

Bewegte sich der „Vormensch“ auch auf allen Vieren?

Wie der Hominidenstatus der Australopithecinen schwindet

Michael Brandt, Zittauer Str. 22, 01099 Dresden

Zusammenfassung: Der Mensch ist das einzige Lebewesen, das sich gewohnheitsmäßig auf zwei Beinen schreitend fortbewegt. Die Frage nach der Entstehung dieser Fortbewegungsweise ist deshalb eine Kernfrage in allen evolutionären Konzepten zur Entstehung der Menschheit. Lange Zeit war die Meinung vorherrschend, daß die im Kopfbereich recht großaffenähnlichen Australopithecinen einen menschlichen oder nahezu menschlichen zweibeinigen Gang praktiziert hätten. Sie hat wesentlich zur Anerkennung der Australopithecinen als frühe Hominiden („Vormenschen“) Mitte des 20. Jahrhunderts geführt. Seit knapp zwei Jahrzehnten mehrten sich jedoch die Hinweise dafür, daß der zweibeinige Gang der Australopithecinen dem des Menschen sehr unähnlich war und daß diese Wesen über die Fähigkeit zum Klettern verfügten. Wie konnten die Australopithecinen aber bei schlechter Fortbewegung auf zwei Beinen schnell vor Feinden auf den nächsten Baum fliehen? Einige alte und neue Daten sowie eine alternative Deutung zahlreicher bekannter Skelettmerkmale eröffnen die Möglichkeit, daß die Australopithecinen sich effektiv auch auf allen Vieren fortbewegen konnten. Die Fortbewegungsanpassungen bei den verschiedenen Arten des australopithecinen Formenkreises waren wahrscheinlich sehr unterschiedlich ausgebildet.

Es ist kaum möglich, in einem evolutionären Ursprungsmodell plausible Selektionsdrücke anzugeben, die zur Entstehung des ineffektiven zweibeinigen Ganges der Australopithecinen geführt haben. Im Rahmen des Grundtypkonzeptes der Schöpfungslehre entfällt diese Suche. Die Australopithecinen können in diesem Ursprungskonzept als ein geschaffener Grundtyp interpretiert werden, der mit seinem Gesamtfortbewegungsrepertoire gut an seine Umwelt angepaßt war.

Die neuere Datenlage legt es nahe, den Hominidenstatus der Australopithecinen grundsätzlich anzufragen. Es gibt aber derzeit keine Formen, die an die Stelle dieser Wesen treten könnten. Eine Anfrage an den Hominidenstatus der Australopithecinen würde deshalb zugleich die geltende Sicht in Frage stellen, nach der die Abstammung des echten Menschen von tierischen Vorfahren fossil dokumentiert sei. Da jede grundsätzliche Anfrage an das evolutionäre Gesamtmodell der Paläoanthropologie tabu ist, wird der Status der Australopithecinen als Vormenschen wahrscheinlich solange nicht aufgegeben werden, bis andere Kandidaten als Ersatz gefunden sind.

Vorbemerkungen

Das britische Wissenschaftsjournal „Nature“ ist für Überraschungen auf dem Gebiet der Paläoanthropologie immer gut. RICHMOND & STRAIT haben in der Ausgabe vom 23. März 2000 über Merkmale am körperfernen Ende der Speiche (einer der beiden Unterarmknochen) bei zwei *Australopithecus* („Vormenschen“-)Arten berichtet, die bis dahin nur beim Schimpansen und Gorilla bekannt waren. Diese Merkmale stehen im Zusammenhang mit dem Knöchelgang, einer speziellen Fortbewegungsweise der beiden Afrikanischen Großaffengattungen, *Gorilla* und *Pan* (Schimpanse). Die „Nature“-Autoren sehen in diesen Merkmalen zwar keinen Hinweis auf einen Knöchelgang, aber auf knöchelgehende Vorfahren der Australopithecinen.

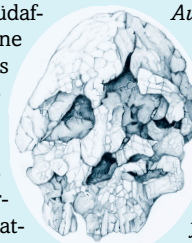
Heute wird von den meisten Paläoanthropologen die Meinung vertreten, daß die Australopithecinen auf zwei Beinen gingen und in Bäumen kletterten. Ist aber eine zusätzliche Fortbewegung der Australopithecinen auf allen vier Beinen (Quadrupedie) auszuschließen? Die Publikation von RICHMOND & STRAIT (2000) ist Anlaß, dieser Frage im Folgenden nachzugehen.

Warum ist die Fortbewegung der Australopithecinen ein wichtiges Thema?

Der Mensch ist das einzige Lebewesen, das sich gewohnheitsmäßig auf zwei Beinen schreitend

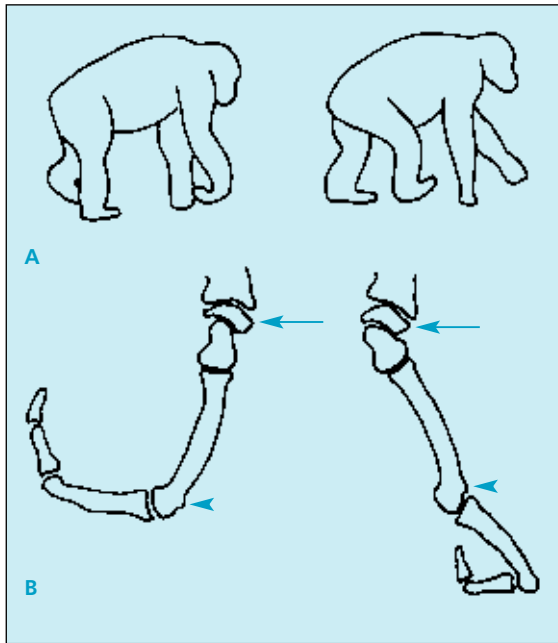
Australopithecus

Die Australopithecinen („Südaffen“) sind eine ausgestorbene Gruppe der Hominoidea aus dem Plio-Pleistozän. Alle Gattungen der australopithecinen Formen (Australomorphe) bilden möglicherweise zusammen einen Grundtyp. Sie werden häufig in vier bis sechs Gattungen und 13 Arten unterteilt:



Australopithecus anamensis, *Australopithecus bahrelghazali*, *Australopithecus garhi*, *Australopithecus (Homo) habilis*, *Paranthropus (Australopithecus) aethiopicus*, *Paranthropus (Australopithecus) boisei*, *Paranthropus (Australopithecus) robustus*, *Kenyanthropus platyops* (s. Abb.), *Kenyanthropus (Australopithecus)*, *Ardipithecus ramidus*, *Australopithecus (Homo) rudolfensis*, *Orrorin tugenensis*, *afarensis*, *Australopithecus africanus*,

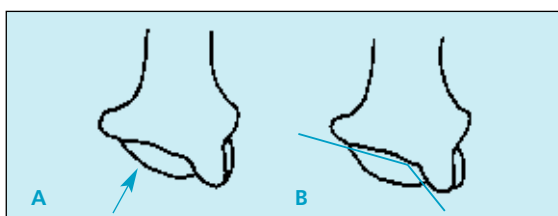
Abb. 1: Das Handgelenk während der Schwingphase (links) und während der Abstützphase (rechts) beim Knöchelgehen (nach RICHMOND & STRAIT 2000). (A) Der Umriss des Schimpansen beim Knöchelgehen. (B) Schematischer Schnitt der Hand vom Schimpansen durch den dritten Strahl in der Parasagittalebene. Der Pfeil weist auf die dorsale Spitze des Os scaphoideum. Eine leichte Konkavität auf dem Os scaphoideum ist einer gegenüberliegenden Konvexität auf dem Radius angepasst. Die Konvexität befindet sich auf dem Rand des nach distal ragenden dorsalen Kammes auf dem Radius. Bei gestrecktem Handgelenk während der Abstützphase des Knöchelgehens sind der Radius und das Os scaphoideum in einer engverzahnten Position. Damit existiert ein passiver Mechanismus gegen eine Überstreckung im Handgelenk. Ein zweites wichtiges Knöchelgehermerkmal ist ein Knochenkamm am Kopf des dritten Mittelhandknochens dorsalseitig (Pfeilspitze).



fortbewegt. Die Frage nach dem Erwerb dieses Ganges ist deshalb eine Kernfrage in allen evolutionären Konzepten zur Entstehung der Menschheit. Gibt es aber fossile Formen, die die Entstehung des menschlich zweibeinigen Ganges aus dem Tierreich dokumentieren? Seit Mitte des 20. Jahrhunderts wird diese Frage in der populären, aber auch in der Fachliteratur von wenigen Ausnahmen abgesehen mit einem klaren Ja beantwortet. Diese eindeutige Antwort wird in jüngerer Zeit aber durch eine zunehmende Anzahl von Daten in Frage gestellt.

1925 stellte DART die Behauptung auf, daß ein kurz zuvor entdecktes Fossil (Schädelinnenausguß mit anhaftendem Gesichtsskelett) sich einst auf zwei Beinen fortbewegt habe. DART schloß bei diesem ersten *Australopithecus*-Fund, dem Kind von Taung, aus der Stellung des Hinterhauptlochs auf diese Fortbewegung. Zusammen mit anderen menschenähnlichen Merkmalen im Gesicht-, Zahn- und Gehirnbereich kam DART zur Auffassung, ein Bindeglied zwischen Affe und Mensch gefunden zu haben. Zunächst fand DART wenig Zustimmung in der Fachwelt. Mitte des 20. Jahrhunderts änderte sich dann das Meinungsklima in dieser Frage rasch, wozu Autoritäten wie KEITH und CLARKE entscheidend beitrugen. Man meinte nun, daß in der Zwischenzeit entdeckte postcraniale Knochen von *Australopithecus* eine menschliche oder zumindest nahezu menschliche Fortbewegung beweisen würden. Seit dieser Zeit werden die

Abb. 2: Linker distaler Radius von palmar mit Darstellung eines (A) nach distal hervortretenden dorsalen Randes (Pfeil) und (B) Winkels zwischen der Gelenkfläche des Os scaphoideum und Os lunatum (nach RICHMOND & STRAIT 2000).



Australopithecinen von fast allen Paläoanthropologen als frühe Hominiden („Vormenschen“) eingestuft. Diese Fossilgruppe, so behauptet man, würde einen entscheidenden Evolutionsschritt hin zur menschlichen Fortbewegung bei unbestritten noch vielen vorhandenen großaffenähnlichen Merkmalen demonstrieren. Zahlreiche bildnerische Gestaltungen haben diese Sicht auch einem breitem Publikum nahegelegt. Dieses scheinbar überzeugende Bild von *Australopithecus* (und „*Homo habilis*“) hat erhebliche Risse bekommen, die immer breiter werden. Dabei stellt eine Publikation von STERN & SUSMAN aus dem Jahr 1983 einen Wendepunkt dar. Die beiden Autoren kamen aufgrund einer Analyse des gesamten postcranialen Materials von *Australopithecus afarensis* zu dem Schluß, daß diese Lebewesen sich zwar biped (auf zwei Beinen) fortbewegten, daß ihre Bipedie aber von der des Menschen deutlich verschieden war. Außerdem identifizierten STERN & SUSMAN 1983 zahlreiche Klettermerkmale bei *Australopithecus afarensis*. In der Folgezeit wurden weitere Daten zusammengetragen, die diese Sicht überzeugend unterstützen (Übersicht BRANDT 1995 und STERN 2000). Neue Untersuchungen machen aber neben dem nichtmenschlichen zweibeinigen Gang und Klettern auf Bäumen eine weitere Komponente im Fortbewegungsrepertoire der *Australopithecinen* und „*Homo habilis*“ möglich.

Die Frage nach dem Erwerb des aufrechten Ganges ist eine Kernfrage in allen evolutionären Konzepten zur Entstehung der Menschheit.

Damit stellt sich die Frage, inwieweit diese Fossilformen noch als frühe Hominiden, d.h. „Vormenschen“ plausibel zu deuten sind. Leider wird diese brisante Frage in der Paläoanthropologie bisher kaum diskutiert (siehe aber TOBIAS 1998). Im Folgenden soll ihr nachgegangen werden, wobei „*Homo habilis*“ in Übereinstimmung mit WOOD & COLLARD (1999) zum *australopithecinen* Formenkreis gestellt wird (Gattungen und Arten der *Australomorphen* siehe Kasten). Dabei kehren wir zu unserem Anlaß, der „Nature“-Publikation von RICHMOND & STRAIT (2000) zurück.

