

# Evolution, systematik og videnskabshistorie

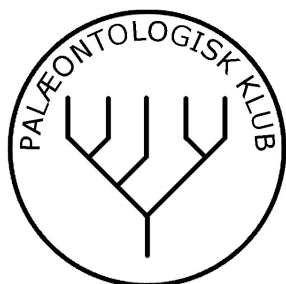
- Halvdagsmøde til ære for Niels Bonde

24. februar 2006

Program og resuméer

Redigeret af

Jesper Milán & Bent E. K. Lindow



PALÆONTOLOGISK  
KLUB

[palklub@geol.ku.dk](mailto:palklub@geol.ku.dk)

**Trykkedato:** Februar 2006

**Tryk:** Geologisk Museum

**Oplag:** 100 stk

Geologisk Museum  
Øster Voldgade 5-7  
1350 København K

email: Palklub@geol.ku.dk

ISBN-13: 978-87-88114-26-0

ISBN-10: 87-88114-26-0

# PALÆONTOLOGISK KLUB



FREDAG 24. FEBRUAR KL. 13 – 18

Auditorium A, 3.–4. sal (via rotunden)

Geologisk Institut, Øster Voldgade 10, 1350 København K

## Evolution, systematik og videnskabshistorie

Halvdagsmøde til ære for Niels Bonde

### Program

13.15 Velkomst ved Jesper Milàn og Bent Lindow

13.20 **Christian Baron**, Zoologisk Institut, København: "Palæontologien og videnskabernes hierarki".

13.40 **Mette E. Steeman**, Geologisk Museum, København: "Bardehvaler: fossilernes indflydelse på fylogeni"

14.00 **Bjarne Westergaard**: "Fylogeni, Klassifikation og hominider".

14.20 Kaffepause

14.50 **Christopher Jacob Ries**, Geologisk Museum, København: "Spøgelsesfisk - Ichthyostega's hemmelige liv 1931-1955"

15.10 **Per Christiansen**, Zoologisk Museum, København: "Fylogeni i morfologiske analyser"

15.30 **Steen W. Knudsen**, Zoologisk Museum, København: "De ældste dybhavsfisk og de sekundære dybhavsformer, heriblandt ringbuge."

15.50 Kaffepause

16.20 **Eske Willerslev**, Niels Bohr Institutet, København: "Ancient DNA".

16.40 **Niels Peder Kristensen**, Zoologisk Museum, København: "Om insektpalæontologi, kladistik - og at holde mund med tilbagevirkende kraft"

17.00 **Jan Audun Rasmussen**, Geologisk Museum, København: "Eventstratigrafi og slumping i et tilsyneladende kaotisk, terrestrisk, cellulosedomineret aflejringssmiljø".

17.20 Afsluttende diskussion med efterfølgende reception!

## Forord

I anledning af at lektor, nu emeritus, Niels Bonde gik på pension i december sidste år, besluttede vi, at det kun kunne være passende at det første af de traditionelle halvdagsmøder i Palæontologisk Klub blev til hans ære. Niels' virke ved Københavns Universitet har været mangfoldigt; som teoretisk fornyer, underviser, vejleder og ikke mindst formand for Palæontologisk Klub, for bare at nævne nogle få.

Niels' betydning for den moderne, hennigianske systematik (kladistik) indførelse og udbredelse i Danmark kan ikke undervurderes. De af samtiden overleverede skrifter viser, at det er tvivlsomt om den kladistiske metode ville været blevet udbredt så hurtigt i Danmark, hvis det ikke havde været for Niels' ihærdige agitation (Høegh 2003). Samtidig har han forfattet flere, internationalt vigtige artikler om det teoretiske grundlag i kladistikkens videnskabelige 'barndom' (f.eks. Bonde 1977, 1981).

Vi er vist ikke de eneste, der i studietiden har måttet gennemleve lange foredrag om kladistikkens fortræffeligheder. Som underviser har Niels talrige gange entusiastisk fortalt historien om Hennig og hans 'nye' systematik, og de genvordigheder den var igennem før den triumferede. Til tider har det måske været tæt på, at være lidt for meget af det gode; men kun fordi man havde hørt historien mange gange før. Niels har ganske pædagogisk sikret sig at ingen af de studerende på hans kurser, er gået derfra uden en forståelse for kladistikkens betydning og nødvendighed. Det afspejler sig også i de talrige speciale- og ph.d.-studerende, han har vejledt; de har frygtløst kastet sig ud i slægtskabsanalyser af forskellige hvirveldyrgrupper, hvad enten de har kunnet svømme, krybe eller gå. En god del af Niels studerende er gået videre til karrierer, hvor deres kladistiske aner bestemt ikke fornægter sig, hvad flere af foredragene i dag bærer præg af.

