

Ardipithecus: Ein Astgänger sägt am Lehrbuchwissen

Ardipithecus wurde 2009 im Darwin-Jahr in mehrfacher Hinsicht als revolutionärer „Hominide“ gefeiert. Die Beschreiber halten diese Form nicht nur für einen direkten Vorläufer auf der menschlichen Linie, sondern stellen aufgrund der unerwarteten Morphologie auch einige gängige Hypothesen zur Evolution des Menschen in Frage, darunter die Entstehung des aufrechten Gangs und der Monogamie. Auf der anderen Seite spricht einiges dafür, dass *Ardipithecus* kein Vorfahr des Menschen, sondern einer der vielgestaltigen Vertreter der mio-pliozänen Menschenaffen war.

Sigrid Hartwig-Scherer, Frühlingstraße 67a, 85354 Freising

Überblick

Ein erstaunlich vollständiges, auf 4,4 Millionen Jahre datiertes Skelett (*Ardipithecus ramidus*, Abb. 1, 2) wurde in einer umfangreichen Publikationsserie als „hominide“* Vorläuferform auf dem Weg zum Menschen beschrieben (WHITE et al. 2009b) und damit ein fast 20-jähriger Vorschlag untermauert.

Der Fund mit dem Spitznamen „Ardi“ ist in verschiedener Hinsicht von herausragender Bedeutung. Das Skelett, das mit Fragmenten von 36 weiteren Individuen gefunden wurde (die „Familie“), zeigt eine erstaunliche Kombination aus (i) wenigen abgeleiteten „menschlich“ anmutenden Merkmalen (kleine Eckzähne, verbreiterte Beckenschaufeln, eventuell leicht vergrößerte Schädelbasis), (ii) ungewöhnlich vielen ursprünglichen Merkmalen eines relativ generalisierten Menschenaffen und (iii) dem Fehlen von typischen Schimpansenmerkmalen. Aus dieser ungewöhnlichen Merkmalskombination ziehen die Autoren drei Schlüsse: (1) *Ardipithecus* ist ein Waldbewohner, der mit seiner weit abstehenden Greifzehe vierfüßig wie eine agile Meerkatze auf den Ästen lief und sich am Boden mit Hilfe seiner s-förmig gebogenen (lordotischen) Lendenwirbelsäule und seiner Beckenkonstruktion zweibeinig aufrecht fortbewegte (Abb. 2). (2) *Ardipithecus* ist ein „Hominide“, d. h. ein Vorfahre an der Basis der menschlichen Linie. (3) *Ardipithecus* lebte in Monogamie und friedlichen Familienverbänden.

Die beiden letzten – in zunehmendem Maß spekulativen – Schlussfolgerungen basieren auf den kleinen, wenig sexualdimorphen* Eckzähnen, einem Merkmal, das schon bei anderen Fossilien zu gleichermaßen weitreichenden wie irreführenden Interpretationen geführt hat. Nach LOVEJOY verschaffte sich ein „Ardi“-Männchen durch den Erwerb des aufrechten Gangs insofern einen großen Selektionsvorteil, als es mit Hilfe der beiden freien Hände das Weibchen mit besonders viel Futter versorgte und dafür – wegen des „geheim gehaltenen“ Eisprungs notwendig – auch permanenten Zugang zur Reproduktionsmöglichkeit erhielt (verdeckte Ovulation ist typisch für *Homo*). Aufgrund dieses Versorgungs- und Sicherungssystems seien die Männchen nicht mehr auf die großen Eckzähne eines territorialen Männchens (wie z. B. Gorillas) angewiesen gewesen. (Damit würde beiläufig auch noch eine gängige Hypothese zur Zahnevolution – Eckzahnreduktion als passive und notwendige Folge der Backenzahnvergrößerung – für ungültig erklärt.) LOVEJOYS „Liebesfreuden“ – „Sex für Futter“, „Futter durch aufrechten Gang“ und „Monogamie für Frieden“ – sprechen brennende Fragen der Menschheitsgeschichte an.

Sollte „Ardi“ tatsächlich zur menschlichen Linie gestellt werden, müsste auch die Anatomie des letzten gemeinsamen Vorfahren von Mensch und Schimpanse komplett anders aussehen als bislang angenommen: kein knöchelgehender Menschenaffe mit Fähigkeit zum Hangeln und/oder Stammgreifklettern, son-

dern ein generalisierter agiler Baumläufer mit Lordose* und mit flachen und kurzgliedrigen Händen und Füßen.

Damit stellen WHITE und Kollegen einen ansehnlichen Teil bisherigen Lehrbuchwissens zur Evolution des Menschen auf den Kopf. Wenn sie Recht hätten, müsste die eindrucksvolle Aneinanderreihung mehrerer sich langsam vom Savannenboden aufrichtender Vorfahren, auf die der Evolutionsunterricht seit Jahrzehnten aufbaut, aus den Lehrbüchern verschwinden. Gleichzeitig würden allerdings auch evolutionskritische Argumente gegen den seit Jahrzehnten angenommenen Übergang vom Knöchelgang zur Bipedie* insofern ins Leere laufen, als der evolutive Weg zum Menschen gar nicht über die betreffenden Formen geführt hätte (BRANDT 1995).

Der Anspruch, den die Autoren für „Ardi“ erheben, wurde von einigen Kollegen als „vermessen“ bezeichnet. Aus einem einzigen Fund eine völlig neue Abstammungsfolge festzulegen, erinnert an die „Stufenleiter“-Evolution des letzten Jahrhunderts („clean view“) (WOOD & HARRISON 2011) statt der inzwischen generell akzeptierten „buschartigen“ Evolutionsvorstellung („messy view“; vgl. Abb. 8) (BEGUN 2004).

So müsste nach Ansicht der Kritiker der „hominide“ Status schon sehr viel besser begründbar sein, um z. B. die gewichtigen Indizien der Vergleichenden Morphologen mit einem Streich vom Tisch zu wischen, auf denen die Rekonstruktionsversuche des gemeinsamen Vorfahren beruhen. So genannte „menschliche“ Merkmale wurden auch in anderen Zusammenhängen beschrieben, ohne ihnen eine phylogenetische* Relevanz für die menschliche Evolution beizumessen. Das heißt: Ähnlichkeiten sind unsichere Belege für gemeinsame Abstammung.

Anpassungen an eine Form des aufrechten Gangs und kleine monomorphe* Eckzähne gab es bei anderen miozänen Menschenaffen wie z. B. *Oreopithecus* (Abb. 7). WHITES Stammbaum müsse zudem noch weit mehr und schwerer wiegende Parallelismen verkraften. Aufgrund der „Mehrdeutigkeit“ morphologischer Merkmale (homoplastisches* „Rauschen“) durch nicht vermeidbare Parallelismen sei eine eindeutige Stammbaumrekonstruktion auf diesem taxonomischen Niveau sowieso nur sehr bedingt möglich (WOOD & HARRISON 2011).

Um diesem allgemeinen Menschenaffen-Dilemma zu entkommen, schlagen THORPE und Kollegen vor, einen generalisierten Astläufer mit bipeder Aufrichtungsfähigkeit an



Abb. 1 Das partielle Skelett von *Ardipithecus ramidus* (Katalognummer ARA-VP-6/500). Man beachte die erstaunlich vollständig erhaltenen Hand- und Fußknochen. (Aus Science 326, 60, Abdruck mit freundlicher Genehmigung).



