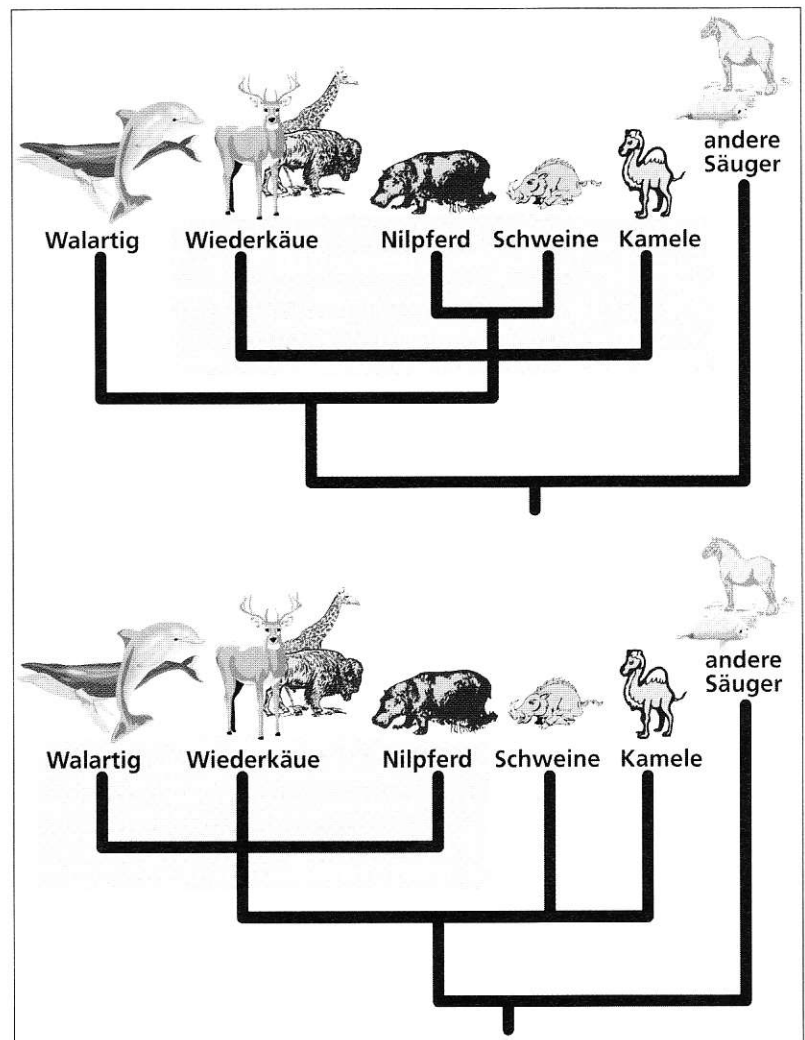


Erbgut von verschiedenen Paarhufern wie Kuh, Nilpferd, Kamel und Schwein neben dem von verschiedenen anderen Säugetieren aufgetragen worden war, wurden Sonden zugegeben, die spezifisch an die gesuchten SINES binden. Nach dem Abwaschen der überschüssigen Sonden, die nirgendwo binden konnten, war die Überraschung groß, als Wiederkäuer und Nilpferde ebenso positiv waren wie die Wale, obwohl alle anderen untersuchten Paarhufer (z.B. Schweine) und weitere Säugetiere die entsprechenden Sequenzen nicht zu besitzen schienen. Auf den ersten Blick scheint dies zu bestätigen, daß Nilpferde den Walen und Kühen näherstehen als den Schweinen (vgl. Abb. 1, unten). Bevor jedoch Schlußfolgerungen solcher Tragweite gezogen werden, müssen alternative Erklärungen für die beobachtete Verteilung ausgeschlossen werden. Hier nun liegt der entscheidende Punkt.

Was sagt das bisher Beobachtete im Detail aus?