Som om det ikke var nok, så har Niels også gjort en stor indsats i og for Palæontologisk Klub. Det har været et forum for alle, der har beskæftiget sig med livets udvikling og mangfoldighed; ikke kun for dem der beskæftiger med for længst uddøde dyr og planter, men så sandelig også for dem der har interesser i de nulevende. Her har man kunne mødes for at fremlægge, sammenligne og diskutere teorier om evolution og systematik. Niels' brændende indsats for klubben har holdt den kørende og levende igennem mere end 10 år, alt imens lignende fora er opstået og forsvundet igen som døgnfluer. Palæontologisk Klub findes stadigvæk, lever og har det godt, takket være Niels' store indsats. Det kan bedst illustreres ved det fakta, at der nu kræves to unge menneskers indsats, for at udføre det arbejde han tidligere har klaret ene mand.

Blandt de indbudte foredrag til dette halvdagsmøde i Palæontologisk Klub, har vi forsøgt at sprede os over så mange som muligt af Niels' interesseområder. Dette er reelt set en umulig opgave, da Niels på det punkt må siges at være et palæontologisk renæssancemenneske, der ved noget om alt, og frygtelig meget om en hel del. Vi håber at den herværende buket af foredrag om evolution, systematik og videnskabshistorie vil være en tilstrækkelig hyldest til Niels' mangeårige virke som videnskabsmand, teoretisk fornyer og vejleder.

Endelig vil vi sige et stort tak til de indbudte foredragsholdere der velvilligt stillede op til dagen, og yderligere vil vi gerne takke Dansk Geologisk Forening som har sponsoreret kaffe til mødet og Geologisk Institut som har sponsoreret øl og vin til den efterfølgende reception.

Bent Lindow og Jesper Milán

København, den 24. Februar 2006

#### Referencer

- Bonde, N. (1977): Cladistic classification as applied to vertebrates, ss. 741-804 *In*: Hecht, M.K., Goody, P.C. & Hecht, B.M. (Eds.): *Major patterns in vertebrate evolution*. Plenum Publishing Corporation, New York
- Bonde, N. (1981): Problems of species concepts in palaeontology. *Inter. Symp. Concept. Meth. Paleo. Barcelona 1981*, ss. 19-34
- Høegh, J. T. (2003): Kladismens indførelse i Danmark – som en 70'er student oplevede det. *Dansk Naturhistorisk Forening Årsskrift* **13**, ss. 23-26

## Palæontologien og videnskabernes hierarki

CHRISTIAN BARON

*Zoologisk Institut, Universitetsparken 13, 2100 København Ø.*

*e-mail: CBaron@zi.ku.dk*

Som disciplin har palæontologien de sidste fyrré år været præget af forskellige forsøg på at forholde sig til forestillingen om en hierarkisk rangfølge inden for videnskaberne, hvor nogle videnskaber giver adgang til en viden, der er mere "sikker" end andre. Ifølge denne forestilling (der kan spores tilbage til den franske positivist Auguste Comte og måske endnu tidligere) indtager de såkaldt "eksakte" laboratoriebaserede naturvidenskaber (som fysik, kemi og molekylærbiologi) en højere rang end mere "bløde" naturhistorisk baserede naturvidenskaber som f.eks. økologi, geologi og palæontologi. Palæontologer, der har været involveret i disse forsøg, har imidlertid benyttet sig af forskellige og nogle gange indbyrdes uforenelige strategier, med udgangspunkt i vidt forskellige videnskabsteoretiske udgangspunkter. Der vil blive givet eksempler på nogle af disse forsøg inden for systematik og evolutionsteori.

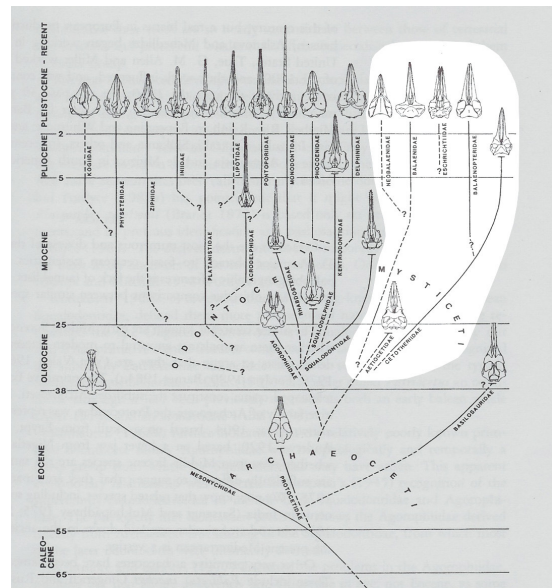
## Bardehvaler: Fossilernes indflydelse på fylogeni

