder på att så många som sex arter inom vår utvecklingslinje kan ha levat samtidigt i Afrika för ungefär två miljoner år sedan. Dessa är *Homo habilis*, *Homo rudolfensis*, *Homo ergaster/erectus*, *Paranthropus boisei*, *Australopithecus africanus* och *Australopithecus sediba*. Foto: Lars Werdelin

Australopithecus afarensis är emellertid inte den äldsta arten av *Australopithecus*. Den titeln går till *A. anamensis* från Kanapoi i norra Kenya, där de äldsta fossilen, funna i mitten av 1990-talet, är strax under 4,2 miljoner år gamla (Lucy är en miljon år yngre). *Australopithecus anamensis* är något mer primitiv än *A. afarensis*, framför allt i fråga om tänder och underkäke. Liksom hos den yngre släktingen uppvisar fossilen av *A. anamensis* uppenbara anpassningar till upprätt gång.

En särskilt väldokumenterad art som placerats i *Australopithecus* är *A. sediba* från Sydafrika, beskriven år 2010. Denna art står mycket nära släktet *Homo* på flera sätt, och kanske borde den placeras där. Den är känd från två mycket välbevarade individer daterade till strax under två miljoner år, vilket gör den till den yngsta arten inom *Australopithecus*. Därmed är den för ung för att vara förfäder till *Homo*, men anatomiskt motsvarar den på många sätt det man skulle förvänta sig av en sådan förfäder vad gäller tändernas, skallens och kroppens anatomi.

Paranthropus

En grupp arter som tidigare fördes till *Australopithecus* ("robusta" australopitheciner i äldre litteratur) började

utvecklas för omkring 2,7 miljoner år sedan och dog ut för bara lite mer än en miljon år sedan, d.v.s. långt efter *Australopithecus*. De förs nu till släktet *Paranthropus* (Fig. 4 och 5), som påträffas både i östra och södra Afrika. Utmärkande för *Paranthropus* är enorma kindtänder och väldiga fästen för tuggmuskler, vilket ses som anpassningar till en diet som nötte kraftigt på tänderna. Sådan nötning kan åstadkommas på flera sätt: Genom att äta växter som är särskilt nötande, genom att äta näringsfattig föda och därigenom tugga mer, eller genom att äta föda i vilken det följer med jord, sand och andra nötande mineral. I *Paranthropus* fall kan allt detta gälla. Vi vet idag att arterna inom släktet hade ganska varierad diet, men det är troligt att huvudfödan var näringsfattiga, nötande växter som till exempel rötter och rotfrukter.

Anpassningen till att äta föda som nöter på tänderna var troligen en effekt av klimatförändringar för mellan 2,8 och 2,5 miljoner år sedan. Vid denna tid blev klimatet kallare och torrare, och skogarna i Östafrika med frukt- och lövbärande träd drog sig tillbaka. En del arter blev kvar i denna miljö, till exempel gorillor och schimpanser, men andra fann nytt livsrum i de öppnare och torrare landskap som ersatte skogarna. Bland dessa fanns *Paranthropus*.

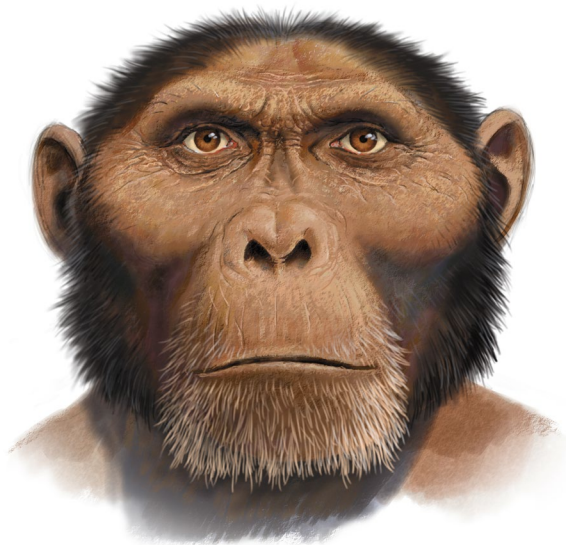


Fig. 4. *Paranthropus boisei* levde i Östafrika.
Illustration Jan-Åke Winqvist



Fig. 5. *Paranthropus robustus* levde i Sydafrika.
Illustration Jan-Åke Winqvist



Fig. 6: Det äldsta fossilet av Homo kort efter upphittandet. Foto: Brian Villmoare

