

## 2.1. De evolutie van de Hominiden. Met een kritische bespreking van stambomen

Paul A.M. van Dongen © 2021

“Onze classificaties zullen uiteindelijk zoveel mogelijk stambomen worden.” (Darwin 1859, p. 486)

### Samenvatting

De afstamming van mensen en van dieren beeldt men meestal af met stambomen. Afhankelijk van het onderzoeksobject zijn er stambomen met alleen vertakkingen, en stambomen met vertakkingen en versmeltingen.

1. Als er geen versmelting mogelijk is, zoals na soortvorming en bij genen zonder recombina-  
tie, zijn de stambomen overzichtelijk.
2. Maar als versmelting optreedt, zoals binnen een soort met geslachtelijke voortplanting, bij  
genen met recombina-  
tie, en bij talen, worden de stambomen complex.

Dit wordt toegepast op de evolutie van de voorouders van de mens van 5 Mya (*Million years ago*) tot 100 kya (*thousand years ago*): *Ardipithecus*, *Australopithecus* en *Homo*. In deze groepen worden de fossiele resten traditioneel benoemd alsof het verschillende soorten zijn. Maar er zijn geen eenduidige aanwijzingen of er voortplantingsbarrières waren, dus of dit echt afzonderlijke soorten waren. Evolutie verloopt geleidelijk, maar de afzonderlijke fossielen krijgen discrete namen, die discontinuïteit suggereren. Het meeste DNA (95% - 98%) van de moderne mens (*Homo sapiens*) heeft één oorsprong: 100 kya in Afrika. Maar andere mensachtigen hebben ook bijgedragen aan het DNA van de huidige mens: *Homo erectus* in Afrika, en Neanderthalers en Denisova-mensen in Eurazië.

#### Samenvatting

1. Inleiding
2. Stambomen
3. Soortvorming
4. De evolutie van Hominiden
  - 4.1. Splitsingen bij de Hominiden
  - 4.2. Recht overeind lopen
  - 4.3. De hersenen van de mens
  - 4.4. De evolutie van *Homo sapiens*
  - 4.5. Vermenging met andere mensachtigen
5. Besluit

### 1. Inleiding

In dit hoofdstuk onderzoek ik empirisch onderbouwde afstammingsverbanden, en hoe deze in stambomen worden afgebeeld. Ik bespreek de voordelen en beperkingen van stambomen van soorten, volken, individuen, genen en talen. Darwin claimde: “Onze classificaties zullen uiteindelijk zoveel mogelijk stambomen worden.” (Darwin 1859, p. 486). Een wetenschappelijk onderbouwde classificatie van levende organismen dient hun afstammingsverbanden weer te geven.

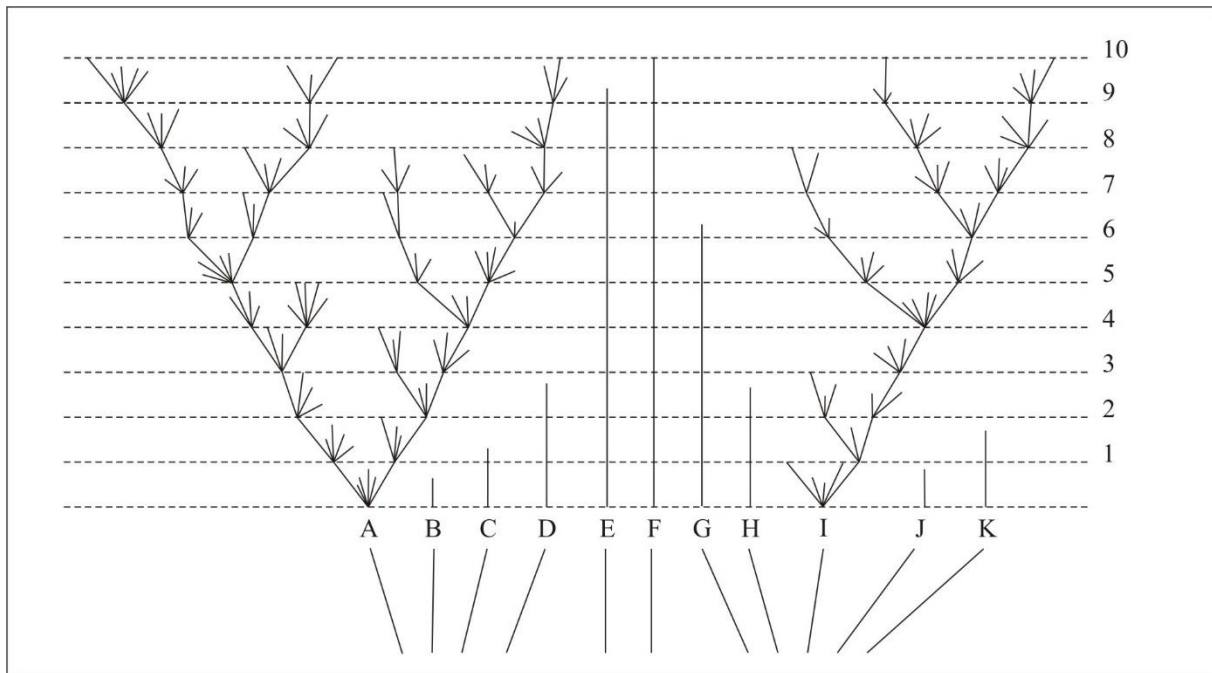
Ik bespreek beknopt de evolutie van de voorouders van de mens: *Ardipithecus*, *Australopithecus* en verscheiden *Homo*-varianten. Er was discussie of de mensheid uit één oorsprong voortkomt, of uit meerdere oorsprongen. Ik zie of DNA-onderzoek tot een onderbouwd standpunt kan leiden. In het volgende

hoofdstuk bespreek ik meer gedetailleerd de evolutie en verspreiding van de huidige mensenvolken.

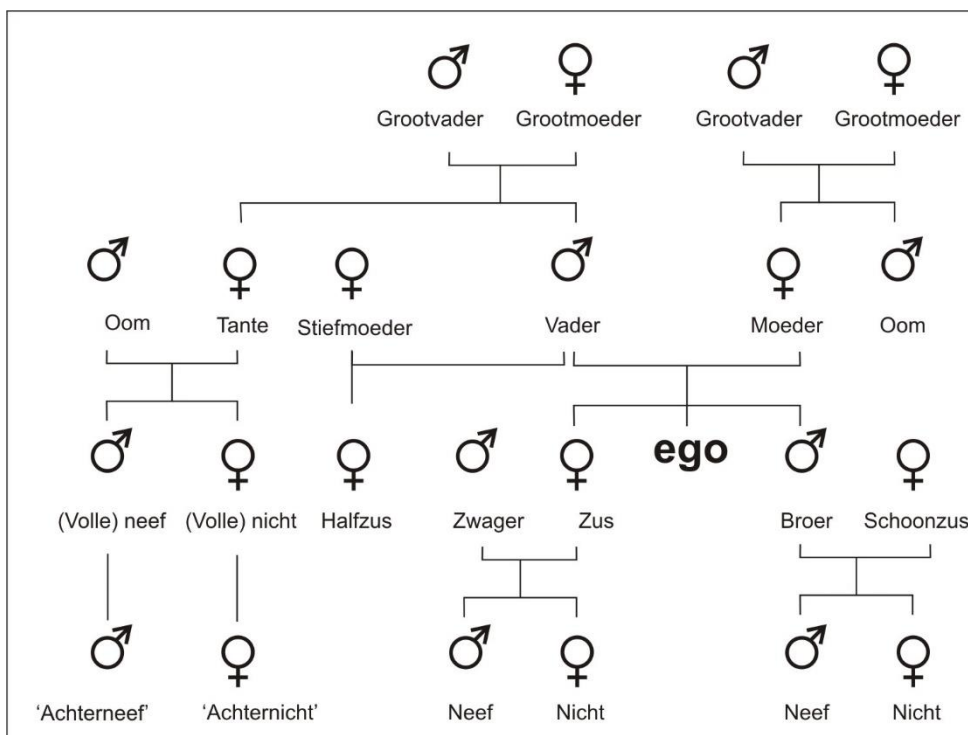
### 2. Stambomen

#### Een voorbeeldstamboom van Darwin

Evolutie gaat over afstamming van levende organismen. Afstammingsverbanden toont men meestal met stambomen. *The origin of species* van Darwin (1859) bevatte één figuur: een schematische stamboom (figuur 1). Hierin geeft hij een hypothetisch voorbeeld van de evolutie van 11 soorten, waarbij de horizontale lijnen staan voor 10.000 generaties. Van de 11 soorten sterven er 8 uit; sommige soorten splitsen in varianten die overblijven, en één soort blijft als één afzonderlijke soort gedurende de hele tijd van het schema bestaan.



Figuur 1. De stamboom van soorten van Darwin (1859), opnieuw getekend. Hierin zijn slechts 10 van de oorspronkelijke 14 tijdslijnen weergegeven.

