

Fußknochen eines frühen Hominiden – Hinweis auf aufrechten Gang?

Einführung. Der Erwerb des aufrechten Ganges ist ein zentrales Thema in allen Diskussionen um die Evolution des Menschen. Nach gängiger Auffassung weisen die in vielen Merkmalen recht affenähnlichen Australopithecinen bereits wesentliche Anpassungen an eine zweibeinige Fortbewegung auf. Damit werden diese frühen Hominiden als wichtiges Bindeglied zwischen den vierfüßigen Großaffen aus dem Miozän und den voll terrestrisch-zweifüßigen echten Menschen in nahezu allen evolutionären Theorien angesehen.

Die Fortbewegung der Australopithecinen wurde lange Zeit von den meisten Anthropologen als menschlich oder nahezu menschlich beschrieben. Seit mehr als einem Jahrzehnt setzt sich aber zuneh-

Tab. 1: Fußmerkmale von Stw 573, die auf einen Greiffuß und damit auf eine Fortbewegung in Bäumen hinweisen. Dazu gehören eine nach innen abgespreizte (beginnt im Kahnbein-Keilbein-Gelenk), mobile Großzehe und ein starker *M. peroneus longus*. Eine abgespreizte, mobile Großzehe ist eine wichtige Anpassung für das Greifen von Baumzweigen und ein starker *M. peroneus longus* spreizt die Großzehe bei Greifbewegungen.

1. Abgespreizte Großzehe

Kahnbeinmerkmale, die auf ein nach innen abgewinkeltes inneres und mittleres Keilbein hinweisen:

- ☐ deutlicher Winkel zwischen den Gelenkflächen für das laterale und intermediäre Keilbein
- ☐ konkav-konvexe Gelenkfläche für das mediale Keilbein
- ☐ laterale Rekurvation des Kahnbeines
- ☐ geringer Abstand zwischen der Gelenkfläche für das Sprungbein und das laterale Keilbein

Keilbeinmerkmale, die auf einen nach innen abgewinkelten ersten Mittelfußknochen weisen:

- ☐ Verdrehung des oberen Endteiles des medialen Keilbeines nach innen
- ☐ Übergreifen der distalen Gelenkfläche des medialen Keilbeines auf die Innenseite nach proximal
- ☐ In einer engverzahnten Position mit dem medialen Keilbein ist der erste Mittelfußknochen nach innen abgewinkelt.

2. Mobile Großzehe

- ☐ Deutliche Krümmung der distalen Gelenkfläche des medialen Keilbeines mit entsprechend konkaver Gelenkfläche an der Basis des ersten Mittelfußknochens

3. Kräftiger *M. peroneus longus*

- ☐ starke Impression für den *M. peroneus longus* auf dem ersten Mittelfußknochen

mend die Auffassung durch, daß *Australopithecus* auch Kletterfähigkeiten besaß. Außerdem werden von einer wachsenden Zahl von Anthropologen die Unterschiede im aufrechten Gang zwischen den Australopithecinen und dem Menschen hervorgehoben. Die Frage, ob Fortbewegungsaktivitäten auf Bäumen zum Lokomotionsrepertoire der Australopithecinen gehörten, wird aber immer noch kontrovers diskutiert. In dieser Situation hat der Bericht in *Science* über einen neuen frühhominiden Teilfuß (Stw 573) aus Südafrika durch die beiden Anthropologen CLARKE & TOBIAS (1995) erwartungsgemäß starke Beachtung gefunden.

Fund. 1980 wurden vier linke Fußknochen in Sterkfontein Member 2, Südafrika, geborgen. Aber erst im vergangenen Jahr hat R.J. CLARKE diese Knochen zusammengefügt und festgestellt, daß sie sehr gut zusammenpassen (OLIWENSTEIN 1995). Das Alter der Fußknochen wird auf mindestens 3 Millionen Jahre datiert, wahrscheinlicher sind jedoch 3,5 Millionen Jahre. Damit sind die Fußknochen so alt oder sogar etwas älter als die frühesten hominiden Fußknochen aus Hadar, Äthiopien.