Homo

Klimatförändringen vid denna tid kan också kopplas till utvecklingen av ett annat släkte: *Homo*. Tills helt nyligen var de äldsta fossilen av *Homo* högst 2,3 miljoner år gamla, men förra året (2015) publicerades fyndet av en 2,7 miljoner år gammal underkäke från en fyndplats i Etiopien, ungefär 20 km från Hadar. Detta fynd (Fig. 6) visade sig efter analys tillhöra *Homo* snarare än *Australopithecus* och betraktas nu som det äldsta fyndet av vårt släkte. Vilken art det tillhör är inte klarlagt, eftersom de äldsta välbevarade och studerade resterna av *Homo* är mer än en halv miljon år yngre. Dessa rester tillhör arterna *Homo habilis* och *Homo rudolfensis*, av vilka den förra tros vara föregångaren till senare arter av *Homo*, medan *H. rudolfensis* var ett sidospår som uppvisar vissa gemensamma drag med *Paranthropus*. Det vi vet om dessa tidigaste *Homo* är att de var mer avancerade i tänder och skalle än *Australopithecus*, men att resten av skelettet, med långa armar och korta ben, ännu liknade föregångarnas.



Fig. 7: Fyndplatsen för den äldsta kända representanten för släktet Homo. Artikel författaren sittande till höger i bild. Foto: Brian Villmoare



Fig. 8. Homo ergaster levde i Östafrika.
Illustration Jan-Åke Winqvist

För omkring två miljoner år sedan gav *Homo habilis* upphov till en art som i både kroppsbyggnad och skalle var mer lik den nutida människan än någon av föregångarna. Denna art har namnet *Homo erectus* (den upprätta människan), men kan i själva verket vara ett komplex av arter som levde vid lite olika tider och på olika platser. En del menar att den första, afrikanska, arten i detta komplex bör kallas *H. ergaster* (Fig. 8), medan namnet *H. erectus* ska förbehållas den asiatiska varianten. För den vidare bilden av människans utveckling spelar namnen ingen roll, men denna osäkerhet visar att ju mer vi vet om mänskliga förfäder, desto svårare blir frågorna kring dem att reda ut, helt enkelt på grund av att man kan ställa allt mer detaljerade frågor. Jag använder här samlingsnamnet "erectiner" för artkomplexet.

Erectinerna var de första människoförfäderna som lämnade Afrika. De äldsta fynden utanför denna kontinent är från fyndlokalen Dmanisi i republiken Georgien, där man påträffat välbevarade rester av flera individer daterade till 1,7–1,8 miljoner år före nutiden. Från denna första utvandring sprider sig erectinerna snabbt österut. Inom cirka 100 000 år hade de nått

Kina och snart också den sydasiatiska övärlden. Det tog längre tid att kolonisera Europa, där de äldsta lämningarna efter *Homo* är omkring 1,3 miljoner år gamla och de första mer permanenta bosättningarna cirka en miljon år gamla. Denna fördröjning kan vara ett resultat av Europas klimatförhållanden och geografi, men mer forskning behövs för att klargöra detta.

