

**SVEUČILIŠTE U ZAGREBU**  
**PRIRODOSLOVNO-MATEMATIČKI FAKULTET**  
**BIOLOŠKI ODSJEK**

DIVERGENCIJE UNUTAR SKUPINE HOMINOIDEA  
DIVERGENCES WITHIN THE HOMINOIDEA GROUP

**SEMINARSKI RAD**

Lada Jovovi  
Preddiplomski studij molekularne biologije  
(Undergraduate Study of Molecular Biology)  
Mentor: doc.dr.sc. Goran Kovačević

Zagreb, 2011.

# Sadržaj

1. Uvod .....	1
2. Zemlja u doba miocena .....	3
3. Postanak hominoida.....	4
3.1. Pitanje <i>Aegiptopithecus-Proconsul-Afropithecus</i> .....	4
3.1.1. Ishodišna skupina hominoida .....	4
3.1.2. <i>Proconsul</i> .....	4
3.1.3. <i>Afropithecus</i> .....	5
3.2. <i>Morotopithecus</i> .....	5
3.3. <i>Kenyapithecus</i> .....	6
4. Evolucijske radijacije hominoida srednjeg i gornjeg miocena u Euroaziji .....	7
4.1. Najstariji nalazi.....	7
4.2. Hylobatidae.....	8
4.3. <i>Dryopithecus</i> .....	8
4.4. <i>Ramnapithecus-Sivapithecus</i> i odvajanje orangutana .....	9
4.5. Ostali euroazijski hominoidi iz srednjeg i donjeg miocena.....	11
5. Razdvajanje gorila- impanza- ovjek .....	12
6. Prvi hominidi .....	14
7. Zaključci .....	16
8. Literatura .....	17
9. Sažetak.....	20
10. Summary.....	21



# 1. Uvod

ovjek jest misaono bi e i definira ga znatiželja za spoznavanjem svijeta oko sebe pa tako i rješavanja stoljetne zagonetke – tko smo i odakle potjeemo? Proučavanje recentnih i fosilnih primata, prate i promjene na morfološkoj razini (paleoantropologija) ili na razini DNA i transkriptoma (molekularna biologija) bitno je za razumijevanje ljudske evolucije.

Natporodica Hominoidea uključuje oblike koji se kolokvijalno nazivaju ovjekoliki majmuni ili opice i danas okuplja pet živu ih skupina: azijski giboni (*Hylobatidae*) i orangutani (*Pongo*), afrički ovjekoliki majmuni gorile (*Gorilla*) i panini (*Pan*) (impanze i bonobo) te ovjek kao jedni živu i predstavnik roda *Homo* (Tab. 1.). Miocen (prije 24 – 5 mil. g.) je vrijeme njihove pojave i divergencija kada su brojali oko 100 vrsta što je puno više nego danas od kojih su neki bili izravni preci linije koja će dovesti do razvitka ovjeka, a neki slijepe grane u evoluciji ove skupine. Zajedno s natporodicom uskonosaca ili majmunima Staroga svijeta (Cercopithecoidea) u koje spadaju makaki, pavijani i languri, a od kojih su se razdvojili vjerojatno neposredno prije miocena, spadaju u infrared Catarrhini. Platyrrhini s jedinom natporodicom širokonosaca tj. majmunima Novoga svijeta (Ceboidea) u koje spadaju pandžaši, kapucini, noćni majmuni, hvataši i sakiji, pripadaju podredu Antropoidea zajedno sa spomenutim infraredom Catarrhini. On pak zajedno s podredom Prosimii (polumajmuni, npr. lori i lemuri) sačinjava red primata. Primati (Primates) su dio podrazreda viših sisavaca koji su se prvi put pojavili u geološkom razdoblju gornje krede (prije oko 70 mil. g.), kada su Zemljom još uvijek vladali dinosauri, a vjerojatno su se razvili iz nekog oblika kasnokredskih kukcojeda (Facchini, 2007; Janković i Karavani, 2009; <http://hr.wikipedia.org>).

Ono što opice razlikuje od ostatka primata jest sljedeće: ne posjeduju rep, sposobnost za život na tlu, a ne samo na drveću, upotreba ruku pri brakijaciji, široka leđa i ruke dulje od nogu, općenito su veći (osim gibona) te ono najbitnije – inteligentniji su. Upravo zbog toga brojka od 98,76 % sličnosti (na razini DNA) između impanzi i njihovih najbližih rođaka – ljudi te činjenica da s njima pokazuju veću srodnost nego s npr. gorilama ne za uže (<http://www.wisegeek.com>).

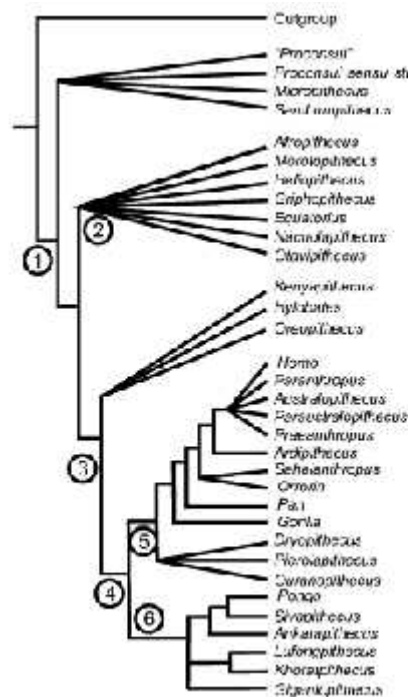
Još je Carl Linnaeus, davno prije doba Darwina i tzv. evolucijske sinteze, u svojoj taksonomskoj podjeli svrstao ovjeka u red primata s kojima dijelimo puno anatomskih sličnosti koje su omogućile našim precima preživljavanje u okolišnim uvjetima toga doba. Još je bliže naše srodstvo s opicama posebice afričkim pripadnicima te skupina *Pan* i *Gorilla*. No osim velikih sličnosti prisutne su i velike razlike kako u anatomskom smislu tako i na razini

DNA i upravo su one temelj za datiranje vremena razdvajanja od zadnjeg zajedni kog pretka (Jankovi i Karavani , 2009).

Cilj ovog seminara jest dati kratak pregled razvitka natporodice Hominoidea, vrativši se u doba neposredno prije miocena kada su se razdvojili od zadnjeg zajedni kog pretka sa širokonoscima, prate i miocenske divergencije i bioraznolikost, sve do vremena od prije 7 mil. g. kada se linija koja e dovesti do vrste *Homo sapiens* razilazi od zajedni kog pretka s današnjim pananima. Zbog nedovoljnog broja te loše o uvanosti fosila, nije lako rekonstruirati fileti ke odnose me u miocenskim hominoidima stoga u navesti i okarakterizirati neke od glavnih predstavnika (Sl. 1. ).

