

## Schlussfolgerungen

Im oberen Mitteldevon sind bereits verschiedene Typen von Bäumen und mindestens zwei „Typen“ von Wäldern nachgewiesen. Angesichts der Tatsache, dass im Unterdevon vorwiegend krautige Landpflanzen fossil überliefert sind, erscheint in evolutionstheoretischer Perspektive das Tempo, in dem Wälder mit Arten entstanden, die z. T. modern anmutendes Holz besaßen, erstaunlich. Mitte des 20. Jahrhunderts diskutierte AXELROD (1959) die Möglichkeit, dass es sich bei den devonischen Lebensräumen nicht um Evolutionsstadien, sondern um ökologische Abfolgen und Einwanderungen in Überlieferungsgebiete handelt. Dieser Ansatz wurde kaum weiterver-

folgt. Das insgesamt relativ plötzliche Auftreten eines „überraschend komplexen“ Waldes könnte diese Deutungsmöglichkeit aber neu beleben.

## Literatur

- AXELROD DI (1959) Evolution of the psilophyte paleoflora. *Evolution* 13, 264–275.
- MEYER-BERTHAUD B & DECOMBEIX AL (2012) In the shade of the oldest forest. *Nature* 483, 41–42.
- STEIN WE, MANNOLINI F, VAN ALLER HERNICK L, LANDING E & BERRY CM (2007) Giant cladoxylopsis trees resolve the enigma of the Earth's earliest forest stumps at Gilboa. *Nature* 446, 904–907.
- STEIN WE, BERRY CM, VAN ALLER HERNICK L & MANNOLINI F (2012) Surprisingly complex community discovered in the mid-Devonian fossil forest at Gilboa. *Nature* 483, 78–81.

# „Vormensch“ verliert seinen Status

## *Australopithecus* erweist sich als guter Kletterer

Die Australopithecinen werden trotz ihrer im allgemeinen recht großaffenähnlichen Schädel- und Zahnstruktur als „Vormenschen“ gedeutet, denn Körperstamm und Extremitätenskelett seien schon deutlich zum Menschen hin evolviert. Diese behauptete Menschenähnlichkeit wird durch neue Untersuchungen in Frage gestellt, die frühere Forschungsergebnisse unterstützen, nach denen die Australopithecinen keine Ahnen des Menschen sind.

Michael Brandt

## Einleitung

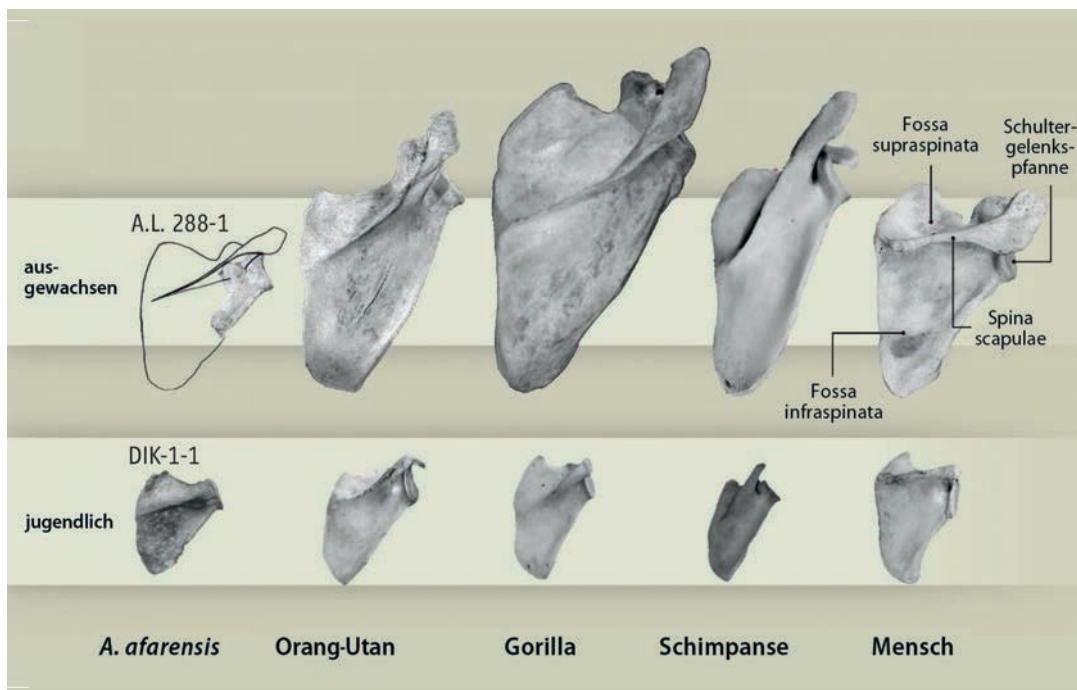
Die beiden Forscher David J. GREEN und Zeresenay ALEMSEGED haben 2012 in *Science* eine bemerkenswerte Untersuchung zum Schulterblatt von *Australopithecus afarensis* publiziert. Mit dieser Analyse wurde eine seit Jahrzehnten kontrovers diskutierte Frage zur Fortbewegung der Australopithecinen vermutlich entschieden: Haben diese Tiere einen wesentlichen Teil ihres Lebens in Bäumen verbracht?