Zunächst nur, daß die zwei neu isolierten SINES mit den Namen CHR-1 und CHR-2 irgendwo im Genom von Nilpferden, Wiederkäuern und Walen, nicht aber im Genom der Nilpferden und Wiederkäuern ähnlichen Kamele, Schweine und anderer Säugetiere vorkommen. Damit ist aber beispielsweise noch nicht ausgeschlossen, daß ein Virus mit CHR-1/2 im Genom die entsprechenden Gruppen befallen hat (lange nachdem sie schon so lebten, wie heute) und die CHR-Sequenzen irgendwo im Genom abgesetzt hat. Da Viren nicht nur den Wirt wechseln (SUBBARAO et al. 1998), sondern auch genetische Information im Genom ihrer Wirte hinterlassen können, ist dies nicht grundsätzlich auszuschließen. Alternativ könnten die Familien, die keine CHR-Sequenzen tragen, diese verloren haben.

Um Spekulationen dieser Art auszuschließen, verwendeten SHIMAMURA und Mitarbeiter eine genauere Methode: Sie wollten wissen, wie die Umgebung der CHR-Sequenzen in den einzelnen Fällen aussieht. Nur so kann man nämlich erkennen, ob diese SINES jeweils an ganz verschiedenen Stellen eingebaut wurden bzw. ob an den entsprechenden Stellen in den anderen Familien ein paar DNA-Basen fehlen, die durch unsauberes Ausschneiden verloren gegangen sein könnten. Dazu mußten Genorte gefunden werden, an denen CHRs eingefügt worden waren. Dies gelang auf zwei Wegen. Zum einen gab es in den weltweiten Gen-datenbanken ähnliche Sequenzen mit Kopien von CHRs. Zum anderen können die CHRs im Genom der Wale gesucht werden. Um nun festzustellen, ob ein Vertreter einer anderen Familie an der gleichen Stelle (Genort) ebenfalls eine CHR-Kopie trägt, muß lediglich der entsprechende Teil dieses Gens (Intron) über PCR vermehrt werden. Nach dem Vervielfältigen dieser Sequenz kann (mit Hilfe der obigen Sonden oder durch Sequenzieren) festgestellt werden, ob hier CHR-Sequenzen vorliegen oder nicht.



Was ergab nun die Analyse der Umgebung der CHR-Sequenzen? In sechs der neun veröffentlichten Fälle ist ein eher „konventionelles“ Ähnlichkeitsmuster zu sehen (z.B. Wale untereinander näher verwandt als mit allen anderen usw.). In drei Fällen, die alle die ca. 100 Basenpaare lange CHR-1-Sequenz betreffen, wird die oben erwähnte unerwartete Ähnlichkeitsverteilung bestätigt: Alle Wale, Kühe, Schafe, Giraffen, Hirsche und Nilpferde tragen CHR-1 an den Genorten *Gm5*, *aaa228* und *aaa792*. In Schwein und Kamel kommt CHR-1 an diesen Genorten dagegen nicht vor.

Was bedeuten diese Befunde? SINES sind Retroposons, also Sequenzen, die in Genomen verbreitet werden, indem eine RNA-Kopie von ihnen wieder in DNA umgeschrieben und ins Genom integriert wird.² Wenn eine solche Kopie nun früher einmal in einer bestimmten Population an einer bestimmten Stelle im Genom eingebaut wurde, dann tragen alle Nachfahren dieser Population dieses Retroposon an der gleichen Stelle (sofern es nicht wieder verloren ging). Geht man nun davon aus, daß jedes neue Retroposon an jeder beliebigen Stelle im Genom eingebaut werden kann, dann ist die Wahrscheinlichkeit, bei zwei unabhängigen Kopiervorgängen die gleiche Stelle zu treffen, sehr klein. Das

Abb. 1: Oben: Dieser Stammbaum ergibt sich aus neueren morphologischen und molekularen Ähnlichkeitsvergleichen von bestimmten Merkmalen. (Nach MILINKOVITCH & THEWISSEN 1997)

Unten: Dieser Stammbaum ergibt sich, wenn die von SHIMAMURA et al. (1997) beobachteten Retroposon-Verteilungen nicht durch Einbau an spezifischen Stellen, sondern durch zufälligen Einbau und Abstammung verursacht wurden.

„Rauschen“ ist somit gering und Abstammungsverhältnisse können wiedergegeben werden. Sobald aber ein Retroposon *bevorzugt* an bestimmten Stellen im Genom integriert wird, kann nicht mehr so leicht gefolgert werden, daß ein bestimmtes Ähnlichkeitsmuster durch Abstammung verursacht wurde: Es könnte ja auch sein, daß die gleiche Retroposonsequenz (Transport z.B. durch einen Virus) in verschiedenen evolutiven Linien unabhängig voneinander an der gleichen Stelle eingebaut wurde. SINEs können auch wieder ausgeschnitten werden; dies geschieht jedoch selten genau: meistens werden ein paar Basen zu viel oder zu wenig ausgeschnitten, weshalb solche Ereignisse hinterher in den Sequenzen zu sehen sein sollten. Beides ist freilich im vorliegenden Fall nicht gezeigt worden und damit Spekulation.