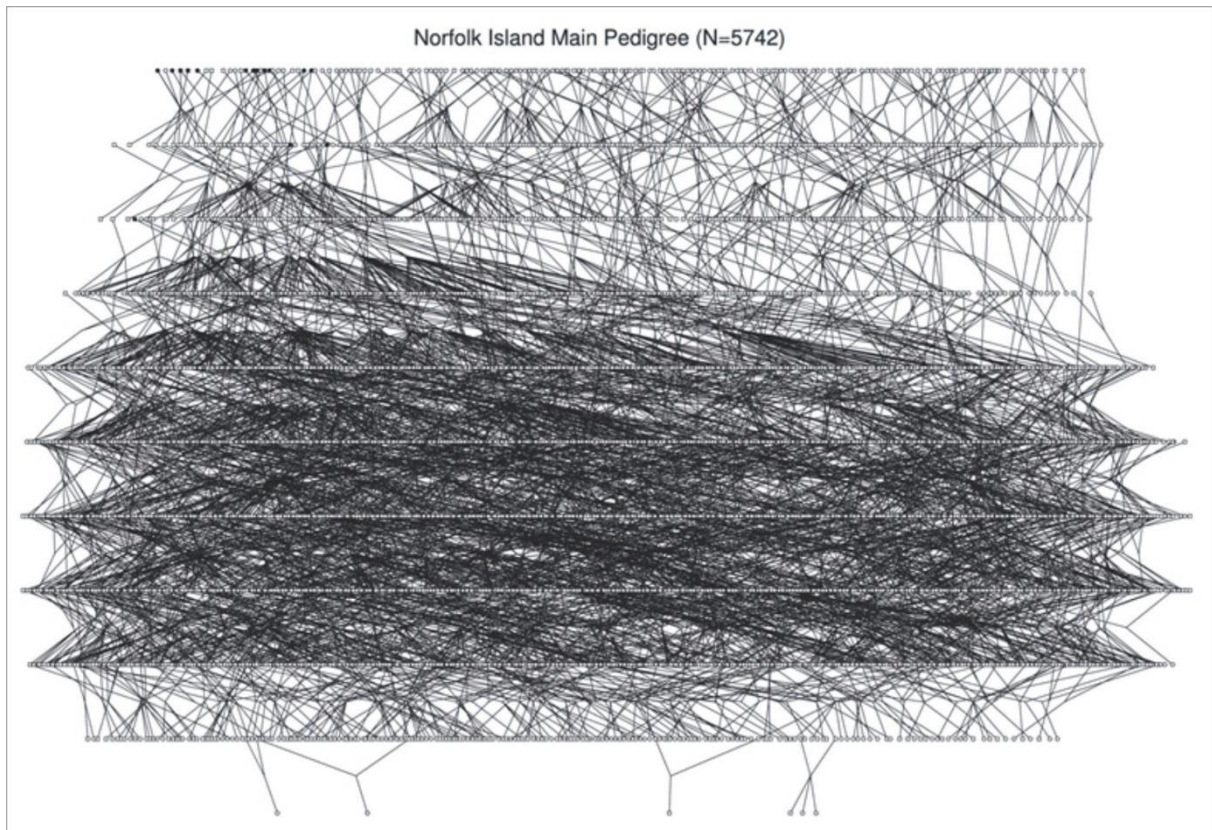


Figuur 2. Een voorbeeld van een traditionele familiestamboom.

### Familiestambomen

In familiestambomen (figuur 2) versmelten steeds twee takken (een huwelijk of een paring), waaruit zijtakken (nakomelingen) ont-

staan. Ieder van deze twee versmolten takken kan later met een andere tak versmelten (hetrouwen of kinderen verwekken buiten een huwelijk). Als men een complete familiestam-

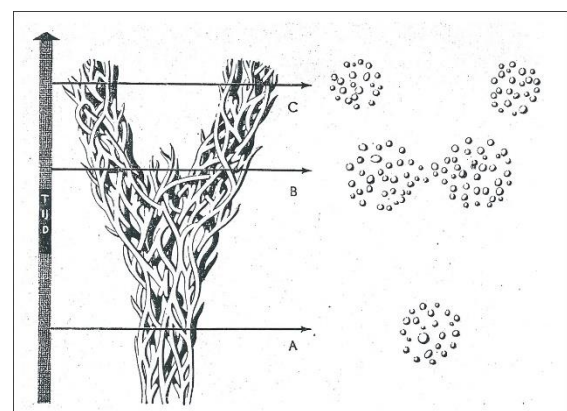


*Figuur 3. Na de muiterij op het schip de Bounty hebben 9 mannen uit Engeland en 14 vrouwen uit Tahiti een volk gesticht. Dit is een volledige stamboom van 5742 individuen en 9 generaties (Macgregor e.a. 2010, overgenomen met toestemming). Deze figuur toont dat een complete stamboom snel een onoverzichtelijke kluwen wordt.*

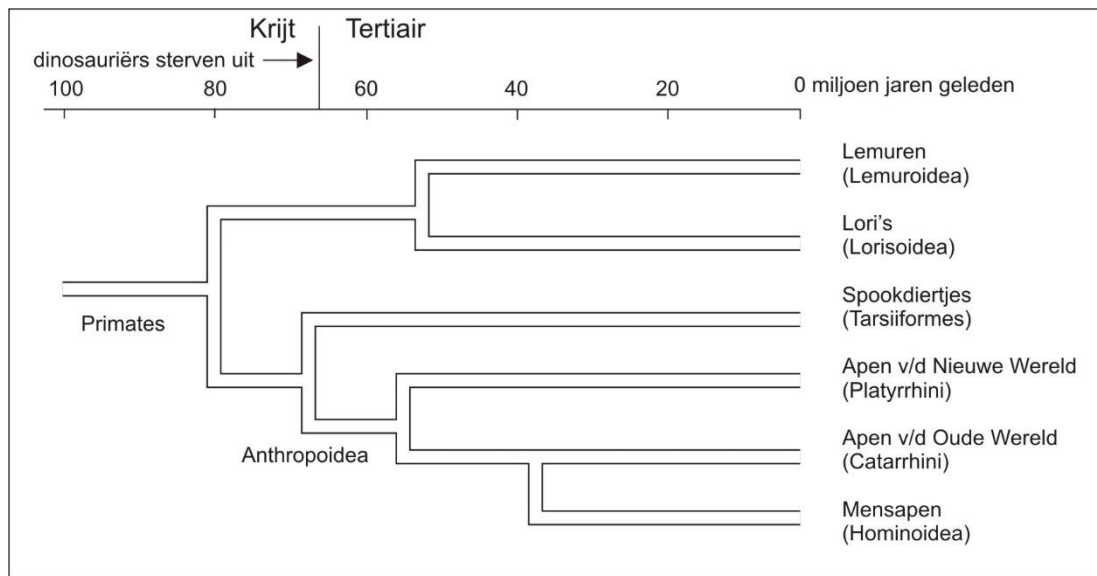
boom over veel generaties met mannelijke en vrouwelijke lijnen wil presenteren, wordt de stamboom een onontwarbare kluwen van lijnen. *"... al onze voorouders waren min of meer verre verwanten. Alle mensen zijn verwanten, hoewel dat niet gedocumenteerd kan worden. Als men een volledige stamboom van de mensheid kon construeren, dan zou dat een complex netwerk zijn, waarin ieder individu meerdere malen verwant is aan ieder ander."* (Dobzhansky 1972, p. 65). Het cruciale verschil tussen deze familiestamboom en de stamboom van Darwin is evident: in de stamboom van Darwin zijn er alleen afsplitsingen, terwijl familiestambomen versmeltingen en afsplitsingen hebben. De stamboom van Darwin ziet eruit als een boom of een struik: de takken vertakken steeds verder, maar ze versmelten niet. Familiestambomen daarentegen lijken snel op ondoordringbaar struikgewas (figuur 3). Stambomen gebaseerd op afstamming en vermenging worden te complex (Harris en DeGiorgio 2017).

### Stambomen van populaties

Dobzhansky (1955) heeft een figuur gemaakt van de evolutie van een soort die bestaat uit populaties of rassen (figuur 4). Ieder streng staat voor een populatie. Sommige populaties splitsen, andere versmelten en weer andere



*Figuur 4. Schematische stamboom van populaties van Dobzhansky (1955).*



Figuur 5. Een voorbeeld van een stamboom van groepen organismen, van groepen primaten.

sterven uit. Als de individuen uit populaties voldoende verwant zijn, kunnen ze vruchtbare nakomelingen krijgen. De strengen in het linker deel van figuur 4 zijn ongeveer even dik, maar rechts zien we dat er grote en kleine populaties bedoeld zijn. Geleidelijk evolueren de populaties uit elkaar, zodat er twee soorten ontstaan.

### Stambomen van soorten of grotere groepen

Veel stambomen tonen de afstammingslijnen van soorten of van grotere groepen. Zo toont figuur 5 de afstamming van de groepen primaten. Zolang de individuen in de afzonderlijke lijnen niet onderling kruisbaar zijn met vruchtbare nakomelingen, zijn er alleen afsplitsingen. Dan kan een dergelijke figuur de afstammingsverbanden goed tonen. Overigens ontstaan in de evolutie geleidelijk voortplantingsbarrières: naarmate individuen verder van elkaar geëvolueerd zijn, wordt de kans op vruchtbare nakomelingen kleiner. In hoofdstuk 5.2. toon ik een kleine afname in vruchtbaarheid als mensen verder van elkaar verwant zijn (zie ook sectie 3).