Australopithecus und der Knöchelgang

Handgelenk bei Schimpanse und Gorilla. Beim Knöchelgehen beugen Gorilla und Schimpanse die Fingerenden und tragen ihr Gewicht auf der Rückfläche der Fingermittiglieder. Während der mittleren und späten vorwärtstreibenden Phase des Knöchelgehens sind die Handwurzel und die Mit-

telhand in Beziehung zur Speiche leicht gestreckt. In der Abstützphase des Knöchelgehens nimmt das Handgelenk eine stabile engverzahnte Position ein. RICHMOND & STRAIT (2000) identifizieren vier Merkmale am distalen Radius als Komponenten eines morphologischen Komplexes, der das Handgelenk während des Knöchelgehens stabilisiert (Anhang 1). Bei den Afrikanischen Großaffen weist das körperferne Speichenende einen distalen Rand mit einer vorragenden Konvexität auf. Dieser Konvexität gegenüber befindet sich auf dem Os scaphoideum (Handwurzelknochen) eine leichte Konkavität. Während der Streckung des Handgelenks dreht sich der kugelige konvexe Teil der proximalen Gelenkfläche auf dem Os scaphoideum soweit, bis der konkave Teil in eine engverzahnte Position mit der Kerbe des Radius einrastet. Dieser Verschlussmechanismus stabilisiert das Gelenk zwischen Speiche und Handwurzel, indem er während der Abstützphase des Knöchelgehens die dabei auftretende Handgelenksstreckung begrenzt (Abb. 1).

Merkmale des Knöchelgangs bei Australopithecinen. Multivariate Untersuchungen zeigen nach RICHMOND & STRAIT (2000), daß *Australopithecus anamensis* (KNM-ER 20419) und *Australopithecus afarensis* (AL 288-1) am körperfernen Speichenende über Knöchelgehermerkmale verfügen (Abb. 3; vgl. mit Abb. 2A). Der distale Radius von *Paranthropus robustus* (SKX 3602) nimmt mehr eine Zwischenstellung zwischen den Afrikanischen Großaffen und dem Menschen ein, wobei allerdings eine größere Ähnlichkeit mit dem Menschen besteht. *Australopithecus africanus* (Stw 46) ist in diesen Radiusmerkmalen dagegen bemerkenswert menschenähnlich.

Über die morphologische Variation dieser Merkmale innerhalb der Hominiden läßt sich aufgrund der wenigen Funde nicht viel sagen, außer, daß die älteren Hominiden (*A. anamensis* 3,9-4,2 und *A. afarensis* 2,9-3,7 Mill. Jahre) den Afrikanischen Großaffen und die etwas jüngeren Hominiden (*P. robustus* mit 1,9-2,1 und *A. africanus* 2,0-3,6 Mill. Jahre) mehr dem Menschen ähneln.

Bisher wurde bei den frühen Hominiden das Knöchelgehen wegen fehlender Knöchelgehermerkmale an den Mittelhandknochen (MC) ausgeschlossen. Es fehlen (1) deutlich vorgewölbte transversale Kämme (Abb. 4) und (2) dorsal erweiterte Gelenkoberflächen an den Köpfen der Mittelhandknochen (TUTTLE 1981, STERN & SUSMAN 1983). Beide Merkmale, die besonders an MC III und IV ausgeprägt sind, erhöhen die Stabilität und die Streckmöglichkeit in den Metacarpophalangealgelenken.

Welche Schlüsse lassen sich nun daraus für die Fortbewegung der „Vormenschen“ ziehen?

War Australopithecus ein Knöchelgeher? Unter Berufung auf SUSMAN (1979) weisen RICHMOND & STRAIT (2000) darauf hin, daß die o.g. Mittelhand-

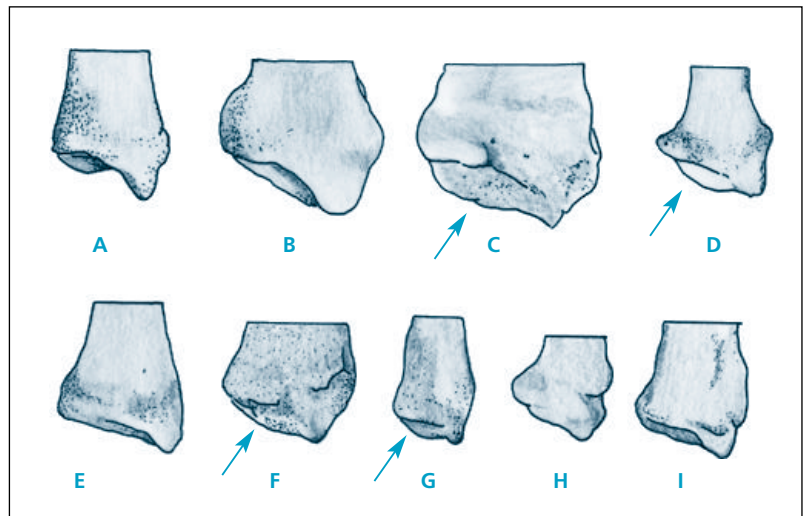


Abb. 3: *Palmar Ansicht des linken distalen Radius von (A) Papio, (B) Pongo, (C) Gorilla, (D) Pan, (E) Homo, (F) A. anamensis (KNM-ER 20419), (G) A. afarensis (AL 288-1), (H) A. africanus (Stw 46) und (I) P. robustus (SKX 3602), seitenverkehrt (nach RICHMOND & STRAIT 2000). Der Radius von Australopithecus anamensis und Australopithecus afarensis besitzt einen nach distal hervorragenden dorsalen Rand (Pfeil; vgl. mit Abb. 2A), eine Konvexität auf diesem Rand für die Artikulation mit einer Konkavität auf dem Os scaphoideum und Gelenkflächen für das Os scaphoideum und Os lunatum, die etwa in einer Ebene liegen wie bei den Knöchelgehern (vgl. Abb. 2B).*

knochenmerkmale bei Knöchelgehern nicht immer vorhanden sind. Das Fehlen dieser Merkmale und das gleichzeitige Vorhandensein von morphologischen Anpassungen an einen zweibeinigen Gang führen RICHMOND & STRAIT (2000) zu der Vermutung, daß diese frühen Hominiden selbst nicht das Knöchelgehen praktizierten. Die entsprechenden Handgelenksmerkmale seien nur Überbleibsel von knöchelgehenden Vorfahren.

Glossar

Bipedie: Zweifüßigkeit, Gehen oder Laufen auf zwei Beinen

Cercopithecinae: Altweltaffen, Unterfamilie der Meerkatzenartigen; repräsentieren einen Grundtyp in der Schöpfungslehre

digitigrad: auf Zehen gehend

distal: von der Körpermitte entfernt

dorsal: zum Rücken hin

Hominide: Menschenartige; Bezeichnung für alle fossilen und rezenten Menschenformen einschließlich ihrer im Evolutionsmodell vermuteten Vorfahren

konkav: nach innen gewölbt

konvex: nach außen gewölbt

Morphologie: Wissenschaft vom Bau und der Gestalt des Körpers der Lebewesen und seiner Organe

multivariate Untersuchung: statistisches Verfahren, bei dem mehrere Variablen gleichzeitig aufgearbeitet

werden

Os lunatum: Mondbein, proximaler Handwurzelknochen

Os scaphoideum: Kahnbein, proximaler Handwurzelknochen

palmar: hohlhandseitig

pongid: zur Gruppe der Großaffen (Orang Utan, Schimpanse, Gorilla) gehörend

postcranial: hinter dem Schädel gelegen; **postcraniales Skelett:** alle nicht zum Schädel gehörende Teile des Skeletts

proximal: zur Körpermitte hin

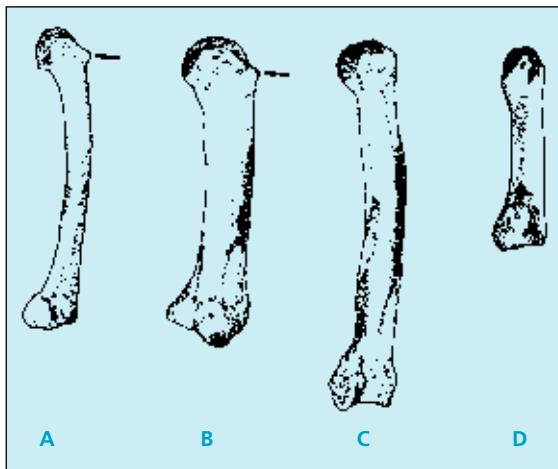
Quadrupedie: Vierfüßigkeit, Gehen oder Laufen auf vier Beinen

rezent: gegenwärtig

Semibrachiatores: Lebewesen, die sich teilweise schwing-hangelnd mit den Vorderextremitäten fortbewegen

terrestrisch: auf dem Boden lebend

Abb. 4: Das Os metacarpale III von (A) Gorilla, (B) Schimpanse, (C) Orang-Utan und (D) AL 333-16 (*A. afarensis*) von medial (A, B, und C nach TUTTLE 1969, D nach BUSH et al. (1982). Die Mittelhandknochen sind zueinander nicht größengerecht. Gorilla und Schimpanse besitzen im Gegensatz zum Orang-Utan und *Australopithecus afarensis* einen dorsalen Knochenkamm am Kopf des Mittelhandknochens (Pfeil). Dieser Knochenkamm verhindert eine extreme Überstreckung im Metacarpophalangealgelenk beim Knöchelgehen (vgl. mit Abb. 1).



Nach SUSMAN (1979) variieren bei den Knöchelgehern die entsprechenden morphologischen Anpassungen. Sie sind aber selbst bei einem kleinen Untersuchungsmaterial in einem deutlichen Prozentsatz bei den Afrikanischen Großaffen nachzuweisen. Von *Australopithecus afarensis* ist eine ganze Anzahl Mittelhandknochen bekannt (Anhang 2). Wenn *Australopithecus afarensis* das Knöchelgehen praktizierte, dann legen die Ergebnisse von SUSMAN (1979) nahe, daß man zumindest an einigen Hadar-Mittelhandknochen Anpassungen an diese Fortbewegungsweise finden sollte. Das ist aber nicht der Fall. Deshalb ist als Ergebnis an dieser Stelle – gemeinsam mit RICHMOND & STRAIT – festzuhalten, daß die Knöchelgehermerkmale am körperfernen Speichenende nicht ausreichen, um auf eine knöchelgehende Fortbewegung bei *Australopithecus* zu schließen.

Die Vermutung von RICHMOND & STRAIT (2000), daß die Knöchelgehermerkmale am Handgelenk von *Australopithecus afarensis* und *Australopithecus anamensis* auf knöchelgehende Vorfahren hinweisen, ist nicht auszuschließen, aber spekulativ. Wenn man morphologische Merkmale, die bei heute lebenden Formen funktionell bedeutsam sind, bei fossilen Formen einfach nur als phylogenetische Überreste deutet, dann gibt es keine objektive Basis mehr für eine Diskussion der Fortbewegung der frühen Hominiden. An dieser Stelle muß an eine ähnliche Diskussion um zahlreiche Anpassungen an das Klettern bei *Australopithecus afarensis*, die von einigen Forschern auch nur als phylogenetische Überreste gedeutet wurden (z. B. LATIMER 1991), erinnert werden (SUSMAN & STERN 1991).

Auf welche Fortbewegungsart könnten die körperfernen Speichenmerkmale bei *Australopithecus anamensis* und *afarensis* hinweisen, wenn diese keine Knöchelgeher waren?

An dieser Stelle muß zunächst gesagt werden, daß Forscher wie LOVEJOY et al. (2001) auch bestreiten, daß es im Handgelenk der Knöchelgeher einen Verschlußmechanismus als Schutz vor Überstreckung gibt und daß man von der Knochenmorphologie auf solch einen Mechanismus

schließen könne. RICHMOND & STRAIT (2001) widersprechen dieser Auffassung nachdrücklich.

Obgleich die Handgelenksfunktion bei den Knöchelgehern einmalig unter den heute lebenden vierbeinigen Primaten ist (RICHMOND & STRAIT 2000), könnten die Knöchelgehermerkmale, die eine Handgelenksüberstreckung verhindern, bei den Australopithecinen auch als Anpassung an eine andere vierfüßige Fortbewegungsform (auf den Handvorderflächen) als dem Knöchelgehen (auf den Handrückflächen) gedeutet werden (DAINTON 2001). Interessanterweise findet man bei Pavianen mit nicht knöchelgehender vierfüßiger Fortbewegungsweise (palmar digitigrad) transversale Kämme am Rücken der Mittelhandknochen am distalen Ende wie bei den Knöchelgehern. Die Kämme stabilisieren die Mittelhandfingerelken bei Streckung (McCROSSIN & BENEFIT 1997). Dieses Beispiel zeigt eindrucksvoll, daß Knöchelgehermerkmale nicht nur im Zusammenhang mit einer knöchelgehenden Quadrupedie gedeutet werden müssen. Gibt es bei den Australopithecinen weitere Skelettmerkmale, auf eine quadrupede Fortbewegung hinweisen?