Nach Ansicht von SHIMAMURA et al. (1997) ist weder zu erwarten, daß ein Retroposon in verschiedenen Linien am gleichen Locus einbaut wird, noch, daß es aus dem gleichen Genort in verschiedenen evolutionären Linien unbemerkt verschwinden kann. Mikroevolutive Untersuchungen an anderen SINEs in Lachs und Forellen aus Atlantik und Pazifik scheinen das zu bestätigen (MURATA et al. 1996). Damit ist jedoch noch nicht gezeigt, daß das gleiche für die Integration der CHR-1-Sequenzen an den beobachteten Stellen über makroevolutive Zeiträume gilt. Es könnte ja auch spezifischere Mechanismen geben, was die Autoren aber nicht weiter thematisieren.

Zwei unwahrscheinliche Alternativen:

Zufällig gleicher Einbau von
Retroposons oder erhebliche
Konvergenzen im Körperbau.

Was bedeutet es nun, wenn solche spezifischeren Mechanismen nicht am Werk waren? Setzt man Makroevolution voraus, dann hat es irgendwann einmal eine Art gegeben, in der die CHR-1-SINEs (mindestens) an den drei untersuchten Genorten fixiert wurden. Aus dieser Art sollen sich dann nur Wale, Wiederkäuer und Nilpferde entwickelt haben, nicht jedoch Schweine und Kamele, obwohl diese wie letztere zu den Paarhufern gehören. Anders formuliert: Es ist in dieser Sichtweise wahrscheinlicher, daß die komplexen generellen Eigenschaften der Paarhufer wiederholt (mindestens 2 mal) entstanden, als daß die drei heißen Retroposons zufällig an den entsprechenden Stellen eingebaut wurden. Entsprechend glauben SHIMAMURA et al. (1997), daß die neueren molekularen Daten Paläontologen dazu bringen werden, die vielfältige fossile Überlieferung der Paarhufer neu zu interpretieren, um zu den geäußerten Schlußfolgerungen

zu gelangen. Dann aber müßten häufige, umfangreiche morphologische Reversionen und Konvergenzen genauso anerkannt werden, wie große Lücken in der Fossilüberlieferung.

Ob sie Recht behalten, wird sich zeigen müssen, insbesondere, weil die Datenbasis bei dem oben angestellten Genomvergleich äußerst dürftig ist. Es wäre interessant zu wissen, wie viele Sequenzen der untersuchten Genome den neuen Stammbaumvorschlag stützen und wie viele zu völlig anderen Vorschlägen führen. In jedem Fall ist es jedoch viel leichter über das zu spekulieren, was man nicht sieht, als das zu relativieren, was man sieht: Obige Retroposonsequenzverteilungen liegen vor. Die Gencluster, welche die morphologischen Eigenschaften der untersuchten Gruppen codieren sind dagegen unbekannt, geschweige denn verstanden – also sozusagen „unsichtbar“. Es bleibt abzuwarten, ob die Merkmalskonflikte hier nicht – wie bei Bakterien, Archaeobakterien und Eukaryoten (KOONIN et al. 1997; JUNKER & SCHERER 1998) – immer massiver werden, je besser man die betroffenen Genome vergleichen kann.

Dank: Dr. Judith FEHRER und Dipl.-Biol. Klaus NEUHAUS bin ich für kritische Anmerkungen dankbar.

Laurence Loewe

Anmerkungen

- ¹ spezielle genetische Elemente
- ² Damit haben Retroposons einen Lebenszyklus, der dem der Retrotransposons sehr ähnlich ist, vgl. Abb. 1, Stud. Int. J. 3 (1996), S. 93. Der wesentliche Unterschied besteht darin, daß die Retrotransposons noch weitere genetische Information tragen (z.B. das Gen für die Reverse Transkriptase) und damit eine bedeutend längere Sequenz besitzen.