**Tablica 1.** Suvremena taksonomska organizacija natporodice Hominoidea (Jankovi i Karavani , 2009)

NATPORODICA	PORODICA	PODPORODICA	PLEME	ROD
Hominoidea	Uroplitidae			Uroplites
	Proxidae	Proxidae		Proxys
		Scalidae		Scalys
	Hominoidea	Hominoidea	Parvii	Parvii
			Hominoidea	Hominoidea

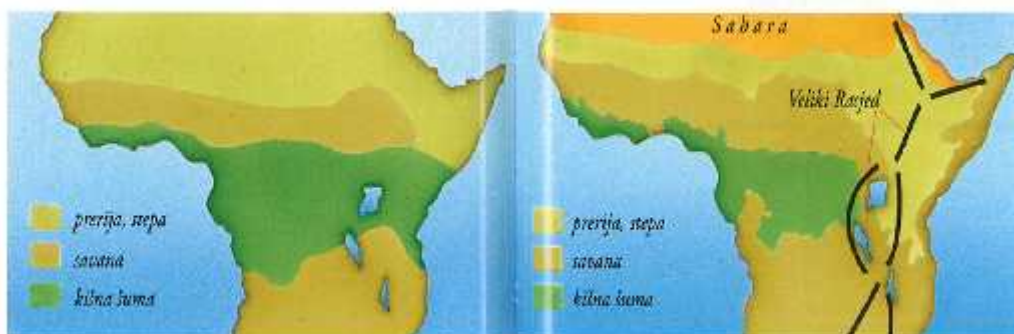


**Slika 1.** Kladogram odnosa miocenskih hominoida (prilago eno prema Begun, 2007)

## 2. Zemlja u doba miocena

Mnogobrojna afrička otkrića dala su snažan poticaj proučavanju ljudske evolucije i potvrđuju da, gotovo sigurno, kolijevku čovječanstva, pa tako i dvjekomolika majmuna treba tražiti na afričkom kontinentu. Stoga je izuzetno važno biti upoznat s geološkim i klimatskim promjenama u doba miocena.

Neposredno prije kraja ranog miocena (24–16 mil. g.) zbog velikih klimatskih promjena, pada razina mora te nastaje kopneni most koji spaja Afriku s Euroazijom što je omogućilo izmjenu faune između kontinenata. Arabijska ploča spojila se s afričkom, nestaje more Tetis, a stvara se Mediteran koji i danas postoji (prije 17 mil. g.). Gibraltar na zapadu predstavlja još jednu spojnicu triju kontinenata što Mediteran čini zatvorenim (iako se u jedno doba i isušiti). U isto doba zbog pojačane tektonike počinje se pojavljivati istoafrički rasjed. Kako velike oblake mase koje stižu s Atlantika gube na svojoj vlažnosti kreću i se prema višim nadmorskim visinama, tako nastaje tzv. zona kišne sjene (*rain shadow*) istočno od rasjeda. Zbog toga se tropske kišne šume tog podneblja izmjenjuju sa sušnim savanama dok je zapadno od Doline velikog rasjeda i dalje vlažno i šumovito (Sl. 2.). Prema Yvesu Coppensu, ta raznolikost okoliša bila je od izrazite važnosti za evoluciju dvjekomolika majmuna i hominida. Prvi su se razvijali u kišnom tropskom okolišu zapada gdje i danas obitavaju, dok su se na istočnom, sušnom i otvorenom podneblju savana, što je ključno za razvoj nekih karakteristika kao npr. bipedalizma, razvijali hominidi. Ubrzo se klima ponovo mijenja tijekom srednjeg miocena (16 – 10 mil. g.), spomenuta kopnena veza nestaje što omogućuje potpuno djelovanje izolacijskih mehanizama i daljnji odvojen razvoj afričkih i azijskih opica (Boyd, 2003; Facchini, 2007; Janković i Karavanić, 2009).



**Slika 2.** Okolišni uvjeti prije i nakon stvaranja Doline velikog rasjeda (Facchini, 2007)

## 3. Postanak hominoida

### 3.1. Pitanje *Aegyptopithecus-Proconsul-Afropithecus*

#### 3.1.1. Ishodišna skupina hominoida

Većina znanstvenika drži da su najstarija skupina fosilno dokumentiranih hominoida prokonzulidi (prema Peteru Andrews skupina opica sa značajkama roda *Proconsul* s kraja oligocena i početka miocena), no neki granicu razdvajanja sa uskonoscima pomiču na vrijeme prije razdvajanja od zadnjeg zajedničkog pretka sa uskonoscima tj. prije odvajanja linije koja će dovesti do razvoja hominoida. Stoga bi kandidat mogao biti *Aegyptopithecus* (prije 32 mil. g.) (Boyd, 2003; Facchini, 2007; Janković i Karavani, 2009). Potpuno suprotno, neki znanstvenici tu granicu pomiču u puno kasnije do roda *Afropithecus* (17. mil. g.) (Begun, 2007).

#### 3.1.2. *Proconsul*

Podrijetlom od roda *Aegyptopithecus*, živio je prije 23 – 22 odnosno 16 – 14 mil. g. Najviše nalaza potječe s otoka Rusinga na Viktorijinom jezeru (Sl. 3.), a neke od determiniranih vrsta su *Proconsul major*, *P. africanus*, *P. henseloni* te *P. nyazae*. Od prijašnjih primata se razlikuju po većem mozgu (150 ccm), a od kasnijih hominoida po jednakoj dužini nogu i ruku zbog kojih nisu bili vješti brakijatori iako su uz tlo živjeli i na drveću (Sl. 4.). Ono što ih od ostalih hominoidima jest nedostatak repa, o čemu su izložene više prema naprijed te anatomija kapsida donjih kutnjaka u obliku slova Y (kao kod hominida i pongida). U vremenu nastanka roda *Proconsul* i druge vrste hominoida posvjedočene su u Istočnoj Africi: *Turkanapithecus*, *Linjopithecus*, *Micropithecus* i *Dendropithecus*. Tada još nije bilo Doline velikog rasjeda niti je uspostavljena veza s euroazijskim kontinentom. Prije 17. mil. g. prelazak u Aziju postaje moguć te se tamošnji prokonzulidi daju osnovu za postanak driopitecida, dok se iz afričkog odvojka istih razvili *Kenyapithecus* (Boyd, 2003; Facchini, 2007; Gingerich, 1977; Janković i Karavani, 2009; Walker, 1983).