Abb. 2 Rekonstruktion von *Ardipithecus*, basierend auf dem partiellen Skelett ARA-VP-6/500 und einigen anderen Skelettfragmenten. Die Brustkorbrekonstruktion beruht auf einem Clavicula-Fragment (Schlüsselbein) und der ersten Rippe, der Rest ist angelehnt an *A. afarensis*, ähnlich wie das stark fragmentierte Becken. Dessen Fragmente wurden mittels CT-Scans zusammen „montiert“. (Aus Science 326, 36, Illustrator: J. H. MATTERNES, Abdruck mit freundlicher Genehmigung).

der Basis *aller* Hominoidea anzunehmen, aus dem die hochdiversen Fortbewegungsarten heutiger und ausgestorbener Menschenaffen radiativ evolvierten (THORPE et al. 2007). Diese Minderheitenposition lässt sich jedoch nicht mit den Ergebnissen der Molekularbiologie in Übereinstimmung bringen.

Die Frage, ob *Ardipithecus* (und andere frühe hominide Anwarter wie *Sahelanthropus* und *Orrorin*) tatsächlich als Mitglieder der menschlichen Linie interpretiert werden können, bleibt also bestenfalls offen. Einiges jedoch spricht dafür, dass sie „einfach nur Affen im verworrenen Geäst des Evolutionsbuschs sind“ (HARRISON 2010).

Was von der Süddeutschen Zeitung (SZ 227/2009, Die neue Nummer Eins, Hubert FILSER) als „Paukenschlag gegen die Kreatio-nisten“ angekündigt wurde, richtete sich also eher gegen evolutionäres Lehrbuchwissen. Ob

Kompakt

Im Jahr 2009 wurde ein ungewöhnlich vollständiges, auf 4,4 Millionen Jahre datiertes Skelett (*Ardipithecus ramidus*) in einer umfangreichen Publikationsserie als („hominide“) Vorläuferform auf dem Weg zum Menschen beschrieben (WHITE et al. 2009b).

Der Fund mit dem Spitznamen „Ardi“ ist in verschiedener Hinsicht von herausragender Bedeutung. Das Skelett, das mit Fragmenten von 36 weiteren Individuen gefunden wurde („Familie“), zeigt eine erstaunliche Kombination aus (i) wenigen abgeleiteten „menschlich“ anmutenden Merkmalen (kleine Eckzähne, ein verbreiteter Beckenkamm, Lendenwirbellordose*, eventuell leicht vergrößerte Schädelbasis), (ii) sehr vielen ursprünglichen Merkmalen eines relativ generalisierten Menschenaffen und (iii) dem Fehlen von typischen Schimpansenmerkmalen. Aus dieser bislang unbekannten Merkmalskombination ziehen die Autoren drei weitreichende und kontroverse Schlüsse: (1) *Ardipithecus* sei ein Waldbewohner, der mit seiner weit abstehenden Greifzehe einerseits vierfüßig wie eine agile Meerkatze auf den Ästen lief, sich jedoch auf dem Boden zweibeinig aufrecht fortbewegte. (2) *Ardipithecus* sei ein „Hominide“, d. h. ein Vorfahre an der Basis der menschlichen Linie. (3) *Ardipithecus* soll in Monogamie und friedlichen Familienverbänden gelebt haben.

Wenn diese Annahmen stimmen, müsste die Anatomie des letzten gemeinsamen Vorfahren von Mensch und Schimpanse allerdings komplett anders aussehen als bislang angenommen: Dieser wäre dann kein knöchelgehender schimpansenähnlicher Vorfahre mit Fähigkeit zum Hangeln und/oder Stammgreifklettern, sondern ein generalisierter agiler Baumläufer mit Lordose und mit flachen und kurzgliedrigen Händen und Füßen. Damit würde ein ansehnlicher Teil des bisherigen Lehrbuchwissens zur Evolution des aufrechten Gangs ins Wanken geraten. Die eindrucksvolle Aneinanderreihung mehrerer sich langsam vom Savannenboden aufrichtender Vorfahren des Menschen müsste aus den Lehrbüchern verschwinden.

Die Frage, ob *Ardipithecus* (und andere frühe hominide Anwarter wie *Sahelanthropus* und *Orrorin*) tatsächlich Mitglieder der menschlichen Linie sind, bleibt aufgrund der Befundlage bestenfalls offen. Einiges spricht jedoch dafür, dass diese Formen „einfach nur Affen im verworrenen Geäst des Evolutionsbuschs sind“ (HARRISON 2010). Was die Süddeutsche Zeitung als „Paukenschlag gegen den Kreationismus“ angekündigt hat, dürfte sich entweder als massive Anfrage an scheinbar fest gefügte Evolutionsvorstellungen entpuppen oder sang- und klanglos verhallen.

Ardipithecus eine neue wissenschaftliche Ära in der Paläanthropologie einläutet oder ohne große Nachwirkungen verhallt, bleibt abzuwarten.

Agiler Astläufer und zweibeiniger Bodengänger als Vorfahre des Menschen?

Das partielle Skelett *Ardipithecus ramidus* (Abb. 1) wurde nach fast zwei Jahrzehnten Bearbeitungszeit in 11 Arbeiten einer einzigen Ausgabe des renommierten US-Wissenschaftsmagazins *Science* vorgestellt. Federführende Autoren sind Tim WHITE und Kollegen (WHITE et al. 2009b). Die Autoren der Artikelserie entwerfen ein Bild von in monogamen Sozialgruppen organisierten Waldprimaten, die sich auf horizontalen mitteldicken Baumästen vierbeinig laufend und auf dem Waldboden zweibeinig aufrecht fortbewegten (LOUCHART et al. 2009, LOVEJOY et al. 2009d, WHITE et al. 2009a). Aus Zahnschmelzstruktur (SUWA et al. 2009b) und Biotopanalysen (LOUCHART et al. 2009, WHITE et al. 2009a) kann man auf omnivore Ernährung („Allesfresser“) schließen, die vermutlich sowohl Nahrung auf Bäumen (z. B. weiche

Früchte, ähnlich wie beim Schimpansen) als auch Nahrung auf dem Boden umfasste (z. B. hartschalige Samen).

Die als primitiv beschriebenen Merkmale von *Ardipithecus ramidus* sind ein kleines Gehirn ähnlich dem eines weiblichen Schimpansen (möglicherweise jedoch mit einer Spur von Neuorganisation) (SUWA et al. 2009a), kaum vergrößerte Backenzähne (also anders als bei den Australopithecinen [SUWA et al. 2009b]), Handknochen ohne jegliche Spur von schimpansenähnlichem Knöchelgang und ohne Anzeichen einer Hakenhand (LOVEJOY et al. 2009b), lange Arme, aber flexible Hände, die beim vierfüßigen Gang mit flachem Handteller auf den Ästen aufsetzen, ein kräftiger Daumen, der gut und präzise greifen kann, ein im Mittelteil versteifter Fuß mit weit abstehender Greifgroßzehe (LOVEJOY et al. 2009a), der sowohl den Ast umgreifen als auch den Körper aufrecht balancieren kann (Abb. 2), eine agile, unverkürzte flexible Wirbelsäule mit Lordosefähigkeit, d. h. ohne die für einen Menschenaffen typische Lendenverkürzung und -versteifung.

Ardipithecus besaß einen skurrilen Mix aus menschenähnlichen und affenähnlichen Merkmalen: vierbeiniges Astlaufen und zweibeiniger Waldgang.

Dazu kommt eine erstaunliche Merkmalsmischung im Becken (LOVEJOY et al. 2009d): der obere Teil weist auf eine außergewöhnliche Form des aufrechten Gangs (abgeleitetes Merkmal), der untere Teil des Beckens und der Oberschenkel auf vierbeiniges Klettern hin – ein skurriler Mix aus menschenähnlichen und affenähnlichen Merkmalen, der eine völlig neuartige Fortbewegungsart nahe legen soll: vierbeiniges Astlaufen und zweibeiniger Waldgang.