Med *Homo* utspridd över en stor del av Gamla världen utvecklades nya arter på olika platser, anpassade till lokala miljöförhållanden. I Sydasiens övärld utvecklades *H. floresiensis* från ännu okända förfäder, medan Afrika gav upphov till *H. heidelbergensis*, den art som för närvarande anses vara gemensam förfäder till *H. neanderthalensis* (Fig. 9) och *H. sapiens*, varav den förra utvecklades i Europa (den äkta europén!) och den senare i Afrika. *Homo sapiens* utvecklades för omkring 200 000 år sedan och utvandrade från Afrika för omkring 100 000 år sedan. Arten spred sig från Mellanöstern till Australien för 50 000 till 60 000 år sedan och nådde Europa för omkring 40 000 år sedan. Där mötte den neandertalarna, vilka vi idag vet har lämnat ett litet genetiskt bidrag (omkring 3 %) till arvsmassan hos alla nutida människor (utom afrikaner, eftersom neandertalare aldrig förekom i Afrika).

"... neandertalarna, vilka vi idag vet har lämnat ett litet genetiskt bidrag (omkring 3 %) till den nutida människans arvs massa."

Studiet av utvecklingen under de senaste 250 000 åren har revolutionerats av utvecklingen av metoder för att studera människans arvs massa, först genom DNA-studier på nutida människor, sedan genom allt mer förfinade metoder att ta fram DNA från fossil (aDNA). Med hjälp av detta har människors genetiska arv kunnat kartläggas bakåt i tiden, populationsförändringar i det förflutna har kunnat klargöras, och mänskliga genetiska anpassningar identifieras. De kanske främsta landvinningarna så här långt är dels den



Fig. 9. En familj neandertalare *Homo neanderthalensis* på den istida tundran. I bakgrunden ses en jättehjort *Megaloceros giganteus* (t.v.) och två ullhåriga mammutar *Mammuthus primigenius*. Illustration Jan-Åke Winqvist

redan nämnda upptäckten att nutida människors arvs- massa innehåller en liten andel gener med neandertalursprung, och dels upptäckten av en ny människo- art, ”denisovamänniskan”, som endast kunnat iden- tifieras med hjälp av DNA eftersom fossilmaterialet är bristfälligt. Denna senare art har också lämnat ett genetiskt avtryck hos den nutida människan, främst hos människor från den sydostasiatiska övärlden.

Neandertalarna dog ut för omkring 30 000 år se- dan och *H. floresiensis* för ca 60 000 år sedan. Sedan dess har *Homo sapiens* varit den enda arten på vår ut- vecklingslinje. För att finna en sådan situation måste man gå tillbaka åtminstone till *Australopithecus afarensis* tidiga dagar, för mellan 3,5 och 4 miljoner år sedan.

Forskningsfronter

Forskningen om människans utveckling fortskrider på många fronter, men vissa frågeställningar är natur- ligtvis mer angelägna än andra. Här pekar jag kort ut tre personliga favoriter bland många möjliga.

1. Upprätt gång: När, var, varför och hur. *När* och *var* är frågor som det krävs nya fossil från den tidigaste delen av vår utvecklingslinje för att besvara. När såda- na fossil väl påträffas kan deras livsmiljö studeras och ge ledtrådar till frågan om varför upprätt gång var en framgångsrik anpassning. Frågan *hur* är mer samman- satt. Tidiga fossil är naturligtvis viktiga för att visa hur deras anatomi eventuellt avvek från senare upprättgå- ende varelsers, men här är också genetiken viktig. De anatomiska anpassningarna till upprätt gång avspeg- las i varje del av anatomin, från skallen till fötterna. Förändringen från fyrfota till upprätt gång förefaller därmed ha varit en mycket komplicerad process, sam- tidigt som vi vet att den klassiska bilden av en halvt upprätt grottmänniska är evolutionärt omöjlig. Där- för är det viktigt att studera de eventuella genetiska kopplingarna mellan förändringar av olika delar av kroppen, för att se om processen bestod av ändringar i ett fåtal större system eller i många små, som var föremål för naturligt urval samtidigt.

“... den klassiska bilden av en halvt upprätt grottmänniska är evolutionärt omöjlig.”