METTE ELSTRUP STEEMAN

*Geologisk Museum, Øster voldgade 5-7, 1350 København K.*

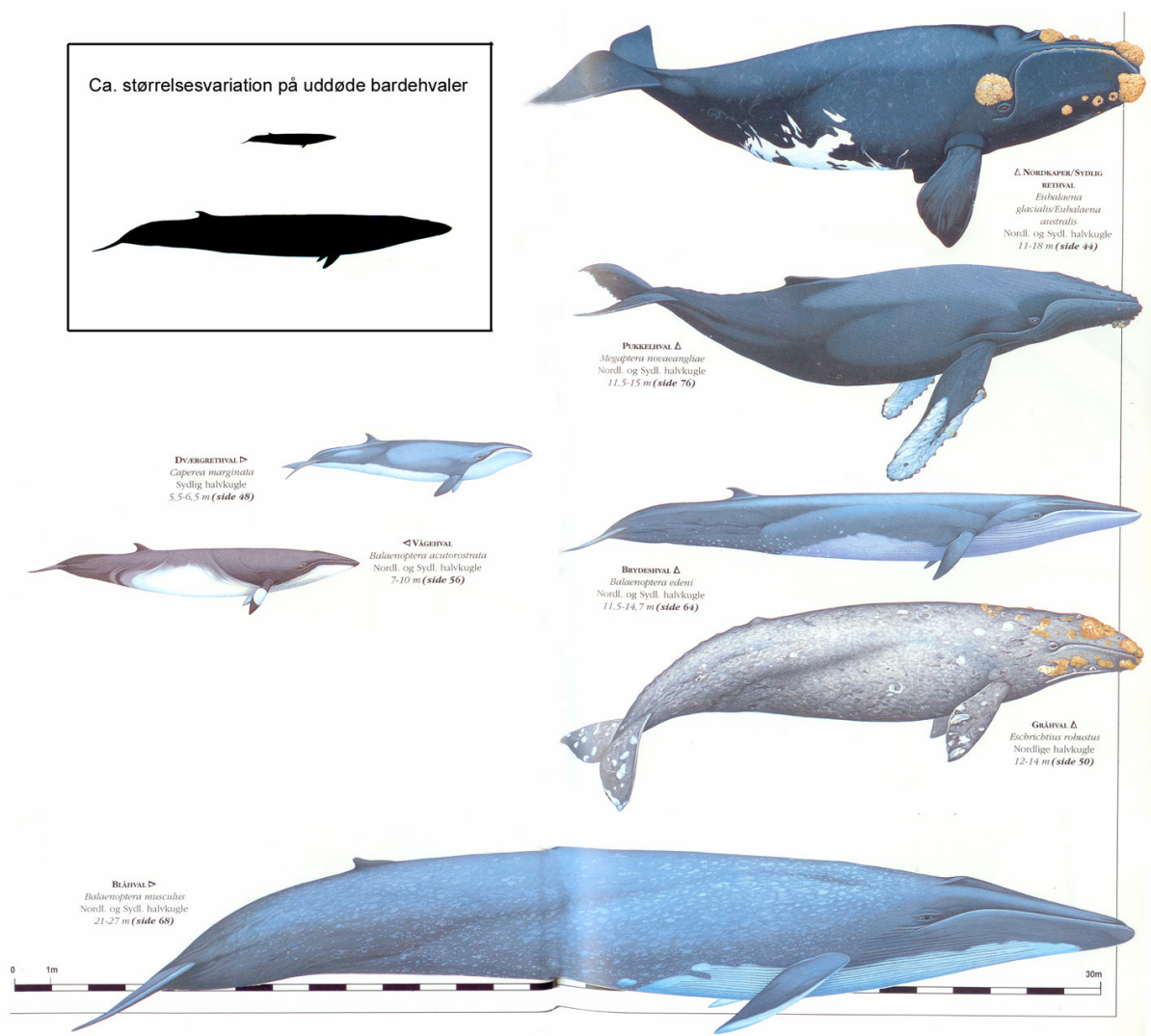
*e-mail: steeman@webspeed.dk*

Bardehvalerne er enigmatiske dyr. De er de største dyr der har eksisteret gennem tiderne, de har en højt specialiseret fourageringsteknik med deres filtrerende barder og de har tilpasset sig en helt igennem akvatisk tilværelse. På trods af den relativt store opmærksomhed omkring disse dyr er deres biologi på mange måder stadig ukendt. De er besværlige at studere i deres naturlige miljø, umulige at holde i fangenskab og bare at få vejret et enkelt eksemplar er en ganske vanskelig opgave. Også deres slægtskab har været svært at få rede på. Finhvalerne og rethvalerne har længe været adskilt i to familier, men dværgrethvalen og især gråhvalen har ikke rigtig kunne finde deres plads i fylogenen ved hjælp af traditionelle morfologisk sammenlignende studier. Bardehvalernes fylogeni har derfor også været et oplagt mål for fylogenetiske studier ved hjælp af molekulære analyser lige siden denne teknik for alvor blev populær. Desværre har disse analyser ikke hjulpet med at give entydige resultater, nærmest tværtimod. Gråhvalen har således været foreslået som søstergruppe til rethvalerne, som søstergruppe til finhvalerne og sågar som en art placeret inde i gruppen af finhvaler. Bedre har forståelsen ikke været omkring de uddøde bardehvalers fylogeni. Faktisk var der til for nylig kun én familie af uddøde bardehvaler uden tænder, nemlig familien Cetotheriidae. Familien inkluderede alle de former der ikke kunne passe i en af de nulevende familier, dvs. over 100 navngivne arter fundet rundt omkring i hele verden, fordelt over en tidsperiode på knap 30 millioner år.



*Tidligere kendskab til bardehvalernes fylogeni.  
Modificeret fra Barnes et al. 1985*

I forbindelse med beskrivelsen af en ny slægt og art af uddøde bardehvaler fra Gram Formationen (Sønderjylland) var det altså indlysende at det ville være umuligt at belyse en nye hvals slægtskabsforhold ordentligt uden samtidig at undersøge alle bardehvalers fylogeni fra grunden. Dette var baggrunden for at lave en kladistisk analyse af bardehvalerne som inkluderer repræsentanter både fra alle nulevende familier og fra et stort