Literatur

- JUNKER R & SCHERER S (1998) Evolution – ein kritisches Lehrbuch. Gießen.
- KOONIN EV, MUSHEGIAN AR, GALPERIN MY & WALKER DR (1997) Comparison of archaeal and bacterial genomes: Computer analysis of protein sequences predicts novel functions and suggests a chimeric origin for the archaea. Mol. Microbiol. 25, 619-637.
- MILINKOVITCH MC & THEWISSEN JGM (1997) Evolutionary biology – Even-toed fingerprints on whale ancestry. Nature 388, 622-624.
- MURATA S, TAKASAKI N, SAITOH M, TACHIDA H & OKADA N (1996) Details of retropositional genome dynamics that provide a rationale for a generic division: The distinct branching of all the Pacific salmon and trout (*Oncorhynchus*) from the Atlantic salmon and trout (*Salmo*). Genetics 142, 915-926.
- SHIMAMURA M, YASUE H, OHSHIMA K, ABE H, KATO H, KISHIRO T, GOTO M, MUNECHIKA I & OKADA N (1997) Molecular evidence from retroposons that whales form a clade within even-toed ungulates. Nature 388, 666-670.

Wenn sich Kopf und Beine widersprechen: Neue Konflikte in der Hominidenevolution

In der Juli-Ausgabe des *Journal of Human Evolution* veröffentlichten Henry McHENRY und Lee BERGER (1998) einen Artikel, der einen schwelenden Konflikt neu anfachen wird. Sie beschreiben neue Skelette der geologisch jüngsten grazilen Australopithecinenart *A. africanus*. Diese zeigen, daß die Art nicht, wie ursprünglich vor 50 Jahren zuerst angenommen und in den Schulbüchern weitverbreitet, den menschlichen Schreitgang aufweist, sondern wesentlich mehr Anpassungen an das Klettern als ihr angenommener, älterer Vorläufer *A. afarensis* zeigt (Abb. 1). Ähnlich affenähnliche Proportionen waren Anfang der 90er Jahre bei einem geologisch noch später vorkommenden und angeblich dem Menschen wesentlich näherstehenden Hominiden gefunden worden (HARTWIG-SCHERER & MARTIN 1991), der in den 60er Jahren von Louis LEAKEY als *Homo habilis* in den Stammbaum eingeführt wurde. Er galt als der erste Vertreter der Gattung *Homo*, da einige seiner Schädelmerkmale menschenähnlich wirken. Inzwischen muß die Zugehörigkeit dieser Form zur Gattung *Homo* aufgrund der affenähnlichen Skelettmerkmale bezweifelt werden.

Seit der umfangreichen Monographie von ROBINSON (1972) gesellten sich mehr als 40 Langknochenfragmente zu der Art *A. africanus*, ein Teilskelett (Stw 431) eingeschlossen. Sie erbrachten die Erkenntnis, daß diese Art – ähnlich ihrer angeblichen Nachfolgeart „*Homo*“ *habilis* – wesentlich affenähnlichere Langknochenproportionen besaß als ihre angenommene Vorläuferart *A. afarensis*. Je nachdem, welchen Merkmalskomplex man betrachtet, erhält man konträre Stammbäume: Bezieht man sich auf die Schädelmerkmale, so ergeben diese Merkmale folgende evolutive Sequenz:

A. ramidus → *A. anamensis* → *A. afarensis* → *A. africanus* → *H. habilis*

Berücksichtigt man nur die Langknochenmerkmale und läßt die geologische Abfolge unberücksichtigt, ergäbe sich die genaue Umkehrung (über die Langknochenproportionen von *A. ramidus* wurden bisher keine Details veröffentlicht):

H. habilis → *A. africanus* → *A. afarensis* → *A. anamensis*

In einer früheren Arbeit versuchte McHENRY noch, den nichtmenschlichen Bewegungsapparat von „*H.*“ *habilis* und *A. africanus* für die Stammbaumkonstruktion gegenüber den Schädelmerkmalen als nicht maßgeblich darzustellen. Dies gelingt