Een bijzondere situatie is wel '*horizontal transfer*'. Er zijn dan twee groepen: een *in-group* en een *out-group*; op een of andere manier wordt erfelijk materiaal overgedragen vanuit een *out-group* naar leden van de *in-group*. Hiervoor zijn twee belangrijke varianten: (1) overdracht vanuit een niet-te-ver-verwante soort, waarbij men kan denken aan zeldzame soortkruisingen met vruchtbare nakomelingen (Arnold 2008, Larsen e.a. 2010), en (2) overdracht vanuit niet ver-

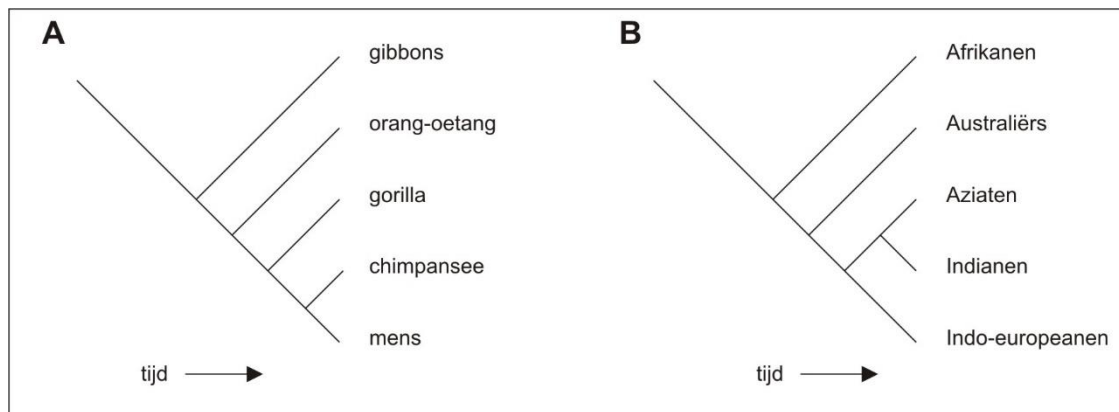
wante soorten, zoals virussen of bacteriën, vergelijkbaar met endosymbiose.

### Cladogrammen

Hennig (1950, 1966) heeft een rigoureuze methode ontwikkeld om toetsbare stambomen te ontwerpen. Bij iedere vertakking moest gespecificeerd worden welke eigenschap in de nieuwe groep ontstaan was. Een *clade* (van organismes, populaties of soorten) bestaat uit een voorouder en al zijn afstammelingen. Een natuurlijke groep (*clade*) is een monofyletische groep; dat is één tak zonder snoeien. Cladistische stambomen (cladogrammen) hebben vaak de vorm van stambomen. Figuur 6A toont het cladogram van de soorten mensapen; omdat er voortplantingsbarrières zijn, is het correct deze gegevens in een cladogram weer te geven. Je weet immers wie alle afstammelingen van een voorouder zijn. Dat geldt niet voor figuur 6B, die een cladogram voor mensenrassen probeert te geven. Omdat er vermenging tussen deze groepen is, kan men de afstammingsverbanden van dergelijke groepen niet correct met een cladogram weergeven.

### Stambomen van genen

Ook genen vermenigvuldigen zich, en daarom kan men ook stambomen construeren van genen. Het is goed mogelijk om empirisch onderbouwde stambomen te construeren van delen van het DNA van mensen (zie tekstkader 'Het genoom van de mens').



Figuur 6. Voorbeelden van cladogrammen. A. Cladogram van de mensapen, omdat dit afzonderlijke soorten zijn, kan dit een definitief cladogram zijn. B. Cladogram van mensenrassen; hier is vermenigving mogelijk, en biedt een cladogram geen optimale informatie.

**Nucleair DNA.** In de celkern is het DNA gerangschikt in strengen, chromosomen. Chromosomen komen steeds in paren voor. Iedere ouder draagt de helft van zijn genoom over op zijn kinderen. De mens heeft ongeveer 21.000 paren genen; de genen bevatten de erfelijke code voor eiwitten. Daarnaast is er veel DNA dat niet codeert voor eiwitten. Bij de vorming van eicellen en spermacellen wordt erfelijk materiaal tussen chromosomen uitgewisseld: **recombinatie**. Recombinatie kan leiden tot versmelting van genen. Normale mensen en zoogdieren hebben 2 geslachtschromosomen: X en Y. Vrouwen hebben twee X-chromosomen, en mannen één X- en één Y-chromo-

soom. Vrouwen dragen een X-chromosoom over aan hun zonen en dochters, en mannen dragen een Y-chromosoom over aan hun zonen en een X-chromosoom aan hun dochters. Y-chromosomen worden dus uitsluitend overgedragen van vader op zoon. Slechts een klein deel van het Y-chromosoom maakt recombinaties met het X-chromosoom; het overige deel noemt men het niet-recombinerende deel van het Y-chromosoom (NRY). Bij het NRY-DNA zijn er alleen afsplitsingen en geen samen-smeltingen. Een stamboom van het NRY-DNA biedt een goed beeld van de mannelijke afstammingslijn.

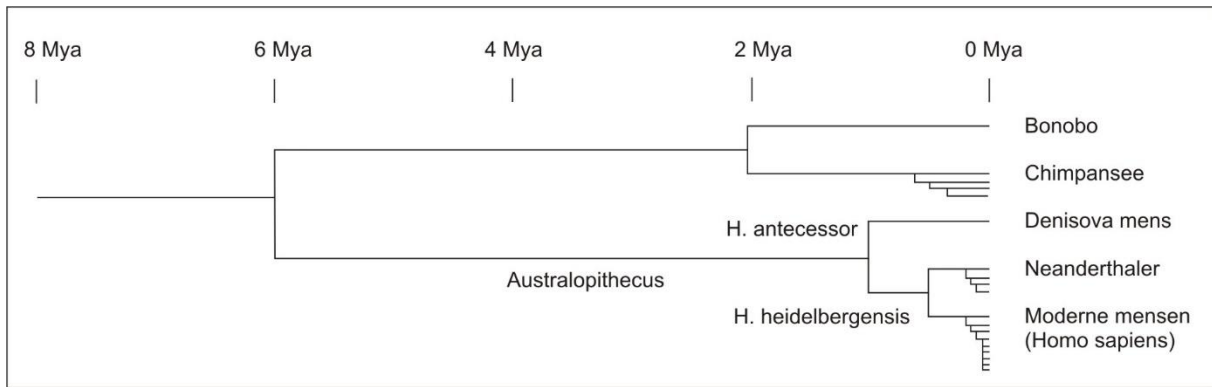
### Het genoom van de mens

Het genoom van de mens bestaat uit DNA in de celkern en in de mitochondriën. In de celkern van de mens zitten 23 paar chromosomen met daarop 21.000 genen. Het mitochondriaal DNA bestaat uit 37 genen. Bij zoogdieren bepaalt de aanwezigheid van geslachtschromosomen het geslacht van de nakomelingen. De geslachtschromosomen X en Y vormen een chromosomenpaar. Een individu met 2 X-chromosomen (XX) is vrouw, en een individu met één X- en één Y-chromosoom (XY) is man (behoudens uitzonderingen). Er zijn grote verschillen tussen het X- en Y-chromosoom.

nucleair DNA	Aantal baseparen	Aantal genen
totaal	3.200.000.000	21.000
X-chromosoom	155.000.000	2000
Y-chromosoom	59.000.000	200
pseudo-autosomaal gebied (Y)	2.300.000	29
NRY	57.000.000	170
<b>mitochondriaal DNA</b>	16.569	37

Het X-chromosoom van de mens is driemaal groter dan het Y-chromosoom en het bevat tienmaal meer genen. Bij de celdeling combineren de X- en Y-chromosomen door het overeenkomende DNA in het pseudo-autosomaal gebied. In dit gebied komt recombinatie voor, en dus uitwisseling van erfelijk materiaal. Maar de meeste genen op het X-chromosoom combineren niet met genen op het Y-chromosoom.

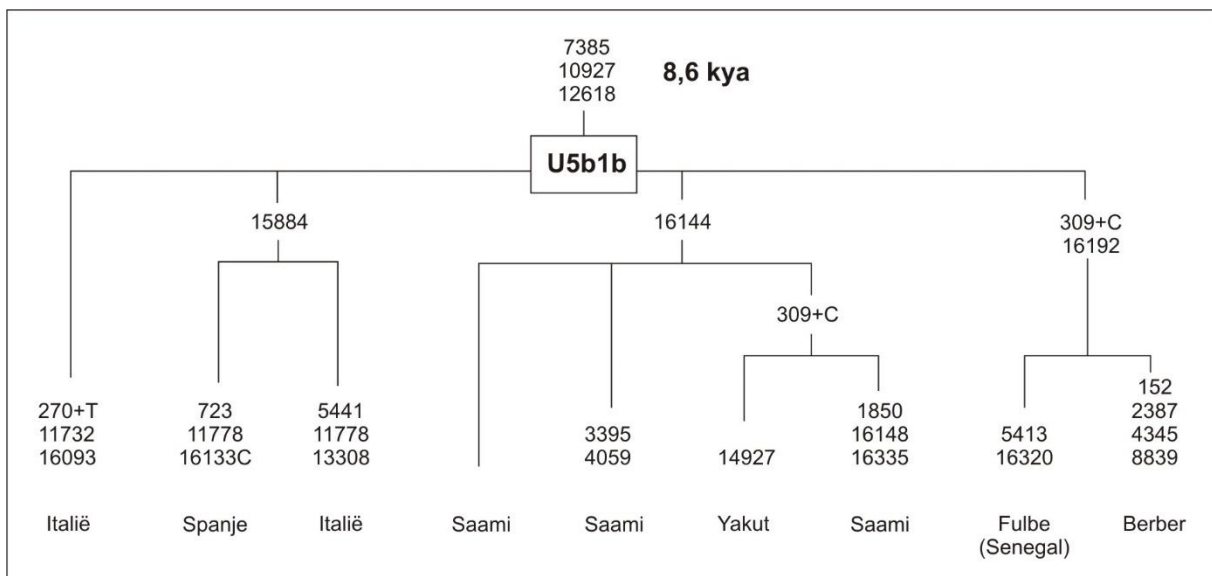




Figuur 7. Globale, versimpelde stamboom van het mtDNA van chimpansee, bonobo, Denisova-mens, Neanderthaler en moderne mens (afgeleid van gegevens van chimp, Krause e.a. 2010). De 'vorkjes' bij de chimpansee, neanderthaler en moderne mens tonen wanneer het mtDNA is gedifferentieerd.