Stw 573, auch „Kleiner Fuß“ genannt, besteht aus Sprungbein (Talus), Kahnbein (Os naviculare), medialem Keilbein (Os cuneiforme) und erstem Mittelfußknochen (Os metatarsale) und wurde von CLARKE & TOBIAS (1995) *Australopithecus africanus* oder einem anderen frühen Hominiden zugeordnet. Es ist der älteste bekannte Strahl eines frühen Hominiden im Bereich der Fußwurzel und des Mittelfußes.

Diagnostische Merkmale. Während das Sprungbein in nahezu allen Aspekten eher dem Menschen als den Großaffen ähnelt, besitzen das Keilbein und der Mittelfußknochen überwiegend menschenaffenähnliche Merkmale. Das Kahnbein weist dagegen ein Gemisch aus menschenähnlichen und großaffenähnlichen Merkmalen auf. Der Teilfuß aus Sterkfontein enthält den ersten tarso-metatarsalen Strahl (Großzehe), und dieser gibt einen ganz wichtigen Hinweis zur Fortbewegung: Eine abduzierte (abgespreizte) Großzehe weist auf einen Greiffuß, während eine adduzierte (herangezogene) Großzehe auf fehlende Kletteraktivitäten in Bäumen schließen läßt. CLARKE & TOBIAS (1995) haben nun klare Hinweise für eine deutlich ab-

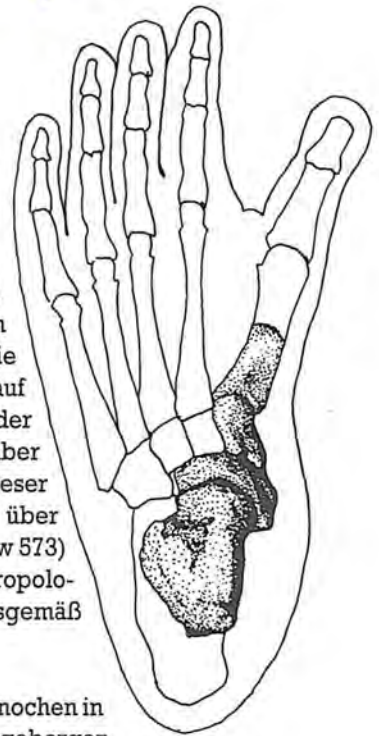


Abb. 1: Der rekonstruierte hominide Fuß Stw 573 aus Sterkfontein Member 2, Südafrika (nach CLARKE & TOBIAS 1995). Die deutlich abgespreizte Großzehe weist auf einen Greiffuß hin. Sprungbein, Kahnbein, mediales Keilbein und erster Mittelfußknochen sind die vorhandenen Fußknochen. Die Länge des ersten und zweiten Metatarsale basiert auf zwei vollständigen homologen Knochen aus Sterkfontein Member 4 (Stw 562 und Stw 89). Die Phalangen sind nach dem Hadarfuß gestaltet.

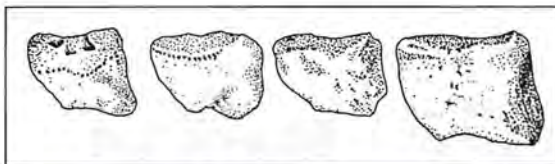


Abb. 2: Das mediale Keilbein von Schimpanse, Stw 573, OH 8 (*Homo habilis*) und *Homo sapiens* in der Ansicht von innen (v.l.n.r.) (nach CLARKE & TOBIAS 1995). Die distale Gelenkfläche auf dem Keilbein greift beim Schimpansen und bei Stw 573 auf der Innenseite nach proximal über (gestrichelte Linie stellt die proximale Begrenzung dar). Dieses Merkmal widerspiegelt eine deutlich nach innen abgespreizte Großzehe und damit eine ausgeprägte Greiffähigkeit des Fußes.