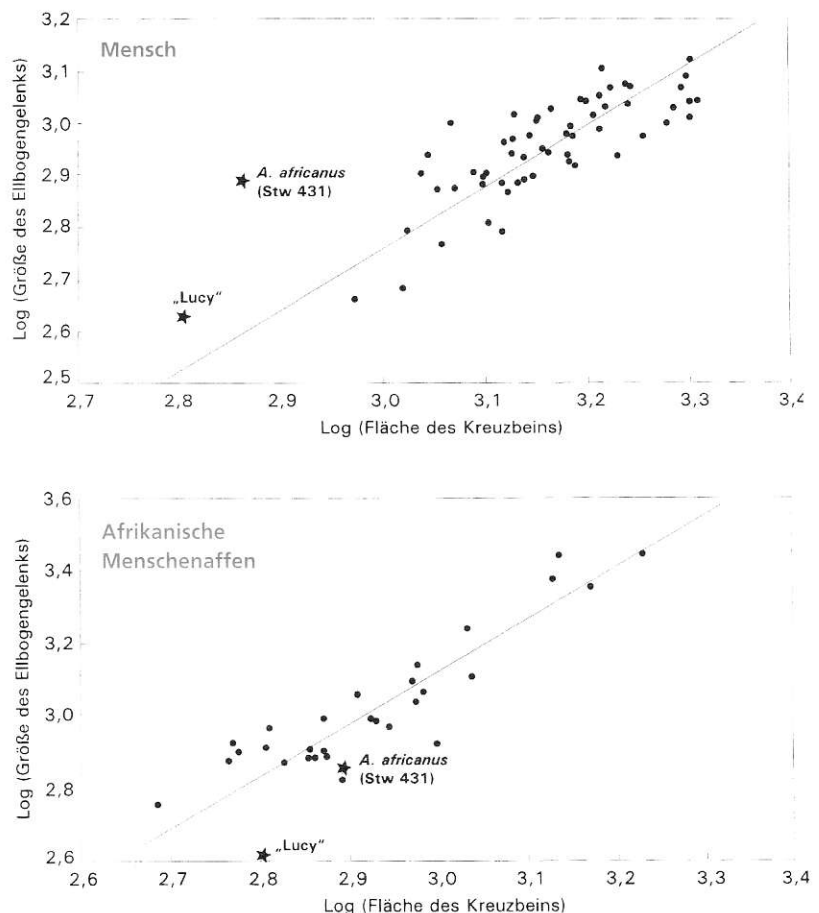


Abb. 1: Bivariater Vergleich von Ellbogengelenksgröße und Querschnittsfläche des Kreuzbeins beim Menschen (oben) und bei den Afrikanischen Menschenaffen (Gorilla, Schimpanse; unten). Die zwei partiellen Australopithecinen-Skelette (Australopithecus afarensis [„Lucy“ = A.L. 288-1] und *A. africanus* [Stw 431]) sind als Sternchen markiert. Die Maße sind logarithmisch gegeneinander aufgetragen, da eine nichtlineare Beziehung zwischen Knochenmaßen besteht.

A. africanus liegt deutlich weiter von der Geraden der menschlichen Daten weg als *A. afarensis* und wesentlich näher an der Geraden der Afrikanischen Menschenaffen als *A. afarensis*. Beide Datensätze zeigen, daß die Proportionen von Stw 431 (*A. africanus*) denen der Menschenaffen viel ähnlicher sind als *A. afarensis* – im Gegensatz zu bisherigen Annahmen. (Nach McHENRY & BERGER 1998, verändert.) Ähnliche Befunde ergeben sich auch beim Vergleich anderer Maße.

jedoch inzwischen um so weniger, je mehr sich die Hinweise auf solche „nichtkompatiblen“ Kombinationen häufen. Unter der Annahme, daß die Australopithecinen die Vorläufer der Gattung *Homo* waren, müssen angesichts dieser gegenläufigen Trends eine Reihe von ausgeprägten Homoplasien (Konvergenzen) angenommen werden: Entweder evolvierte der Schädel der grazilen Australopithecinen oder das Postcranium der frühen primitiveren Hominiden parallel und unabhängig zur menschlichen Linie. Das Fazit „... the evolution of the human body form is more complicated than previously understood“ (McHENRY & BERGER 1998, 20).