**Mitochondriaal DNA (mtDNA).** Mitochondriën zijn kleine organellen in iedere cel, die een rol spelen in de energiehuishouding. Eicellen bevatten zo'n 100.000 mitochondriën, en spermacellen minder dan 100 (Piko en Matsumoto 1976, Otani e.a. 1988). Na de bevruchting worden normaal de mitochondriën van de spermacellen vernietigd (Kaneda e.a. 1995, Sutovsky e.a. 2000). Mitochondriën worden bij zoogdieren daardoor nagenoeg uitsluitend overgedragen van de moeder op haar mannelijke en vrouwelijke nakomelingen. Daarmee biedt een stamboom van het mtDNA een goed beeld van de vrouwelijke afstammingslijn.

Figuur 7 toont een versimpelde stamboom van het mtDNA van chimpansee, bonobo, Denisova-mens, Neanderthaler en moderne mens. Bij de evolutie van mtDNA en NRY-DNA treden alleen vertakkingen en geen versmelingen op. Daardoor kan de evolutie van mtDNA en NRY-DNA vele generaties terug overzichtelijk in stambomen worden afgebeeld. Bij de overige genen uit de celkern (autosomen) treedt wel recombinatie op; daardoor kan men met autosomaal DNA geen verre afstammingsverbanden traceren (Calafell en Larmuseau 2017, zie ook hoofdstuk 2.2.).



Figuur 8. Een klein deel van de mtDNA-stamboom (van haplogroep U5b1b) sinds ongeveer 8,6 kya. Ieder cijfer codeert hier voor een mutatie. In principe kan een dergelijke stamboom een volledig cladogram zijn met alle mutaties (gebaseerd op een figuur van Achilli e.a. 2005).

Tabel 1. Evolutie van organismen, genen en talen: in alle gevallen zijn er vertakkingen en in veel gevallen zijn er ook versmeltingen tussen de lijnen. In grijs zijn de items aangegeven waarvoor eenvoudige stambomen mogelijk zijn, omdat er nauwelijks versmeltingen optreden.

		Vertakkingen	Versmeltingen
Organismen	Tussen soorten	+	-
	Binnen soorten (familiestamboom)	+	+
Genen (haplogroepen)	NRY-DNA	+	-
	mtDNA	+	-
	X-chromosoom	+	+
	autosomaal	+	+
Talen - dialecten		+	+

### mtDNA en NRY-DNA

Het is voor wetenschappers een gelukkig toeval dat bij mtDNA en bij NRY-DNA recombinatie verwaarloosbaar is, zodat ze stambomen van mtDNA en NRY-DNA kunnen construeren voor de afstamming in de uitsluitend vrouwelijke en uitsluitend mannelijke lijnen. De stambomen van afzonderlijke genen of van groepen genen (haplogroepen) van het mtDNA of het NRY-DNA kunnen zuivere stambomen zijn. Stambomen van het mtDNA van het NRY-DNA kunnen in principe een volledig (!) cladogram zijn van dit mtDNA of NRY-DNA, waarbij iedere (!) mutatie een kruispunt markeert (figuur 8). Zuivere stambomen van het mtDNA en het NRY-DNA zijn mogelijk. Uiteraard werden mitochondriën en Y-chromosomen verbreed door mensen, maar het is niet mogelijk om stambomen van volken te reconstrueren uit de mtDNA- en NRY-DNA-stambomen, omdat mannen en vrouwen deels verschillende patronen van verspreiding hebben, en omdat vermenging leidt tot te complexe patronen. Bij genen van de autosomen en de X-chromosomen treedt recombinatie op, zodat de stambomen te complex worden. Statistische analyse van genen op autosomen en X-chromosomen levert wel clusters op van min of meer verwante volken, maar geen simpele stambomen. Tabel 1 toont in welke gevallen er versmeltingen zijn; dan worden de stambomen te complex om af te beelden.

### De stamboom van het mtDNA

Als men beziet van welke vrouwen de huidige mensen afstammen, dan zijn er in eerdere generaties steeds minder vrouwen met nog levende nakomelingen in de uitsluitend vrouwelijke lijn. Uiteindelijk komen de lijnen samen bij slechts één vrouw, de 'oermoeder' (de *most recent common ancestor*, MRCA). Die ene stammoeder werd in de populaire literatuur 'mitochondriale Eva' of '*black Eve*' genoemd. Dit associeerde met het Joodse scheppingsverhaal, waardoor sommigen ten onrechte dachten dat slechts één vrouw de stammoeder

van alle huidige mensen zou zijn. Echter, in de tijd van de stammoeder hebben er 100-den tot 1000-den andere vrouwen geleefd, en een groot deel daarvan heeft bijgedragen tot het erfelijk materiaal van de huidige mensen, maar niet via de onafgebroken uitsluitend vrouwelijke lijn.

### De stamboom van het NRY-DNA

Precies dezelfde analyse als van het mtDNA kan men maken van het NRY-DNA voor de mannelijke overerving. Van welke mannen stammen de huidige mensen af? In eerdere generaties zijn er steeds minder mannen met nog levende nakomelingen in de uitsluitend mannelijke lijn. Hier kwam men uit bij één stamvader: de 'Y-chromosomale Adam'. Hieruit moet men niet afleiden dat slechts één man de stamvader van alle huidige mensen zou zijn. In de tijd van de stamvader hebben er 100-den tot 1000-den andere mannen geleefd, en een groot deel daarvan heeft bijgedragen tot het erfelijk materiaal van de huidige mensen, maar niet via de onafgebroken uitsluitend mannelijke lijn.

## 3. Soortvorming

### Wat is een 'soort'?

In de evolutiebiologie staat het begrip 'soort' centraal. De titel van het meest bekende boek van Darwin (1859) was '*On the origin of species by means of natural selection*', maar Darwin had als titel voorgesteld '*An abstract of an essay on the origin of species or varieties by means of natural selection*'. Hij wilde soorten en variëteiten op één lijn stellen, maar de uitgever had een kortere term voorgesteld, waarmee Darwin ingestemd had (Ereshefsky 2011)<sup>1</sup>. Volgens Darwin kunnen de begrippen 'soort' en 'ras' niet gedefinieerd worden, maar

<sup>1</sup> Eigenlijk is het spijtig dat Darwin hiermee ingestemd heeft, want daardoor heeft het woord 'soort' ten onrechte mythische proporties gekregen.

allerlei onderzoekers hebben toch geprobeerd het begrip 'soort' precies te definiëren. Een populair criterium of individuen behoren tot dezelfde soort of tot rassen van één soort, is de vraag of de hybriden vruchtbaar zijn (Dobzhansky 1937); dit is het *Biological Species Concept* (BSC, Mayr 1963, Ghiselin 1969). Als twee individuen paren, dan zijn verschillende uitkomsten mogelijk.

1. Er komen nakomelingen en die zijn normaal vruchtbaar. Volgens de BSC horen beide individuen dan tot dezelfde soort.
2. Er komen nakomelingen en die zijn onvruchtbaar. Volgens de BSC horen beide individuen dan (waarschijnlijk) tot verschillende soorten van hetzelfde genus. Als de nakomelingen verminderd vruchtbaar zijn, of als slechts een deel van de koppels vruchtbare nakomelingen krijgt, zien we daarmee evolutie in werking.
3. Er komen geen nakomelingen. Volgens de BSC horen beide individuen dan tot een verschillend genus (mits ze afzonderlijk vruchtbaar zijn). Maar wat is de conclusie als slechts een deel van de koppels nakomelingen krijgt? Of als de meest nakomelingen niet gezond zijn?

Niettemin, soortvorming is het ontstaan van een voortplantingsbarrière tussen individuen van twee populaties. In de theorie van Darwin zijn de begrippen 'voortplantingsbarrière', 'soort' en 'ras' belangrijk, maar onderzoekers bereiken geen overeenstemming over de definities ervan (Mayden 1997, Hey 2001). Darwin benadrukte *"het inzicht dat er geen fundamenteel onderscheid is tussen soorten en variëteiten."* (p. 278). Zijn theorie van natuurlijke selectie leidt tot geleidelijke overgangen; dan kan er geen absolute grens zijn tussen variëteiten (rassen of ondersoorten) en soorten. Pogingen om 'soort' te definiëren, zijn pogingen om een discontinuïteit in een continu proces vast te stellen, wat bij voorbaat tot mislukken gedoemd is. Om toch de woorden 'soort' en 'ras' te kunnen gebruiken, schreef Darwin: *"Dus om vast te stellen of een vorm als een soort of een variëteit beoordeeld moet worden, is de enige richtsnoer de mening van natuurkenners met een gezond oordeel en brede ervaring."* (Darwin 1859, p. 47).