Quadrupedie bei *Australopithecus*?

Mensch, Großaffen und terrestrische Anpassungen.

In der Hand- und Fußmorphologie sind nicht die Schimpansen, sondern die Berggorillas unter den Großaffen dem Menschen am ähnlichsten. Dies hat seine Ursache in der Art der Fortbewegung. Vom Schimpansen über die Flachlandgorillas, Berggorillas zum Menschen hin ist eine zunehmende terrestrische Fortbewegung mit entsprechenden Knochenanpassungen am Fuß nachweisbar. Anders gesagt, bei den Afrikanischen Großaffen nähert sich die Anatomie der unteren Extremitäten mit zunehmender terrestrischer Fortbewegungsweise den menschlichen Verhältnissen an (SARMIENTO 1994). Der Mensch besitzt auch zahlreiche Merkmale im Bereich der unteren Extremitäten, die bei keinem nichtmenschlichen Primaten vorhanden sind. Sie stehen im Zusammenhang mit seiner einmaligen Fortbewegung, dem aufrecht-schreitenden zweibeinigen Gang (SARMIENTO 1998).

Quadrupedie – eine effektive Fortbewegungsweise.

SARMIENTO (1987) schließt von einer negativen Torsion des Schienbeines (Rotation der körperfernen Gelenkachse nach innen relativ zur körpernahen Gelenkachse) bei AL 288-1 (*A. afarensis*) auf Kletterfähigkeiten und eine schlechte bipede Fortbewegung. Diese Beurteilung von *Australopithecus afarensis* ist nicht neu. Neu ist jedoch, daß SARMIENTO von dieser Einschätzung ausgehend fragt: Wenn AL 288-1 auf zwei Beinen nicht schnell laufen konnte, wie bewegte sich dann dieser frühe

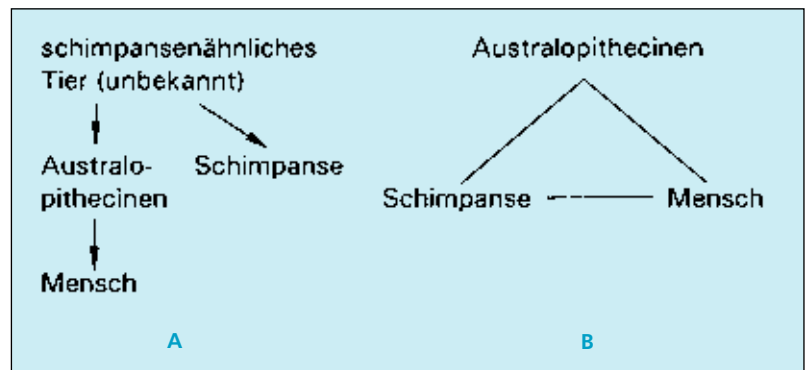
Hominide rasch auf dem Erdboden fort? Dies konnte nach SARMIENTO nur mit einer quadrupeden Fortbewegung erfolgen. Es ist hinzuzufügen, daß ohne diese Möglichkeit *Australopithecus afarensis* nicht effektiv vor Feinden auf den nächsten Baum hätte flüchten können. Außerdem sind die terrestrischen Spezialisierungen an den Füßen (SARMIENTO 1991) und Händen in Kombination mit einer ineffektiven Bipedie bei *Australopithecus* funktionell am ehesten im Rahmen eines wesentlichen terrestrischen quadrupeden Fortbewegungsanteiles plausibel zu deuten (SARMIENTO 1996). Eine quadrupede Fortbewegungsmöglichkeit wurde aber schon seit längerer Zeit bei *Australopithecus* vermutet.

Das Becken von *Australopithecus africanus*.

Eine ältere grundlegende Publikation über die Fortbewegung von *Australopithecus* stammt von ZUCKERMAN et al. aus dem Jahre 1973. Es wurden Maße des Hüftknochens bei heute lebenden Primaten bestimmt, die in direkter Beziehung zu dem Kräftemuster stehen, das gewohnheitsmäßig auf das Becken bei der Fortbewegung einwirkt. Mit dieser entwickelten Methodik wurde das Becken von *Australopithecus africanus* (Sts 14) untersucht. Im Vergleich mit den Fortbewegungsarten der rezenten Primaten ist *Australopithecus* einmalig. *Australopithecus* konnte sich auf zwei Beinen fortbewegen, weil das Gewicht durch die Kreuzbein-Darmbein- und Hüftgelenke effizienter als bei allen rezenten nichtmenschlichen Primaten vom Rumpf auf die Beine übertragen wurde. Dieser Gang muß aber deutlich vom Menschen verschieden gewesen sein, da die für den menschlich schreitenden Gang notwendigen Hüftabduktion (Hüftabspreizung) infolge der seitlich ausgerichteten Darmbeinschaukeln durch die kleinen Glutealmuskeln nicht realisiert werden konnte. Weil die Mobilität der Hinterbeine bei *Australopithecus* größer als bei den Quadrupeden war, muß auch ein akrobatisches Klettern angenommen werden. Außerdem sei das Becken von *Australopithecus africanus* auch nicht unvereinbar mit einer vierbeinigen Fortbewegung gewesen.

OXNARD (1975) betont, daß die Australopithecinen keine Lebewesen zwischen den Großaffen und den Menschen repräsentieren (Abb. 5). Sie praktizierten keine intermediäre Fortbewegung zwischen Quadrupedie und Bipedie. Die Australopithecinen sind nur in wenigen Merkmalen dem Menschen oder den Großaffen ähnlicher als diese miteinander. Die Beckenstruktur weist auf einen funktionellen Mix hin: nichtmenschliche Zweibeinigkeit, akrobatisches Baumklettern und vierfüßige Fortbewegung (Abb. 6). Die vierfüßige Fortbewegung erfolgte nach OXNARD (1975) aber wahrscheinlich in Bäumen und nicht auf dem Erdboden.

ASHTON (1981) weist darauf hin, daß manche subhumane Primaten ihre Extremitäten in unterschiedlicher Art und Weise bei der Fortbewegung



einsetzen. Semibrachiatores benutzen einerseits ihre Vorderextremitäten, um ihren Körper bei einer quadrupeden Fortbewegung abzustützen und andererseits zum Hängen während der Fortbewegung durch Armschwingen. Hinterextremitätenakrobaten nutzen manchmal ihre Hinterextremitäten bei einer quadrupeden Fortbewegung, während sie sie auch in einer großen Variabilität zum Hängen oder verwandten Funktionen einsetzen. Es ist möglich, daß auch *Australopithecus* seine Hinterextremitäten bei der Fortbewegung ganz unterschiedlich einsetzte (ASHTON 1981).

Während der Fortbewegung werden im Beckenknochen hauptsächlich vier Gebiete belastet. Diese Gebiete sind durch zwei Knochenstreben miteinander verbunden. OXNARD & HOYLAND-WILKINS (1994) führten Simulationen des Kräftemusters am gewichtstragenden Teil verschiedener Beckenknochen bei zweibeiniger, knöchelgehender und nichtknöchelgehender vierfüßiger Fortbewegung durch. Erwartungsgemäß ist das Becken des Menschen eindeutig besser für eine Bipedie als für eine Quadrupedie konstruiert. Ebenfalls nicht überraschend ist das Ergebnis bei den Großaffen und Tieraffen. Ihre Beckenknochen sind umgekehrt ganz klar effizienter für eine Quadrupedie als für eine Bipedie geeignet. Überraschend war jedoch das Ergebnis bei *Australopithecus africanus* (Sts 14). Einerseits ist bei diesem fossilen Tier wie beim Menschen das Becken mechanisch effizien-

Abb. 5: Die Stellung der Australopithecinen in (A) der konventionellen evolutionstheoretischen Deutung und (B) nach OXNARD (1975). In (B) werden die Australopithecinen als Formenkreis gedeutet, der sich sowohl von den echten Menschen als auch von den Afrikanischen Großaffen deutlich unterscheidet. Diese Interpretation wird durch neuere Daten gestützt. Damit gewinnt die Deutung der Australopithecinen als erschaffener Grundtyp ohne historisch-verwandtschaftliche Beziehungen zu anderen Großaffen und den echten Menschen im Schöpfungsmodell an Plausibilität.

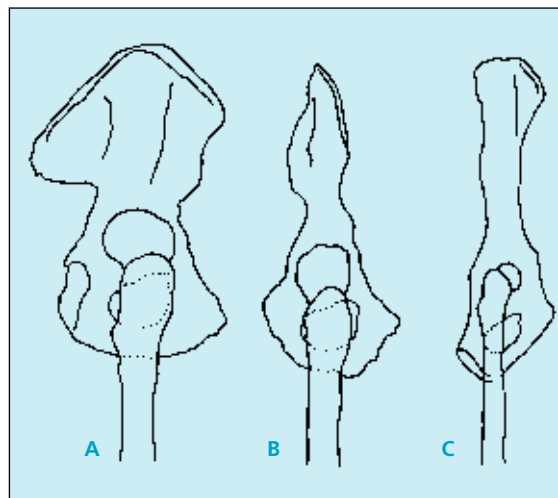


Abb. 6: Ansicht des Beckens und des Oberschenkels von (A) Mensch, (B) Australopithecus africanus (Sts 14) und (C) Schimpanse von der Seite in einer zweibeinigen Haltung (nach OXNARD 1975). Aus dieser Perspektive besitzt Australopithecus eine große Ähnlichkeit mit dem Schimpansen, nicht aber mit dem Menschen.



Abb. 7: Weit verbreitete Darstellung von AL 288-1 („Lucy“), einem zu 40% erhaltenen *Australopithecus afarensis*-Teilskelett, nach einer Rekonstruktion von C. Owens LOVEJOY (nach SCHOMANN 1998, nach JOHANSON & EDGAR 1998). „Lucy“ bewegt sich nach dieser Rekonstruktion menschlich schreitend mit aufrechter Körperhaltung fort. Zahlreiche neuere Daten sind mit dieser Darstellung nicht vereinbar. Zwanglos läßt sich bei „Lucy“ eine Körperhaltung wie bei den Quadrupeden rekonstruieren. „Lucy“ konnte wahrscheinlich nur ineffektiv kurze Strecken langsam auf zwei Beinen gehen und kletterte auch in Bäumen.

ter für eine Bipedie als für eine Quadrupedie ausgebildet. Andererseits ist Sts 14 genau so gut wie die quadrupeden nichtmenschlichen Primaten an das bei vierfüßiger Fortbewegung auftretende Kräftemuster angepaßt. OXNARD & HOYLAND-WILKINS (1994) schließen daraus, daß die Bipedie von *Australopithecus africanus* von der des Menschen stark verschieden war. Diese Zweibeinigkeit war wahrscheinlich auf eine quadrupede Fortbewegung „aufgelagert“. Die Autoren deuten die bipeden Merkmale eher als ein Hinweis auf eine aufrechte Körperhaltung (bei Sts 14 möglich; siehe aber Diskussion zu „Lucy“) als auf eine zweibeinige Fortbewegung. Die quadrupeden Merkmale deuten sie dagegen eher als Anpassung an eine vierfüßige Fortbewegung.

Körperhaltung von „Lucy“. Publizistisch weit verbreitet ist die Darstellung von AL 288-1 („Lucy“), einem zu 40% erhaltenen *Australopithecus afarensis*-Teilskelett, in einer aufrechten Körperposition beim menschlich zweibeinigen Gehen (z.B. SCHOMANN 1998, Abb. 7).