**Slika 3.** Lubanja vrste *Proconsul africanus* (Facchini, 2007)



**Slika 4.** Rekonstrukcija kostura vrste *Proconsul africanus* (Facchini, 2007)

### 3.1.3. *Afropithecus*

Ve ina fosila prona ena je na lokalitetima sjevernog dijela Kenije i pripada vremenu izme u 17 i 17,5 mil. g. Vidljive su anatomske sli nosti s nalazima vrste *Proconsul nyazae*, na temelju kranijalnih, dentalnih i postkranijalnih obilježja pa upravo tog primata dio znanstvenika smatra ishodišnom to kom iz koje su se razvili daljnji ovjekoliki majmuni. Drugo je mišljenje da zbog anatomske sli nosti s još jednim hominoidom toga doba, rodnom *Heliopithecus* koje su zabilježene i na fosilima Euroazije, možda bivaju sli niji srednjomiocenskim opicama Europe nego prokonzulidima (Begun, 2007).

### 3.2. *Morotopithecus*

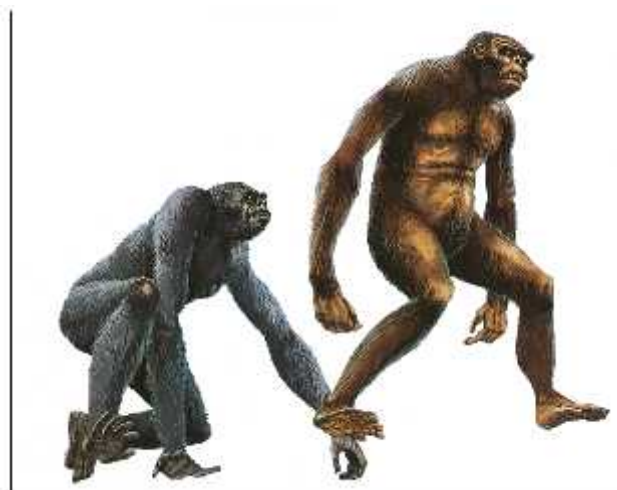
*Morotopithecus bishopi* je hominoid prona en u slojevima starim 20,6 mil. g. na otoku Morotu u Ugandi, a usporede li se karakteristike kosti trupa sa rodovima *Proconsul*, *Afropithecus* ili *Kenyapithecus* uo avaju se napredne moderne anatomske osobine koje bi upravo njega mogle postaviti na mjesto prvog hominoida (Gebo i sur., 1997). Young i MacLachy (2004) smatraju da bi ga te napredne odlike mogle postaviti jedino za kandidata pretka kasnijih hominoida, te da je ovaj rod bitan kao sestrinski takson u kladu ve postoje ih hominoida (Sl. 1.) s tim da je manje napredan od rodova *Oreopithecus*, *Sivapithecus* i *Dryopithecus*.



### 3.3. *Kenyapithecus*

Možda najzanimljiviji oblik afrikih hominoida, podrijetlom od roda *Proconsul* (Sl. 5.) koji je nastao i razvijao se u sve otvorenijem okolišu gdje se kretao četveronožno iako je i dalje obitavao u šumi na drveću. Prvi nalaz potječe iz 1960. g. u Keniji na Fort Ternanu kome se starost procjenjuje na više od 14 mil. g. Osnovna obilježja su mu smanjeno lice s lubanjom od 300 ccm te specifično zubalo. Kutnjaci i pretkutnjaci su mu povećani s debelom caklinom, a prednji zubi su mali i okomito ugrađeni. Debljina cakline kutnjaka upućuje na prehranu tvrdim orašastim plodovima kao kod ostatka plemena pitecina, no znanstvenici upućuju na važnost uzimanja u obzir morfologije i mikrostruktura prednjih zubiju pri analizi prehrambenih navika (Martin, 2003). Posjeduje i jednu hominidnu značajku, a to je kasno nicanje trajnih zubiju zbog čega je period djetinjstva i mladenaštva produljen. Postoji vjerojatnost da je prešao na euroazijsko tlo na što upućuju nalazi iz Turske, pa ga neki smatraju posljednjim zajedničkim pretkom afrikih i euroazijskih opica (Facchini, 2007; Janković i Karavani, 2009).

*Samburupithecus kiptalmi* vjerojatno je nekoliko milijuna godina mlađi odvjetak roda *Kenyapithecus* čiji su fosili stari 9,5 mil. g. pronađeni u Keniji kod Numurungule. Zbog pneumatizacije prednjeg korijena jagodičnog luka i visine približavaju ga gorili, ali od nje se razlikuje po drugim obilježjima kao što je debela zubna caklina (Facchini, 2007; Sawada, 1998).



**Slika 5.** Usporedba roda *Proconsul* (lijevo) i roda *Kenyapithecus* (desno) (Facchini, 2007)

## 4. Evolucijske radijacije hominoida srednjeg i gornjeg miocena u Euroaziji

Uspostavljanje kopnenog mosta između Euroazije i Afrike u afroarabijskom području omogućilo je emigraciju ovjekolikih majmuna iz istočne Afrike u nova šumska umjerena područja Europe i Azije gdje se našli na pogodan okoliš za svoj razvoj u razdoblju od prije 14 do prije 8 mil. g. Životni prostor opica toga doba rasprostirao se od Pirinejskog poluotoka na zapadu preko kontinentalne Europe i područja koje je nekad prekrivalo more Tetis, sve do Indije i krajnjeg jugoistoka Azije gdje se danas nalaze samo dvije skupine hominoida – giboni i orangutani (Facchini, 2007).

### 4.1. Najstariji nalazi

Jedni od prvih nalaza ovjekolikih majmuna izvan Afrike u doba kraja ranog miocena vezujemo za bogato nalazište u Turskoj Pamaliar gdje je zabilježena prisutnost najmanje tri vrste koje su obitavale u suptropskom okolišu u kojem su se izmjenjivale šume i otvorena područja. Bili su to kvadripedne životinje, robusne vilice i debelih pocakljenih krajnika što upućuje na prehranu tvrdom hranom. Najzastupljeniji je *Griphopithecus alpani* primitivnih značajki afričkih opica te fenotipski veoma sličan vrsti *Equatorius africanus* iz Maboka. Kao što sam već spomenula, na tlu Turske zabilježena je i prisutnost roda *Kenyapithecus* (Andrews, 2007).

U raspravama o prvim hominoidima na tlu Euroazije ne smijemo izbjeći i rod *Pliopithecus* (Sl. 6.) koji je najbolje poznat po nalazima vrste *P. vindobonensis* koji je kostur pronađen pokraj Nove Vesi na jugoistoku Češke. Ovaj omanji primat iz srednjeg miocena (10 kg) je najvjerojatnije bio četveronožac i kretao se po granama drve a jedu i lišće. Nekada se smatralo da je u srodstvu s gibonima, međutim veća anatomska sličnost s uskonoscima i širokonoscima te s afričkim miocenskim rodnom *Dendropithecus*, baca sjenu na tu pretpostavku (Ciochon i Corrucini, 1977).