### Soortvorming in het algemeen

Een absolute of relatieve voortplantingsbarrière is een belangrijk begrip in evolutietheorieën. Wat veroorzaakt een voortplantingsbarrière? *"Voor de theorie van natuurlijke selectie is de steriliteit van hybriden speciaal belangwekkend, want deze kan geen voordeel voor hen zijn, en kon niet verworven zijn door het voortdurende behoud van opeenvolgende nuttige graden van*

*steriliteit. Maar ik hoop dat ik kan aantonen dat die steriliteit niet een speciale verworvenheid is, maar het toevallige gevolg van andere verworven verschillen."* (Darwin 1859, p. 245).

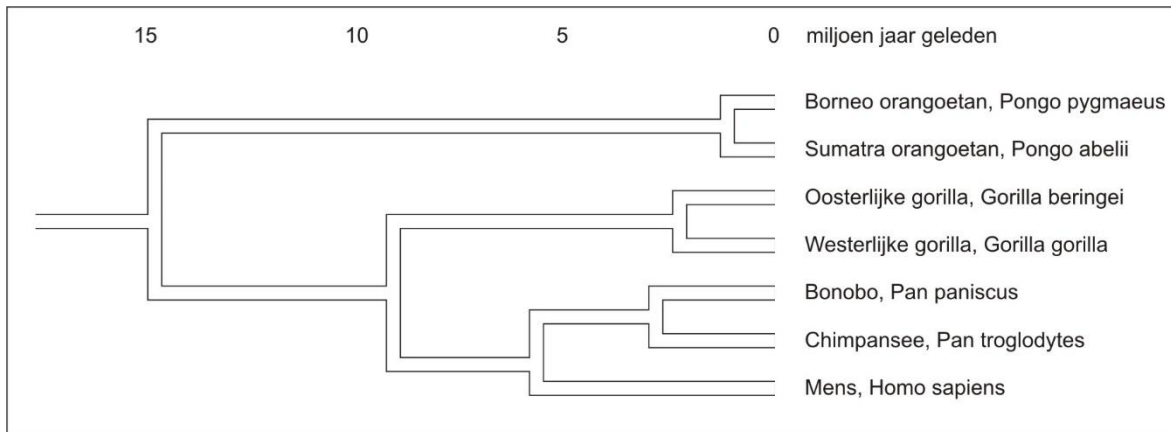
### Voortplantingsbarrières

Voortplantingsbarrières komen door interacties tussen DNA-strengen van verschillende oorsprong (Orr 1996). Om dit te begrijpen, moeten we de erfelijkheid van onvruchtbaarheid bestuderen. Onvruchtbaarheid wordt veroorzaakt door afwijkende chromosomen of afwijkingen in één of meer genen (Shah e.a. 2003). Aanvankelijk zocht men de verklaring voor voortplantingsbarrières vooral in chromosoomafwijkingen, wat vaak bij planten voorkomt (King 1993). Maar anderen zoeken het vooral in de genen. In twee populaties van organismen kunnen mutaties in verschillende genen ontstaan die in hun omgeving evolutionair voordelig (of neutraal) zijn, maar wanneer deze mutaties in één genoom bijeen komen, kan dat leiden tot onvruchtbaarheid of andere kwalen (Dobzhansky 1937, Müller 1942). Dit worden wel 'incompatibiliteitsgenen' of 'soortvormingsgenen' genoemd. Een cruciale vraag is of voortplantingsbarrières ontstaan zijn doordat ze evolutionair voordelig waren (Sobel e.a. 2010, Presgraves 2010), of zijn ze een bijproduct van evolutie in afzonderlijke lijnen? Aanwijzingen voor een antwoord komen uit heel ander onderzoek (hoofdstuk 5.2.). In een groot onderzoek in IJsland bij 160.000 echtparen en hun nageslacht, gevolgd over 10 generaties, nam de gemiddelde vruchtbaarheid af als de verwantschapscoëfficiënt tussen de ouders lager werd dan 0,002<sup>2</sup> (Helgason e.a. 2008). Een vergelijkbaar effect is ook gevonden in de USA en Denemarken, waarbij de verwantschap werd uitgedrukt in de afstand tussen geboorteplaatsen, of het verschillend aantal landen bij de voorouders. Die afnames waren slechts 10%, maar bij de grote aantallen wel statistisch significant. Hier is een kleine afname in vruchtbaarheid bij minder verwante mensen, die volgens mij een voorbode is van hybride steriliteit. Er is een voortschrijdende afname in vruchtbaarheid, naarmate meer allelen verschillend zijn,<sup>3</sup>. Er zijn dan geen speciale 'incompatibiliteitsgenen'. Hybride-steriliteit is het toevallige gevolg van te grote verschillen in genen.

<sup>2</sup> Dat is een verwantschapsgraad groter dan 12 in de Romeinse telling, of groter dan 6 in de Canoneke telling (hoofdstuk 5.2.).

<sup>3</sup> Dit is dan een hypothetische oplossing voor het probleem van een voortplantingsbarrière. Dan is een voortplantingsbarrière een bijproduct van andere processen.





Figuur 9. Stamboom van de afstamming van de grote mensapen. Hier toon ik de tijdstippen dat de lijnen gescheiden zijn (Hobolth e.a. 2007, Langergraber e.a. 2012, en Prado-Martinez 2013).

## 4. De evolutie van de Hominiden

### 4.1. Splittingsingen bij de Hominiden

#### **Voorgeschiedenis: evolutie van mensapen**

Tegenwoordig onderscheidt men 7 soorten grote mensapen, inclusief de mens. Figuur 9 toont de stamboom van de grote mensapen. Uit vergelijkingen van allerlei genen schat men de tijd waarin afstammingslijnen uit elkaar begonnen te lopen, en de tijd waarin de afsplitsing definitief was, dus dat er een voortplantingsbarrière was, d.w.z. wanneer de soorten gevormd waren.

#### **Vorming van de soort 'mens'**

We kunnen spreken van de soort 'mens', toen de afstammingslijnen naar de mens en naar chimpansee/bonobo voldoende gescheiden waren geraakt. Alle mensen behoren tot dezelfde soort en mensen van alle rassen kunnen onderling vruchtbare nakomelingen krijgen.