ABITBOL (1995) hat in einer Untersuchung des Beckens und der Wirbelsäule nachgewiesen, daß solch eine Rekonstruktion anatomisch-physiologisch sehr unwahrscheinlich ist (siehe auch BRANDT 1996). Der entscheidende Grund dafür liegt in der

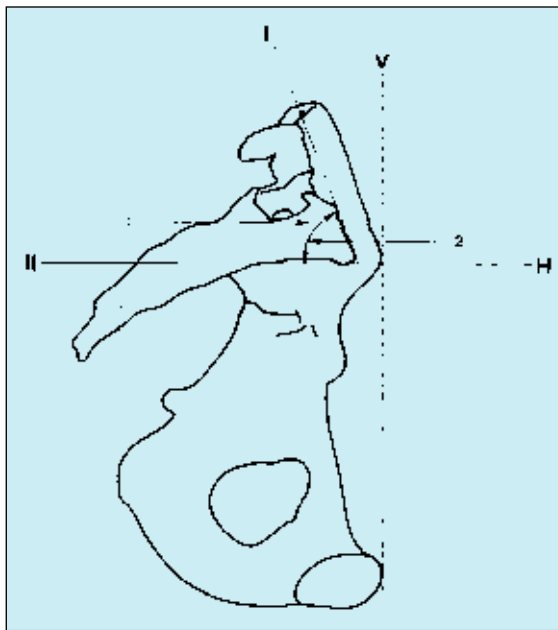


Abb. 8: Die Ansicht des Beckens von AL 288-1 (*A. afarensis*) in aufrechter Körperhaltung (nach ABITBOL 1995). Die Vorderfläche des ersten Kreuzbeinwirbels (II) ist horizontal (H) ausgerichtet. Durch den großaffenähnlichen hohen Promontoriumwinkel (2) ist die Basis des ersten Kreuzbeinwirbels mehr zur Vertikalen (V) ausgerichtet. Aus diesen Verhältnissen ergibt sich bei aufrechter Körperhaltung eine extrem starke Lendenwirbelsäulenkrümmung, die sehr negative Folgen hätte. Eine (längerandauernde) aufrechte Körperhaltung ist deshalb bei *Australopithecus afarensis* unwahrscheinlich. Mit der mehr vertikalen Kreuzbeinbasis (I) ähnelt AL 288-1 den Quadrupeden. Abkürzungen: (1) erster Kreuzbeinwirbel, (2) Promontoriumwinkel, (I) Kreuzbeinbasis, (II) Vorderwand des ersten Kreuzbeinwirbels, (H) Horizontale, (V) Vertikale

Kombination eines großaffenähnlichen mit einem menschenähnlichen Merkmal. Beim aufrechten Gehen (Hüftgelenke unter den Kreuzbein-Darmbein-Gelenken gelegen) liegt die Vorderfläche des ersten Kreuzbeinwirbels bei „Lucy“ wie beim Menschen horizontal im Becken. Da wie bei den Großaffen der Winkel zwischen der Vorderfläche und der Basis des ersten Kreuzbeinwirbels (Promontoriumwinkel) aber groß ist (Abb. 8), muß in aufrechter Körperhaltung die Lendenwirbelsäule von „Lucy“ extrem gekrümmt sein (Abb. 9A). Diese starke Krümmung wird beim Menschen normalerweise nicht beobachtet. Solch eine starke Krümmung hätte sehr negative Folgen wie z.B. ein Gleiten zwischen dem ersten Kreuzbeinwirbel und dem untersten Lendenwirbel. Eine extreme Muskelarbeit wäre erforderlich, um den Oberkörper in dieser Beckenposition aufrecht zu halten.

Aus einer aufrechten Körperhaltung bei „Lucy“ folgt als weiteres Problem, daß das Promontorium (Vorderkante der Kreuzbeinbasis) und die Lendenwirbelsäule im Bereich der vorderen Bauchwand lokalisiert wären. Bei den Großaffen und beim Menschen sind beide Strukturen dagegen im hinteren Bauchwandbereich gelegen. Die Körperhaltung von „Lucy“ konnte aus diesen anatomischen Gründen nicht menschlich aufrecht gewesen sein.

Nach ABITBOL (1995) gibt es für „Lucy“ drei grundsätzliche Möglichkeiten der Körperhaltung mit einer physiologischen mäßigen Lendenwirbelsäulenkrümmung (Abb. 9B-D): (1) Das Becken, nicht aber die Wirbelsäule war aufrecht. „Lucy“ hatte damit eine mehr horizontale Körperhaltung. (2) Genau umgekehrt sind diese Verhältnisse beim aufstehenden Gorilla. Die Wirbelsäule ist aufrecht und das Becken ist stark nach hinten schräg ausgerichtet. (3) Bei einem Kompromiß zwischen diesen beiden Extrempositionen sind weder die Wirbelsäule noch das Becken aufrecht, sondern beide sind mäßig schräg ausgerichtet.

ABITBOL (1995) favorisiert Variante 3 mit einer mäßig schrägen Haltung von Becken und Wirbelsäule (Abb. 9D). Mit dieser Haltung konnte sich „Lucy“ energetisch günstiger auf zwei Beinen fortbewegen als mit Variante 2 mit stark geneigtem Becken und aufrechter Wirbelsäule (Abb. 9C). Für Variante 1 mit einer nach vorn geneigten Lendenwirbelsäule bei aufrechtem Becken (Abb. 9B) spricht der hohe pongidenähnliche Promontoriumwinkel des Kreuzbeines. Mit dieser Körperhaltung und längeren Armen als der Mensch berühren die Fingerspitzen von „Lucy“ den Erdboden. AL 288-1 ähnelt damit den Quadrupeden (ABITBOL 1995).

Auch andere Beckenbefunde sprechen gegen eine aufrechte Körperhaltung von „Lucy“ beim bipeden Gehen. Ein nach vorn geneigter Rumpf beim Gehen auf zwei Beinen würde die fehlende vollständige Streckung im Hüftgelenk, worauf das reduzierte vordere Horn der halbmondförmigen Gelenkfläche und die fehlende Rauigkeit für das

iliofemorale Band hinweisen, erklären (HUNT & SCHMITT 1999).

Australopithecus afarensis (AL 288-1) könnte sich zweibeinig mit mäßig nach hinten geneigtem Becken und mäßig nach vorn geneigter Lendenwirbelsäule und auf allen Vieren mit aufrechtem Becken und stark nach vorn geneigter Lendenwirbelsäule fortbewegt haben. Ein Gehen wie beim Menschen war aber kaum möglich.

Neue Interpretationen vorwiegend alter Daten von „Lucy“. Unter den Australopithecinen ist das Körperstamm- und Extremitätenskelett von *Australopithecus afarensis* am besten bekannt. Bei ihm fehlen nahezu alle einmaligen Merkmale des Menschen, die im Zusammenhang mit seinem gewohnheitsmäßigen zweibeinigen Gang stehen (Anhang 3). Darüberhinaus fehlen *Australopithecus afarensis* aber auch einige Merkmale, die der Mensch mit einigen Cercopithecinen (Altweltaffen, Meerkatzen-artige) teilt (Anhang 4).

Nach STERN & SUSMAN (1983) besitzt *Australopithecus afarensis* eine Anzahl großaffenähnlicher Klettermerkmale und einige Merkmale, die auf eine zweibeinige terrestrische Fortbewegung hinweisen (Anhang 5). Bisher im Zusammenhang mit Klettern gedeutete großaffenähnliche Merkmale können aber auch terrestrische Anpassungen darstellen, da sie in gleicher Ausprägung beim stark terrestrischen Berggorilla bzw. auch allgemein bei den Gorillas (z.T. auch Menschen) vorkommen (Anhang 6). Mit einem Oberarmumfang so groß wie der Femurumfang und einer Querschnittsfläche des ersten Kreuzbeinwirbels, die im Verhältnis zum Oberschenkel- und Oberarmumfang klein ist, zeigt AL 288-1 eine Gewichtsverteilung auf die Extremitäten und den unteren Rumpf wie die meisten Quadrupeden. Verschiedene Körperproportionsverhältnisse von AL 288-1 liegen im Bereich terrestrischer Affen (Makaken, Paviane) und lassen deshalb auch eine quadrupede Fortbewegung vermuten (SARMIENTO 1998). Man kann auch verschiedene Fußmerkmale der Australopithecinen, die bisher als Hinweis auf eine zweibeinige Fortbewegung interpretiert wurden, als quadrupede Anpassung deuten, da sie dem Gorilla und meerkatzenartigen Altweltaffen ähnlich sind (SARMIENTO 1994, Anhang 7).

Außerdem lassen sich einige bisher als bipede Anpassungen interpretierte Merkmale nach SARMIENTO (1998) im Zusammenhang mit einem vertikalen Klettern am plausibelsten deuten. Darauf hat schon PROST (1980) aufmerksam gemacht. Der immer wieder als Hinweis auf eine Bipedie bei *Australopithecus* zitierte hohe bicondyläre Oberschenkelwinkel führt trotz eines sogar höheren Wertes als beim Menschen im Zusammenhang mit anderen Merkmalen einerseits nicht zwingend zu einer menschlichen Position der Kniegelenke unterhalb des Körperschwerpunktes und kann anderer-

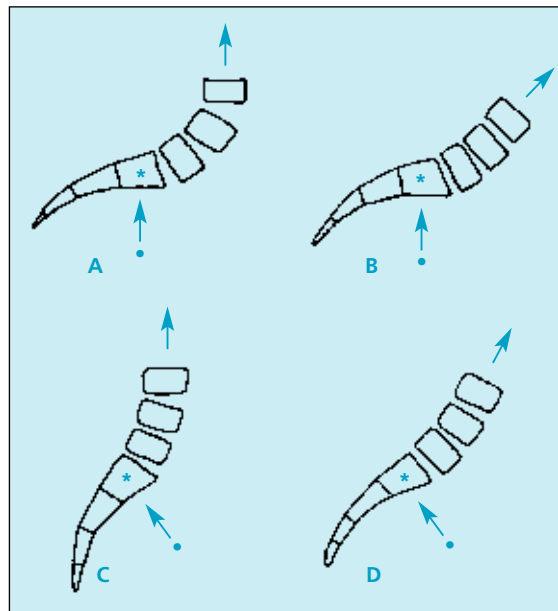


Abb. 9: Der Verlauf der unteren Lendenwirbelsäule (hoher Promontoriumwinkel) von AL 288-1 (A. afarensis) bei (A) menschlich aufrechtem Becken und aufrechter Wirbelsäule (dritter Lendenwirbel ventral vertikal), (B) aufrechtem Becken und stark nach vorn geneigter Wirbelsäule, (C) stark nach hinten geneigtem Becken und aufrechter Wirbelsäule und (D) Becken und Wirbelsäule mäßig geneigt (nach ABITBOL 1995). Der Pfeil zeigt die Körperhaltung. Der Stern in der Mittel des ersten Kreuzbeinwirbels stellt das Gelenk zwischen dem Kreuzbein und Darmbein und der schwarze Punkt das Zentrum des Hüftgelenks dar. Bei einer menschlich aufrechten Körperhaltung (A) ist die Lendenwirbelsäule von *Australopithecus afarensis* unphysiologisch stark gekrümmt.

seits im Zusammenhang mit vertikalem Klettern gedeutet werden (Anhang 8). Die terrestrischen Hand- und Fußproportionen sprechen für große Abstützsubstrate und gegen suspensorische (hangelnde) Aktivitäten beim Klettern von *Australopithecus afarensis*.

Wie alle Hominoiden verfügte wahrscheinlich auch *Australopithecus afarensis* über ein bipedes Verhalten. Diese Fortbewegung war jedoch nicht geeignet für schnelles oder langes Gehen, worauf u.a. die Ausrichtung der iliacalen Schaufeln, die Torsion von Oberschenkelknochen und Schienbein und die kurzen Beine hinweisen. In solchen Fällen bewegte sich *Australopithecus afarensis* quadruped fort. Auch bei der Fortbewegung durch dichtes Unterholz wurde von ihm wahrscheinlich die Quadrupedie bevorzugt.

Widersprüchlicher Ellenbogen. In einer Analyse des Ellenbogengelenks der frühen Hominiden nehmen SENUT & TARDIEU (1985) Stellung zur Möglichkeit einer quadrupeden terrestrischen Form der Fortbewegung der Australopithecinen. Das entscheidende Kriterium ist ihrer Meinung nach der Entwicklungsgrad des äußeren Kammes der Fossa olecranii. Ein kräftig entwickelter Kamm ist bei *Pan*, *Gorilla* oder *Papio* (Pavian), nicht aber beim Menschen (Abb. 10), *Australopithecus boisei* (KNM-ER 739) und *Australopithecus afarensis* (AL 288-1, „Lucy“) nachweisbar (SENUT 1981). Die frühen

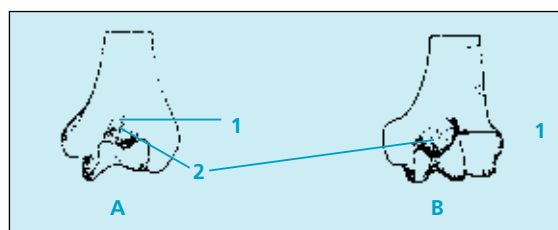


Abb. 10: Der körperferne Oberarmknochen (Humerus) von (A) Mensch und (B) Schimpanse in der Ansicht von dorsal (nach AIELLO & DEAN 1990). Der laterale Rand (Pfeil 1) der Fossa olecranii (Pfeil 2) ist beim Schimpanse stark, beim Menschen, *Paranthropus boisei* und *Australopithecus afarensis* dagegen schwach entwickelt. Dieses Merkmal spricht gegen eine vierfüßige Fortbewegung von *Australopithecus*.