## 4.2. Hylobatidae

Gibonu su nažalost, najugroženija skupina primata koja izumire alarmantnom brzinom, a pitanja o njihovom postanku i biologiji vrsta ostaju nerazjašnjena. No jedno je sigurno, ovo je prva grupa danas živu ih hominoida koja se odvojila od zajedničkog pretka i predstavlja sestrinski klad linijama koje će dovesti do pongina i panina.

Sestrinski klad bi im mogao biti i *Morotopithecus* koji je od njih razvijeniji iako u tome ima određeni nedostatak s obzirom da su se hylobatidi razdvojili vjerojatno prije 14,9 mil. g. (Stauffer, 2001), a najstariji predstavnici roda *Morotopithecus* datiraju od prije 20,6 mil. g. (Young, 2004).

Giboni posjeduju mnoge primitivne karakteristike koje dijele sa širokonoscima, dok su po nekim drugim pokazuju najveću odvođenost u usporedbi sa modernim hominoidima, npr. proporcije udova. U usporedbi sa svim primatima imaju najduže noge i ruke te najduži i od ostatka dlana odnosno stopala izrazito odvojen palac. Sve im to osiguravaju titulu najvještijih brakijatora. Danas giboni obitavaju u tropskim kišnim šumama jugoistočne Azije gdje broje 4 roda: *Hylobates* (7 vrsta, Sl. 7.), *Nomascus* (6 vrsta), *Hoolock* (2 vrste) i *Symphalangus* (1 vrsta) (<http://gibbons.de>).

## 4.3. Dryopithecus

Otkriven već sredinom 19. stoljeća na tlu Francuske, fosilno je veoma prisutan rod hominoida čije nalaze imamo diljem Europe pa tako i u Maarskoj te Španjolskoj, a starost mu se pretpostavlja na 13 mil. g. Vjerojatno se kretao njišu i se po granama drve a poput današnjih gibona (Janković i Karavani, 2009).

Rudabánya u Maarskoj, gdje je nađeno preko 300 zubi ovog roda, postala je važno mjesto na paleoantropološkoj karti (Sl.8.). Dentalni kranijalni i postkranijalni nalazi upućuju na veliku sličnost s danas živu im opicama te da je ovaj hominoid boravio pretežito u šumskom staništu (Facchini, 2007), a *dental microwear* analizama (proučavanje jako malih neravnina na površini zubiju pomoću optičke ili skenirajuće elektronske mikroskopije) utvrđeno je intermedijarni odnos ogrebotina i udubljenja zbog čega su se, vjerojatno kao i *Proconsul*, *Sivapithecus* i *Gigantopithecus*, hranili mekim voćem (Teaford i Ungar, 2000). Kordos i Begun (2002) navode zanimljivo stajalište da je upravo on predak svih kasnijih

hominoida, uključujući i hominide jer dijeli zajedničke karakteristike s ljudima i afričkim ovjekolikim majmunima, najviše s gorilama (Begun, 1994), dok oblici *Sivapithecus* i *Ankarapithecus* pokazuju sličnosti s orangutanima otkrivaju i nam tako vrijeme razdvajanja potporodice Homininae od Ponginae na vrijeme prije njegove evolucije.

Nalazište u Španjolskoj otkriva vrstu *Dryopithecus laietanus* čija skeletna morfologija upućuje na vjerojatnost uspravnog držanja koja se onda po tome pojavila već prije 9,5 mil. g. (Moyà-Solà i Köhler, 1996).



**Slika 6.** *Hylobates pileatus*  
(<http://gibbons.de>)



**Slika 7.** Čeljust i vilica hominoidnog driopiteka (Facchini, 2007)

#### **4.4. *Ramapithecus*- *Sivapithecus* i odvajanje orangutana**

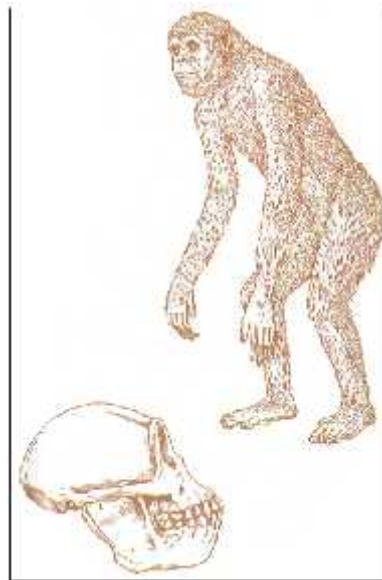
U razdoblju od prije 13 do prije 8 mil. g. Euroazija obiluje nalazima roda *Sivapithecus* pogotovo u području Siwalik na granici Indije i Pakistana (Barry i sur., 2002; Kappelman i sur., 1991). Neke od vrsta jesu *Sivapithecus sivalensis*, *S. indicus* te *S. paravada* (Kelley, 1988).

Upravo u ovom rodu možemo po prvi puta prepoznati odlike pongina s kojima pokazuju sličnosti u anatomiji očne šupljine, nosa, nepca i zubala. (Facchini, 2007). Dodatni dokazi za to dobiveni su prilikom istraživanja roda *Ramapithecus* (Sl. 9.) koji se nekad smatrao prvim hominidom (Liupson i Pilbeam, 1982) zbog karakteristika kao što su smanjenje lica, skraćivanje sjekutića i okusnjaka, odsutnost majmunske pločice u vilici te kasno nicanje trajnih zubiju (Facchini, 2007). Krajem šezdesetih godina prošlog stoljeća po prvi se puta u evolucijske i paleoantropološke rasprave uključuje molekularna biologija. Sarich i Wilson (1967) koriste imunološke reakcije anti-seruma roda *Ramapithecus* i seruma orangutana, gorile i impanze. Reakcija biva najjača na serum orangutana te na iznenađenje

znanstvenih krugova toga doba, dolazi do izvanrednih dokaza da je *Ramapithecus* prestar da bi bio prvi hominid, a granica razdvajanja impanze i linije koja će dovesti do nastanka ovjeka postaje puno bliža nego što se mislilo te se miče s 14 na do prije 7 mil. g. . I dalje ostaje pitanje tko je onda taj *Ramapithecus*? Ni manje ni više nego pripadnik roda *Sivapithecus* s po etka naše pri e, ali se radi o ženki istoga. Izgleda da se radilo o velikom spolnom dimorfizmu (Janković i Karavani , 2009). Ipak, ne možemo ga smatrati izravnim pretkom orangutana zbog velikih razlika na postkranijalnoj razini, ve više sestrinskim kladom s kojim je evoluirao iz zajedni kog pretka što se moglo dogoditi prije oko 11,3 mil. g. (Stauffer, 2001).

Prema tome bi se linija azijskih antropomorfa koju danas predstavlja orangutan bila odvojila od afri kog pretka, koji je vjerojatno bio *Kenypithecus*, prije 11,3 mil. g., dakle nakon što je *Kenypithecus* prešao na euroazijsko tlo prije 17 mil. g., a opet ranije od odvajanja linija gorila- impanza-hominidi (Facchini, 2007).