udvalg af uddøde tandløse bardehvaler med urhvaler og tandbærende bardehvaler som udgruppe. Analysen viste at Cetotheriidae kan isoleres som en monofyletisk slægtskabs gruppe med gråhvalen som nærmeste slægtning. Langt størstedelen af de arter der tidligere var proppet ind i Cetotheriidae kan findes som monofyletiske stamgrupper på linien mod finhvalerne.



Udvalgte arter af bardehvaler. Silhuetter af uddøde bardehvaler til illustration af størrelsesvariationen. Modificeret fra Carwardine 1995



De mange fossile arter i analysen har den klare fordel at det er muligt at genfinde vigtige morfologiske strukturer i forskellige udviklingstrin og dermed at følge bardehvalernes evolution. Det blev derfor også i øjnefaldende at der findes visse fællestræk mellem de nulevende arter som går på tværs af fylogenetiske grupperinger. Den mest indlysende af disse konvergenser er de nulevende bardehvalers store størrelse. De rangerer fra at være fra ca. 5,5 – 33m, mens de uddøde arter man kender er estimeret til at være ca. 2,5 – 10m. Nogle konvergenser kan være relateret til størrelse og andre muligvis til funktion. Det er bl.a. disse konvergenser som tidligere har været med til at skabe forvirring omkring bardehvalernes fylogeni. Hvis man udelader fossilerne fra denne ovennævnte analyse er det da heller ikke muligt at bestemme gråhvalens placering i fylogenen. Det er altså fossilerne der polariserer karaktererne så man med større sikkerhed kan fastslå de nulevende bardehvalers fylogeni.

#### Referencer

- Barnes, L.G., Domning, D.P. and Ray, C.E. 1985: Status of studies on fossil marine mammals. *Marine Mammal Science* 1:15-53.
- Carwardine, M. 1995: Hvaler og delfiner i farver. Politikens Forlag. 256 pp.

## Spøgelsesfisken - *Ichthyostega*'s hemmelige liv 1931-1955

CHRISTOPHER JACOB RIES

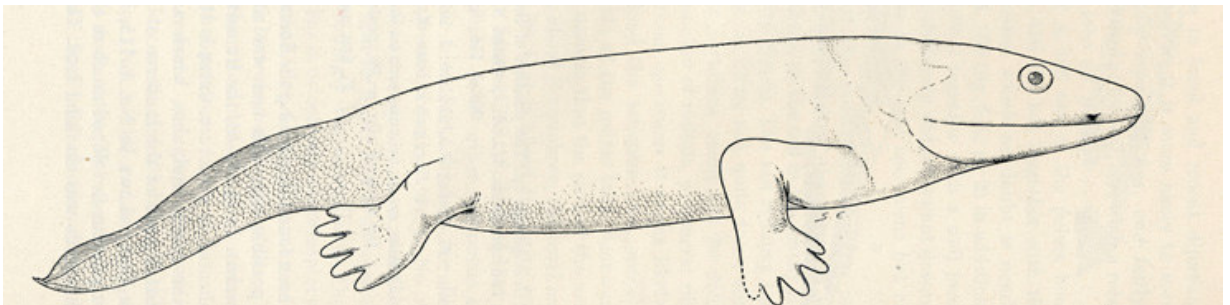
Geologisk Museum, Øster Voldgade 5-7, 1350 København K.

e-mail: cjries@snm.ku.dk

I 1931 fandt palæontologer på den Danske Treårsekspedition til Østgrønland 1931-34 fossilet af det hidtil ældste kendte firbenede dyr. Allerede inden materialet var ordentligt undersøgt lancerede ekspeditionslederen Lauge Koch dyret som en sensation i offentligheden under det gådefulde navn: Den firbenede Fisk.