Hominiden waren deshalb nach diesen Autoren wahrscheinlich weder Quadrupede noch Knöchelgeher (SENUT & TARDIEU 1985). Der Oberarmknochen TM 1517 (*Paranthropus robustus*) besitzt aber zwei Merkmale, die in Beziehung zu einer starken Ellenbogenstreckung stehen (AIELLO & DEAN 1990).

Weitere Australopithecus-Befunde. Hinweise auf die Fortbewegung anderer australopitheciner Formen sind bis heute nicht so reichlich vorhanden wie bei *Australopithecus afarensis*.

Bei *Paranthropus robustus* haben SUSMAN (1988, 1994, 1998) an Mittelhandknochen und Fingergliedern und SUSMAN (1989) und SUSMAN & STERN (1991) an Großzehenknochen eine Menschenähnlichkeit (Länge, Robustizität und Krümmung) festgestellt. Darüber hinaus weist die körpernahe Gelenkfläche des ersten Mittelfußknochens auf eine menschlich herangezogene Großzehe hin. Von diesen menschenähnlichen Merkmalen schließen die Autoren auf eine zweibeinige Fortbewegung und die Fähigkeit zur Werkzeugherstellung bei *Paranthropus robustus*. Da aber auch der Gorilla in diesen Merkmalen eine Menschenähnlichkeit aufweist, kann man sie nach SARMIENTO (1998) bei *Paranthropus robustus* auch alternativ im Zusammenhang mit einer terrestrischen Quadrupedie deuten (Anhang 9).

Der „Kleine Fuß“ (Stw 573) kann im Zusammenhang mit von RICKLAN (1987, 1990) beschriebenen kurzen und robusten Mittelhandknochen und Fingergliedern nach SARMIENTO (1998) auch auf eine terrestrische Quadrupedie bei *Australopithecus africanus* hinweisen. Dafür spricht insbesondere, daß der „Kleine Fuß“ wahrscheinlich eine deutlich stärker herangezogene Großzehe besaß (STERN 2000), als dies von CLARKE & TOBIAS (1995) in der Originalpublikation vermutet wurde. Es wurde bereits dargestellt, daß auch die Struktur des Beckens von Sts 14 mit einer quadrupeden Fortbewegung von *Australopithecus africanus* sehr gut vereinbar ist.

Gegenüber *Australopithecus afarensis* erkennt SARMIENTO (1996, 1998) als Grundtendenz bei *Australopithecus africanus* aus Sterkfontein und in noch etwas stärkerem Maße bei *Paranthropus robustus* aus Swartkrans und *Australopithecus habilis* aus Olduvai menschenähnlichere Anpassungen im Fortbewegungsapparat, die auf eine stärker praktizierte terrestrische Fortbewegung schließen lassen.

Kritisch muß hier aber angemerkt werden, daß SARMIENTO nicht die Untersuchungsergebnisse der Körperproportionen von *Australopithecus africanus* (McHENRY & BERGER 1996, 1998) und von *Australopithecus habilis* (LEAKEY et al. 1989, HARTWIG-SCHERER & MARTIN 1991) diskutiert. Diese Autoren (siehe aber auch KOREY 1990) haben überraschenderweise festgestellt, daß diese beiden *Australopithecus*-Arten Körperproportionen besitzen, die den Afrikanischen Großaffenaffen (Schimpanse, Gorilla) ähnlicher sind als die von *Australopithecus afaren-*

sis. Über eine höchst eigenartige Proportion des Fortbewegungsapparates verfügt *Australopithecus garhi*. Dieser Australopithecine besitzt Armproportionen (Längenverhältnis von Unterarm zu Oberarm) wie der mit Füßen und Händen langsam kletternde Orang-Utan und eine relative Beinlänge (Längenverhältnis von Oberarm zu Oberschenkel) wie der Mensch (ASFAW et al. 1999, HARTWIG-SCHERER 1999a). Diese Ergebnisse weisen auf einen beträchtlichen Polymorphismus (Vielgestaltigkeit) des Fortbewegungsapparates der australopithecinen Formen hin. Das überrascht nicht, existieren doch auch innerhalb anderer Primatenformenkreise erhebliche Unterschiede in der Fortbewegung. So gibt es innerhalb der meerkatzenartigen Altweltaffen, die einen Grundtyp in der Schöpfungslehre repräsentieren (HARTWIG-SCHERER 1993; siehe auch Schluß des Beitrags), Gattungen mit sehr unterschiedlichen Fortbewegungsanpassungen. *Miopithecus* besitzt sehr gute Springfähigkeiten. *Erythrocebus* bewegt sich häufig vierfüßig auf dem Erdboden fort, schläft aber auch in Bäumen und steht häufig biped. *Cercopithecus* bewegt sich viel in Bäumen mit allen Vieren fort. *Cercocebus* besitzt starke Anpassungen an das Leben in Bäumen. *Theropithecus* bewegt sich nahezu immer vierfüßig auf dem Erdboden fort (FLEAGLE 1988).

Bipedie von Australopithecus evolviert?

Wie ist das Körperstamm- und Extremitätenskelett der Australopithecinen entstanden? In jüngster Vergangenheit haben Forscher zunehmend Schwierigkeiten damit, plausible Selektionsdrücke im Rahmen eines evolutionären Entstehungsprozesses anzugeben.

Besonders in den vergangenen zwei Jahrzehnten wurden bei den Australopithecinen mit AL 288-1 als Hauptuntersuchungsobjekt zahlreiche Merkmale identifiziert, die gegen einen menschenähnlichen zweibeinigen Gang sprechen (Übersicht bei BRANDT 1995 und STERN 2000). „Lucy“, so schließt man, könnte eine Art Watschelgang mit gebeugten Knien und Hüften praktiziert haben.

CROMPTON et al. (1998) haben Ergebnisse von mathematischen Simulationen des zweibeinigen Gehens, wie es „Lucy“ praktiziert haben könnte, veröffentlicht. Die Autoren halten bei „Lucy“ einen zweibeinigen Gang mit gebeugten Hüften und Knien oder einen menschenähnlichen Gang für möglich. Wenn „Lucy“ jedoch mit gebeugten Hüften und Knien ging, dann war die mechanische Effektivität wegen einer erheblichen Muskelarbeit sehr gering. Die Stoffwechselkosten sind beim Gehen mit gebeugten Hüften und Knien doppelt so hoch wie beim menschlichen Gehen. Nach 15 Minuten kommt es zu einem Anstieg der Körpertemperatur um 1,7 Grad. CROMPTON et al. (1998) stellen fest, daß es sehr schwierig ist, sich einen

Selektionsdruck vorzustellen, der zur Entwicklung einer bipeden Fortbewegung mit gebeugten Hüften und Knien geführt hat, die mit so hohen Energiekosten verbunden ist. Die Autoren plädieren deshalb für einen menschlichen Gang bei *Australopithecus afarensis*. Um also ein plausibles evolutionäres Szenario zu retten, entscheiden sich CROMPTON et al. (1998) gegen zahlreiche anatomische Hinweise!

In einer Entgegnung weist STERN (1999) zurecht darauf hin, daß es genauso schwierig ist, sich einen Selektionsdruck vorzustellen, der zur terrestrischen Quadrupedie der Schimpansen geführt hat, da diese auch hohe Energiekosten verursacht. Die Fortbewegung der Schimpansen ist ein Mosaik, das aus dem Knöchelgang auf dem Erdboden und Klettern in Bäumen besteht, wobei ihre vierfüßige Fortbewegung nicht so effizient ist wie die vieler anderer Säugetiere. STERN (1999) löst mit diesem Einwand natürlich nicht das von CROMPTON et al. (1998) aufgeworfene evolutionstheoretische Problem, sondern fügt nur ein zweites hinzu.

Noch problematischer wird die Frage nach dem Selektionsdruck, der zur Entstehung der ineffektiven bipeden Fortbewegung von *Australopithecus* geführt haben soll, wenn bereits die Ahnen der Australopithecinen an eine Fortbewegung auf dem Erdboden mittels Knöchelgang angepaßt gewesen wären, wie dies RICHMOND & STRAIT (2000) vermuten.

Ist der Versuch, den Ursprung des Fortbewegungsrepertoires der Australopithecinen in einem evolutionären Rahmen mit Angabe von plausiblen Selektionsdrücken erklären zu wollen, nicht grundsätzlich ein Irrweg? HARTWIG-SCHERER (1999b) hat im Zusammenhang mit der Diskussion um eine mögliche Kulturfähigkeit der Schimpansen auf das vielfach angewandte Bewertungsschema: Besserschlechter, höher-niedriger oder fortschrittlich-primitiver hingewiesen. Dabei werden angenommene Vorläufer gegen hypothetische Nachfolger in ihren Fähigkeiten „ausgespielt“, anstatt die Andersartigkeit der betreffenden Formen, auch Grundtyp genannt (SCHERER 1993), sinnvoll in ihren Lebenszusammenhängen zu beschreiben. Diese Kritik gilt gleichermaßen für die Diskussion um den Ursprung der Fortbewegung der Australopithecinen. Sie sind mit ihren gesamten Fortbewegungsmöglichkeiten gut an eine bestimmte Lebensweise angepaßt gewesen und verfügten nicht über eine „effektivere“ oder „ineffektivere“ Fortbewegung als ihre hypothetischen Vorfahren oder Nachfahren. Bei dieser Deutung entfällt die Suche nach plausiblen Selektionsdrücken für die Entstehung ihrer Fortbewegung.

Zusammenfassung

Die Frage nach der Entstehung des zweibeinigen menschlichen Ganges ist eine Kernfrage in allen

Diskussionen um den Ursprung des Menschen. Die recht großaffenähnlichen Australopithecinen („Vormenschen“) besitzen neben Anpassungen an das Klettern auch bipede Merkmale. Die Fortbewegung dieser ausgestorbenen Lebewesen ist deshalb ein wichtiges Thema in allen evolutionären Ursprungskonzepten. Ältere und neuere Untersuchungsergebnisse sowie alternative Deutungen bekannter Daten lassen es denkbar erscheinen, daß die Australopithecinen sich auch auf allen Vieren fortbewegt haben. Diese effektive Fortbewegungsmöglichkeit ist auch deshalb plausibel, weil die Australopithecinen nur auf diese Art rasch auf dem Erdboden vor Feinden auf den nächsten Baum hätten fliehen können. Bis heute wird aber in der Fachwelt diese Möglichkeit nicht anerkannt. Ein wichtiges Ellenbogenmerkmal spricht auch gegen diese Fortbewegung.

Ohne die Australopithecinen würden
die echten Menschen eine weit isolierte
Position gegenüber allen anderen
Primaten einnehmen. Ist daher der
Zweifel am Hominidenstatus von
Australopithecus weitgehend tabu?

In diesem Zusammenhang ist es sehr bemerkenswert, daß neuerdings RICHMOND et al. (2001) viele intermediäre Merkmale zwischen Mensch und Großaffen, die als bipede Anpassungen und viele großaffenähnliche Merkmale, die als Kletteranpassungen bei den Australomorphen gedeutet werden, eher als Anpassungen an das Knöchelgehen verstehen. Allerdings würden diese Merkmale nur auf knöchelgehende Ahnen, nicht aber auf eine praktizierte knöchelgehende Fortbewegungsweise bei den Australopithecinen hinweisen. Die Problematik einer Deutung von Merkmalen nur als Überbleibsel von Vorfahren ohne funktionelle Bedeutung wurde weiter oben kritisch diskutiert.

Die teilweise unterschiedlichen Merkmalsausprägungen an Körperstamm- und Extremitätenskelett der Australopithecinen und die recht unterschiedliche Fortbewegung innerhalb heute lebender Affenformenkreise legt auch eine unterschiedliche Ausprägung der Fortbewegungskomponenten bei den verschiedenen australomorphen Arten nahe.