Danas postoje dvije vrste orangutana, jedna na Borneu, *Pongo pygmaeus* koji ima 3 podvrste (*P. pygmaeus morio*, *P. pygmaeus pygmaeus* i *P. pygmaeus wurmbii*) i druga na Sumatri, *Pongo abelii* (<http://www.orangutan.org>).



**Slika 8.** Rekonstrukcije lubanje roda *Ramapithecus* (Facchini, 2007)

## 4.5. Ostali euroazijski hominoidi iz srednjeg i donjeg miocena

Euroazijsko tlo jest dobar pokazatelj visokog stupnja divergencija koje su zahvatile hominoide u miocenu. Gotovo da i nema države u kojoj nije pronađen neki od predstavnika, a ukratko u opisati neke značajnije.

*Lufengpithecus*, koji je dobio ime po nalazištu Lufeng u Yunnanu (južna Kina), jest hominoid iz vremena od prije oko 8 mil. g. Živio je u šumskom okolišu umjereno vrućevlažnog tipa (Facchini, 2007). Rod *Sivapithecus* neki smatraju sestrinskim kladom pongida zajedno s vrstom *Lufengpithecus chiangmuanensis* pronađenom u južnom Tajlandu (Chaimanee, 2003).

U Hostalets de Pierola (Barcelona, Katalonja, Španjolska) pronađeni su razni ostaci primata koji je živio prije 12,5 do 13 mil. g., a prema mjestu nalazišta nazvan je *Pierolapithecus catalaunicus*. Vjerojatno je blizak zadnjem zajedničkom pretku panina i hominida (Salvador Moya-Sola, 2004.).

*Ankarapithecus* o kojem svjedoče lijeva donja eljasti zubi pronađeni u blizini Ankare u Turskoj po kojoj je i dobio ime, star je otprilike 10 mil. g. (Facchini, 2007). Nekada je njegov položaj u filogenetskom stablu hominoida bio nejasan, no radi se o sestrinskom kladu *Sivapithecus-Pongo* klada (Begun, 1998).

*Oreopithecus* (Sl. 10.) jest donjomiocenski primat koji zaslužuje nekoliko riječi u povijesti evolucije hominoida zbog velikog broja, možda najbolje očuvanih fosilnih nalaza s područja Italije. Starost mu se procjenjuje na 9 – 7 mil. g. (Köhler i Moya-Sola, 1997). Smatra se da je on i dalje bio primarno prilagođen na šumski način života koji je možda bio inzularnog tipa te se stoga uspravljao prilikom migracija od šume do šume ili za vertikalnog penjanja drvećem (Salvador Moya-Sola, 1997).

Povijest hominoida bogata je i za jednog divnog primata u simbolima naziva *Giganetopithecus* (Sl. 11.) o kome je prvo posvjedočio pronađeni vilice u Guangxi (Kina). Živio je od prije 8 do prije 1 mil. g. na području Azije (Kina, Indija, Pakistan) (Facchini, 2007). Velikine od preko 2 metra i težine od oko stotinu kilograma, uglavnom se kretao po tlu gdje se hranio sjemenkama, voćem i bambusom (Janković i Karavani, 2009). Na ovakvu prehranu također upućuju postojanje anorganskih ostataka stanične stijenke biljaka koji su postali revolucionarno oružje u analizi paleoprehrane (Ciochon, 1990). Danas se smatra potomkom ramapitecina (Facchini, 2009).

*Ouranopithecus macedoniensis* (od prije 11 do prije 9 mil. g.) dobiva ime po iskopinama u gr koj Makedoniji blizu Soluna (Facchini, 2007). Prema njegovom otkriva u De Bonisu (1990) mogao bi predstavljati pretka australopitecinskih oblika.



**Slika 9.** *Ouranopithecus bambolii*  
(De Bonis, 2001)



**Slika 10.** Mogu i izgled gigantopiteka  
(Facchini, 2007)

## 5. Razdvajanje gorila-čimpanza-čovjek

Razmišljanja o filogenetskim odnosima ovih triju skupina mijenjala su se tijekom dvadesetog i dvadeset prvog stoljeća (Sl. 12.), a najveće debate u ovoj su oblasti su se odvijale oko na koje inačice grananja. Početkom stoljeća smatralo se da ovjekoliki majmuni tvore zasebnu grupu udaljenu od linije hominida s vremenom divergencije od 30 mil. g. (Lewin, 1999). Međutim, pri prvim upotrebama molekularnih metoda u razrješavanju ove problematike pokazano je da su ljudi bliži afričkim nego azijskim opicama te da se divergencija panini-hominidi zbilila prije oko 5 mil. g. (Sarich i Wilson, 1967). Danas je odobrena mogućnost trihotomije i prihvaćeno stajalište o razdvajanju panina i hominida od zajedničkog pretka, a isti se odvojio od zajedničkog pretka s gorilom, tzv. "dihotomija" (Ruvolo, 1994; Stauffer, 2001), no kada se točno sve to odigralo i tko su bili zajednički preci još uvijek jest predmet rasprava.

Zanimljivo je da tijekom miocena bioraznolikost hominoida opada, dok u širokonosaca raste. Zbog pomanjkanja fosilnih dokaza sve su korisnije metode molekularnog sata. Stauffer (2001) je u već postojeću bazu podataka pridodao sekvence novih devet nuklearnih gena kako bi se povećala preciznost procjene vremena divergencija. Prema njemu, s 95 %-tnom pouzdanošću možemo reći da je do razdvajanja gorila-panini došlo prije  $6,4 \pm$

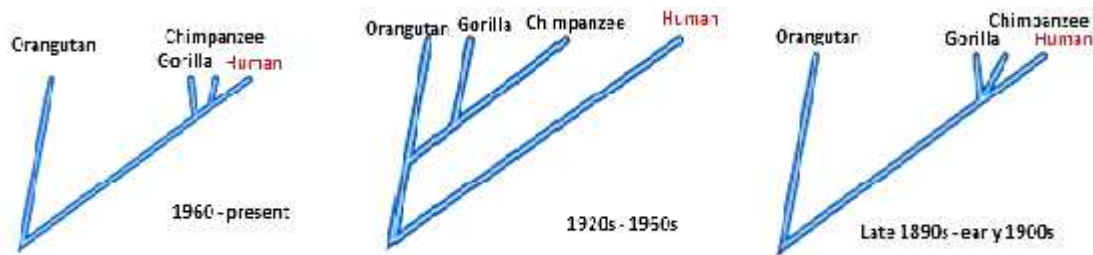
1,5 mil. g. (31 gen), a do razdvajanja panini-hominidi prije  $5,4 \pm 1,1$  mil. g. (36 gena). Danas je uvriježeno mišljenje da su se isti razdvojili prije 7 milijuna godina (Facchini, 2007). Gibon i orangutan se odvajaju prije 14,9 odnosno 11,3 mil. g. (Sl. 13.). Napominje da je uzrok neusuglašenosti me u znanstvenicima oko ovog pitanja odabir kalibracijske to ke prema kojoj se dobivaju podaci. Za njega je kalibracijska to ka primata 23,3 mil. g. kada su se hominoidi razdvojili od širokonosaca (ne oslanja se toliko na fosile koliko na injenicu da je ovo vrijeme vjerojatnije jer se poklapa sa granicom oligocena i miocena koje je popra eno velikom katastrofom i izumiranjima). Zanimljivo je da su analizirane i nekodiraju e DNA (824 kb parova) gdje su za gorile dobiveni sli ni rezultati, dok je za granicu panini-hominidi dobiveno nešto kasnije vrijeme od 4,7 mil. g. no ono i dalje spada u 95 %-tni interval pouzdanosti dobiven analizom kodiraju ih sekvenci (Stauffer, 2001).