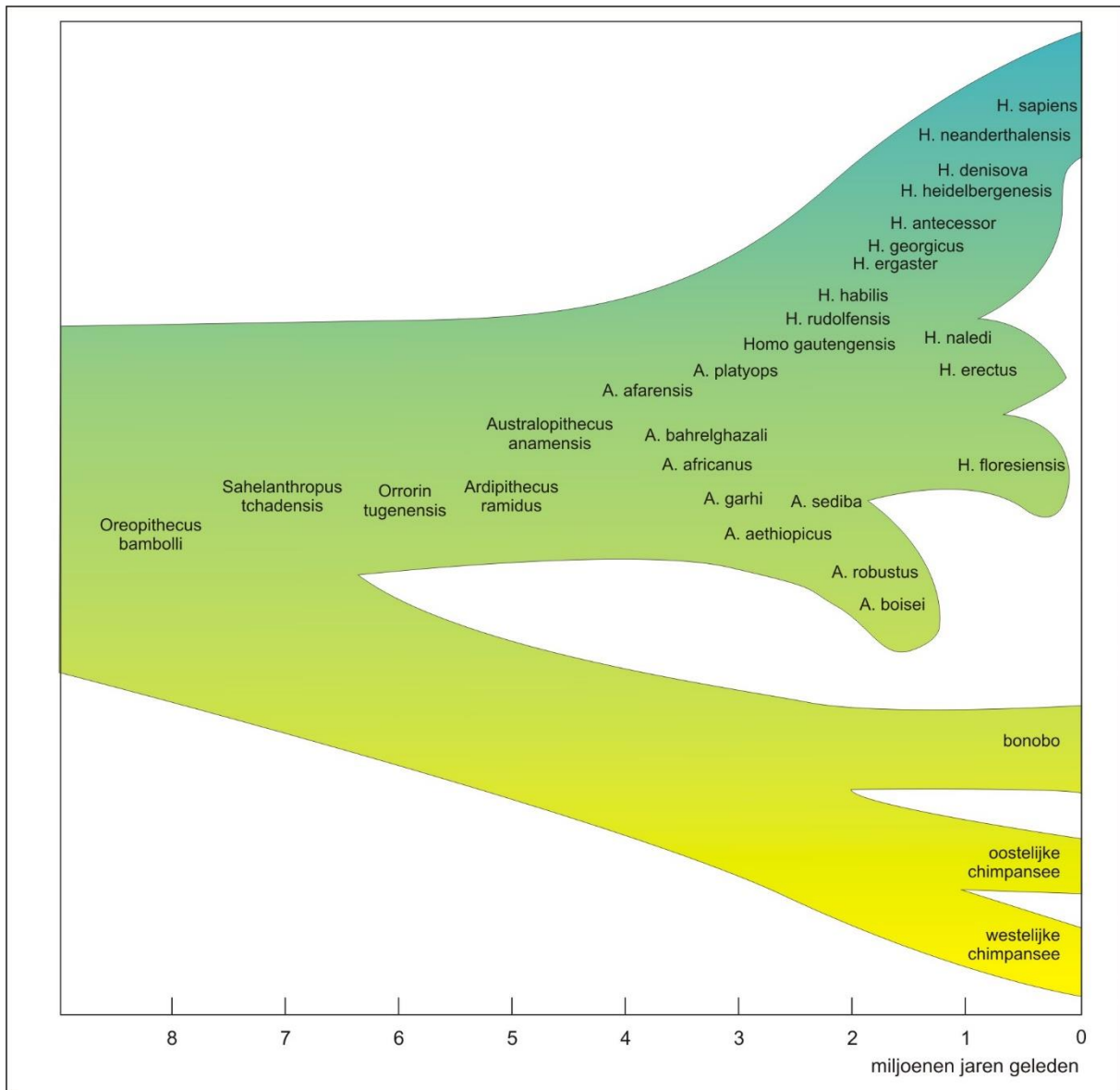
#### **Splitsingstijd.**

Hier ga ik ervan uit dat de voorouders van mens en chimpansee 6 - 5 Mya uit elkaar begonnen te evolueren. Maar uit grootschalig DNA-onderzoek van mensen en mensapen hebben Prado-Martinez e.a. (2013) geconcludeerd dat de splitsing tussen chimpansee en

mens 5 Mya begon, en dat er pas 3 Mya een voortplantingsbarrière was.

#### **Genen of chromosomen?**

Het is onbekend of de voortplantingsbarrière tussen chimpansees en mensen vooral door veranderingen in genen of in chromosomen ontstaan is. Mensen hebben 23 paar chromosomen (Tjio en Levan 1956), terwijl chimpansees, gorilla's en orang-oetangs er 24 paar hebben. Daarom gaat men ervan uit dat onze gemeenschappelijk voorouder 24 paar chromosomen had. Mensapen hebben niet meer erfelijk materiaal dan mensen, want in de evolutie zijn de mensaapchromosomen 12 en 13 (oorspronkelijke terminologie, McConkey 2004) aan hun uiteindes gefuseerd tot chromosoom nr. 2 van de mens (Yunis en Prakash 1982, Britten 2002, Mikkelsen e.a. 2005, Farré e.a. 2012). Bij alle mensen komt deze chromosoomfusie voor: hij is gefixeerd in de mensheid. In de regel zijn paringen tussen individuen met verschillende chromosoomaantallen minder vruchtbaar. Het is goed mogelijk dat deze fusie van chromosomen heeft bijgedragen tot een voortplantingsbarrière tussen mensapen en mensen, dus tot soortvorming van de mens (Farré e.a. 2012). Daarnaast zijn er ook allerlei andere chromosoomverschillen tussen chimpansee en mens en zijn er miljoenen verschillen in afzonderlijke nucleotideparen



Figuur 10. Overzicht van de afstamming van mensachtigen, chimpansees en bonobo's. Ik wil hier geen rassen of soorten onderscheiden. Ik wil hier geen afstammingslijnen en voortplantingsbarrières suggereren.

### Evolutie van Hominiden

Er zijn inmiddels veel fossielen ontdekt voor de evolutie van de mensheid gedurende 6 miljoen jaar. Bij de ontdekking van fossielen van mensachtigen werden steeds twee vragen gesteld: (1) is deze variant een voorouder van de huidige mens, en (2) is dit een aparte soort? Beide vragen kunnen niet simpel beantwoord worden, want "Het is algemeen geaccepteerd dat de stamboom van de mens over de laatste 3 miljoen jaar een struikgewas is." (Hublin 2014). Maar het is nog erger: bij een struikgewas zijn er alleen afsplitsingen, maar bij de evolutie van Hominiden waren er afsplitsingen

en versmeltingen. De vroege evolutie van de mensheid van 6 - 2 Mya speelde zich af in Afrika; in die tijd zijn er uitsluitend in Afrika fossielen van mensachtigen (of *Hominini*) gevonden. Rond 1,9 Mya migreerden mensachtigen die op *Homo erectus* leken, vanuit Afrika naar Azië. Nakomelingen hiervan leefden in een uitgestrekt gebied van Georgië (*Homo georgicus*) tot China en Oost- en zuidoost Azië (*Homo erectus*).

Traditioneel beeldt men de hypothetische afstammingsverbanden van Hominiden af in een figuur met afstammingslijnen en grenzen tussen de benoemde varianten.

**Soorten: definitie, soortnamen en fossielen**

Linnaeus (1758) ging ervan uit dat alle soorten afzonderlijk geschapen waren. Hij ontwikkelde een stelsel voor wetenschappelijke namen van alle levende organismen, de binominale nomenclatuur. Daarin bestaat de naam van een soort uit twee delen: een eerste naam met een hoofdletter, d.i. de naam van het genus, en de tweede naam met een kleine letter, waarmee de soort benoemd wordt. Soorten worden in principe tot hetzelfde genus gerekend, als kruisingen nakomelingen opleveren, en tot afzonderlijke soorten als die nakomelingen onvruchtbaar zijn. Bijvoorbeeld alle paardenrassen behoren tot één soort 'het paard' (*Equus caballus*), en ook alle ezelrassen behoren tot één soort 'de ezel' (*Equus asinus*). Nakomelingen van kruisingen van paardenrassen zijn normaal vruchtbaar, en dat geldt ook voor kruisingen tussen ezelrassen. Maar de nakomelingen van kruisingen tussen paarden en ezels (muil dieren en muilezels) zijn onvruchtbaar.

Men kan alleen over fossielen spreken door die fossielen namen te geven. Onderzoekers formuleerden namen voor fossielen in de traditie van de binominale nomenclatuur van Linnaeus, maar die namen suggereren meer dan men kan aantonen. De namen *Australopithecus africanus* en *Australopithecus afarensis* suggereren dat individuen van deze 'soorten' kruisbaar zijn, maar dat de nakomelingen niet vruchtbaar zijn. Het is bij fossielen een onoplosbaar probleem of ze onderling kruisbaar waren, en dus tot dezelfde soort behoorden (Lewin 1989). Door de naamgeving suggereren paleontologen echter discontinuïteiten in continue processen.

Maar ik wil geen voortplantingsbarrières of discontinuïteiten suggereren, wanneer deze niet aangetoond zijn. Daarom presenteer ik een figuur zonder grenzen tussen de 'soorten' en zonder afstammingslijnen (figuur 10). Recent zijn nakomelingen ontdekt van kruisingen tussen Hominiden van meer dan 300 kya; er was toen dus geen absolute voortplantingsbarrière tussen die individuen. Rond 50 kya leefde op het Indonesische eiland Flores nog een kleine mensachtige, *Homo floresiensis*, die vermoedelijk van *Homo erectus* afstamde. Uiteindelijk zijn alle mensachtigen uitgestorven, behalve *Homo sapiens*, al zijn sommigen niet echt uitgestorven, omdat ze bijgedragen hebben aan het DNA van de huidige mens.

**4.2. Recht overeind lopen****Rechtop lopen**

Mensapen lopen vooral op armen en benen, hoewel ze ook op twee benen kunnen lopen. Mensen daarentegen lopen normaal rechtop op hun benen. Het skelet van de mens is in veel opzichten aangepast aan rechtop lopen. Vergeleken met de chimpansee is het bekken van de mens breder, en de dijbenen kunnen recht onder het lichaam geplaatst worden. De ruggengraat van chimpansee is licht gebogen, terwijl deze van de mens een S-vorm heeft. Bij chimpansee zit het achterhoofds gat achter aan de schedel, terwijl dit bij de mens midden onder de schedel zit.

**Het ontstaan van 'de eerste mens'**

Vanuit een antropocentrisch standpunt hebben verscheidene onderzoekers zich afgevraagd wanneer we in de evolutie kunnen spreken van een 'echte mens'. Keith (1948) probeerde dit af te leiden van de hersengrootte. Hij meende dat hersenvolumes groter dan 750 cm<sup>3</sup> het verschil maken tussen mensaap en mens; dat noemde hij de '*cerebral Rubicon*'. Maar iedere cesuur in een continu proces is kunstmatig, en bovendien is er binnen iedere soort enige spreiding in hersenvolumes (de standaard deviatie is ongeveer 8% van het gemiddelde, figuur 11, Jerison 1973). Een extra complicatie is dat de hersenen van olifanten en walvissen veel groter zijn dan die van de mens (van Dongen 1998); de intellectuele capaciteiten van olifanten en walvissen zijn nog onvoldoende empirisch onderzocht. Darwin (1871, p. 34-35) benadrukte het principe van geleidelijke evolutie. "*Als de mens het enige levend wezen met mentale vermogens was, of als zijn mentale vermogens totaal anders zouden zijn geweest van die van de lagere dieren, dan zouden we nooit gedacht hebben dat onze hogere vermogens geleidelijk waren ontstaan. Maar het kan duidelijk worden aangetoond dat er in dit opzicht geen fundamenteel verschil is. (Darwin bluft dat dit duidelijk kan worden aangetoond.) We moeten toegeven dat er een veel groter verschil is in mentale vermogens tussen de laagste vissen, zoals de prik of het lancetvisje, en een van de hogere mensapen, dan tussen een mensaap en de mens; toch is dit enorme interval opgevuld door talloze geleidelijke overgangen.*" Het begrip 'de eerste echte mens' is kunstmatig, misleidend en overbodig. Er is geen absolute cerebrale Rubicon. Mensen zijn geleidelijk ontstaan, en de hersenen van mensachtigen zijn geleidelijk groter geworden tussen 1,8 en 0,4 Mya.