Nach der Erörterung dieser beiden einzigen Alternativen (unter der Voraussetzung, daß die Australopithecinen die Vorläufergruppe der Gattung *Homo* sind), beenden McHENRY & BERGER ihre Veröffentlichung mit dem fast resigniert klingenden Satz: „Whatever the phylogeny, homoplasy is present.“ Es scheint, als wären die Merkmale früher Hominiden, aber auch miozäner Menschenaffen und anderer Säuger aus einem Baukasten entnommen und in verschiedenen Kombinationen

zusammengefügt. Auf Homoplasie derart komplexer Strukturen, wie sie komplette Schädelkonstruktionen bzw. der Bewegungsapparat darstellen, könnte man nur dann verzichten, wenn man die Australopithecinen als ganzes aus der Vorfahrenschaft des Menschen ausgliedern würde. Diese Lösung ist aber wenig populär, weil man keine anderen Vorfahren kennt, die zur menschlichen Gruppe führen könnten.

Sigrid Hartwig-Scherer

Literatur

- 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.
 LEAKEY LSB, TOBIAS PV & NAPIER JR (1964) A new species of the genus *Homo* from Olduvai Gorge. *Nature* 202, 7-9.
 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.
 ROBINSON JT (1972) *Early Hominid Posture and Locomotion*. Chicago.

Homo erectus — ein Seefahrer

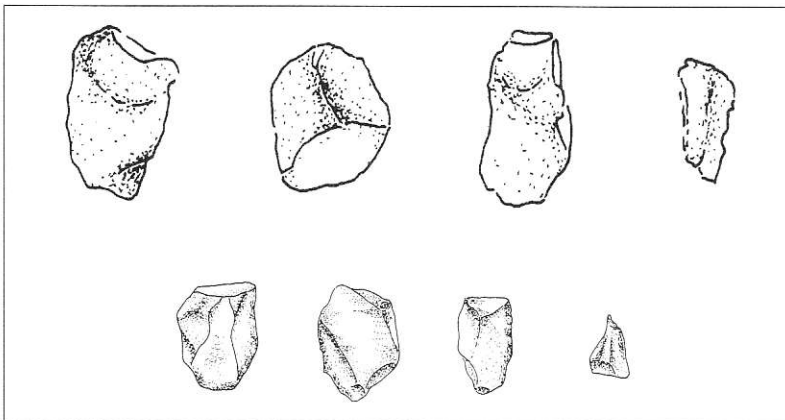
Wie die Evolutionstheorie zur Mißachtung von Daten führen kann

Abb. 1: Oben: 1994 bei Meta Menge geborgene Steinwerkzeuge. Das datierte Alter beträgt 800.000-880.000 Jahre (nach MORWOOD et al. 1998).

Unten: 1963 bei Boa Leza in Verbindung mit mittelpaleozänen Stegodon-Fossilien von T. VERHOEVEN geborgene Steinwerkzeuge (nach MARINGER & VERHOEVEN 1970a).

Großes Aufsehen hat eine Altersbestimmung von indonesischen Steinwerkzeugen erregt, die vor kurzem M. J. MORWOOD, P. B. O'SULLIVAN, F. AZIZ und A. RAZA durchgeführt haben. Diese Forscher datierten mit der Spaltspurenmethode Steinwerkzeuge der indonesischen Insel Flores auf 800.000-880.000 Jahre (Abb. 1, oben) und schlußfolgerten, daß *Homo erectus* wiederholt Seefahrten unternahm. Dieses Ergebnis konnte im angesehenen englischen Wissenschaftsjournal *Nature* am 12.

März 1998 veröffentlicht werden. Einen Tag später wurde diese Datierung und ihre Folge in *Science*, dem amerikanischen Pendant zu *Nature*, von A. GIBBONS ausführlich kommentiert. Das hohe Alter der Steinwerkzeuge von Flores hat zur Folge, daß das von Archäologen und Paläanthropologen entworfene bisherige Bild des Frühmenschen *Homo erectus* drastisch korrigiert werden muß. Allerdings wurde schon vor längerer Zeit aus guten Gründen vermutet, daß die Flores-Steinwerkzeuge ein ungewöhnlich hohes Alter haben müssen. Diese Erkenntnis wurde in der Fachwelt bisher aber weitgehend abgelehnt oder ignoriert. Der Hauptgrund war, daß eine frühe Besiedlung von Flores nicht plausibel in Grundvorstellungen der Evolution des Menschen paßt. BEDNARIK (1997) kommt das Verdienst zu, bereits vor der spektakulären Veröffentlichung von MORWOOD et al. (1998) die Geschichte der Entdeckung von Steinwerkzeugen auf Flores und ihre Folge für unser Frühmenschenbild ausführlich dargestellt zu haben. Im folgenden soll die Entdeckungs- und Datierungsgeschichte der Flores-Steinwerkzeuge kurz dargestellt werden. Außerdem werden die Folgen der sehr frühen Datierung der Flores-Artefakte für die Ursprungsvorstellungen vom Menschen diskutiert.