Kao što vidimo, to no vrijeme divergencije e se još neko vrijeme korigirati, ali definitivno se ne e znatno udaljavati od navedenih granica. Me utim, i dalje ostaje pitanje koliko su to no navedene skupine me usobno srodne. Sekvenciranjem DNA ustanovljena je ve a srodnost impanzi i ljudi nego ikojeg od njih s gorilama. Postoje i druge ije studije koje pokazuju da su neke frakcije genoma impanze, bonoba i gorile srodnije me usobno nego s ljudima. Oni pokazuju postojanje humanog endogenog retrovirusa K (HERV-K) na ortolognim mjestima, dok je kod ljudi zamje eno samo intaktno preintegracijsko mjesto na tom lokusu (Barbulescu, 2001).

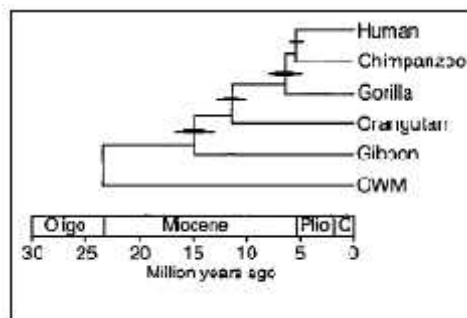
Ve a koli ina sekvenci nuklearne DNA koja e biti dostupna u budu nosti omogu it e bolje komparativne analize i preciznija datiranja to aka divergencije.

Što se ti e bioraznolikosti današnjih afri kih opica, ona je dakako manja od one tercijarske. Gorile (*Gorilla*) dijelimo u dvije skupine: zapadne gorile ([http://hr.wikipedia.org/w/index.php?title=Zapadni\\_gorila&action=edit&redlink=1](http://hr.wikipedia.org/w/index.php?title=Zapadni_gorila&action=edit&redlink=1)) (*G. gorilla*) u koje spadaju dvije podvrste, zapadne nizinske gorile (*G. g. gorilla*) i tzv. Cross River gorila (*G. g. diehli*) te isto ne gorile (*G. beringei*) s podvrstama isto na nizinska gorila (*G. b. graueri*) i brdska gorila (*G. b. beringei*) (<http://hr.wikipedia.org/wiki/Gorile>). Panine (Pan) dijelimo na 2 roda koja su se razdvojila vjerojatno prije 0,86 do 2 mil g. (Szmalek i sur., 2006) – impanze (*Troglodytes*) s trima podvrstama (*P. t. verus*, *P. t. troglodytes* i *P. t. schweinfurthi*) te bonobo (*P. paniscus*) (<http://www.enchantedlearning.com>).





Slika 12. Razvoj ideja o razdvajanju panina i hominida (prilagođeno prema Lewin, 1999)



Slika 13. Filogenetsko stablo infrareda Catarrhini (Stauffer, 2001)

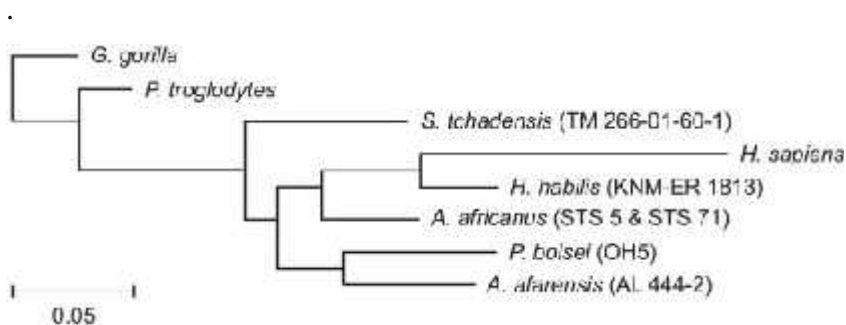
## 6. Prvi hominidi

Nekada se australopitecinske oblike smatralo najstarijim predstavnicima hominida. Međutim, sve je više nalaza koji pokazuju da je pripravna faza u pojavljivanju ovjeka bila mnogo složenija (Facchini, 2007). Stoga ne možemo, a da u evolucijskom nizu koji preko australopitecina i različitih predstavnika roda *Homo* vodi do ovjeka, ne spomenemo tri važna afrička otkrića prvih hominida: *Sahelanthropus tchadensis*, *Orrorin turgensis* i *Ardipithecus ramidus* koji su živjeli u doba sporne divergencije panina – hominidi.

O vrsti *S. tchadensis* (oko 7 mil. g.) pronađenoj u Toumaïu u Egiptu na žalost znamo samo po rijetkim kranijalnim ostacima koji upućuju na bliskost s hominidima (značajke zubala, spljošteno lice) no na konačnu potvrdu nije utjele spolna dijagnoza koja bi ga ako je ženka svrstala bliže antropomorfima tj. na liniji hominida, dok bi obrnuto slučaj bio da je mužjak. Na žalost postkranijalnih ostataka nema (Facchini, 2007). Prema nekim autorima on je definitivno hominid koji je u nekim primitivnim karakteristikama sličanimpanzi, no najbliži je rodu *Australipithecus*. Zbog posjedovanja primitivnijih i odvedenijih

karakteristika, kao i zbog nedostatka fosilnih nalaza, teško ga je svrstati to no na filogenetskom stablu. Neki odnosi su predloženi (Sl. 14.) (Guy, 2005).