Aan het skelet kan men zien hoe een mensaap of aapmens zich voortbewogen heeft. Veel genen voor de ontwikkeling van het skelet zijn verschillend tussen mens en chimpansee (Clark e.a. 2003).

In de evolutielijn naar de mens zijn Hominiden al vroeg rechtop gaan lopen. *Orrorin* en *Ardipithecus* liepen al rechtop. Het bekendste voorbeeld is de latere *Australopithecus afarensis* ('Lucy'), van 3,2 Mya, die volledig rechtop liep, terwijl ze nog een klein brein had.

#### 4.3. De hersenen van de mens

##### Overeenkomsten en verschillen in de hersenen.

Mensen en chimpansees verschillen in lichaams- en hersengewicht. In 3 My evolutie is het lichaamsgewicht in de lijn naar de mens ongeveer verdubbeld, dat is een toename met ongeveer 26% per miljoen jaar (van Dongen 1998). In die tijd zijn de hersenen van de mens factor 3 zwaarder geworden, dat is een toename met ongeveer 43% per miljoen jaar (van Dongen 1998). Figuur 11 toont de inhoud van de schedels van afzonderlijk Hominiden van de laatste 3 miljoen jaar. Er is een geleidelijke toename van 500 naar 1500 cm<sup>3</sup>, maar met een grote spreiding binnen iedere groep. Ten onrechte denkt men dat in de lijn naar de mens vooral de neocortex groter is geworden. Dat is niet juist: de neocortex en hersenstam zijn met ongeveer dezelfde factor toegenomen. Bij de mens beslaat de neocortex 76% van het brein, en bij de chimpansee 72% (Stephan e.a. 1981). Algemeen gaat men ervan uit dat de verschillen in cognitie tussen mens en chimpansee veroorzaakt zijn door verschillen in hersengrootte. Ik neem aan dat vooral een selectiedruk voor betere communicatie (taal) geleid heeft tot het grotere brein van de mens (hoofdstuk 7.2.).

##### Genen en het zenuwstelsel

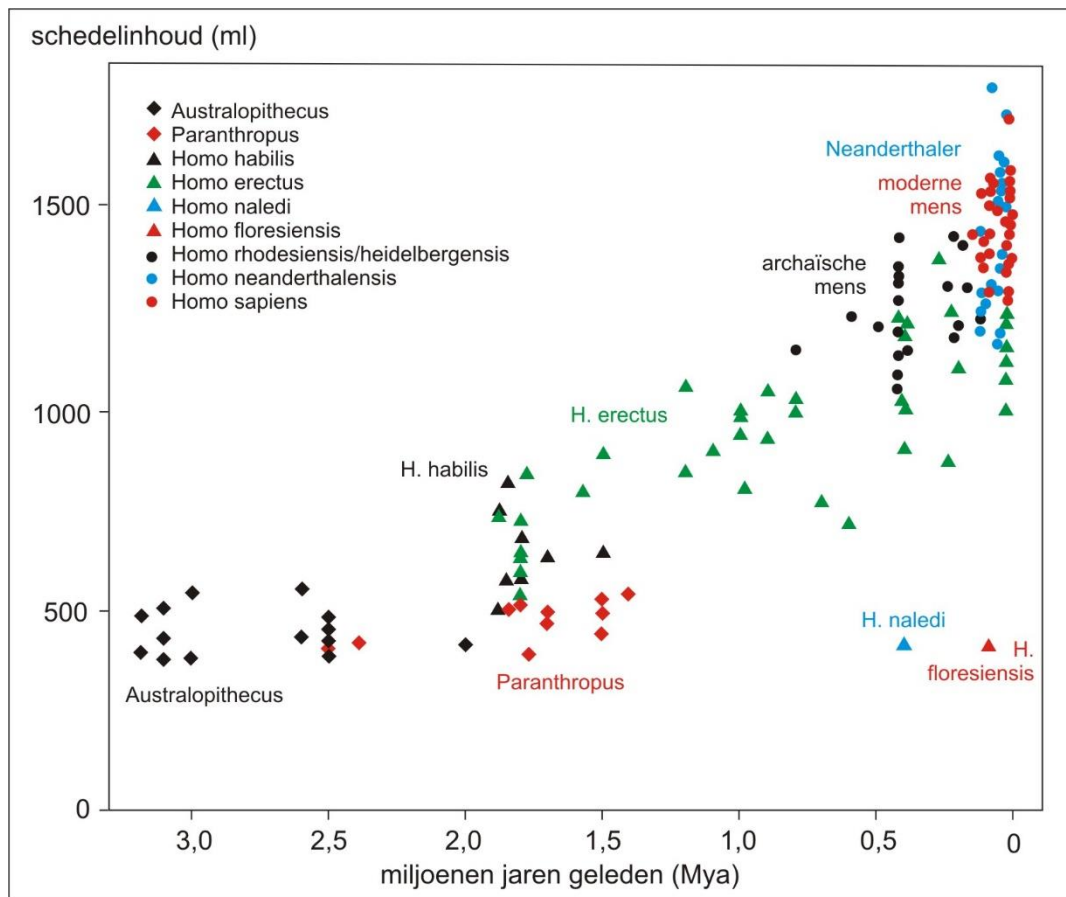
Veel genen voor het zenuwstelsel zijn in de lijn van de mens veranderd. Veel veranderingen wijzen op positieve selectie voor een groter, beter brein. Dat noemt men wel 'adaptieve evolutie' (Clark e.a. 2003). Dit betreft de volgende aspecten.

**Hersengrootte.** In de evolutie van de mens is het hersenvolume tussen 1,8 en 0,4 Mya met een factor 3 toegenomen. Er zijn genen ontdekt die een rol spelen in de hersenontwikkeling. Mutaties in die genen veroorzaken microcefalie: hersenen zo klein als van chimpansees of *Australopithecus* (Mochida en Walsh 2001). De meest onderzochte genen zijn *microcephalin* en *abnormal spindle-like microcephaly-related gene* (ASPM). Van 2001 tot 2006 hoopen onderzoekers dat deze mutaties de vergroting van het brein van de mens konden verklaren (Evans e.a. 2004a,b). Maar groot onderzoek naar deze en andere 'microcefalie-genen' bij 21 soorten primaten toonde geen systematische verschillen in de lijn naar de mens, en ook geen systematische verschillen tussen mensapen en apen (Montgomery e.a. 2011).

**Signaaloverdracht.** Veel genen voor signaaloverdracht tussen neuronen zijn veranderd, inclusief signaaloverdracht via G-proteïnes. Het produceren en decoderen van gesproken taal is een hoogstandje van signaalverwerking. Er zijn verscheidene genen veranderd die een rol spelen bij horen. In één opzicht is er in de lijn naar de mens een grootschalig verlies van genen. Honderden genen voor reukreceptoren zijn onwerkzaam geworden; men noemt dat 'pseudogenen'. Dit is in overeenstemming met het feit dat mensen slechter ruiken dan andere zoogdieren.

##### Hersenen: intelligentie

Ik heb verscheidene intelligenties bij dieren en mensen besproken (hoofdstuk 3.5.). Vogels en primaten met relatief grote intelligentie hebben relatief grote hersenen. Iedereen gaat ervan uit dat de intellectuele capaciteiten van mensen vergeleken met apen en mensapen tot stand komen door het grote brein van mensen "*Toen de verschillende mentale talenten geleidelijk ontwikkeld werden, moeten de hersenen bijna zeker groter geworden zijn. Ik neem aan dat niemand eraan twijfelt dat het grotere brein, relatief tot zijn lichaam, nauw verbonden is met zijn grotere mentale vermogens, vergeleken met de gorilla of orang-oetan.*" (Darwin 1871, p.145). Ook tussen mensen is er een duidelijke correlatie tussen hersengrootte en IQ gevonden, als de hersengrootte met MRI gemeten is, (hoofdstuk 3.5.).



Figuur 11. Schedelinhoud. (data van Holloway e.a. 2004, inclusief de gegevens van de Flores-mens (P. Brown e.a. 2004), *Homo naledi* (Schroeder e.a. 2017), en de neanderthaler-achtige Xuchang-schedel (Li e.a. 2017).

### Taal

Tussen 1,8 en 0,4 Mya zijn in de evolutie van de mens spraakzenuwen groter geworden, zodat gearticuleerde gesproken taal mogelijk werd (hoofdstuk 7.2.). In die tijd zijn ook de hersenen groter geworden, waardoor er geheugenruimte kwam zodat er voor de meeste concepten ook woorden konden komen, en ontstond er genoeg verstand om inhoud in grammaticale taal te verwoorden.