Es ist nicht möglich, plausible Selektionsdrücke anzugeben, die eine evolutionäre Entstehung des zweibeinigen Ganges der Australopithecinen erklären können. Diese und andere Ergebnisse unterstützen nicht die Deutung der Australopithecinen als Vormenschen und eröffnen eine andere Interpretation.

Evolutions- und Schöpfungsmodell

Im Evolutionsmodell werden die Australopithecinen als Formen gedeutet, die von miozänen Großaffen abstammen und deren Nachfahren die echten Menschen (*Homo erectus* und jüngere *Homo*-Formen) sind. Die neueren Erkenntnisse über die Fortbewegung der Australopithecinen sowie neu entdeckte australopithecine Formen (ASFAW et al. 1999, LEAKEY et al. 2001 und möglicherweise auch SENUT et al. 2001, siehe HARTWIG-SCHERER 1999a, 2001) sind plausibler in einem Schöpfungsmodell zu verstehen, wo man diese Fossilgruppe als einen speziellen Großaffenformenkreis, auch Grundtyp genannt (SCHERER 1993), ohne historisch-verwandtschaftliche Beziehungen zu anderen Großaffen oder den echten Menschen deuten kann.

Warum führt die neue Datenlage aber nicht zu einer Anfrage an den Hominidenstatus der Australopithecinen? Der Grund dafür ist der dogmatische evolutionäre Denkraum, innerhalb dessen heute nahezu ausschließlich die Daten der Paläoanthropologie gedeutet werden. Jede Anfrage, die zu einem starken Zweifel an diesem Gesamtraum führen könnte, ist im Wissenschaftsbetrieb nur sehr schwer möglich. Ohne die Australopithecinen würden die echten Menschen für jedermann einsichtig morphologisch eine weit isolierte Position gegenüber allen anderen fossilen und rezenten nichtmenschlichen Primaten einnehmen. Weit und breit stehen keine anderen fossilen Lebewesen zur Überbrückung dieser Kluft zur Verfügung. Man kann deshalb die Prognose wagen, daß unabhängig von der weiteren Entwicklung der Datenlage die Australopithecinen solange nicht als Hominiden aufgegeben werden, solange keine anderen Kandidaten für ihren Ersatz als „Vormenschen“ zur Verfügung stehen.

Literatur

ABITBOL MM (1995) Lateral view of *Australopithecus afarensis*: Primitive aspects of bipedal positional behavior in the earliest hominids. *J. Hum. Evol.* 28, 211-229.
 AIELLO L & DEAN C (1990) An introduction to human evolutionary anatomy. London.
 ASFAW B, White T, Lovejoy O, Latimer B, Simpson S & Suwa G (1999) *Australopithecus garhi*: A new species of early hominid from Ethiopia. *Science* 284, 629-635.
 ASHTON EH (1981) Primate locomotion: Some problems in analysis and interpretation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 292, 77-87.
 BRANDT M (1995) Der Ursprung des aufrechten Ganges. Neuhäusen-Stuttgart.
 BRANDT M (1996) Wie war „Lucy“'s Körperhaltung beim zweibeinigen Gehen? *Stud. Int. J.* 3, 35-37.
 BUSH ME, LOVEJOY CO, JOHANSON DC & COPPENS Y (1982) Hominid carpal, metacarpal, and phalangeal bones recovered from the Hadar Formation: 1974-1977 collections. *Am. J. Phys. Anthropol.* 57, 651-677.
 CARRANO MT (1997) Morphological indicators of foot postu-

re in mammals: A statistical and biomechanical analysis. *Zool. J. Linn. Soc.* 121, 77-104.
 CLARKE RJ & TOBIAS PV (1995) Sterkfontein Member 2 foot bones of the oldest South African hominid. *Science* 269, 521-524.
 CROMPTON RH, LI Y, WANG W, GÜNTHER M & SAVAGE R (1998) The mechanical effectiveness of erect and „bent-hip, bent-knee“ bipedal walking in *Australopithecus afarensis*. *J. Hum. Evol.* 35, 55-74.
 DAINTON M (2001) Did our ancestors knuckle-walk? *Nature* 410, 324-325.
 DART RA (1925) *Australopithecus africanus*: The man-ape of South Africa. *Nature* 115, 195-199.
 DAY MH & NAPIER JR (1964) Hominid fossils from Bed I, Olduvai Gorge, Tanganyika. Fossil foot bones. *Nature* 201, 969-970.
 DELOISON Y (1985) Comparative study of calcanei of primates and *Pan-Australopithecus-Homo* relationship. In: TOBIAS PV (ed) *Hominid evolution: Past, present and future*. New York, pp 143-147.
 DUNCAN AS, KAPPELMAN J & SHAPIRO LJ (1994) Metatarsophalangeal joint function and positional behavior in *Australopithecus afarensis*. *Am. J. Phys. Anthropol.* 93, 67-81.
 FLEAGLE JG (1988) *Primate adaptation & evolution*. San Diego.
 GOMBERG DN (1985) Functional differences of three ligaments of the transverse tarsal joint in hominoids. *J. Hum. Evol.* 14, 553-562.
 HARTWIG-SCHERER S (1993) Hybridisierung und Artbildung bei den Meerkatzenartigen (Primates, Cercopithecoidea). In: SCHERER S (Hg) *Typen des Lebens*. Berlin, S. 245-257.
 HARTWIG-SCHERER S (1999a) *Australopithecus garhi* – (k)eine Überraschung. *Stud. Int. J.* 6, 77-81.
 HARTWIG-SCHERER S (1999b) Bemerkenswert alte und komplexe Steinwerkzeuge aus Äthiopien. *Stud. Int. J.* 6, 82-84.
 HARTWIG-SCHERER S (2001) Haben die Australopithecinen ausgedient? *Kenyanthropus* und *Orrorin* rütteln am Stammbaum. *Stud. Int. J.* 8, 85-88.
 HARTWIG-SCHERER S & Martin RD (1991) Was „Lucy“ more human than her „child“? Observations on early hominid postcranial skeletons. *J. Hum. Evol.* 21, 439-449.
 HUNT JH & SCHMITT D (1999) A postural model to explain reduced hip extension in Hadar hominid AL 288-1. *Am. J. Phys. Anthropol. Suppl.* 28, 157.
 JOHANSON D & EDGAR B (1998) Lucy und ihre Kinder. Heidelberg.
 JOHANSON DC, LOVEJOY CO, KIMBEL WH, WHITE TD, WARD SC, BUSH ME, LATIMER BM & COPPENS Y (1982) Morphology of the Pliocene partial hominid skeleton (A.L. 288-1) from the Hadar Formation, Ethiopia. *Am. J. Phys. Anthropol.* 57, 403-451.
 KIDD RS, O'HIGGINS P & OXNARD CE (1996) The OH8 foot: A reappraisal of the functional morphology of the hind-foot utilizing a multivariate analysis. *J. Hum. Evol.* 31, 269-291.
 KOREY KA (1990) Deconstructing reconstruction: The OH 62 humerofemoral index. *Am. J. Phys. Anthropol.* 83, 25-33.
 LAMY P (1986) The settlement of the longitudinal plantar arch of some African Plio-Pleistocene hominids: A morphological study. *J. Hum. Evol.* 15, 31-46.
 LANGDON JH, BRUCKNER J & BAKER HH (1991) Pedal mechanics and bipedalism in early hominids. In: COPPENS Y & SENUT B (eds) *Origine(s) de la bipédie chez les hominidés*. Cah. Paléanthrop., Paris, pp 159-167.
 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., Paris, pp 169-176.
 LATIMER B & LOVEJOY CO (1989) The calcaneus of *Australopithecus afarensis* and its implications for the evolution of bipedality. *Am. J. Phys. Anthropol.* 78, 369-386.
 LATIMER B & LOVEJOY CO (1990a) Hallucal tarsometatarsal joint in *Australopithecus afarensis*. *Am. J. Phys. Anthropol.* 82, 125-133.
 LATIMER B & LOVEJOY CO (1990b) Metatarsophalangeal joints of *Australopithecus afarensis*. *Am. J. Phys. Anthropol.* 83, 13-23.

- LATIMER BM, LOVEJOY CO, JOHANSON DC & COPPENS Y (1982) Hominid tarsal, metatarsal, and phalangeal bones recovered from the Hadar Formation: 1974-1977 collections. *Am. J. Phys. Anthropol.* 57, 701-719.
- LATIMER B, OHMAN JC & LOVEJOY CO (1987) Talocrural joint in African hominoids: Implications for *Australopithecus afarensis*. *Am. J. Phys. Anthropol.* 74, 155-175.
- LEAKEY MG, SPOOR F, BROWN FH, GATHOGO PN, Kiarie C, LEAKEY LN & McDougall I (2001) New hominin genus from eastern Africa shows diverse middle Pliocene lineages. *Nature* 410, 433-440.
- LEAKEY RE, WALKER A, WARD CV & GRAUSZ HM (1989) A partial skeleton of a gracile hominid from the Upper Burgi Member of the Koobi Fora Formation, East Lake Turkana, Kenya. In: *Hominidae. Proc. 2nd Int. Congr. Hum. Paleont. Milan*, pp 167-173.
- LEWIS CO (1980) The joints of the evolving foot. Part III. The fossil evidence. *J. Anat.* 131, 275-298.
- LEWIS CO (1989) Functional morphology of the evolving hand and foot. Oxford.
- LOVEJOY CO, HEIPLE KG & MEINDL RS (2001) Did our ancestors knuckle-walk? *Nature* 410, 325-326.
- LOVEJOY CO, JOHANSON DC & COPPENS Y (1982) Hominid upper limb bones recovered from the Hadar Formation: 1974-1977 collections. *Am. J. Phys. Anthropol.* 57, 637-649.
- MARZKE MW (1997) Precision grips, hand morphology, and tools. *Am. J. Phys. Anthropol.* 102, 91-110.
- MCCROSSIN ML & BENEFIT BR (1997) On the relationships and adaptations of *Kenyapithecus*, a large-bodied hominoid from the Middle Miocene of Eastern Afrika. In: BEGUN DR et al. (eds) *Function, Phylogeny, and Fossils: Miocene hominoid evolution and adaptations*. New York.
- McHENRY HM & BERGER LR (1996) Ape-like body proportions in *A. africanus* and their implications for the origin of the genus *Homo*. *Am. J. Phys. Anthropol. Suppl.* 22, 163-164.
- McHENRY HM & BERGER LR (1998) Body proportions in *Australopithecus afarensis* and *A. africanus* and the origin of the genus *Homo*. *J. Hum. Evol.* 35, 1-22.
- OXNARD CE (1975) Uniqueness and diversity in human evolution. Chicago.
- OXNARD CE & HOVLAND-WILKINS C (1994) Hominid bipedalism or quadrupedalism? The pelvic evidence. *Persp. Hum. Biol.* No. 4, 13-34.
- OXNARD CE & LISOWSKI FP (1980) Functional articulation of some hominoid foot bones: Implications for the Olduvai (Hominid 8) foot. *Am. J. Phys. Anthropol.* 52, 107-117.
- PROST JH (1980) Origin of bipedalism. *Am. J. Phys. Anthropol.* 52, 175-189.
- PREUSCHOTT H (1971) Body posture and mode of locomotion in early Pleistocene hominids. *Folia Primatol.* 14, 209-240.
- RICHMOND BG, BEGUN DR & STRAIT DS (2001) Origin of human bipedalism: The knuckle-walking hypothesis revisited. *Yrb. Phys. Anthropol.* 44, 70-105.
- RICHMOND BG & STRAIT DS (2000) Evidence that humans evolved from a knuckle-walking ancestor. *Nature* 404, 382-385.
- RICHMOND BG & STRAIT DS (2001) Did our ancestors knuckle-walk? Richmond and Strait reply. *Nature* 410, 326.
- RICKLAN DE (1987) Functional anatomy of the hand of *Australopithecus africanus*. *J. Hum. Evol.* 16, 643-664.
- RICKLAN DE (1990) The precision grip in *Australopithecus africanus*: Anatomical and behavioral correlates. In: SPERBER GH (ed) *From apes to angels: Essays in anthropology in honor of Phillip V. Tobias*. New York, pp 171-183.
- SARMIENTO EE (1987) Long bone torsions of the lower limb and its bearing upon the locomotor behavior of australopithecines. *Am. J. Phys. Anthropol.* 72, 250-251 (abstract).
- SARMIENTO EE (1991) Functional and phylogenetic implications of the differences in the pedal skeleton of australopithecines. *Am. J. Phys. Anthropol. Suppl.* 12, 157-158.
- SARMIENTO EE (1994) Terrestrial traits in the hands and feet of gorillas. *Am. Mus. Novitates* 3091, 1-56.
- SARMIENTO EE (1996) Quadrupedalism in the hominid lineage: 11 years after. *Am. J. Phys. Anthropol. Suppl.* 22, 208.
- SARMIENTO EE (1998) Generalized quadrupeds, committed bipeds, and the shift to open habitats: An evolutionary model of hominid divergence. *Am. Mus. Novitates* 3250, 1-78.
- SCHERER S (Hg) (1993) *Typen des Lebens*. Berlin.
- SCHOMANN S (1998) Lucy lebt! In: *Geo-Wissen*, September, S. 84-89.
- SENUT B (1981) Humeral outlines in some hominoid primates and in Plio-Pleistocene hominids. *Am. J. Phys. Anthropol.* 56, 275-283.
- SENUT B, PICKFORD M, GOMMERY D, MEIN P, CHEBOI K & COPPENS Y (2001) First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya). *C.R. Acad. Sci. Paris* 332, 137-144.
- SENUT B & TARDIEU C (1985) Functional aspects of Plio-Pleistocene hominid limb bones: Implications for taxonomy and phylogeny. In: DELSON E (ed) *Ancestors: The hard evidence*. New York, pp 193-201.
- SMITH SJ (2000) Shape variation of the human pollical distal phalanx and metacarpal. *Am. J. Phys. Anthropol.* 113, 329-348.
- STERN JT, Jr. (1999) The cost of bent-knee, bent-hip bipedal gait. A reply to Crompton et al. *J. Hum. Evol.* 36, 567-570.
- STERN JT, Jr. (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 (1979) Comparative and functional morphology of hominoid fingers. *Am. J. Phys. Anthropol.* 50, 215-236.
- SUSMAN RL (1983) Evolution of the human foot: Evidence from Plio-Pleistocene hominids. *Foot & Ankle* 3, 365-376.
- SUSMAN RL (1988) Hand of *Paranthropus robustus* from Member 1, Swartkrans: Fossil evidence for tool behavior. *Science* 240, 781-784.
- SUSMAN RL (1989) New hominid fossils from the Swartkrans Formation (1979-1986 excavations): Postcranial specimens. *Am. J. Phys. Anthropol.* 79, 451-474.
- SUSMAN RL (1994) Fossil evidence for early hominid tool use. *Science* 265, 1570-1573.
- SUSMAN RL (1998) Hand function and tool behavior in early hominids. *J. Hum. Evol.* 35, 23-46.
- 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., Paris, pp 121-131.
- SUSMAN RL, STERN JT, Jr. & JUNGERS WL (1984) Arboreality and bipedality in the Hadar hominids. *Folia Primatol.* 43, 113-156.
- TOBIAS PV (1998) Ape-like *Australopithecus* after seventy years: Was it a hominid? *J. Roy. Anthropol. Inst.* 4, 283-308.
- TUTTLE RH (1969) Knuckle-walking and the evolution of hominoid hands. *Am. J. Phys. Anthropol.* 26, 171-206.
- TUTTLE RH (1981) Evolution of hominid bipedalism and prehensile capabilities. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 292, 89-94.
- WOOD B & COLLARD M (1999) The human genus. *Science* 284, 65-71.
- 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.