U svjetlu suvremenih otkrića u Keniji i Etiopiji, starost divergencije panini-hominidi mogla bi biti puno veća od starosti do koje se dolazi metodama molekularne biologije (Brunet, 2002; Stauffer, 2001). Tako je prema nekim autorima koji analiziraju fosile vrste *A. ramudus* i *O. turgensis* granica razdvajanja panina i hominida 8,5 mil. g., iako oni sasvim lijepo spadaju u Staufferov vremenski okvir dobiven na temelju metoda molekularnog sata (oko 5,4 mil. g.). Također, postoje tvrdnje da bi se rod *Ardipithecus* trebao staviti na liniju koja vodi ka impanzama, a rod *Orrorin* na onu koja vodi prema rodu *Homo* (Stauffer, 2001). Nejasna je veza vrste *S. chadensis* s njima s obzirom da je on pronađen u centralnoj Africi u Etiopiji 2 500 km zapadno od Doline velikog rasjeda dok su potonji obitavali u zapadnoj Africi (Kenija odnosno Kenija) (Guy, 2005). Kako bi se razriješila problematika odnosa ovih vjerojatno prvih hominida potrebne su detaljnije usporedbe, više fosilnih nalaza hominida i razumijevanja biogeografskih odnosa među njima i s ostalim vertebratima i to iz različitih dijelova Afrike u vremenu donjeg miocena, te više spoznaja o razvoju kranijalne morfologije (Guy, 2005).



**Slika 14.** Odnos vrste *Sahelanthropus tchadensis* sa živim afričkim ovjekolikim majmunima i hominidima prema analizama kranijanog dijela skeleta (Guy, 2005)

## 7. Zaključak

Od malena nas uči da je važno poznavati povijest svoje obitelji i naroda jer je to važan dio našeg identiteta. Sagledamo li stvari u malo širim okvirima, na razini ovjeka kao roda, dođemo do spoznaje da je otkrivanje evolucijskih trendova unutar skupine hominoida, a posebice razlučivanje događaja u vremenu neposredno prije i nakon razdvajanja ovjekolikih majmuna (gorila i panina) i linije koja će dovesti do modernih ljudi, jednako bitno za razjašnjenje slagalice našeg podrijetla. Na kraju svega, ovjek nije isključen iz prirode iako to, na nesreću ostalih živih bića, a i samog sebe, sve više zaboravlja, već je dio nje. Stoga je bitno biti svjestan svojega položaja u živom svijetu.

Puno je pitanja još uvijek bez odgovora, traže se karike koje nedostaju, a filogenetski odnosi među nekim pronađenim vrstama i rodovima su djelomični ili potpuno nedefinirani. Međutim, ova je priča još jedan lijepi primjer kako samo sinergijom više znanstvenih disciplina, u ovom slučaju paleoantropologije i sve razvijenije molekularne biologije i njezinih metoda, možemo doći do izvanrednih otkrića.

## 8. Literatura

- Andrews, P. i Kelley, J. 2007. Middle Miocene dispersal of apes. *Folia Primatologica* **78**: 328 – 343
- Barbulescu, M., Turner, G., Su, M., Kim, R., Jensen-Seaman, M. I., Deinard, A.S., Kidd, K.K. i Lenz, J. 2001. A HERV-K provirus in chimpanzees, bonobos and gorillas, but not humans. *Current Biology* **11**: 779 – 783
- Barry, J. C., Morgan, M. E., Flynn, L. J., Pilbeam, D., Behrensmeyer, A. K., Mahmood Raza, S., Khan, I. A., Badgley, C., Hicks, J. i Kelley, J. 2002. Faunal and enviromental change in the late Miocene Siwaliks of northern Pakistan. *Paleobiology* 28, Memoir **3**: 1 – 71
- Begun, D. R. 2007. Fossil record of miocene hominoids. U: Handbook of Paleoanthropology, Volume 2: Primate evolution and human origins (ur. W.I. Henke i I. Tattersall). Springer-Verlag, Berlin, pp. 928, 935 – 936
- Begun, D. R. 1998. Restoration of the Type and Palate of *Ankarapithecus meteai*:Taxonomic and Phylogenetic Implications. *American journal of phisical anthropology* **105**: 279 – 314
- Begun, D. R. 1994. Relations among the great apes and humans: New interpretations based on the fossil great ape *Dryopithecus*. *American Journal of Physical Anthropology* **37**: 11 – 63
- Boyd, R., Silk, J.B. 2003. Introduction to the primates, From tree shrew to ape. U: *How human evolved*. W.W. Norton & Company, Inc, London. pp. 121 – 122, 272 – 276
- Brunet, M., Guy, F., Pilbeam, D., Taisso Mackaye, H., Likius, A., Ahounta, D., Beauvilain, A., Blondel, C., Bocherens, H., Boisserie, J., De Bonis, L., Coppens, Y., Dejax, J., Denys, C., Douring, P., Eisenmann, V., Fanone, G., Fronty, P., Geraads, D., Lehmann, T., Lihoreau, F., Louchart, A., Mahamat, A., Merceron, G., Mouchelin, G., Otero, O., Pelaez Campomanes, P., Ponce De Leon, M., Rage, J., Sapanet, M., Schuster, M., Sudre, J., Tassy, P., Valentin, X., Vignaud, P., Viriot, L., Zazzo, A.,

- Zollikofer C. 2002. A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature* **418**: 145 – 151
- Chaimanee, Y., Jolly, D., Benammi, M., Tafforeau, P., Duzer, D., Moussa, I. i Jaeger, J. J. 2003. A Middle Miocene hominoid from Thailand and orangutan origins. *Nature* **422**: 61 – 65
- Ciochon, R., Piperno, D.R. i Thompson R. G. 1990. Opal phytoliths found on the teeth of the extinct ape *Gigantopithecus blacki*: Implications for paleodietary studies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **87**: 8120 – 8124
- Ciochon, R. i Corruccini, R. S. 1977. The phenetic position of *Pliopithecus* and its phylogenetic relationship to the *Hominoidea*. *Systematic Zoology* **26**: 290 – 299
- De Bonis, L., Koufos, G. D. i Andrews, P. 2001. Heterochrony and the cranial anatomy of *Oreopithecus* U: *Phylogeny of the Neogene hominoid primates of Eurasia*. Press syndicate of the University of Cambridge, Cambridge, pp. 294
- De Bonis, L., Bouvrain, G., Geraads, D. i Koufos, G. 1990. New hominoid skull material from the late Miocene of Macedonia in the Northern Greece. *Nature* **345**: 712 – 714
- Facchini, F. 2007. *Postanak ovjeka i kulturna evolucija*. Kršanska sadašnjost, Zagreb
- Gebo, D. L., MacLachty, L., Kityo, R., Deino, A., Kingston, J. i Pilbeam, D. 1997. A Hominoid genus from the early miocene of Uganda. *Science* **276**: 401 – 404
- Gingerich, Philip D. 1977. Correlation of Tooth Size and Body Size in Living Hominoid. *American Journal of Physical Anthropology* **47**: 395 – 398
- Guy, F., Lieberman, D. E., Pilbeam, D., Ponce de Leo, M., Likius, A., Mackaye, H.T., Vignaud, P., Zollikofer, C. i Brunet, M. 2005. Morphological affinities of the *Sahelanthropus tchadensis* (Late Miocene hominid from Chad) cranium. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**: 1836 – 18841
- Janković, I., Karavanić, I. 2009. *Osvit ovjeanstva* (ur. I. Savić), Školska knjiga, Zagreb
- Kappelman, J., Kelley, J., Pilbeam, D., Sheikh, K. A., Ward, S., Anwar, M., Barry, J. C., Brown, B., Hake, P., Johnson, N. M., Mahmood Raza, S. i Imbrahim Shahm, S. M.