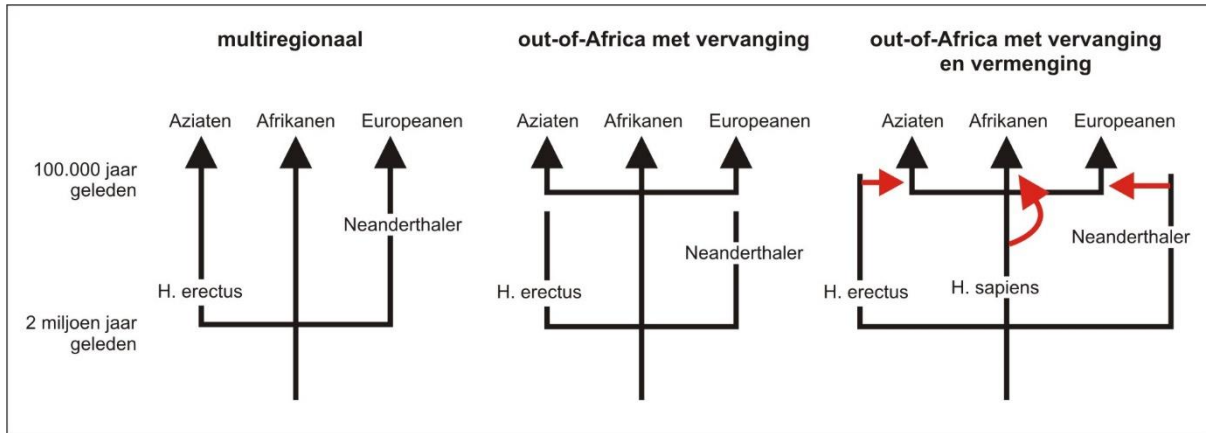
### Cultuur

Tussen allerlei chimpanseepopulaties zijn culturele verschillen beschreven (Whiten e.a. 2001). Maar die verschillen vallen in het niet bij de verschillen tussen mensenvolken. Door taal konden mensen gedetailleerde informatie op de volgende generaties overdragen. De culturen van mensen zijn zo ontwikkeld dat het primitieve begin ervan niet meer herkend kan worden.

### 4.4. De evolutie van *Homo sapiens*

#### Out-of-Africa of multiregionaal?

Enige tijd waren twee populaire hypothesen. De **multiregionale hypothese**. Men nam aan dat ongeveer 2 Mya de voorouders van de mensen uit Afrika vertrokken waren, en in Azië evolueerden tot *Homo erectus*, en in het nabije Oosten en Europa tot Neanderthalers. Onafhankelijk van elkaar zouden vroege mensen in Afrika, *Homo erectus* en Neanderthalers geëvolueerd zijn tot respectievelijk negers, Aborigines en blanken (Coon 1962, Wolpoff 1996). De **Recente Out-of-Africa hypothese**, of *Replacement hypothesis*. Men wist dat 2 - 0,5 Mya mensachtigen uit Afrika vertrokken waren en evolueerden tot *Homo erectus*, de Denisova-mensen en de Neanderthalers. In Afrika zijn anatomisch moderne mensen ontstaan, en deze zijn tussen 100 en 60 kya uit Afrika gemigreerd, en hebben geleidelijk de andere mensachtigen verdrongen. Het eerste onderzoek



Figuur 12. De evolutie van mensen en mensachtigen: (1) multiregionaal, (2) out-of-Africa met vervanging, en (3) out-of-Africa met vervanging en vermenging, wat nu de dominante theorie is.

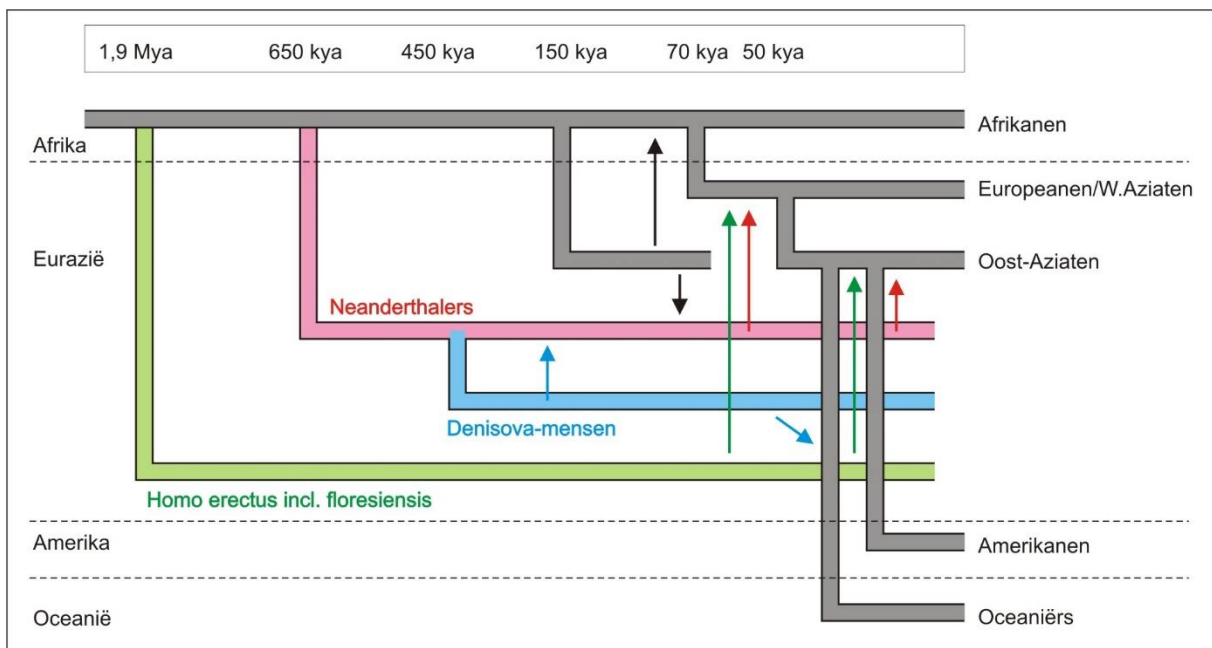
aan mitochondriaal DNA steunde deze hypothese (Cann e.a. 1987). Tegenwoordig wordt de out-of-Africa hypothese met vervanging en vermenging aangehangen (figuur 12).

#### Vermenging met andere mensachtigen

Bij moderne mensen zijn verscheidene genen aanwezig die niet herleid kunnen worden tot één enkele uittocht van mensen uit Afrika (Templeton 2007). Nu is algemeen geaccepteerd dat 95% - 98% van het DNA van de moderne mens afgeleid is van het DNA van moderne mensen uit Afrika, maar dat 2% - 5% een andere oorsprong heeft. Afhankelijk van de regio komt dit ander DNA van *Homo erectus*,

Neanderthalers, Denisova-mensen of archaïsche mensen in Afrika (Mendez e.a. 2013, Hammer 2013, Qin 2015, Nielsen e.a. 2017). Voor 95% - 98% van het DNA van de mens geldt de *Recent Out-of-Africa hypothesis*, maar er is ook enige vermenging met andere 'soorten' (vergelijk figuur 13).

Er is een gen ontdekt op chromosoom 2 bij dat menselijk leven op grote hoogte (bij lage zuurstofspanning) mogelijk maakt; dat gen is EPAS1. Er is een speciale variant van EPAS1 ontdekt die bij Denisova-mensen en Tibetanen voorkomt, en verder nagenoeg nergens (Huerta-Sánchez e.a. 2014).



Figuur 13. Schematisch overzicht van de uitwisselingen van DNA tussen *Homo sapiens*, Neanderthalers, Denisova-mensen en andere Hominiden (geïnspireerd door Nielsen e.a. 2017).



Door een kruising met Denisova-mensen is dit allel in de genen-pool van de voorouders van de Tibetanen gekomen, en doordat dit allel op grote hoogte zo nuttig was, komt het nu bij meer dan 80% van de Tibetanen voor. Er zijn veel genen die een rol spelen in immunologische afweerreacties. Een grote familie van dergelijke genen zijn de *human leukocyte antigens* (HLA) op chromosoom 6. Tot verrassing van de onderzoekers bleek meer dan 50% van de HLA-eiwitten in moderne Euraziaten en Oceaniërs afkomstig te zijn van archaïsche mensen, zoals de Neanderthalers en Denisova-mensen (Abi-Rached e.a. 2011). Toen de Moderne mens in Eurazië trok, ontmoette hij daar mensachtigen, die daar al lang geleefd hadden en die aangepast waren aan de lokale pathogenen. Dat wil zeggen: ze hadden genen voor de afweerreactie tegen lokale pathogenen. Door kruisingen met archaïsche mensen kwamen die nuttige allelen in het genoom van de Moderne mensen, en werden ze wijdverbreid.

Door seksuele voortplanting kunnen organismen de gunstige allelen die in verschillende lijnen ontstaan zijn, bij toeval 'bij elkaar sprokelen' in één genoom. De genen voor aanpassing aan leven op grote hoogte, en de HLA-genen zijn geen mtDNA- of NRY-genen. Dus ook bij andere genen blijkt de vermengingen van volken.

## 5. Besluit

De principes die hier ontwikkeld zijn, worden in het volgende hoofdstuk toegepast op de evolutie van de mensenvolken. Het zal blijken dat exacte stambomen gemaakt kunnen worden van DNA dat niet door recombinatie veranderd wordt. De voorgeschiedenis van afzonderlijke mensen en volken is zo complex dat daar geen exacte, overzichtelijke, overkoepelende stamboom van gemaakt kan worden.