Unbestritten war, dass *Australopithecus afarensis* im Schulterbereich großaffenähnliche Merkmale besitzt. Aber wie sicher sind diese Merkmale und wie sind sie zu interpretieren?

Einige Forscher sahen in den großaffenähnlichen Merkmalen der oberen Extremitäten von *Australopithecus afarensis* eine Anpassung an eine Fortbewegung in Bäumen (STERN & SUSMAN 1983, SUSMAN et al. 1984, SUSMAN & STERN 1991, STERN 2000). Andere Forscher behaupteten einfach, dass die Klettermerkmale

funktionslose Überbleibsel von Lebewesen seien, von denen sie abstammen (LOVEJOY 1988, LATIMER 1991, WARD 2002). Dies ist eine recht willkürliche, kaum falsifizierbare Interpretation. Die Selektion müsste solche funktionslosen Merkmale eigentlich ausgemerzt haben. Und es wurde behauptet, dass bei *Australopithecus afarensis* („Lucy“) die mehr nach oben ausgerichtete Schultergelenkspfanne ein allometrischer Effekt sei, d. h. durch die geringe Körpergröße hervorgerufen. Mit anderen Worten: Menschenähnliche Formen mit einer geringen Größe wie „Lucy“ besäßen auch eine mehr nach oben ausgerichtete Schultergelenkspfanne (MENSFORTH et al. 1990, INOUE & SHEA 1997).

Das Schulterblatt (Scapula) ist ein Schlüsselknochen in der Beurteilung der Fortbewegungsweise von Primaten. Aber dieses Knochenelement ist fossil sehr selten und wenn, dann nur bruchstückhaft erhalten. Mit der Entdeckung des *Australopithecus afarensis*-Teilskelettes von Dikika (DIK-1-1), Äthiopien, veränderte sich die Datenlage grundlegend. Man besitzt nun ein



**Abb. 1** Das Schulterblatt der Großaffen, des Menschen und von *Australopithecus afarensis* im Kindheits- und Erwachsenenalter. Die nach unten ausgerichtete Schultergelenkspfanne und die mehr horizontale Spina scapulae des juvenilen (jugendlichen) Menschen stehen im Gegensatz zur nach oben ausgerichteten Schultergelenkspfanne und schrägen Spina scapulae der juvenilen Großaffen und des juvenilen *Australopithecus afarensis*. Bei den adulten (ausgewachsenen) Großaffen und *Australopithecus afarensis* ist weiterhin die Schultergelenkspfanne nach oben ausgerichtet und die Spina scapulae verläuft schräg, beim adulten Menschen ist gegenüber dem juvenilen Menschen die Schultergelenkspfanne mehr nach außen ausgerichtet und die Spina scapulae verläuft noch stärker horizontal. Die Rekonstruktion des adulten Schulterblattes von *Australopithecus afarensis* basiert auf AL 288-1 und Merkmalen von DIK-1-1. Die adulten Schulterblätter sind angenähert maßstabsgetreu. (AUS LARSON 2012)

nahezu vollständig erhaltenes rechtes Schulterblatt eines juvenilen (kindlichen) Individuums von *Australopithecus*.