2. Relationen mellan *Homo sapiens* och samtida arter som neandertalare och denisovamänniskor. Vi vet idag att nutida människor i skilda delar av världen går och bär på ett genetiskt bidrag från neandertalare och denisovamänniskor. Ett aktivt forskningsområde är att utreda vilka gener det rör sig om, varför just de finns kvar, och vilka processer som lett till denna blandning. Kort innan jag skriver detta (mitten av maj 2016) har ett arbete publicerats där man studerat neandertalarnas y-kromosom (den könskromosom som bara män har) och visat att denna för fortplantningen viktiga kromosom avviker ganska mycket mellan neandertalare och nutida människor. Det innebär att vi delvis är genetiskt isolerade från neandertalarna, och att det kan ha varit svårt för neandertalare och *Homo sapiens* att få barn tillsammans. Detta skulle kunna vara en delförklaring till varför neandertalarna inte lämnat ett större genetiskt bidrag till den nutida människan. Många liknande studier behövs dock för att få en fullständig bild av hur de olika populationerna av människor interagerade för 30 000–40 000 år sedan.

3. Hur har människans och hennes förfäders ekologiska avtryck sett ut under årmiljonerna? Detta forskningsområde ligger mig särskilt varmt om hjärtat, eftersom det är mitt eget. Vi vet att arterna på människans utvecklingslinje började som upprättgående människoapor, och som sådana var deras ekologiska avtryck inte annorlunda än andra djurs, t.ex. schimpansernas. Vi vet också att människan idag är jordens härskare på många sätt och har satt ett avtryck som innefattar alla delar av miljön, inklusive klimatet. Men vägen från det ena till det andra vet vi mindre om. Hade någon *Australopithecus*-art en bestående inverkan på miljön, eller började detta med släktet *Homo*? Var utvecklingen av stenredskap viktigt för männis-

kans tidiga ekologiska avtryck? När ser vi ekosystemförändringar som kan knytas till människan? Utrotade människan megafaunan i Nordamerika vid slutet av den senaste istiden? Alla dessa frågor behöver svar, som kan hjälpa oss att förstå vår biologiska roll nu och i framtiden.

Den här översikten har naturligtvis hoppat över mycket intressant i människans utveckling, inte minst utvecklingen av materiell kultur, d.v.s. redskap av sten och andra material, som nyligen (2015) sett en helt ny typ av redskap identifieras i 3,4 miljoner år gamla avlagringar i Kenya. Tyvärr kan inte allt få plats, och framför allt – det mesta återstår att upptäcka. ■

Lars Werdelin

Professor

Naturhistoriska riksmuseet

E-post: lars.werdelin@nrm.se

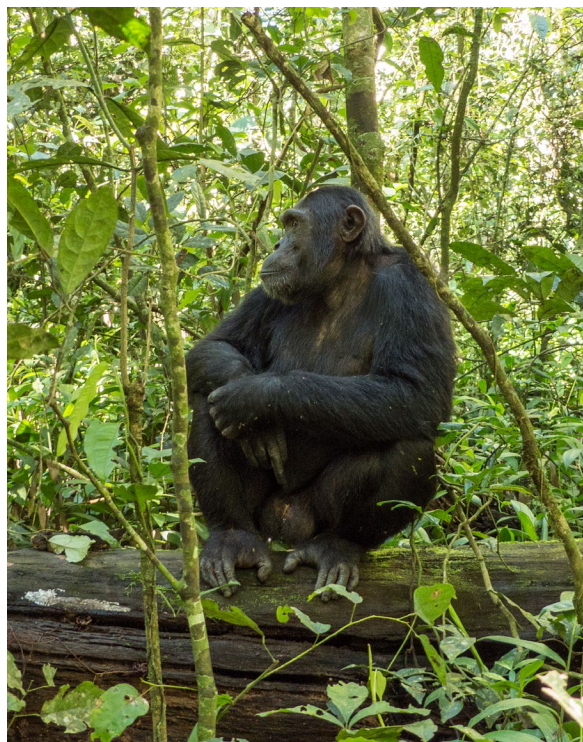


Fig. 10. Människan delar 98 % av sina gener med schimpansen. Av övriga 2 % är 2–4 % neandertalgener. Foto: Tomas Carlberg, Uganda.