1 Knöchelgehermerkmale am Handgelenk

Vier Skelettmerkmale am distalen Radius sind Komponenten eines morphologischen Komplexes, der das Handgelenk der Afrikanischen Großaffen bei Streckung während des Knöchelgehens stabilisiert (nach RICHMOND & STRAIT 2000).

1. Vorwölbung des dorsalen Randes nach distal (Abb. 2A)

Am Radius ragt der dorsale Rand nach distal vor. Er begrenzt die Streckung des Handgelenks und widersteht Scherkräften.

2. Ausrichtung der scaphoidalen Konvexität

Entlang des dorsalen Radiusgelenkranfes verläuft eine nach distal gerichtete Konvexität (scaphoidaler Zapfen). Ihr liegt eine leichte Konkavität auf dem Os scaphoideum (Handwurzelknochen) gegenüber. Während der Streckung des Handgelenks dreht der kugelige konvexe Teil der Gelenkfläche auf dem Os scaphoideum soweit, bis der konkave Teil des Os scaphoideum in die gegenüberliegende Kerbe eingerastet und so mit dem Radius eng verzahnt ist. Dieser Verschlußmechanismus stabilisiert das Gelenk zwischen Speiche und Handwurzel, indem er die Handgelenksstreckung während der Abstützphase beim Knöchelgehen begrenzt.

3. Größe der scaphoidalen Konvexität

Eine relativ große Konvexität auf dem Radius, die mit einer gegenüberliegenden konkaven Fläche auf dem Os scaphoideum während der Abstützphase ein Gelenk bildet, reduziert die Belastung des Gebietes, wo während dieser Knöchelgehphase das Gewicht übertragen wird.

4. Relative Ausrichtung der Gelenkfläche für das Os lunatum und Os scaphoideum (Abb. 2B)

Die Gelenkfläche auf dem Radius für das Os lunatum und das Os scaphoideum liegen in der radio-ulnaren Ebene bei den Afrikanischen Großaffen und nichthominoiden Primaten in etwa in einer Ebene und sind nach disto-medial gerichtet. Bei den Großaffen widerstehen die Gelenkflächen in dieser Ebene wahrscheinlich der Belastung beim Knöchelgehen. Beim Orang-Utan wirken andere Kräfte. Die beiden Gelenkflächen sind bei diesem Großaffen deshalb zueinander abgewinkelt.

2 Häufigkeit von Knöchelgehermerkmalen an der Mittelhand Afrikanischer Großaffen

Nach SUSMAN (1979) sind Knöchelgehermerkmale bevorzugt an den Mittelhandknochen III und IV ausgebildet. Der Ausprägungsgrad der dorsalen Kämme an den Köpfen der Mittelhandknochen (MC) der Knöchelgeher variiert in Abhängigkeit vom Körpergewicht. Am schwächsten sind sie beim Zwergschimpanse (*Pan paniscus*) ausgebildet. Sechs von elf Individuen weisen gering ausgeprägte dorsale Kämme an den Mittelhandknochen auf: zwei an MC II-V, zwei an MC III und IV und zwei nur an MC III.

Der Ausprägungsgrad der unterschiedlichen palmaren und dorsalen Gelenkflächenweite am Mittelhandknochenkopf ist nicht körperrgewichtabhängig. MC III und IV des Zwergschimpansen ähneln denen des Gorilla und des Schimpansen: neun von elf MC II und III besitzen dorsal eine breitere Gelenkfläche als palmar. Bei MC II sind es null und MC V vier von elf.

Bush et al. (1982) beschreiben 18 Mittelhandknochen aus Hadar von *Australopithecus afarensis*. Davon weisen neun den Kopfbereich auf: ein MC II, ein MC III, zwei MC IV und fünf MC V. Keiner dieser Handknochen besitzt Knöchelgehermerkmale.

3 Fehlende Merkmale bei *Australopithecus afarensis*, die im Zusammenhang mit dem gewohnheitsmäßigen zweibeinigen Ganges des Menschen stehen

Australopithecus afarensis fehlen die Merkmale, welche mit dem einmaligen gewohnheitsmäßigen zweibeinigen Gang des Menschen im Zusammenhang stehen: (1) niedriger Intermembral-Index (Länge von Oberarm + Radius/ Länge von Oberschenkel und Schienbein) weniger als 80, (2) lange Beine, (3) deutliche Lendenwirbelsäulenlordose, (4) in der Sagittalebene ausgerichtete Beckenschaukeln, (5) menschenähnliche Knochenstrebe und Tuberositas des Darmbeins, (6) stumpfe und prominente Spina iliaca anterior inferior für den Ansatz eines starken iliofemoralen Bandes, (7) eingekerbte iliopubische Eminenz, (8) nach posterior gerichtete und proximal erweiterte Tuberositas des Sitzbeines, (9) nach ventral konvav gekrümmtes Kreuzbein, (10) große Querschnittsfläche des ersten Kreuzbeinkörpers, (11) große Kreuzbein-Darmbeingelenke, (12) große Hüftgelenke, (13) relativ große Oberschenkel- und Schienbeindurchmesser, (14) hohe positive Torsion von Oberschenkel und Schienbeinschaft und (15) fixiertes transversales und longitudinales Fußgewölbe.

Da *Australopithecus afarensis* auch einige terrestrische Merkmale fehlen, die terrestrische Cercopithecoiden mit dem Menschen teilen (siehe Anhang 4), müs-

sen diese fossilen Tiere schlechte Zweibeiner gewesen sein (SARMIENTO 1998).

4 Fehlende Merkmale bei *Australopithecus afarensis*, die der Mensch mit terrestrischen Cercopithecinen teilt

(1) gerade Hand- und Fußglieder, (2) senkrecht zueinander stehende lange Achsen des aurikulären Gebietes und des Iliums, (3) gegenüber dem inneren Femurcondylus ausnahmslos größerer äußerer Femurcondylus, (4) enge und nach anterior erweiterte intercondyläre Einkerbung, (5) tiefe Patellagrube mit lateralem Rand, der nach anterior hervorragt, (6) fehlende oder reduzierte distale tibiofibuläre Gelenkfläche, (7) mediolateral komprimierte Fibula und (8) nach posterior ausgerichtete und reduzierte proximale tibiofibuläre Gelenkfläche (STERN & SUSMAN 1983, SUSMAN et al. 1984, SARMIENTO 1998).

5 Konventionelle Deutung von Fortbewegungsmerkmalen bei *Australopithecus afarensis* im Zusammenhang mit einer zweibeinigen Fortbewegung und Kletteraktivitäten

Australopithecus afarensis besitzt nach STERN & SUSMAN (1983) und STERN (2000) eine Anzahl von Merkmalen gemeinsam mit den Afrikanischen Großaffen, die auf Kletteraktivitäten hinweisen: (1) längliches Erbsenbein (Handwurzelknochen), (2) tailliertes Kopfbein (Handwurzelknochen), (3) Ausrichtung der Schultergelenkspfanne mehr nach cranial, (4) Kontur und Ausrichtung der Gelenkflächen des Knie- und oberen Sprunggelenkes, (5) relativ starke Krümmung des Daumengrundgelenkes, (6) gekrümmte Finger- und Zehenglieder und (7) schmale Nagelrauhigkeiten an den Fingerendgliedern. Einige mehr menschenähnliche Merkmale weisen nach diesen Autoren auf eine zweibeinige terrestrische Fortbewegung von *Australopithecus afarensis* hin. Dazu gehören (1) eine posterior gelegene Kreuzbeingelenkfläche, (2) ein kurzes Darmbein, (3) eine (nichtmenschliche) Knochenstrebe am Darmbeinbein und (4) sehr starke Valgusknie (X-Beine) mit einem femoralen bicondylären Winkel, der höher als beim Menschen ist.

Nach SARMIENTO (1998) sind viele dieser Merkmale aber eher im Zusammenhang mit einer vierfüßigen Fortbewegung auf dem Erdboden zu deuten.

6 Großaffenähnliche Merkmale bei *Australopithecus afarensis*, die als quadrupede Anpassungen deutbar sind

Die Ausrichtung der Schultergelenkspfanne sowie die relative Länge, Weite und der Krümmungsgrad der Finger- und Zehenglieder von *Australopithecus afarensis* ist intermediär zwischen dem Menschen und den Gorillas ausgeprägt (SUSMAN et al. 1984) und nahe den Werten des Berggorillas (SARMIENTO 1994). Da der Berggorilla ein terrestrischer Quadrupede ist, sind diese Merkmale der Schulter, der Hand und des Fußes eher im Zusammenhang mit einer Quadrupedie als im Rahmen von Kletteraktivitäten zu deuten. Das taillierte Kopfbein, das längliche Erbsenbein und das große zur Hohlhandseite hin ausgerichtete Häkchen des Hakenbeines (alles Handwurzelknochen) (BUSH et al. 1982, JOHANSON et al. 1982, LOVEJOY et al. 1982) sind teilweise terrestrische Merkmale, die an den Händen der mehr kletternden Asiatischen Großaffen, den Orang-Utans, fehlen. Der kurze Griffelfortsatz der Elle, der Umriß des Ellenkopfes und die Ausrichtung der Gelenkoberflächen des Hakenbeines (BUSH et al. 1982, JOHANSON et al. 1982, LOVEJOY et al. 1982) weisen auf einen gut entwickelten gewichttragenden triangulären Gelenkméniskus im Gelenk zwischen Elle und Hand hin wie er auch bei Gorillas (und beim Menschen) vorkommt (SARMIENTO 1998).