## Schulter von *Australopithecus* gut zum Klettern

Die erste Analyse des teilweise in Sandstein eingebetteten Schulterblattes zeigte eine große Ähnlichkeit mit dem juvenilen Gorilla (ALEMSEGED et al. 2006). Sechs Jahre später legen GREEN & ALEMSEGED (2012) eine ausführliche Analyse der rechten und linken Scapula von DIK-1-1 frei von Sandsteinmaterial vor. Sie vergleichen diese Schulterblätter mit denen anderer Funde von *Australopithecus afarensis* (AL 288-1, KSD-VP-1/1), *Australopithecus africanus* (Sts 7, Stw 162), fossilen Menschen (*H. ergaster* KNM-WT 15000, *H. floresiensis* LB6/4), lebenden Großaffen und Menschen.

## Manche Forscher interpretierten die Klettermerkmale einfach als funktionslose Überbleibsel von Vorläuferformen.

Es gibt zwei wesentliche Unterschiede in der Schulterblattmorphologie zwischen den lebenden Großaffen und Menschen (Abb. 1):

1. Die Spina scapulae (Knochenkamm auf der Rückseite des Schulterblattes) verläuft bei den Großaffen schräg und beim Menschen mehr horizontal. Die schräg verlaufende Spina scapulae geht mit einer craniocaudal (in Längsrichtung) engen Fossa infraspinata und einer breiten

Fossa supraspinata einher (Begriffe s. Abb. 1). Bei einer mehr horizontal verlaufenden Spina ist das Größenverhältnis der beiden Gruben umgekehrt. Eine schräg verlaufende Spina mit entsprechendem Größenverhältnis der beiden Gruben ermöglicht eine optimale Wirkung der Muskeln, die ein Auskugeln des Oberarmkopfes beim Klettern verhindern.

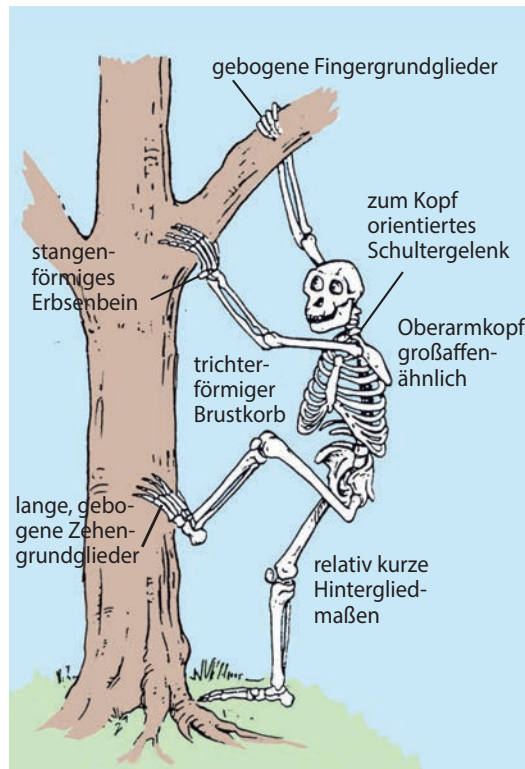
2. Die Cavitas glenoidalis (Schultergelenkspfanne) ist bei den Großaffen mehr nach oben, beim Menschen mehr zur Seite ausgerichtet. Die Ausrichtung mehr nach oben ermöglicht eine effektive Verteilung der Belastung des Gelenkes während des Kletterns bei Belastung der oberen Gliedmaßen.

Die Untersuchung von GREEN & ALEMSEGED (2012) zeigt, dass das Schulterblatt von *Australopithecus* eine von *Homo* deutlich verschiedene großaffenähnliche Struktur besitzt. Mit der erstmaligen Untersuchungsmöglichkeit eines juvenilen Schulterblattes konnte auch das Entwicklungsmuster der Schulter von *Australopithecus afarensis* bestimmt werden.