Opgaven med at beskrive materialet tilfaldt Erik Jarvik ved Stockholms Naturhistoriske Museum. Der skulle imidlertid gå flere årtier før den første videnskabelige rekonstruktion af dyret så dagens lys, og Kochs medie-stunt fik – blandt andet ved Storm P.'s mellemkomst - en ikke ubetydelig indflydelse på Jarviks rekonstruktion af dyret.

Foredraget vil kort resumere 'den firbenede fisks skæbne og færden i grænseområdet mellem 'populær fantasi' og 'videnskabeligt faktum' i årene mellem 1931 og 1955.



*Erik Jarviks første rekonstruktion af Ichthyostega fra 1952.*

## Fylogeni i morfologiske analyser

PER CHRISTIANSEN

*Zoologisk Museum, Universitetsparken 15, 2100 København Ø.*

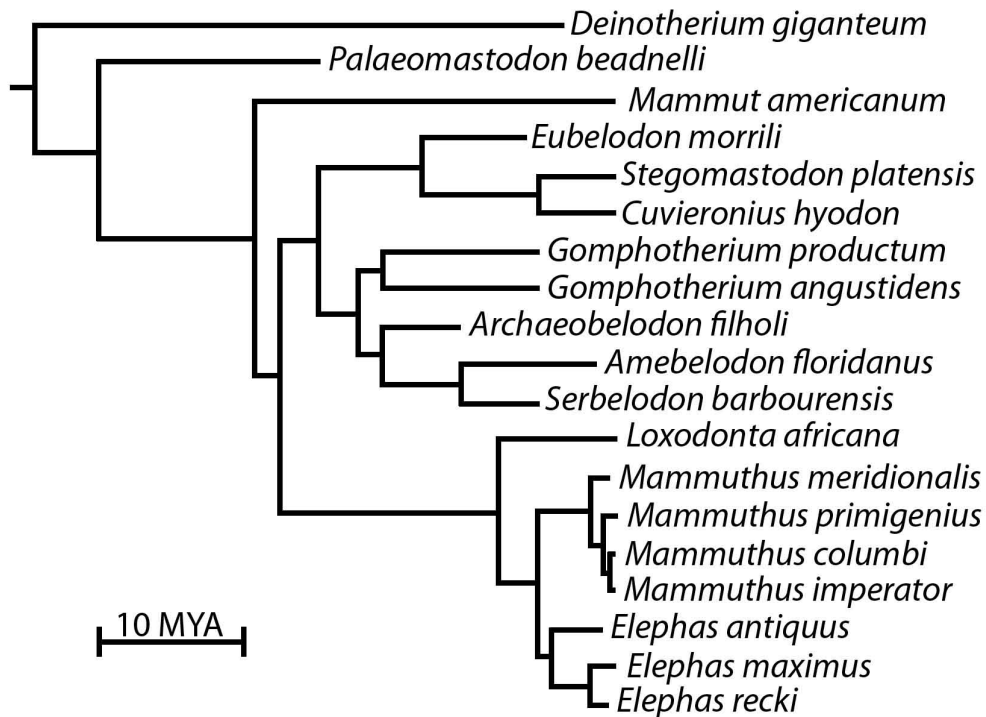
*e-mail: p2christiansen@snm.ku.dk*

I den første halvdel af det tyvende århundrede var det normen, at videnskabelige artikler, hvori man f.eks. beskrev nye arter og sammenlignede disse med allerede kendte former, eller opstillede modeller for form-funktionskomplekser, ikke inkluderede matematisk/statistiske analyser ud over helt simple størrelses eller ratio sammenligninger. Antallet af artikler, der blev publiceret med i det mindste et begrænset statistisk metodegrundlag steg støt op igennem det tyvende århundrede, og denne udvikling er især gået stærkt siden 1960'erne. I mange år var det ofte kun simple statistiske sammenligninger, men i 1970'erne begyndte mere avancerede statistiske procedurer at blive mere udbredt.

Op igennem 1970'erne foregik der en til tider ret voldsom debat i de videnskabelige kredse om de mest egnede metoder til analyse af slægtskabsforhold, eller fylogeni. Flere forskellige metoder blev i årevis stærkt forfægtet af forskellige skoler, men i løbet af mindre end et årti viste den fylogenetiske systematik, eller kladistikken, sig at være den mest robuste af alle, både hvad angår udnyttelse af data og formulering af eksakte hypoteser, der kunne gøres til genstand for objektiv vurdering og testbarhed.