Sex und mehr – und alles wegen des aufrechten Gangs

Mit „Ardi“ scheint sich zudem eine Jahrzehnte alte Lieblingshypothese von Owen LOVEJOY zu erfüllen, der seinem Namen alle Ehre macht (LOVEJOY 1981): Die Kurzformel heißt Monogamie durch Bipedie*: 1. Sex für Futter. 2. Futter durch aufrechtes Gehen. 3. Frieden durch Monogamie. Der aufrechte Gang wird als Voraussetzung für mehr „Liebesfreuden“ und für die Entwicklung der Monogamie ohne Territorialität angesehen, aufgrund eines speziellen Versorgungssystems der Familie durch das Männchen. Diese gewagte Spekulation zum neu erworbenen Reproduktions- und Sozialverhalten stützt sich einzig und allein auf den geringen Sexu-



Abb. 3 Der in sich kompakte Fuß (links) konnte flach aufliegen, aber sein großer Zeh stand ähnlich einem Daumen weit ab. Die Hand (rechts) ist flexibel und ohne Zeichen von Knöchelgang. Die Eckzähne (oben Mitte) sind wesentlich kleiner als die der Schimpansen (oben rechts; im Vergleich dazu Mensch links). Die Darmbeinschalen von *Ardipithecus* sind vergleichbar verbreitert wie die von „Lucy“ (*Australopithecus afarensis*), während der untere Teil ein typisches Affenbecken ist (gelb). (Aus Science 326, 36, Abdruck mit freundlicher Genehmigung)

aldimorphismus von „Ardi“ – die Männchen haben nur wenig größere Eckzähne und Körpermasse als die Weibchen: die monogame Paarstruktur und die Organisation in friedlichen Familienverbänden hätten ihre Voraussetzung im männlichen Versorgungswesen, welches Konkurrenz- und Hierarchiekämpfe mittels Dominanz und Zahngewalt unnötig mache und sogar zum erhöhten Reproduktionsvorteil führe (SUWA et al. 2009a, LOVEJOY 2009). Damit wäre „Ardi“ ein „Vorzeigetier der Familientherapie“, wie Michael PLAVCAN monogam lebende Affen bezeichnet (in HARMON 2009).

Im paarzentrierten Bindungssystem „erlaubt“ ein Weibchen mit verdeckter (d. h. für andere Männchen nicht sichtbarer) Ovulation nur demjenigen Männchen umso häufigeren Zugang zur Reproduktionsmöglichkeit, welches es am verlässlichsten mit den besten Früchten versorgt (LOVEJOY 2009). Die besten Früchte kann „Mann“ aber nur dann in ausreichender Menge besorgen, wenn die Hände zum Tragen frei sind. In der Tagespresse fand sich sogar die amüsante Vermutung, dass „Ardi“-Männchen ohne große Eckzähne, d. h. mit einem grazileren Gesicht, zudem für die Weibchen attraktiver aussehen und somit ihren Erfolg steigern, was die suggerierte Nähe von „Ardi“ zum Menschen noch weiter verstärkt.

Die Reduktion der Eckzähne unterliegt hier also einem völlig neuen und konträren Erklärungsmodell: man ging bislang davon aus, dass die Reduktion der Eckzähne eine passive und notgedrungene Folge der ernährungsbedingten Backenzahnvergrößerung bei den Australopithecinen sei, deren Verlust durch andere Verteidigungsstrategien ausgeglichen werden musste. „Ardi“ widerlege nun auch diese Vorstellung: seine Kombination von kleinen Eckzähnen und kaum vergrößerten Backenzähnen sei geradezu der Beweis dafür, dass LOVEJOYS elegante Sozial-Lösung die kostenintensiven „Waffen“ im Maul völlig überflüssig mache: der aufrechte Gang ermögliche eine friedliche „Bindung“. (Dass auch vor „Ardi“ einige andere miozäne Menschenaffen – z. B.

Oreopithecus – kleine Eckzähne und eine Art bipeden Gang besaßen, sei hier nur nebenbei angemerkt.)

Wenn die gewagte Kopplung „Monogamie durch Bipedie“ stimmt, dann lägen die Wurzeln *beider* ursprünglich als exklusiv menschlich diagnostizierten Merkmalskomplexe wesentlich früher in der Evolutionsgeschichte und hätten zudem ihren ersten Ursprung in der Baumkrone und nicht in der Savanne. Es scheint, als sollte „Ardi“ schwerwiegende Menschheitsfragen schon sehr früh beantworten: Sex, Futter, Frieden.

Wenn „Ardi“ der erste menschliche Vorfahre wäre ...

Als diagnostisch wichtigstes „hominides“ Merkmal bei *Ardipithecus* gilt neben der eventuell leicht verkürzten Schädelbasis vor allem der

Glossar

ALGV: angenommener letzter gemeinsamer Vorfahre von Mensch und Schimpanse.

Bipedie: Zweibeinigkeit.

„hominid“ in Anführungsstrichen: Mit diesem Begriff werden hier alle (fossilen) Formen bezeichnet, die sich nach der Aufspaltung vom gemeinsamen Vorfahren von Mensch und Affe auf der menschlichen Linie befinden und die früher mit dem gleichen Begriff hominid (ohne Anführungsstriche) bezeichnet wurden. Dieser Begriff hominid hat seit einer wesentlichen Taxonomieveränderung eine andere Bedeutung erworben (aufgrund der genetischen Erkenntnisse werden alle Arten, die zur Familie der Hominidae gehören, als hominid bezeichnet, d. h. Mensch inklusive aller Großen Menschenaffen). Bedauerlicherweise wird er in der Literatur sowohl in der neuen wie in der alten Bedeutung verwendet, was zu viel Verwirrung geführt hat. Deshalb wird er hier in Anführungsstrichen geführt. Einige verwenden synonym dafür hominin.

Homoplasien: Bauplanähnliche Strukturen, die trotz ihrer Ähnlichkeit als mehrfach unabhängig entstanden interpretiert werden müssen. Dazu gehören → Konvergenzen, Parallelentwicklungen und Rückentwicklungen.

Konvergenz: gleichartige Entwicklung ähnlicher Strukturen und Funktionen einzelner Organe nicht abstammungsmäßig verwandter Organismen.

Lordose: s-förmige Biegung der Wirbelsäule

monomorph: (bei beiden Geschlechtern) gleich gestaltet.

Phylogenie: Stammesgeschichte, Evolutionsverlauf.

prädivergent: vor der Trennung von menschlicher und Schimpansenlinie

sektoriales Gebiss: der obere Eckzahn wird am unteren Prämolaren P3 geschliffen.

sexualdimorph: bei den beiden Geschlechtern verschieden gestaltet.

Taxonomie: biologische Arbeitsrichtung, die die Mannigfaltigkeit der Organismen beschreibt, benennt und ordnet.