Die mehr kopfwärts gerichtete Schultergelenkspfanne der adulten (ausgewachsenen) *Australopithecinen* ist auch beim juvenilen *Australopithecus* nachweisbar. Während des Wachstums bleibt also die Ausrichtung der Schultergelenkspfanne wie bei den Großaffen erhalten. Beim Menschen dagegen ist zunächst die Schultergelenkspfanne etwas nach unten gerichtet. Mit zunehmendem Wachstum verändert sich diese Ausrichtung dann mehr nach außen. Damit ist nachgewiesen, dass die Ausrichtung der Schultergelenkspfanne von „Lucy“ nicht wie behauptet durch die geringe Körpergröße bedingt ist.

Auch die Spina scapulae war bei den

**Abb. 2** Mögliche Fortbewegung bei *Australopithecus afarensis*: Stemmgreifklettern, Watschelgang und charakteristische morphologische Merkmale. (Nach FLEAGLE 1988)



Australopithecinen das ganze Leben lang wie bei den Großaffen schräg ausgerichtet. Das menschliche Wachstumsmuster ist wiederum von dem der Australopithecinen und Großaffen verschieden. Die Spina scapulae richtet sich im Verlauf des Wachstums mehr nach schräg aus, ohne aber großaffenähnliche Verhältnisse zu erreichen.

Die Morphologie der Schulter ist die Grundlage für den Bewegungsbereich der oberen Extremität. Die Haltung der oberen Extremitäten oberhalb des Kopfes während des Kletterns beginnt bei den Großaffen frühzeitig und bleibt auch bei großen Tieren bestehen. Der Mensch benutzt seine oberen Extremitäten für verschiedene Aufgaben, aber kaum in Überkopfhaltung. Deshalb hat die Schulter des Menschen ein anderes Wachstumsmuster als die der Großaffen und Australopithecinen.

## Neue Untersuchung des Oberarms von *Australopithecus afarensis*

ARIAS-MARTORELL et al. (2012) haben in einer jüngsten Analyse das proximale (körpernahe) Ende des Oberarmknochens (Humerus) der lebenden Großaffen und Menschen sowie von *Australopithecus afarensis* untersucht. Es wurden signifikante Unterschiede zwischen diesen Lebewesen festgestellt, die bisher nicht bekannt waren. Die proximale Humerusmorphologie des Menschen unterscheidet sich deutlich von der der Großaffen und von *Australopithecus afarensis*, wobei letztere dem Orang-Utan am ähnlichsten sind!

## Alte Untersuchungsergebnisse bestätigt

Interessant ist, dass bereits vor vier Jahrzehnten Forscher um Charles OXNARD zu ähnlichen Ergebnissen wie GREEN & ALEMSEGED (2012) und ARIAS-MARTORELL et al. (2012) gekommen sind. Untersuchungsobjekte waren ein nur bruchstückhaft erhaltenes Schulterblatt von *Australopithecus africanus* aus Sterkfontein (Sts 7) und ein Teil eines Schlüsselbeines von „*Homo*“ *habilis* aus Olduvai (OH 48) (OXNARD 1968a, b). Die Schulter der Australopithecinen unterscheidet sich nach OXNARD (1975) in einmaliger Weise von der Schulter des Menschen und der afrikanischen Großaffen. Sie unterscheidet sich aber auch von der aller anderen lebenden Primaten, wobei die größte Ähnlichkeit mit der Schulter des Orang-Utans (*Pongo*), der sich akrobatisch-kletternd fortbewegt, besteht. Dieses Ergebnis war überraschend. Da es auf bruchstückhaften Fossilien basierte, wurde es von OXNARD als nur vorläufig angesehen. Jedoch konnte dieses Ergebnis auf der Basis umfangreicherer Analysen, an denen OXNARD ebenfalls beteiligt war, bestätigt werden. ZUCKERMAN et al. (1973) und ASHTON et al. (1981) untersuchten das Becken von *Australopithecus africanus* (Sts 14) und kamen zu dem Schluss, dass *Australopithecus* einer Anzahl von Hinterextremitäten-Akrobaten (z.B. *Pongo*) ähnelt. Diese fossilen Wesen unterscheiden sich ungefähr in gleichem Maß vom Menschen und von den afrikanischen Großaffen und nehmen keine Intermediärstellung zwischen ihnen ein (Übersicht bei BRANDT 1995).