1991. The earliest occurrence of *Sivapithecus* from the middle Miocene Chinji Formation of Pakistan. *Journal of Human Evolution* **21**: 61 – 73
- Kordos, L. i Begun, D. R. 2002. Rudabánya: A Late Miocene Subtropical Swamp Deposit With Evidence of the Origin of the African Apes and Humans. *Evolutionary Anthropology* **11**: 45 – 57
- Lawrence B. Martin, Anthony J. Olejniczak, Mary C. MaaSawada 1998. Enamel thickness and microstructure in pitheciin primates,with comments on dietary adaptations of the middle Miocene hominoid *Kenyapithecus*. *Journal of Human Evolution* **45**: 351 – 367
- Lewin, R. 1999. *Human evolution – an illustrated introduction. 5th edition.* Blackwell Publishing Ltd, Malden, pp. 12
- Lipson, S. i Pilbeam, D. 1982. *Ramapithecus* and hominoid evolution. *Journal of Human Evolution* **11**: 545 – 548
- Moyà-Solà, S. i Köhler, M., 1997. Ape-like or hominid-like? The positional behavior of *Oreopithecus bambolii* reconsidered. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* **94**: 11747 – 11750
- Moyà-Solà, S. i Köhler, M. 1996. A *Dryopithecus* skeleton and the origins of great-ape locomotion. *Nature* **379**: 123 – 124
- Ruvolo, M., Pan, D., Zehir, S. i Von Dornum, M. 1994. Gene trees and hominoid phylogeny. *PNAS* **91**: 8900 – 8904
- Sarich, V. M. i Wilson. A. C. 1967. Immunological Time Scale for Hominid Evolution. *Science* **158**: 1200 – 1203
- Sawada, Y., Pickford, M., Itava, T., Makinouchi, T., T' Ateishi, M., Kabe, Ishida, S., i Ishida, H. 1998. K-Ar ages of Miocene Hominoidea (*Kenyapithecus* and *Samburupithecus*) from Samburu Hills, Northern Kenya. *Earth and planetary science* **326**: 445 – 451
- Stauffer, R.L., Walker,A., Ryder, O.A.,Lyons-Weiler, M. i Blair Hedges,S. 2001. Human and Ape Molecular Clocks and Constraints on Paleontological Hypotheses. *The Journal of Heredity* **92**: 469 – 474
- Szamalek, J. M., Goidts, V., Searle, J. B., Cooper, D. N., Hameister, H., Kehrer-Sawatzki, H. 2006. The chimpanzee-specific pericentric inversions that distinguish humans and

chimpanzees have identical breakpoints in *Pan troglodytes* and *Pan paniscus*.  
*Genomics* **87**: 39 – 45

Teaford, M. F. i Ungar, P. S. 2000. Diet and the evolution of the earliest human ancestors.  
*Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **97**:  
13506 – 13511

Walker A., Falk D., Smith R. i Pickford M. 1983. The skull of *Proconsul africanus*:  
reconstruction and cranial capacity. *Nature* **305**, 525 – 527

Young, N. M. i MacLatchy, L. 2004. The phylogenetic position of *Morotopithecus*. *Journal of  
human evolution* **46**: 163 – 184

<http://gibbons.de>.

<http://hr.wikipedia.org/wiki/Gorile>

<http://www.enchantedlearning.com>

<http://www.orangutan.org>

<http://www.wisegeek.com>

## 9. Sažetak

Natporodica Hominoidea danas okuplja pet živu ih skupina: giboni, orangutani, gorile, panini te ovjek. Nastali su na granici oligocena i miocena koji je vrijeme njihovih divergencija. Rod *Proconsul* jest ishodišna skupina, iako neki smatraju da bi to mogao biti i *Aegyptopithecus*, a daljnji nastavak divergencija u Africi odvija se putem rodova *Afropithecus*, *Morotopithecus* i *Kenyapithecus*. Emigriraju iz isto ne Afrike u Euroaziju gdje se dalje razvijaju, a neki predstavnici su: *Pliopithecus*, *Dryopithecus*, *Sivapithecus*, *Lufengpithecus*, *Pierolapithecus*, *Ankarapithecus*, *Oreopithecus*, *Gigantopithecus* te *Ouranopithecus*. Gibon i orangutan se odvajaju prije 14,9 odnosno 11,3 mil. g. u Aziji. Na afri kom kontinentu se razdvajaju gorila i panini prije oko  $6,4 \pm 1,5$  mil. g., a panini i hominidi prije oko 7 mil. g. . Prvi hominidi jesu *Sahelanthropus tchadensis* i *Orrorin turgensis*.

Cilj ovog seminara bio je pokušat rekonstruirati fileti ke odnose me u spomenutim rodovima. Rješenja dobrim dijelom postoje i djelomi no su jasna, no sigurno je da e sporne divergencije biti predmet daljnjih rasprava i istraživanja.

## 10. Summary

The Hominoidea superfamily today includes five living representatives: gibbons, orangutans, gorillas, chimpanzees and humans. They emerged at the Oligocene-Miocene boundary and Miocene is the time of their divergence. The *Proconsul* group is considered to be the initial group, although some researchers think it might be *Aegyptopithecus*. Further divergence in Africa continues through *Afropithecus*, *Morotopithecus* and *Kenyapithecus* emigrating from Eastern Africa to Eurasia, where they further developed. Some representatives are: *Pliopithecus*, *Dryopithecus*, *Sivapithecus*, *Lufengpithecus*, *Pierolapithecus*, *Ankarapithecus*, *Oreopithecus*, *Gigantopithecus* and *Ouranopithecus*. Gibbons and orangutans separated in Asia 14,9 and 11,3 million years ago respectively. Gorillas and chimpanzees separated in Africa approximately  $6,4 \pm 1,5$  million years ago and humans and chimpanzees 7 million years ago. *Sahelanthropus chadensis* and *Orrorin turgensis* were the first hominids who lived during and after the disputable chimpanzee - human divergence.

The aim of this paper was to try to reconstruct phyletic relationships among the mentioned representatives. Although there is a great deal of partially clear solutions familiar to us today the disputable divergences are most certainly going to be the object of further discussions and researches.