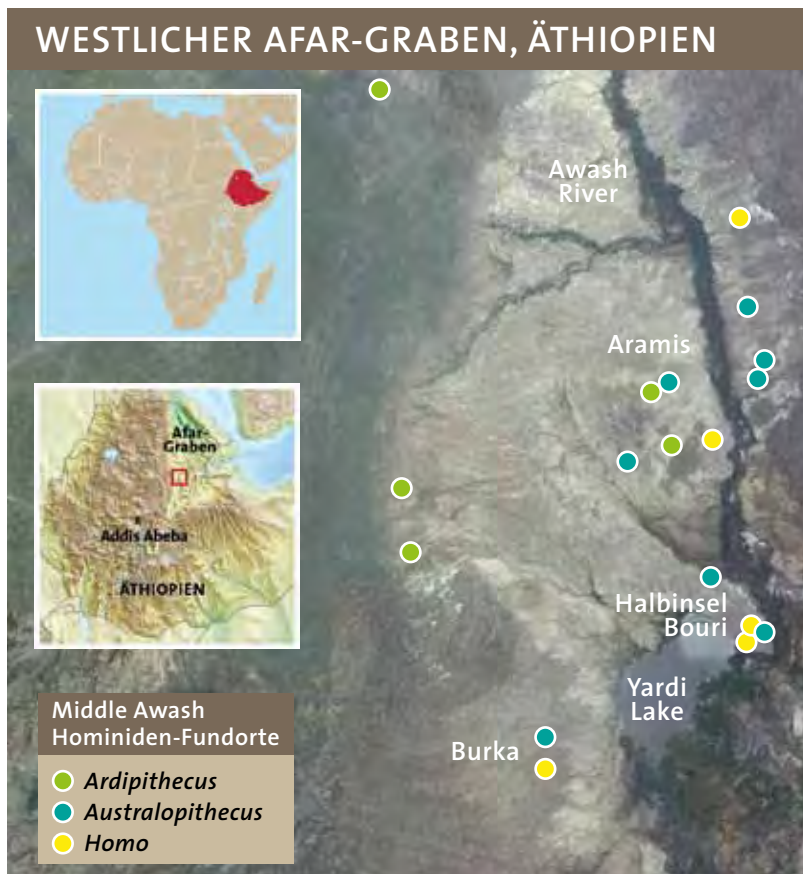


Abb. 4 *Ardipithecus* stammt aus dem sehr fossil-reichen Afar-Dreieck, Äthiopien, wo mehrere Arten der Gattungen *Australopithecus*, *Ardipithecus* und *Homo* entdeckt wurden.

grazile Eckzahnkomplex (kleine, monomorphe* Eckzähne ohne Schleiffacetten, d. h. das Fehlen des sektorialen* Gebisses der Menschenaffen; SUWA et al. 2009a, SUWA et al. 2009b) mit dem daraus resultierenden kurzkiefrigen Gesicht (Abb. 3 oben). Letztere werden sowohl für den „menschlichen“ Status von *Ardipithecus* als auch für dessen Monogamie angeführt. Bezeichnenderweise hat genau dieser Merkmalskomplex in der Taxonomiegeschichte von *Ardipithecus* einige Verwirrung gestiftet und Änderungen in der Taxonomie* erzwungen: der wesentlich primitivere Eckzahnkomplex von *Ardipithecus kadabba*, einer zeitlich früheren Art von *Ardipithecus*, machte zuerst eine Veränderung des Gattungsniveaus (*Australopithecus ramidus* k. wurde zu *Ardipithecus ramidus* k.) und später eine Trennung auf Artniveau notwendig, d. h. *A. kadabba* wurde vom Unterartstatus zur Art erhoben. Dies demonstriert eindrücklich, wie eng die Verzahnung von Phylogenie* und Taxonomie* ist.

Die angeführte und offensichtliche Ähnlichkeit mit dem ebenfalls relativ kurzkiefrigen Gesicht des wesentlich älteren *Sahelanthropus* wirkt wie eine wechselseitige Rechtfertigung, beide Formen – zusammen mit *Orrorin* – als Ausgangsformen der menschlichen Linie einzustufen. (Eine Hand wäscht die andere: der „hominide“ Status von *Sahelanthropus* war ebenfalls schon als problematisch kritisiert worden, da sein Gesicht „viel zu früh viel zu modern“ erscheint [WOOD 2002].)

In diesem Zusammenhang ist interessant, dass es weitere miozäne Menschenaffen gibt, die sowohl bipede Anpassungen als auch kleine Eckzähne und eine kurzkiefrige Schnauze besaßen, z. B. *Oreopithecus* (Abb. 7) aus dem oberen und *Morotopithecus* aus dem unteren Miozän (Abb. 6). Doch diese Formen werden nur als Parallelentwicklungen diskutiert. Offensichtlich hängt es also vom Standpunkt ab, welche Merkmale als Parallelentwicklungen interpretiert werden; eine objektive Bestimmung ist nicht möglich (vgl. Abb. 7). Dabei drängen sich Erinnerungen an frühere Fehldeutungen von kleinen Eckzähnen und kurzen Kiefern auf: „*Ramapithecus*“ als sogenannter Vorfahr des Menschen (vgl. die historische Analyse von HARTWIG-SCHERER 1989). Ob „Ardi“ ein ähnliches Schicksal beschieden ist?

... dann sah das „missing link“ bzw. die menschliche Evolution ganz anders aus!

Als Folge des hominiden Status von *Ardipithecus* (inklusive *Sahelanthropus* und *Orrorin*) wäre der letzte gemeinsame Vorfahre von Affe und Mensch (= ALGV*) älter als bislang angenommen (7-10 statt 5-7 MrJ), aber nicht ganz so alt wie in der *Ramapithecus*-Ära (8-15 MrJ). Doch nicht im höheren Alter liegt die besondere Brisanz dieses Fundes, sondern in dem Anspruch, dass er als mutmaßlicher Vorfahr des Menschen völlig anders ausgesehen haben soll als bisher gedacht. WHITE und Kollegen sind sehr selbstbewusst davon überzeugt, dass *Ardipithecus ramidus* „viele Unsicherheiten über die frühe menschliche Evolution gelöst hat, einschließlich die Natur des letzten gemeinsamen Vorfahren“ (WHITE et al. 2009). Viele bislang gültige Vorstellungen zur Evolution des Menschen werden damit aber umgestürzt, wie die Autoren nicht nur im ersten, sondern auch in den beiden letzten Artikeln der Publikationsserie betonen (WHITE et al. 2009b, LOVEJOY et al. 2009c, LOVEJOY 2009). Erst unlängst unterstreicht LOVEJOY noch einmal explizit die Bedeutung dieses Fundes: *Ardipithecus* „offenbart eine völlig neuartige Sequenz wahrscheinlicher morphologischer Ereignisse, die zum Auftreten des aufrechten Gangs führt“ (LOVEJOY & MACCOLLUM 2011), obwohl diese Hypothese noch mehr Parallelentwicklungen postulieren muss als frühere und weitreichende Veränderungen in der Evolution zum Menschen zur Folge hätte.

Nach Tim WHITE und Kollegen gäbe es den – wie seit einem halben Jahrhundert durchgängig angenommen – knöchelgehenden schimpansenähnlichen ALGV, der sich langsam vom Savannenboden erhebt, überhaupt nicht (außer „in der Phantasie der anderen Paläanthropolo-

gen“). Der „wirkliche“ ALGV sei ein vierfüßig horizontal-kletternder Baumbewohner gewesen, der mit seiner flexiblen lordotischen Wirbelsäule sehr agil war und wie eine Meerkatze mit flachen Hand- und Fußsohlen behände auf den Ästen laufen konnte (Abb. 5). Aus dieser Form habe sich dann durch weitere Körperstammaufrichtung der zweibeinig aufrechte Gang des *Ardipithecus* entwickelt, den er auf dem Waldboden praktizierte. Die Lordose, die Becken- und Schultergürtelkonstruktion, der relativ kurze und in sich versteifte Standfuß (LOVEJOY et al. 2009a) wie auch die Präzisionsgreifhand des Menschen (LOVEJOY et al. 2009b) und einiges mehr seien demnach allesamt von diesem eher generalisierten gemeinsamen Vorfahren abzuleiten. Von einer auch nur annähernd schimpansenähnlichen Morphologie ist nichts auszumachen. Das würde bedeuten, dass sich der Schimpanse morphologisch schneller und stärker verändert haben muss als der Mensch in der gleichen Zeit seit der Aufspaltung, weil er vor allem im postkranialen Skelett eine Reihe von Parallelentwicklungen und Reversionen durchlaufen musste (Hakenhand, Knöchelgang, Lumbalversteifung, Reduktion der Wirbelzahl u. a.).