I løbet af 1980'erne blev næste store skridt i den funktionelle og evolutionære morfologi taget, med den gradvise inkorporering af fylogenetiske diagrammer, ofte fejlagtigt kaldet stamtræer, i statistiske analysemetoder. Dette var en meget vigtig erkendelse, idet alle matematisk/statistiske metoder indenfor det parametriske paradigme forudsætter uafhængighed af de enkelte observationer. Dette er dog umuligt for levende organismers vedkommende, der jo har en genealogi, udtrykt ved et fylogenetisk diagrams topologi. Imidlertid går det noget mere trægt med at udbrede den fylogenetiske statistik end det i sin tid gik med den fylogenetiske systematik. Der er dog ingen tvivl om, at disse metoder er fremtiden indenfor store dele af biologien og palæontologien, idet bevidst at ignorere organismers slægtskabsforhold ubetinget medfører autokorrelation og måske endda fremsættelse af forkerte evolutionære hypoteser og påståede tilpasning hos de enkelte arter (ækvivalent til fylogeniens terminale taxa), der for en dels

vedkommende var tilpasninger hos stamgrupper. Arternes observerede karaktertræk er således ikke tilpasninger, men simpelthen primitive nedarvede karaktertræk fra en fælles stamform.



*Et eksempel, her elefanter og deres slægtninge, på et fylogenetisk-statistisk træ, der danner grundlag for morfologisk-evolutionære analyser.*

## De ældste dybhavsfisk og de sekundære dybhavsformer, heriblandt ringbuge

STEEN WILHELM KNUDSEN

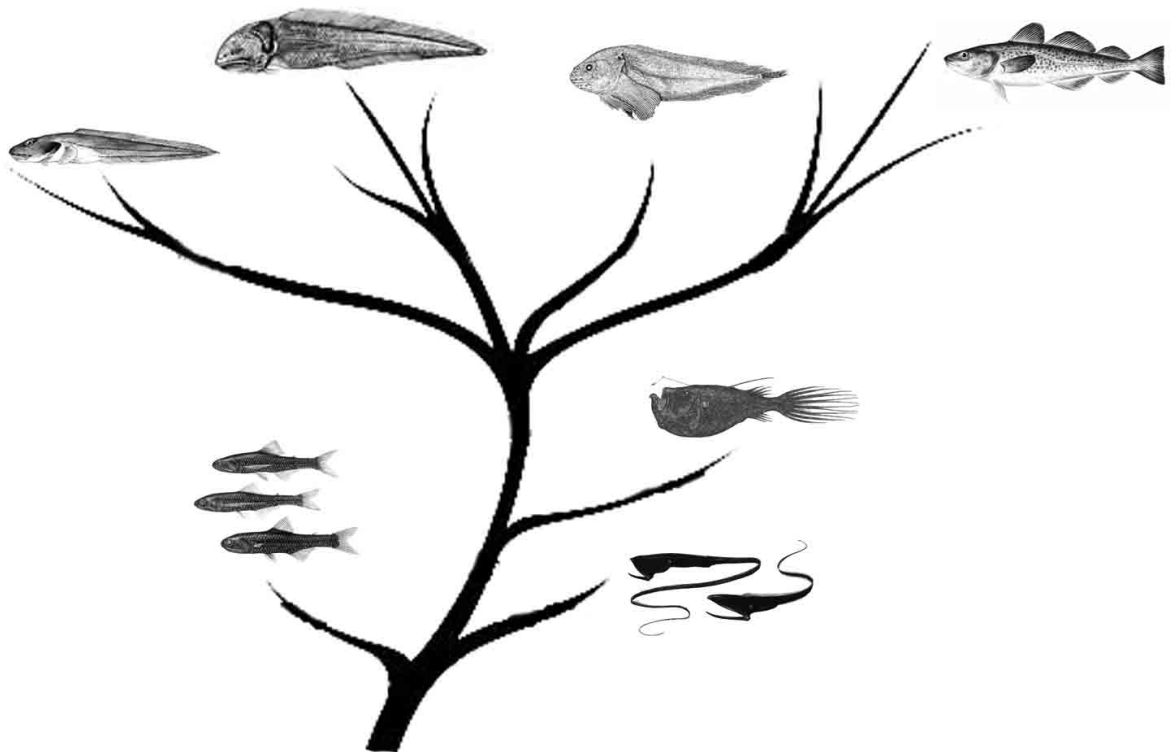
*Zoologisk Museum, Universitetsparken 15, 2100 København Ø.*

*e-mail: swknudsen@snm.ku.dk*

Dybhavsteleoster kan inddeles i to grupper: De primære og de sekundære former. De primære er de ældste, og er at betragte som de sande dybvandsformer. De lever på store dybder enten ved bunden eller i bathypelagiet. Som de ældste teleoster har de gennemlevet en længere tids evolution end andre benfisk, og har derfor udviklet mange særegne adaptationer til livet i dybhavet; ex. vis: Forbedret syn, tubulære øjne, lysorganer, lange tænder og en stærkt udviklet sideliniesans. De ældste former kan betragtes som kosmopoliter, idet deres udbredelse mere eller mindre er i alle oceaner, og ikke kun begrænser sig til nær kontinentetalskrænterne, men også er at finde i de åbne oceaner.