7 Terrestrische Fußmerkmale von *Australopithecus afarensis*, die auf Quadrupedie hinweisen

Einige Fußmerkmale der Australopithecinen werden in der Literatur gewöhnlich als Anpassungen an den zweibeinigen Gang gedeutet. Das Auftreten dieser Merkmale auch beim mehr terrestrischen Gorilla und meerkatzenartigen Altweltaffen und die ineffektive Bipedie der Australopithecinen machen nach SARMIENTO (1994) ihre Deutung als quadrupede und nicht als bipede Anpassungen bei den frühen Hominiden wahrscheinlicher. Einige dieser Merkmale werden aber sehr kontrovers diskutiert.

Oberes Sprunggelenk

Die Bewegung im oberen Sprunggelenk bei digitigraden meerkatzenartigen Altweltaffen, dem Menschen und *Australopithecus afarensis* ist ähnlich. Die lange Schienbeinachse steht in einem rechten Winkel auf der Gelenkfläche des Sprunggelenkes in der Frontalebene. Die Bewegung des Schienbeins erfolgt weitestgehend in der Sagittal- bzw. Parasagittalebene ohne bedeutsame mediolaterale Exkursion.

Untersuchungen: LATIMER et al. (1987), CARRANO (1997)

Fußgewölbe

Der Gorilla besitzt eine transversales, aber kein menschliches inneres Längs-fußgewölbe. Bei den Australopithecinen wird ein mediales longitudinales Fußgewölbe von einigen Autoren behauptet, andere bestreiten die Existenz dieses Merkmals. Ein menschliches Fußgewölbe muß bei allen Australopithecinen stark bezweifelt werden.

Untersuchungen: *Australopithecus afarensis* besitzt nach LAMY (1986) und LANGDON et al. (1991) ein menschliches Fußgewölbe, dagegen wird es von GOMBERG (1985) und SARMIENTO (1991) bestritten. *Australopithecus habilis* (OH 8) besitzt nach DAY & NAPIER (1964), SUSMAN (1983), LAMY (1986) und LANGDON et al. (1991) ein menschliches Fußgewölbe, LEWIS (1980) und OXNARD & LISOWSKI (1980) bestreiten das. Nach SARMIENTO (1991) ist das Fußgewölbe bei OH 8 niedriger als das des Menschen. Bei anderen Australopithecinen schließen LAMY (1986) und LANGDON et al. (1991) auf ein menschliches Fußgewölbe.

Großzehenausrichtung

Der Gorilla und *Theropithecus* (meerkatzenartiger Altweltaffe) besitzen eine relativ stark herangezogene Großzehe. In diesem Merkmal gibt es Befürworter einer menschlich herangezogenen Großzehe als auch einer mehr abgespreizten Großzehe bei den frühen Hominiden. Eine gegenüber den Großaffen stärkere Großzehenadduktion, die aber nicht so stark wie beim Menschen ausgeprägt war, kann als am wahrscheinlichsten angenommen werden.

Untersuchungen: *Australopithecus afarensis* besitzt nach LATIMER & LOVEJOY (1990a) eine menschlich herangezogene Großzehe, nach STERN & SUSMAN (1983) und SUSMAN et al. (1984) ist eine Großzehendivergenz vorhanden. Der "Kleine Fuß" Stw 573 (*Australopithecus* sp.) verfügte nach CLARKE & TOBIAS (1995) über eine deutliche abgespreizte Großzehe. Nach SUSMAN (STERN 2000) aber war die Großzehenabduktion deutlich geringer als bei den Großaffen ausgebildet.

Bei *Australopithecus habilis* (OH 8) gibt es ähnlich Befürworter einer Großzehenadduktion (DAY & NAPIER 1964, SUSMAN 1983) und einer mäßig abgespreizten Großzehe (PREUSCHOTT 1971, LEWIS 1980, KIDD et al. 1996).

Dimension des Tuber des Fersenbeines

Der Gorilla besitzt einen relativ robusten Tuber calcanei. Bei *Australopithecus afarensis* ist dieser Höcker ebenfalls robust, wenn auch im Durchschnitt nicht ganz so stark wie beim Menschen ausgebildet. Außerdem besitzt *Australopithecus afarensis* den sonst nur beim Menschen vorkommenden Processus lateralis plantaris am Fersenbein in sehr schwacher Ausprägung.

Untersuchungen: Bei *Australopithecus afarensis* fallen in Bezug auf die Höckerrobustizität zwei Fersenbeine in den unteren Variationsbereich des modernen Menschen (LATIMER & LOVEJOY 1989) und ein Fersenbein in den Variationsbereich des Gorillas (SUSMAN & STERN 1991). Bei *Australopithecus afarensis* erkennen Latimer et al. (1982) einen Processus lateralis plantaris zunächst undeutlich bzw. gering ausgeprägt. Später identifizieren Latimer & Lovejoy (1989) diesen Processus an den drei Fersenbeinen deutlich, aber nicht ganz so stark wie beim Menschen ausgebildet. DELOISON (1985) und LEWIS (1989) können diesen Knochenvorsprung nicht identifizieren, während SUSMAN et al. (1984) eine ganz schwache Ausbildung dieses Merkmals erkennen.

Beugefähigkeit in den Mittelfußzengelenken nach dorsal

Der Gorilla besitzt Mittelfußknochenköpfe mit dorsalen hevorvorspringenden Rändern. Dieses Merkmale weist auf eine verstärkte Streckfähigkeit in den Mittelfußzengelenken hin. Cercopithecinen besitzen dem Menschen angenähert nach dorsal erweiterte Metatarsalköpfe. *Australopithecus afarensis* besitzt dieses und weitere menschenähnliche Merkmale im Bereich des Metatarsalkopfes und der proximalen Zehenphalanx, die auf eine erhöhte Streckfähigkeit in diesen Gelenken hinweisen. Gegenüber dem Menschen war die Streckfähigkeit aber wahrscheinlich etwas geringer ausgeprägt.

Untersuchungen: *Australopithecus afarensis* weist an den Köpfen der Mittelfußknochen drei menschenähnlich Merkmale auf (STERN & Suman 1983, SUSMAN et al. 1984, LATIMER & LOVEJOY 1990b): (1) Die dorsale Oberfläche ist erhöht. Sie erzeugt dadurch (2) einen flachen Sulcus zwischen Kopf und Schaft. (3) Die Gelenkoberfläche greift stärker nach dorsal über. Die Zehengrundphalangen weisen am proximalen dorsalen Rand eine Einkerbung auf, die mit der erweiterten dorsalen Gelenkoberfläche auf dem Metatarsalkopf im Zusammenhang steht (SUSMAN et al. 1984). Außerdem ist die proximale Gelenkfläche der Zehengrundglieder stärker nach dorsal geneigt: Die Neigung ist nach LATIMER & LOVEJOY 1990b menschenähnlich. Nach DUNCAN et al. (1994) ist sie jedoch intermediär zwischen der des Schimpansen und des Menschen geneigt.

Relativ kurze Fußphalangen

Der Gorilla und meerkatzenartige Altweltaffen besitzen relativ kurze Zehenglieder. Die Länge der Zehengrundglieder von *Australopithecus afarensis* liegt im Bereich zwischen Großaffe und Mensch.

Untersuchungen: Die Zehengrundglieder von *Australopithecus afarensis* sind deutlich kürzer als die der Pongiden, aber länger als die des Menschen (STERN & SUSMAN 1983, SUSMAN et al. 1984, LATIMER & LOVEJOY 1990b).

8 Bipedal gedeutete Merkmale von *Australopithecus* als mögliche Anpassungen an vertikales Klettern

PROST (1980) und in jüngerer Zeit SARMIENTO (1996, 1998) haben darauf hingewiesen, daß quadrupede vertikale Kletterer menschenähnliche Merkmale besitzen, deren Auftreten bei *Australopithecus* vermutlich fälschlicherweise im Zusammenhang mit einer bipeden Fortbewegung und nicht im Rahmen von quadrupeden vertikalen Kletteraktivitäten gedeutet wurde. Dabei haben die Australopithecinen wie alle quadrupeden vertikalen Kletterer aber auch über die Fähigkeit zur Fortbewegung auf dem Erdboden auf zwei Beinen verfügt. Zu den mehr menschenähnlichen quadrupeden vertikalen Kletteranpassungen gehören nach PROST (1980) und SARMIENTO (1996, 1998): (1) lange flexible Wirbelsäule mit einer leichten Lordose, (2) zur Seite hin ausladendes kurzes breites Darmbein, (3) relativ langes Schambein (widerspiegeln einen großen Hüftgelenkspfannenabstand), (4) breites Kreuzbein, (5) nahe am Hüftgelenk liegendes Kreuzbein-Darmbeingelenk und (6) hoher Oberschenkelcondylenwinkel (in Verbindung mit einer niedrigen Oberschenkeltorsion).

9 Hominide Handmerkmale – Hinweis auf Entwicklungsstufe im Werkzeugumgang?

Einige Merkmale der menschlichen Hand, die mit manipulative Fähigkeiten im Zusammenhang stehen, finden sich angenähert u.a. bei Gorillas und dem terrestrischen Pavian *Theropithecus gelada* (SARMIENTO 1998).

Die menschliche Hand hat die Fähigkeit zu unabhängigen und kraftvollen Daumenbewegungen durch (1) eine große und gut differenzierte Daumenballenmuskulatur, (2) einen Musculus extensor pollicis brevis und (3) eine kräftige und ganz isolierte Sehne und Bauch des Musculus flexor pollicis longus. Diese menschlichen Merkmale haben in der *Theropithecus*-Hand funktionelle Analogien. *Theropithecus gelada* besitzt (1) einen langen stark opponierbaren Zeigefinger, (2) relativ große Daumenballenmuskeln und (3) einen relativ langen und robusten Daumen mit gut ausgebildeter Sehne und Bauch des Musculus flexor pollicis longus (jedoch nicht getrennt vom Musculus flexor digitorum profundus). Durch diese Morphologie besitzt *Theropithecus* die Fähigkeit, mit dem Daumen und Zeigefinger kleine Nahrungsstücke zu pflücken und in der Hohlhand anzusammeln, um sie dann handvoll in den Mund zu nehmen. Es wäre sehr aufwendig, diese kleinen Nahrungsstücke einzeln in den Mund zu stecken.

Der Mensch besitzt breite Rauigkeiten an den Fingerendgliedspitzen. Dieses Merkmal gibt es auch bei Australopithecinen und wird im Zusammenhang mit manipulativen Fähigkeiten gedeutet (MARZKE 1997, SUSMAN 1998). Breite Fingerendgliedspitzen gibt es in Annäherung aber auch bei Gorillas. Die mit einer erhöhten angewandten Kraft verbundene zunehmende Fingerballendeformierung verursacht eine logarithmische Abnahme des Reibungskoeffizienten. Breite Rauigkeiten an den Fingerendgliedern verhindern eine starke Weichteildeformierung und damit eine deutliche Reduktion des Reibungskoeffizienten und korrelieren gut mit der Körpergröße. Sie sind deshalb am ehesten im Zusammenhang mit einer größeren Kraft zu deuten, die an den Fingerballen wirkt.

In diesem Zusammenhang ist es interessant, daß der Halbaffe *Archaeolemur* einerseits erweiterte distale Phalangen und andererseits eine verminderte Greiffähigkeit besitzt. Als Erklärung für die Morphologie der distalen Phalangen müssen deshalb nicht nur das Werkzeugverhalten, sondern auch andere Belastungen einschließlich der Fortbewegung herangezogen werden (SMITH 2000).

Die o.g. Handmerkmale finden sich z.T. auch bei Australopithecinen. Sie werden gewöhnlich als Evolutionsschritte auf dem Wege hin zur voll entwickelten menschlichen Fähigkeiten im Umgang mit und in der Herstellung von Steinwerkzeugen interpretiert. Die Befunde bei Gorillas, *Theropithecus gelada* und anderen Tieraffen erlauben aber auch die alternative Deutung dieser Handmerkmale bei den Australopithecinen als Anpassungen an die Nahrungsaufnahme und eine quadrupede Fortbewegung.