Entdeckungsgeschichte der Steinwerkzeuge von Flores. T. VERHOEVEN entdeckte auf der indonesischen Insel Flores im Januar 1957 (HOOIJER 1957, VERHOEVEN 1958) und im August 1964 auf Timor (VERHOEVEN 1964) *Stegodon*-Fossilien. *Stegodon* ist ein ausgestorbenes elefantenähnliches Rüsseltier (Abb. 2). Unter den ersten Flores-Fossilien erkannte der französische Prähistoriker H. BREUIL eine Anzahl von Steinartefakten altpaläolithischen Typs (VERHOEVEN 1958). 1957 fand auch VERHOEVEN Steinartefakte, die aber nicht aus der Fossilschicht, sondern von der Oberfläche stammten. 1963 entdeckte er dann aber in Boa Leza Steinartefakte in Schichten, die auch *Stegodon*-Reste enthielten (Abb. 1, unten) und bestätigte damit BREUILs Entdeckung (VERHOEVEN 1968, MARINGER & VERHOEVEN 1970a). Weitere Steinartefakte in Schichten mit *Stegodon*-Resten wurden von VERHOEVEN 1965 bei Meta Menge und 1968 in Lehm-ban Menge entdeckt. Damit war durch Steinwerkzeugfunde aus einer pleistozänen Fossilschicht mit *Stegodon trigonocephalus* als Leitfossil der Nachweis der Anwesenheit des pleistozänen Menschen auf Flores erbracht. Dieses Ergebnis publizierten MARINGER & VERHOEVEN 1970(b) in der Zeitschrift *Anthropos* (28 Jahre vor der sensationellen *Nature*-Veröffentlichung). Als Beginn der Besiedlung von Flores gaben sie das frühe Oberpleistozän an. Im gleichen Jahr erschien ein zweiter Artikel von MARINGER & VERHOEVEN, in dem ähnliche Steinwerkzeugfunde von der Oberfläche aus der gleichen Region (Menge Ruda, Ola Bula) beschrieben wurden (MARINGER & VERHOEVEN 1970c).

MARINGER & VERHOEVEN verglichen die lithische Industrie der Insel Flores mit Steinartefakten von Java. Die Floresartefakte ähnelten zum Teil der Pacitanian- (auch Pajitanian-) Industrie, die damals allgemein als die älteste lithische Industrie Javas angesehen und mit *Homo erectus* in Verbindung gebracht wurde. Allerdings wurde später von anderen Forschern aus geomorphologischen Gründen vermutet, daß diese Industrie mit weniger als 60.000 Jahren wesentlich jünger sei (POPE 1988).

Weitere Entdeckungen von Steinwerkzeugen ähnlichen Typs wurden im Waiklau-Trockenbett (MARINGER & VERHOEVEN 1972) und im Gebiet von Marokoak (MARINGER & VERHOEVEN 1975) gemacht. Noch bedeutender war die Entdeckung von Steinwerkzeugen des Clactonian-Typs vom Höhlenfundplatz Liang Michael (MARINGER & VERHOEVEN 1977). Schließlich fand MARINGER (1978) ein bemerkenswertes Steinwerkzeug aus schwarzem Opal.

Datierungsgeschichte der Flores-Artefakte. In den *Stegodon*-Fossilschichten wurden auch Tektite (Glasfragmente, die vermutlich bei einem Meteoriteneinschlag entstanden) gefunden. VON KOENIGSWALD (1958) vermutete noch vor der Entdeckung von Steinwerkzeugen in den Fossilschichten, daß die Tektite (Abb. 3) ins Mittelplei-