De sekundære dybhavsteleoster, stammer fra de mere avancerede strålefinnede fisk (Acanthopterygii), og modsat de ældste dybhavsteleoster, mangler de mange af de specialiserede træk som lysorganer og forbedret syn. I stedet minder de meget om hinanden med deres langstrakte åleformede krop, og deres ensartede sorte, blygrå eller rosa/violette kropsfarve. Udbredelsen af de sekundære former begrænser sig gerne til nær kontinentalskrænterne, og til mere lokale egne i de dybe dele af oceanerne. Modsat de ældste former er de sekundære hovedsagligt benthiske. Karakteristisk for de sekundært tilpassede er at kun lukkede grupper indenfor familier og/eller slægter er blevet tilpasset, modsat de primært tilpassede hvor mange forskellige arter indenfor forskellige familier og slægter har tilpasset sig livet i dybhavet.

Blandt de sekundært tilpassede dybhavsteleoster er ringbugene. Ringbugenes nærmeste slægtninge er stenbidere og ulke. En ny fylogeni baseret på morfologiske og molekylære data forsøger at rekonstruere slægtskabet blandt ringbugene.



*Forsimplet rekonstruktion af slægtskab hos dybhavsfisk. Med repræsentanter for de sekundære dybhavsformer i toppen af træet, og de ældste dybhavsformer placeret ved de lavere grene. I toppen ses ålebrotsme, slangekvabbe, ringbug og torskefisk. På de nedre forgreninger prikfisk og slughalsål. På grenen midt imellem en dybhavstudsefisk. Der er stadig uenighed om tudsefiskenes slægtskab, og det viste træ tjener udelukkende for at give et generelt overblik.*

## Ancient DNA

ESKE WILLERSLEV

Niels Bohr Institut, Juliane Maries Vej 30, 2100 København Ø.  
e-mail: ewillerslev@gfy.ku.dk>

In the past two decades, ancient DNA research has progressed from the retrieval of small fragments of mitochondrial DNA from a few late Holocene specimens, to large-scale studies of ancient populations, phenotypically important nuclear loci, and even whole mitochondrial genome sequences of extinct species. However, the field is still regularly marred by erroneous reports, which underestimate the extent of contamination within laboratories and samples themselves. An improved understanding of these processes and the effects of damage on ancient DNA templates has started to provide a more robust basis for research. Recent methodological advances have included the characterization of Pleistocene mammal populations and discoveries of DNA preserved in ancient sediments. Increasingly, ancient genetic information is providing a unique means to test assumptions used in evolutionary and population genetics studies to reconstruct the past. Initial results have revealed surprisingly complex population histories, and indicate that modern phylogeographic studies may give misleading impressions about even the recent evolutionary past. With the advent and uptake of appropriate methodologies, ancient DNA is now positioned to become a powerful tool in biological research and is also evolving new and unexpected uses, such as in the search for extinct or extant life in the deep biosphere and on other planets.

## Om insektpalæontologi, kladistik - og at holde mund med tilbagevirkende kraft

NIELS PEDER KRISTENSEN

Zoologisk Museum, Universitetsparken 15. 2100 København Ø.