Aus gegebenem Anlass wäre ein Verweis auf die wegweisenden Arbeiten der Forscher um Charles OXNARD durch die heutigen Paläanthropologen angebracht gewesen. Dies wurde unterlassen. GREEN & ALEMSEGED (2012) zitieren lediglich zwei Arbeiten über die Schultermorphologie lebender Primaten von ASHTON & OXNARD (1964) und OXNARD (1967), ohne auf ihre Untersuchungsergebnisse zu *Australopithecus* einzugehen. Sie hätten erwähnen müssen, dass nicht der damalige paläanthropologische Mainstream, sondern Außenseiter auf der richtigen Spur waren. Und sie hätten den Leser darüber informieren müssen, dass die Forschungsergebnisse von OXNARD und seinen Kollegen gegen die Vorstellung sprechen, dass die Australopithecinen Ahnen des Menschen (frühe Homininen) sind.

## Schlussfolgerungen

LARSON (2012) schreibt in einem Kommentar zur Veröffentlichung von GREEN & ALEMSEGED (2012), dass die Schulterblätter der Australopithecinen zwar eine grundsätzlich großaffenähnliche

Struktur besitzen, aber von denen der lebenden Großaffen verschieden sind. Dies widerspiegeln die Tatsache, dass die Australopithecinen Wesen waren, die sich *habituell* (gewohnheitsmäßig) biped auf dem Erdboden fortbewegten, also auf zwei Beinen. Diese Interpretation von LARSON ist aus zwei Gründen unwahrscheinlich. Zum einen sind bei den Australopithecinen bestimmte bipede Merkmale des Menschen nicht vorhanden (siehe z. B. BRANDT 1995; 2012). Zum anderen sprechen die guten Kletteranpassungen gegen eine habituelle Fortbewegung auf zwei Beinen. Die Australopithecinen dürften sich wahrscheinlich nur *fakultativ* (gelegentlich) und in einer *nichtmenschlichen* Weise auf zwei Beinen fortbewegt haben. Eine fakultative, nicht menschliche zweibeinige Fortbewegung ist auch bei heute lebenden Primaten bekannt. Entgegen LARSON (2012) dürften die Unterschiede in der Morphologie des Schulterblattes der Australopithecinen und der lebenden Großaffen darin begründet sein, dass die Australopithecinen ein Fortbewegungsrepertoire mit einer Art zu klettern besaßen, die heute kein Affe praktiziert (Abb. 2).

### Die großaffenähnliche Schulter von *Australopithecus* ist durch eine große morphologische Kluft von der menschenähnlichen Schulter des fossil frühesten nachgewiesenen echten Menschen *Homo ergaster* getrennt.

Das Schulterblatt des frühen *Homo erectus* (*H. ergaster*), des Jungen von Turkana (KNM-WT 15000), ist menschlich strukturiert: Die Schultergelenkspfanne ist nach außen gerichtet, die Spina scapulae liegt quer und die Fossa infraspinata ist breit (GREEN & ALEMSEGED 2012). LARSON (2012) kommentiert diesen Sachverhalt so: Vor 1,8 Millionen Jahren hat die Schulter der Ahnen des Menschen eine dramatische Transformation durchgemacht. Ohne Zugrundelegung der Makroevolutionshypothese ist der Befund jedoch so zu beschreiben: Die großaffenähnliche Schulter von *Australopithecus* ist durch eine große morphologische Kluft von der menschenähnlichen Schulter des fossil frühesten nachgewiesenen echten Menschen *Homo ergaster* getrennt.

Die Schultermorphologie von *Australopithecus* bestätigt die Hypothese, dass diese fossilen Wesen sich nicht auf einem evolutionären Entwicklungsweg hin zum Menschen befanden, sondern ausgestorbene Großaffen repräsentieren, die in keinem historisch-verwandtschaftlichen Verhältnis zum echten Menschen stehen.