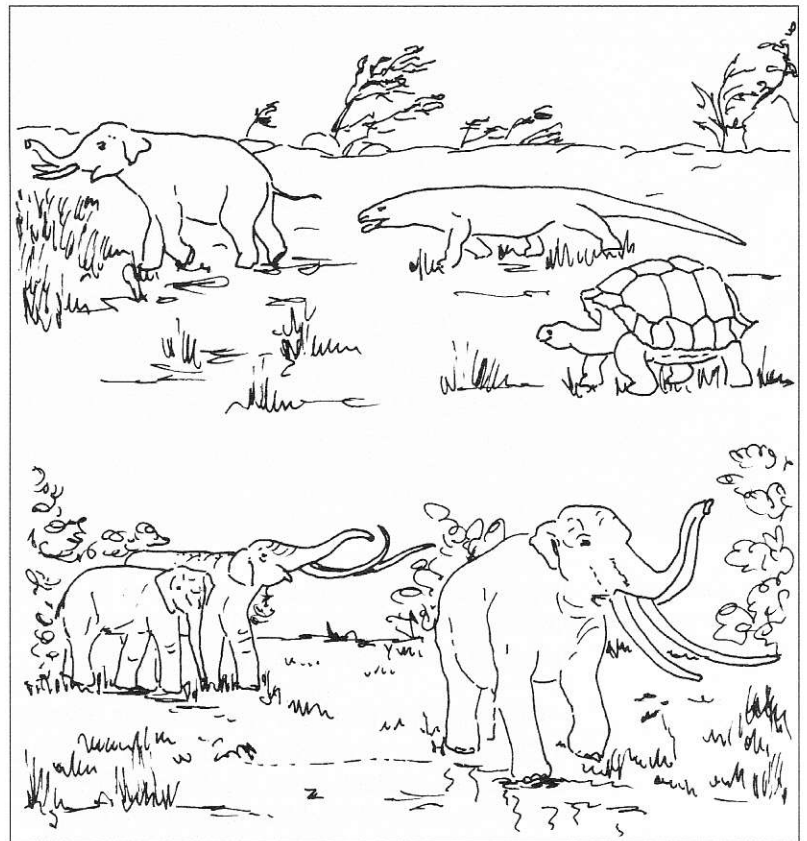


Abb. 2: Oben: Die endemische Fauna von Flores vor ca. 900.000 Jahren. Sie schließt Zwerg-Stegodons, drei Meter lange Komodowarane und Riesenschildkröten ein (nach MORWOOD et al. 1997, verändert).

Unten: Viele endemische Spezies sind vor ca. 800.000-880.000 Jahre ausgestorben. Der Faunenwechsel ist wahrscheinlich durch *Homo erectus* verursacht. *Stegodon trigonocephalus florensis* mit normaler Größe (Schulterhöhe 3 Meter) hat die Zwerg-Stegodons ersetzt. 1994 wurde diese Spezies bei Meta Menge zusammen mit Werkzeugen gefunden (nach MORWOOD et al. 1997, verändert).

stozän gehören. Dieses Alter wurde auch durch den geologischen und paläontologischen Befund unterstützt. HOOIJER (1957) stufte die Fauna ins Mittel- und Oberpleistozän ein. HEKKEREN (1975) grenzte das Alter der fossil- und steinartefaktführenden Schichten zwischen 830.000 und 200.000 Jahre ein. VON KOENIGSWALD schätzte auf der Grundlage der Tektitenfunde das Alter auf 830.000 bis 500.000 Jahre mit 710.000 Jahren als dem wahrscheinlichsten Wert höher ein (VON KOENIGSWALD & GOSH 1973). Dieses Alter konnte zwei Jahrzehnte später paläomagnetisch bestätigt werden (SONDAAR et al. 1994, zitiert in BEDNARIK 1997). Die jetzt datierten

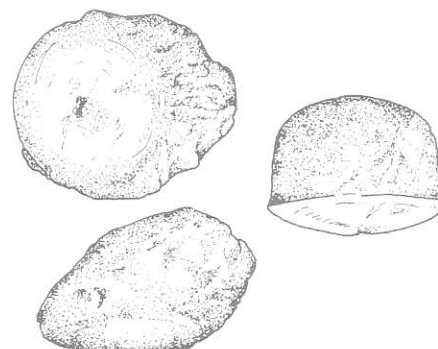


Abb. 3: Tektit von der Insel Sumba, von VERHOEVEN gefunden. Deformierter Kerntyp in der Ansicht von vorn (links oben) und der Seite (unten). Rechts: Rekonstruierte Originalform (nach von KOENIGSWALD 1957).