Von den fünf Merkmalsgruppen, die den Menschen von den Menschenaffen unterscheiden – ein großer Neocortex (Großhirn), Bipedie, verkleinerte Eckzähne bei vergrößerten Backenzähnen, Werkzeugherstellung und eine spezielle soziale Struktur (Paarbindung) – sind nach dieser neuen Hypothese drei Merkmale wesentlich früher entstanden als bislang angenommen und dazu noch in der Baumkrone: Aufrechter Gang, Eckzahnmerkmale und

Paarbindung. Damit wird in dieser Sicht auch deren ursprünglicher diagnostischer Wert für die Gattung *Homo* unscharf und damit wertlos. Ob diese Merkmale jedoch funktionell und konstruktionsäquivalent mit den entsprechenden Merkmalen von *Homo* sind, ist offen und damit auch ihre phylogenetische Bewertung.

Alte Probleme werden beseitigt und neue geschaffen

Die neue Vorstellung zum Vorfahren des Menschen würde auf jeden Fall jedoch eine unerwartete Wendung in eine teilweise verbissene und ermüdende Diskussion des vergangenen halben Jahrhunderts bringen: Man müsste nicht mehr mühselig mögliche morphologische Transformationswege diskutieren, wie eine rigide Knöchelgänger- und Hakenhand sich in eine flexible Greifhand mit Präzisionsgriff entwickeln soll, oder ein weicher kraftvoller Greiffuß in einen rigiden Standfuß. Durch eine solche Wendung wären dann entsprechende kritische Bemerkungen nicht mehr relevant (BRANDT 1995).

Diese „Vereinfachung“ tauschen die Autoren aber teuer ein: Verschiedene ebenfalls sehr komplexe Merkmale der Menschenaffen müssten mehrfach unabhängig voneinander entstanden sein oder man muss mehrere drastische Reversionen (Rückentwicklungen) postulieren, wenn man einen unspezifischen vierfüßigen Astläufer als gemeinsamen Vorfahren annehmen will: die mehrfache Entstehung der Knöchelgängerhand aller Afrikanischen Menschenaffen, die versteifte Lumbalregion und verkürzte Wirbelsäule der Großen Menschenaffen

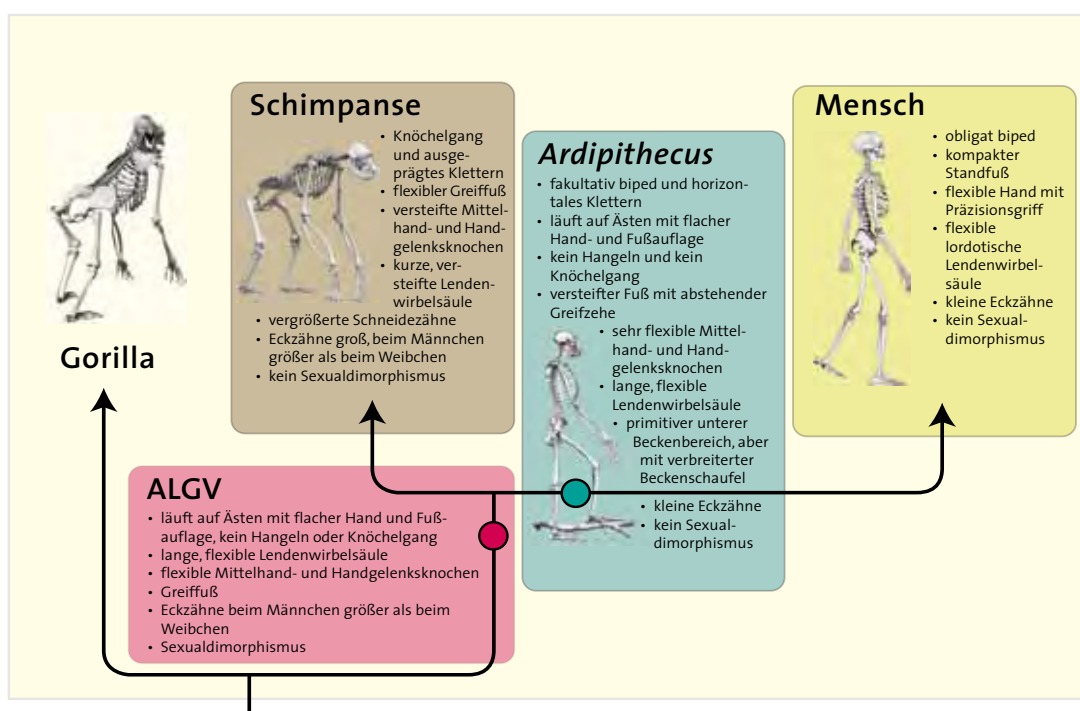


Abb. 5 Cladogramm mit den diagnostisch relevanten Merkmalen von Schimpanse, Mensch und *Ardipithecus* und der hypothetischen Anatomie des ALGV, wie sie WHITE et al. vorschlagen. (Nach LOVEJOY et al. 2009c)

Abb. 6 Einen bipeden Astläufer (*Morotopithecus bishopi*) gab es schon um 20 MrJ, also über 15 Millionen Jahre vor *Ardipithecus*. Die Autoren um WHITE sehen in ihm eine konvergente Entwicklung und betrachten ihn und ähnliche Formen als Parallelentwicklung, ohne einen phylogenetischen Zusammenhang herzustellen. (Illustration: Stephen D. NASH & Laura MACLATCHY/CI. Copyright 1997. Abdruck mit freundlicher Genehmigung)



und ihre Anpassung an die unterschiedlich ausgeprägte hangelnde Fortbewegung. Eine solche Häufung mehrfacher Entstehung hochkomplexer Merkmale erscheint führenden Primatologen wie David PILBEAM oder David BEGUN aber wenig glaubhaft (zitiert in GIBBONS 2009a).

Dieser allseits beklagten und zunehmend unlösbaren Häufung von Parallelismen in allen momentan bekannten Modellen begegnen THORPE und Mitarbeiter mit einer Alternative (THORPE et al. 2007, THORPE et al. 2009, siehe auch FILLER 2007), die innerhalb der Evolutionsbiologie als Minderheitenposition anzusiedeln ist. Diese postuliert einen vierbeinig laufenden und zweibeinig-handunterstützt aufgerichteten Affen im Frühmiozän, aus dem sich alle bekannten Fortbewegungsweisen heutiger und ausgestorbener Menschenaffen entwickelt haben (Schwinghangeln, Hangeln, Bipedie, Knöchelgang, Faustgang).

Diese Autoren sehen in *Morotopithecus* (Abb. 6) einen geeigneten Vertreter, von dem sich auch bipede Formen relativ einfach ableiten ließen (FILLER 2007). Allerdings ist diese Position nicht mit den Ergebnissen der Molekularbiologie (Molekulare-Uhr-Konzept) kompatibel.

Kritische Kollegen: Ist „Ardi“ doch nur ein Affe?

Obwohl inzwischen zwei Jahre seit der Veröffentlichung vergangen sind, kann man nur auf wenige Seiten kritischer Primärliteratur in referierten Journalen zurückgreifen (HARRISON 2010, SARMIENTO 2010, CERLING et al. 2010, WOOD & HARRISON 2011).

In den darüber hinaus existierenden Interviews mit Wissenschaftlern in *Science* oder *Nature* findet sich neben dem berechtigten Beifall für Auffindung, Präparation und Analyse dieses erstaunlichen Fossils und der damit zusammenhängenden wissenschaftlichen Leistung auch verständlicher Ärger über die Interpretationen der Autoren, welche die jahrzehntelange Arbeit früherer Paläanthropologen, vergleichender Morphologen und Evolutionsbiologen zur Makulatur machen.