## Literatur

- ALEMSEGED Z, SPOOR F, KIMBEL WH, BOBE R, GERAADS D, REED D & WYNN JG (2006) A juvenile early hominin skeleton from Dikika, Ethiopia. *Nature* 443, 296–301.
- ARIAS-MARTORELL J, POTAU JM, BELLO-HELLEGOUARCH G & PÉREZ-PÉREZ AM (2012) 3D geometric morphometric analysis of the proximal epiphysis of the humerus of hominoids: Functional interpretation, locomotor evolution and variability. *Am. J. Phy. Anthropol.* 47, Suppl. 54, 85.
- ASHTON EH, FLINN RM, MOORE WJ, OXNARD CE & SPENCE TF (1981) Further quantitative studies of form and function in the primate pelvis with special reference to *Australopithecus*. *Trans. Zool. Soc. Lond.* 360, 1–98.
- ASHTON EH & OXNARD CE (1964) Functional adaptations in primate shoulder girdle. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 142, 49–66.
- BRANDT M (1995) Der Ursprung des aufrechten Ganges. Neuhausen-Stuttgart.
- BRANDT M (2012) Wie sicher sind paläanthropologische Deutungen? *Stud. Int. J.* 19, 70–79.
- FLEAGLE JG (1988) *Primate Adaptation and Evolution*. San Diego.
- GREEN DJ & ALEMSEGED Z (2012) *Australopithecus afarensis* scapular ontogeny, function, and the role of climbing in human evolution. *Science* 338, 514–517.
- INOUE SE & SHEA BT (1997) What's your angle: Size correction and bar-glenoid orientation in "Lucy" (A.L. 288-1). *Int. J. Primatol.* 8, 629–650.
- LARSON S (2012) Did australopiths climb trees? *Science* 338, 478–479.
- LATIMER B (1991) Locomotor adaptations in *Australopithecus afarensis*: the issue of arboreality. In: COPPENS Y, SENUT B (eds) *Origine(s) de la bipédie chez les hominidés*. Cah. Paléanthrop., CNRS, Paris, pp 169–176.
- LOVEJOY CO (1988) Evolution of human walking. *Sci. Am.* 259, 82–89.
- MENSFORTH RP, LATIMER B & SENTURIA S (1990) A review of the functional significance of the AL-288 axilloglenoid angle. *Am. J. Phys. Anthropol.* 81, 267–268.
- OXNARD CE (1967) The functional morphology of the primate shoulder as revealed by comparative anatomical, osteometric and discriminant function techniques. *Am. J. Phys. Anthropol.* 26, 219–240.
- OXNARD CE (1968a) A note on the fragmentary Sterkfontein scapula. *Am. J. Phys. Anthropol.* 28, 213–217.
- OXNARD CE (1968b) A note on the Olduvai clavicular fragment. *Am. J. Phys. Anthropol.* 29, 429–431.
- OXNARD CE (1975) *Uniqueness and diversity in human evolution: Morphometric studies of australopithecines*. Chicago.
- STERN JR. JT (2000) Climbing to the top: A personal memoir of *Australopithecus afarensis*. *Evol. Anthropol.* 9, 113–133.
- STERN JT, JR. & SUSMAN RL (1983) The locomotor anatomy of *Australopithecus afarensis*. *Am. J. Phys. Anthropol.* 60, 279–317.
- SUSMAN RL & STERN JT, JR. (1991) Locomotor behavior of early hominids: Epistemology and fossil evidence. In: COPPENS Y, SENUT B (eds) *Origine(s) de la bipédie chez les hominidés*. Cah. Paléanthrop., CNRS, Paris, pp 121–131.
- SUSMAN RL, STERN JT, JR. & JUNGERS WL (1984) Arboreality and bipedality in the Hadar hominids. *Folia Primatol.* 43, 113–156.
- WARD CV (2002) Interpreting the posture and locomotion of *Australopithecus afarensis*: Where do we stand? *Yearb. Phys. Anthropol.* 45, 185–215.
- ZUCKERMAN S, ASHTON EH, FLINN RM, OXNARD CE & SPENCE TF (1973) Some locomotor features of the pelvic girdle in primates. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 33, 71–165.