e-mail: npkristensen@snm.ku.dk

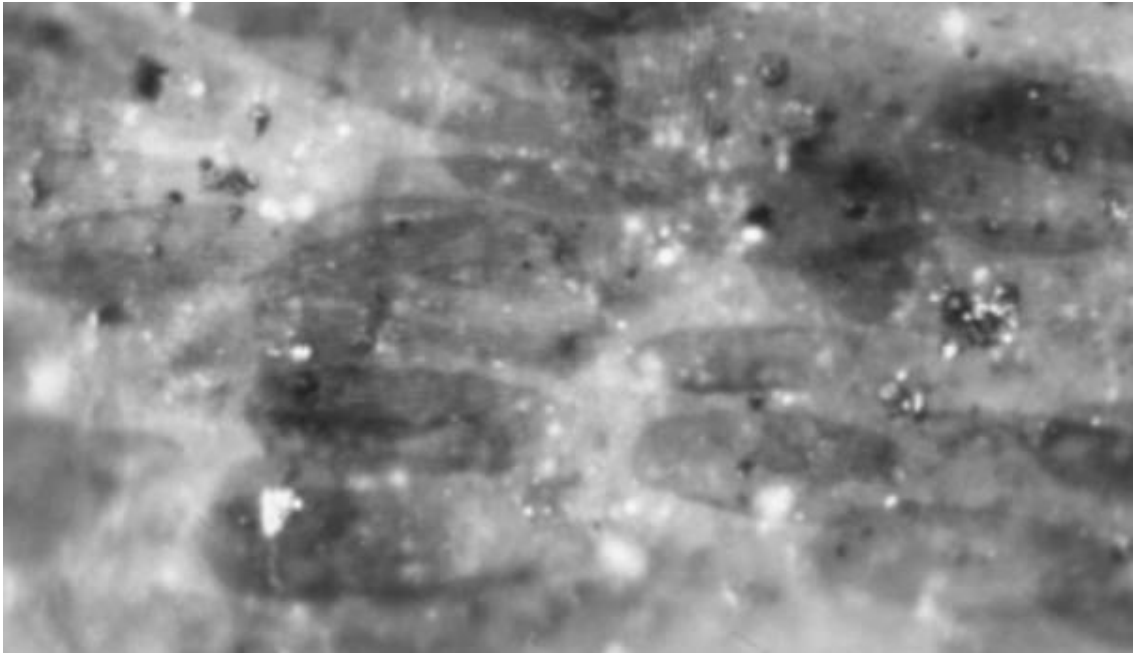
I den indstilling som en *Expert Commission* i 2002 afgav om en nystrukturering af *Museum für Naturkunde* i Berlin findes det udsagn om palæontologi, at ”..*this subject as such has no scientific autonomy but derives from the objects it studies, namely fossils, and from the way it works, namely by expeditions and preparation techniques*”. Denne formulering var i ikke ringe grad foranlediget af mig – og indstillingens offentliggørelse blev en af de lejligheder, hvor jeg har måttet ærgre mig over umuligheden af at holde mund med tilbagevirkende kraft.

Uanset den diskutabile formulering vil jeg fremdeles fastholde, at synspunktet har *nogen* gyldighed, samtidig med at jeg erkender, at det ikke har *generel* gyldighed. Palæontologi kan dyrkes med hovedvægten på de fossile enkelt-organismer selv eller med hovedvægten på det, organismerne fortæller om den verden, de levede i. Det er den sidstnævnte form for palæontologi, som i højst grad kan siges at have en ”videnskabelig autonomi” (i det omfang nogen videnskabsgren overhovedet kan siges at have en sådan). Og selvfølgelig er der et kontinuum i angrebsvinklerne.

Insektpalæontologi (ligesom vel vertebratpalæontologi) dyrkes i alt væsentligt i den ende af spektret, hvor hovedvægten lægges på de fossile enkeltorganismer selv – og heri ligger så en del af forklaringen på, at et udsagn som ovennævnte kommer fra en entomolog. På et tidligt tidspunkt af kladistikkens historie blev Insecta en rollemodel - Willi Hennig var jo selv entomolog – og dermed kom insektfossiler også til tidligt at spille en rolle i diskussionen om palæontologiske datas muligheder og begrænsninger i fylogenetisk rekonstruktion.

Nogle eksempler, blandt andet fra mit eget forskningsfelt inden for (sommerfugle + vårflue)-gruppens evolution vil blive omtalt.





*Archaeolepis*; skæl af ældste sommerfugl

## Eventstratigrafi og *slumping* i et tilsyneladende kaotisk, terrestrisk, cellulosedomineret aflejringsmiljø

JAN AUDUN RASMUSSEN

*Geologisk Museum, Øster Voldgade 5-7, 1350 København K.*

*e-mail: janr@snm.ku.dk*

1:1-modelforsøg foretaget i en ca. 90 m<sup>3</sup> stor, non-akvatisk forsøgstank har overraskende sandsynliggjort, at tilsyneladende kaotisk fordelte cellulosebunker findes grupperet i strengelignende, til dels plastiske, populationer. Det menes, at de strengelignende strukturer blev opbygget med en hastighed, der er omtrent proportional med tiden. Analysen, som overvejende er baseret på empiriske undersøgelser suppleret med fotogrammetri, viser endvidere, at udskridningskegler har markant indflydelse på strengenes overordnede morfologi. Nye graphostratigrafiske metoder har givet mulighed for at belyse den eventstratigrafiske udvikling i en hidtil ukendt detaljegråd, hvilket sætter hele *slumping* forløbet i et nyt perspektiv. De spændende modelforsøg vil blive fotografisk dokumenteret. En kladistisk analyse er endnu ikke blevet implementeret, men forventes at ville kunne underbygge en egentlig klassifikation af populationerne.



ISBN-13: 978-87-88114-26-0  
ISBN-10: 87-88114-26-0