Neben den „üblichen“ Anfragen wie Verlässlichkeit der Rekonstruktion (HARMON 2009), v. a. wegen des extrem bröseligen Fossilzustands und der damit verbundenen Interpretationsunsicherheiten wird die angenommene Bipedie auch grundsätzlich in Frage gestellt (JUNGERS in SHREEVE 2009). Die angeblich „fakultative Bipedie“ des *Ardipithecus* relativiert JUNGERS durch die Bemerkung, dass auch der Mensch ein „fakultativer Kletterer“ sei. BEGUN zweifelt daran, dass aus dem extrem bröseligen Material eine vorlagenfreie Rekonstruktion möglich sei, da die Kenntnis des „Lucy“-Beckens die Rekonstruktion stark beeinflusst (zitiert in HARMON 2009). Auch der Wald als Lebensraum wurde – zumindest partiell – in Frage gestellt (CERLING et al. 2010), möglicherweise in dem Ansinnen, die klassische Hypothese doch noch zu retten, wonach der Mensch in der Savanne entstand. Besonders die Rekonstruktion des Sozialsystems (Monogamie aus Fossilien abgeleitet) wird kaum für möglich erachtet (Michael PLAVCAN in HARMON 2009).

Hauptkritikpunkt ist aber ohne Zweifel der brüchige „hominide“ Status von „Ardi“. Man könne mit gleichem Recht „Ardi“ als Vorfahren des Schimpansen oder als eine andere prädivergente* Form betrachten oder als eine Reliktform eines nicht näher definierten Menschenaffen aus dem Miozän (SARMIENTO 2010, WOOD & HARRISON 2011, HARRISON 2010), eben als eine der vielen Formen auf der großen „Spielwiese“ der Evolution. Hier klingt der Review von WOOD & HARRISON (2011) fast wie ein Aufruf zu einem Moratorium, auf keinen Fall solche voreiligen Schlüsse aus einem noch so vollständigen Einzelfund zu ziehen und alle bislang bekannten Erkenntnisse und Hypothesen über den Haufen zu werfen. Man habe schon zuvor durch voreilige Schlüsse Unheil angerichtet, wie man aus dem Lehrstück „*Ramapithecus*“ und seiner fehlgeleiteten Eckzahndiagnostik entnehmen könne (WOOD & HARRISON 2011; siehe dazu auch die historische Analyse von HARTWIG-SCHERER 1989).

WHITES etwas anachronistisch anmutende Auffassung der linearen Abfolge „Vorfahre-Nachfahre“, der sogenannten „Stufenleiter“-Evolutionsvorstellung aus dem letzten Jahr-

A Merkmale für den „hominiden“
Status von *Ardipithecus* (Nach
WOOD & HARRISON 2011)

1. Relativ kleinere Schneidezähne
2. Kleine Eckzähne mit wenig Sexualdimorphismus
3. Kleinere P3
4. Kein C/P3-Schleifkomplex (=fehlendes Diastema)
5. Relativ kurzes (orthognathes) Gesicht
6. Nach vorne verlagertes Foramen magnum
7. opponierbarer Daumen
8. Becken mit mediolateral verbreitertem Ilium
9. Verkürzte Schambeinfuge
10. Ein prominenter Iliacstachel



B Merkmale für den „hominiden“ Status
von *Oreopithecus* (Nach HÜRZELER 1949)

1. Relativ kleinere vertikale Schneidezähne
2. Kleine Eckzähne mit wenig Sexualdimorphismus
3. Kleinere P3
4. Kein C/P3-Schleifkomplex
– Kein Diastema
5. Vertikale Symphyse in der Mandibel
– kurzes orthognathes Gesicht
– nach vorne platziertes Zygomatikum
– nach vorne weisende Nasenbeine
6. nach vorne verlagertes Foramen magnum
7. opponierbarer Daumen
8. Becken mit kurzen und mediolateral verbreitertem Ilium
9. kurze Schambeinfuge
10. großer Iliacstachel



hundert (Abb. 8a) lasse nach WOOD & HARRISON (2011) alle neueren Erkenntnisse über Cladismus und allgemeine Evolutionsbiologie außer Acht. Es sei zwischenzeitlich klar, dass der Stammbaum des Menschen (und vieler anderer Organismengruppen) wesentlich mehr einem sehr ausladenden Busch mit vielen unproduktiven Seitenästen als einem schlanken Baum gleiche. „Ardi“ sei deshalb viel eher eine Form unter vielen anderen auf der großen evolutionären „Spielwiese“ gewesen, und eben nicht ein menschlicher Vorfahr. Auch wenn diese Vorstellung fast ebenso viele Parallelismen tolerieren muss, sei dies eine robustere und „sparsamere“ Version der menschlichen Phylogenie. Auch SARMIENTO fordert, dass zuerst der evolutionsgeschichtliche Verlauf der jeweils involvierten Reversionen und Parallelismen geklärt werden müsse, bevor ein Fossil zum Homininen erhoben werden könne (SARMIENTO & MELDRUM 2011).

Ein so weit reichender phylogenetischer Anspruch benötigt wesentlich robustere Indizien, um die fundierten Ergebnisse der vergleichenden Morphologen und die unter evolutionären Gesichtspunkten gut begründbare retrospektiv konstruierte Anatomie eines gemeinsamen Vorfahren zu verwerfen, welche auf den gemeinsamen und abgeleiteten Merkmalen von Schimpanse und Mensch basiert.

Sogenannte „menschliche“ Merkmale tauchen auch an verschiedenen anderen Stellen unabhängig voneinander in verschiedenen Linien auf, ohne dass ihnen eine phylogenetische Relevanz für die menschliche Evolution zugesprochen werde (sogenannte Parallelentwicklungen, z. B. bei *Oreopithecus*; vgl. Abb. 7). Um mit PETER ANDREWS zu sprechen (zitiert in GIBBONS 2002): „Nicht jeder zweibeinige Affe ist gleich ein menschlicher Vorfahr!“ Wieso solle man jetzt ausgerechnet für „Ardi“ eine Aus-

nahme machen? Schon allein die pure Wahrscheinlichkeit spräche gegen die menschliche Vorfahrenschaft und für einen weiteren ausgestorbenen „menschenähnlichen“ Seitenast ohne phylogenetische Verbindung zum Menschen.

Beide gegensätzlichen Positionen sehen sich allerdings mit dem gleichen Problem konfrontiert, nämlich dass ähnliche Skelettmorphologien nicht unbedingt auch ein Indiz für gemeinsame Vorfahrenschaft sein müssen. (Genvergleiche heute lebender Formen ergeben ein eindeutigeres Ergebnis bezüglich der Phylogenie der Menschenaffenartigen.) Dies erinnert an die mehrfach geführte Diskussion, inwiefern eine verlässliche Stammbaumrekonstruktion wegen der „Mehrdeutigkeit“ morphologischer Merkmale und des homoplastischen* „Rauschens“ (Parallelismen, Konvergenzen, Reversionen) auf diesem taxonomischen Niveau möglich ist (WOOD & HARRISON 2011).

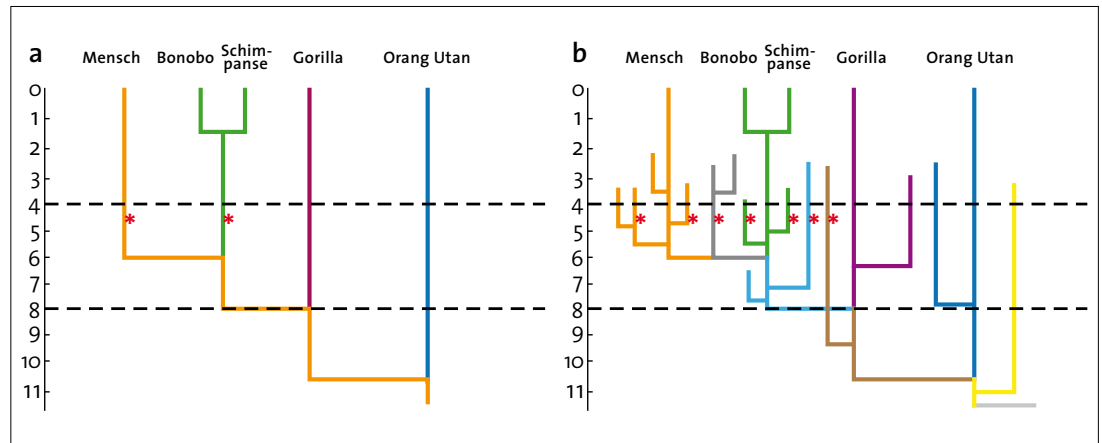
Ein zuverlässiger Rückschluss auf die Morphologie des ALGV aufgrund eines einzigen Fossils ist ebenfalls grundsätzlich ziemlich fragwürdig, da man sogar schon allein aus Schädelmerkmalen aller momentan diskutierten „Hominiden“ *Ardipithecus*, *Orrorin tugenensis* und *Sahelanthropus* nicht auf die Anatomie des ALGV schließen könne (ebensowenig auf die eines Stamm-Hominiden oder eines Stamm-Schimpanzen) (COBB 2008).

Die formulierten Hypothesen fordern auf ganzer Breite zum Umdenken auf.

Ardipithecus dürfte also Diskussionsstoff für weitere Anthropologengenerationen liefern, denn die formulierten Hypothesen fordern auf ganzer Breite zum Umdenken auf. Folgt man den Autoren der Originalartikel in *Science*, dann war *Ardipithecus* kurz nach dem Affe-Mensch-Trennungspunkt eine Form, die zur

Abb. 7 Vor über 60 Jahren wurde *Oreopithecus* aufgrund von etwa 15 diagnostischen Merkmalen als „Hominide“ eingeführt (HÜRZELER 1949), also weit besser begründet als der hominide Status von *Ramapithecus* über ein Jahrzehnt später. HÜRZELERS Liste ähnelt verblüffend derjenigen, die 2009 für den „hominiden“ Status von *Ardipithecus* angeführt wurde (es wurden die 10 wichtigsten ausgewählt) (nach WOOD 2011, verändert). Inzwischen werden die „hominiden“ Merkmale von O. entsprechend der herrschenden Vorstellung als Parallelentwicklung interpretiert. Ob dieses Schicksal auch *Ardipithecus* zuteil wird? (Rekonstruktion von *Oreopithecus* nach KÖHLER & MOYÀ-SOLÀ 1997; von *Ardipithecus* aus *Science* 326, S. 1598, Abdruck mit Genehmigung, Illustrator: J. H. MATTERNES)

Abb. 8 Je nach Stammbaumvorstellung gibt es unterschiedlich viele phylogenetische Positionsmöglichkeiten für *Ardipithecus*: Die lineare Vorstellung (a, „clean view“), mit der WHITE et al. argumentieren, ist heute eher überholt: der 4,4 MrJ alte *Ardipithecus* kann hier nur ein Vorfahre des Menschen oder des Schimpansen sein. Nach b, dem „unordentlichen“ Stammbaum („messy view“) kann es eine Reihe verschiedener Möglichkeiten für seine phylogenetische Position geben (Sterne).



menschlichen Linie führte und die eine völlig neue Morphologie für den wesentlich älteren ALGV impliziert und damit sämtliche bisherigen Überlegungen zur Entstehung der Bipedie zu Makulatur macht. Oder aber *Ardipithecus* gehört zu der hochvariablen Radiationsgruppe spätmiozäner Menschenaffen ohne direkte phylogenetische Verbindung mit dem Menschen, d. h. gehört „an die Basis einer neuen Adaptationsstufe“, wie Bernard WOOD die Erstbeschreibung von *Ardipithecus* kommentierte (WOOD 2002). Friedemann SCHRENK nennt solche Episoden „experimentelle Phasen“ auf dem Weg zum Menschen, die durch die vielen mehr oder weniger parallel vorkommenden, nicht näher miteinander verbundenen Fossilformen dokumentiert seien (SCHRENK et al. 2004). Es handle sich sozusagen um verschiedene Variationen des gemeinsamen Themas „Körperstammaufrichtung“, ohne dass man diese Fossilien unbedingt in die Vorfahrenschaft des Menschen einordnen muss. Ein linearer Stammbaum („clean view“) sei jedenfalls nicht rekonstruierbar, vielmehr gebe es unübersichtliche Verzweigungen („messy view“; Abb. 8b). Aus dem Geflecht verschiedener Formen könne nicht der gemeinsame Vorfahre ausgemacht werden. Wenn man daher auf den Entwurf konkreter Stammbäume verzichte, müssten diese nicht bei jedem neuen Fund geändert werden. Das häufige Vorkommen von Homoplasien (Konvergenzen, Parallelismen und Rückentwicklungen) muss allerdings in jedem Fall in Kauf genommen werden, wobei die Mechanismen, die zum unabhängigen Auftreten gleicher oder ähnlicher Merkmale führen, im Einzelnen unbekannt sind.

Auch wenn SCHRENK (2010) im Titel seines *Spektrum*-Artikels „Alle Stammbäume sind Schall und Rauch“ diese Position unmissverständlich klargemacht hat, möchte doch jeder Forscher gerne den ältesten und vollständigsten Hominiden, den direkten menschlichen Vorfahren, aus dem Boden heben und einen neuen Stammbaum konstruieren. (SARMIENTO [2010] vermutet darin auch den Grund dafür,

dass es wesentlich mehr Hominiden- als Affenvorfahren gibt.)

Wer erlaubt welche Spekulationen?

Die Hypothesen von WHITE und LOVEJOY entbehren nicht einer gewissen Grandiosität. JUNGERS nennt die Interpretationen „stark überzogen“, „hochtrabend“ und hält sie für „Effekthascherei“ (in HARMON 2009). Tatsächlich behaupten die Autoren nicht ohne Selbstbewusstsein, dass „viele der früheren Hypothesen über den letzten gemeinsamen Vorfahren ... inkorrekt“ seien und erklären diese „Annahmen (presumptions) für null und nichtig“ (LOVEJOY 2009; „presumption“ kann laut Wörterbuch auch mit Einbildung, Vermessenheit und Anmaßung übersetzt werden). Sie bezeichnen die ursprünglichen Vorstellungen als „irrelevant“ und als „narratives“, d. h. als „Geschichten“, was ein wenig nach Nestbeschmutzung klingt (LOVEJOY et al. 2009b). Mir persönlich erscheint ihre „Geschichte“ um einiges phantastischer.

Frühere Hypothesen über die Evolution des aufrecht gehenden Menschen werden nun von LOVEJOY und Kollegen als „Spekulationen“ herabgestuft.

Es ist zwar der normale Gang der Wissenschaft, dass alte Hypothesen durch neue ersetzt werden. Doch dass ein einziger Fund lang überdauernde Vorstellungen mehrerer Wissenschaftlergenerationen mit einem Schlag zunichte machen soll, wäre schon ein seltenes Ereignis. Wenn zudem noch behauptet wird, dass die früheren Hypothesen über die Evolution des aufrecht gehenden Menschen „Spekulationen“ waren (LOVEJOY et al. 2009b), ist man doch irritiert angesichts der Tatsache, dass diese den Schüler- und Studentengenerationen der letzten Jahrzehnte eher als gesichertes Wissen und nicht als vage Spekulationen vermittelt wurden.

Wenn die Autoren behaupten, dass die bis-

herigen Lehrbuchvorstellungen spekulativ sind, dann ist der Gedanke auch erlaubt, dass die Autoren des *Science*-Bandes die eine Spekulation durch eine andere – durchaus grandiose – ersetzen. Solange beide Spekulationen als solche auch in der Presse und in den Schulbüchern kommuniziert würden, wäre dies durchaus zu begrüßen, zumal evolutive Vorstellungen zuweilen eher wie eherne Gesetze als wie vorsichtige Hypothesen dargestellt werden.

Offenkundig wirft dieser phänomenale Fund mehr Fragen auf, als er Antworten gibt. Der Astgänger *Ardipithecus* sägt an mehreren Ästen gleichzeitig, verstört herkömmliche Vorstellungen und beschäftigt Evolutionsvertreter wie deren Kritiker gleichermaßen. Man hört schon das Raunen des paläanthropologischen Mantras (BEGUN 2004): „We need more fossils!“ Ob diese dann zu mehr Klarheit helfen, ist eher ein philosophisches Problem, denn ob nun *Ardipithecus*, *Orrorin*, *Sahelanthropus* oder irgendein anderer miozäner Menschenaffe „ein Kandidat für einen Stammhominiden ist“, wird nach Meinung von Bernard WOOD „nie prüfbar sein“ (nach WOOD 2002). Dass es einen solchen Kandidaten gegeben haben muss, wird in allen evolutionsbiologischen Modellen als gegeben vorausgesetzt.

Literatur

- BEGUN DR (2004) Anthropology. The earliest hominins – is less more? *Science* 303, 1478–1480.
- BRANDT M (1995) Der Ursprung des aufrechten Ganges. Zur Fortbewegung der plio-pleistozänen Hominiden. Neuhausen-Stuttgart.
- CERLING TE, LEVIN NE, QUADE J, WYNN JG, FOX DL, KINGSTON JD, KLEIN RG & BROWN FH (2010) Comment on the paleoenvironment of *Ardipithecus ramidus*. *Science* 328, 1105; author reply 1105.
- COBB SN (2008) The facial skeleton of the chimpanzee-human last common ancestor. *J. Anat.* 212, 469–85.
- FILLER AG (2007) Homeotic evolution in the mammalia, diversification of therian axial seriation and the morphogenetic basis of human origins. *PLoS One* 2, e1019.
- GIBBONS A (2009a) Ancient Skeleton May Rewrite Earliest Chapter of Human Evolution. *ScienceNow* <http://news.sciencemag.org/sciencenow/2009/10/01-01.html>.
- GIBBONS A (2009b) *Ardipithecus ramidus*. A new kind of ancestor, *Ardipithecus* unveiled. *Science* 326, 36–40.
- FLEAGLE JG (1988) Primate adaptation & evolution. San Diego.
- HARMON K (2009) Long-awaited research on a 4.4-million-year-old hominid sheds new light on Last Common Ancestor. *Sci. Am.* Oct. 1, 2009, <http://www.scientificamerican.com/article.cfm?id=ardi-hominid-human-ancestor>
- HARRISON T (2010) Anthropology, Apes among the tangled branches of human origins. *Science* 327, 532–534.
- HARTWIG-SCHERER S (1989) *Ramapithecus* – Vorfahre des Menschen? Berlin, Zeitjournal-Verlag.
- HARTWIG-SCHERER S (2001a) *Ardipithecus* – *Orrorin* Konkurrent – schlägt zurück. *Stud. Int. J.* 8, 88–89.
- HARTWIG-SCHERER S (2001b) Haben die Australopithecinen ausgesiedet? *Kenyanthropus* und *Orrorin* rütteln am Stammbaum. *Stud. Int. J.* 8, 85–88.
- HÜRZELER J (1949) Neubeschreibung von *Oreopithecus bambolii* GERVAIS. *Schweiz. Palaeont. Abh.* 66, 1–20.
- KÖHLER M & MOYÀ-SOLÀ S (1997) Ape-like or hominid-like? The positional behavior of *Oreopithecus bambolii* reconsidered. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 94, 11747–11750.
- LOUCHART A, WESSELMAN H, BLUMENSCHINE RJ, HLUŠKO LJ, NJAU JK, BLACK MT, ASNAKE M & WHITE TD (2009) Taphonomic, avian, and small-vertebrate indicators of *Ardipithecus ramidus* habitat. *Science* 326, 66e1–4.
- LOVEJOY CO (1981) The Origin of Man. *Science* 211, 341–350.
- LOVEJOY CO (2009) Reexamining human origins in light of *Ardipithecus ramidus*. *Science* 326, 74e1–8.
- LOVEJOY CO, LATIMER B, SUWA G, ASFAW B & WHITE TD (2009a) Combining prehension and propulsion, the foot of *Ardipithecus ramidus*. *Science* 326, 72e1–8.
- LOVEJOY CO, SIMPSON SW, WHITE TD, ASFAW B & SUWA G (2009b) Careful climbing in the Miocene, the forelimbs of *Ardipithecus ramidus* and humans are primitive. *Science* 326, 70e1–8.
- LOVEJOY CO, SUWA G, SIMPSON SW, MATTERNES JH & WHITE TD (2009c) The great divides, *Ardipithecus ramidus* reveals the postcrania of our last common ancestors with African apes. *Science* 326, 100–106.
- LOVEJOY CO, SUWA G, SPURLOCK L, ASFAW B & WHITE TD (2009d) The pelvis and femur of *Ardipithecus ramidus*, the emergence of upright walking. *Science* 326, 71e1–6.
- SARMIENTO EE (2010) Comment on the paleobiology and classification of *Ardipithecus ramidus*. *Science* 328, 1105; author reply 1105.
- SARMIENTO EE & MELDRUM DJ (2011) Behavioral and phylogenetic implications of a narrow allometric study of *Ardipithecus ramidus*. *Homo* 62, 75–108.
- SCHRENK F (2010) Evolution des Menschen, „Alle Stammbäume sind Schall und Rauch“. *Spektrum der Wissenschaft* September, 68–73.
- SCHRENK F, SANDROCK O & KULLMER O (2004) An »Open Source« Perspective of earliest hominid origins. *Coll. Anthropol.* 28 Suppl 2, 113–119.
- SHREEVE J (2009) Oldest skeleton of human ancestor found. <http://news.nationalgeographic.com/news/2009/10/091001-oldest-human-skeleton-ardi-missing-link-chimps-ardipithecus-ramidus.html>.
- SUWA G, ASFAW B, KONO RT, KUBO D, LOVEJOY CO & WHITE TD (2009a) The *Ardipithecus ramidus* skull and its implications for hominid origins. *Science* 326, 68e1–7.
- SUWA G, KONO RT, SIMPSON SW, ASFAW B, LOVEJOY CO & WHITE TD (2009b) Paleobiological implications of the *Ardipithecus ramidus* dentition. *Science* 326, 94–99.
- THORPE SK, HOLDER R & CROMPTON RH (2009) Orangutans employ unique strategies to control branch flexibility. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106, 12646–12651.
- THORPE SK, HOLDER RL & CROMPTON RH (2007) Origin of human bipedalism as an adaptation for locomotion on flexible branches. *Science* 316, 1328–1331.
- WHITE T, SUWA G & LOVEJOY C (2010) Response to Comment on the Paleobiology and Classification of *Ardipithecus ramidus*. *Science* 328, 1105.
- WHITE TD, AMBROSE SH, SUWA G, SU DF, DEGUSTA D, BERNOR RL, BOISSERIE JR, BRUNET M, DELSON E, FROST S, GARCIA N, GIAOURSAKIS IX, HAILE-SELASSIE Y, HOWELL FC, LEHMANN T, LIKIUS A, PEHLEVAN C, SAEGUSA H, SEMPREBON G, TEAFORD M & VRBA E (2009a) Macrovertebrate paleontology and the Pliocene habitat of *Ardipithecus ramidus*. *Science* 326, 87–93.
- WHITE TD, ASFAW B, BEYENE Y, HAILE-SELASSIE Y, LOVEJOY CO, SUWA G & WOLDEGABRIEL G (2009b) *Ardipithecus ramidus* and the paleobiology of early hominids. *Science* 326, 75–86.
- WOOD B (2002) Hominid revelations from Chad. *Nature* 418, 133–135.
- WOOD B & HARRISON T (2011) The evolutionary context of the first hominins. *Nature* 470, 347–352.