gespreizte Großzehe bei Stw 573 (Abb. 1) in der Morphologie – insbesondere im Gelenkbereich von Kahnbein, Keilbein (Abb. 2) und Mittelfußknochen – gefunden (Tab. 1). Folglich ist es wahrscheinlich, daß Kletteraktivitäten zum Fortbewegungsrepertoire von Stw 573 gehörten. Eine Adaptation an eine Bipedie ist ebenso denkbar, da dieser Fuß ein menschenähnliches Sprungbein und ein mediales longitudinales Fußgewölbe, das sich aus allen vier Fußknochen erschließt, besitzt.

Gesamtbeurteilung und phylogenetische Deutung.

Der „Kleine Fuß“ aus Sterkfontein zeigt nach CLARKE & TOBIAS (1995) eine Mischung aus hominiden Merkmalen, die mit einer Bipedie verbunden sind (Sprungbein), und ursprünglichen Merkmalen (Kahnbein, Keilbein und Mittelfußknochen), die mit einer abgespreizten, mobilen und opponierbaren Großzehe einhergehen. Insgesamt nehme der Fuß eine intermediäre Position zwischen einem hominiden arborealen Fuß und einem menschlichen, habituell bipeden Fuß ein.

In die Beurteilung von Stw 573 bezogen CLARKE & TOBIAS (1995) als Vergleichsmaterial die Hadarfußknochen (*A. afarensis*), noch stärker aber den *Homo habilis*-Fuß OH 8 ein. Die Großzehe von Stw 573 war stärker abgespreizt als die von OH 8 und damit den Großaffen ähnlicher. Insgesamt war der vordere Bereich des Sterkfonteinfußes affenähnlicher als der des Olduvai Fußes. Dagegen war die Affinität zu Mensch und Großaffe im hinteren Fußbereich bei Stw 573 und OH 8 umgekehrt.

CLARKE & TOBIAS (1995) kommen zu der phylogenetischen Einschätzung, daß der Fuß der frühesten südafrikanischen Australopithecinen (Stw 573) nur in einem geringen Grad vom Fuß des Schimpansen unterschieden ist (d.h. nicht weit von der gemeinsamen Wurzel von Schimpansen und Hominiden entfernt). Er befindet sich zusammen mit dem Hadarfuß (*A. afarensis*) in einer phylogenetischen Linie zum Menschen, wo der Übergang zuerst im Hinterfußbereich stattfand. Bei OH 8 (*Homo habilis*) begann diese Transition dagegen im Vorderfußbereich.

Diese phylogenetische Einschätzung muß aufgrund anderer Untersuchungsergebnisse hinterfragt werden. Die Beschreibung des Talus von Stw 573 durch CLARKE & TOBIAS (1995) in nahezu allen Aspekten als menschenähnlich ist sehr übertra-

schend. Zu den menschenähnlichen Merkmalen gehören ein erhöhter medialer Rand der Trochlea tali, eine nahezu vertikale Furche für die Sehne des langen Großzehenbeugers und das Fehlen einer Einkerbung im vorderen Bereich der medialen malleolären Gelenkfläche. Zu diesen Merkmalen kommt die Gesamteinschätzung der Talusform als gedrungen, verkürzt und mit einem kleinen Talushalswinkel. In letzterem Merkmal ähnelt Stw 573 mehr dem Menschen als OH 8. LEWIS (1980) charakterisiert den OH 8-Talus auch als gedrungen und verkürzt. Er stellt ihn mit diesen Eigenschaften aber explizit in die Nähe der Großaffen, was CLARKE & TOBIAS (1995) mit dem Sterkfonteintalus in diesen Merkmalen nicht getan haben. Hier besteht ein Klärungsbedarf.

CLARKE & TOBIAS (1995) stellen eine Ähnlichkeit des Sprungbeines von Stw 573 (menschenähnlich) mit dem von AL 288-1 (*A. afarensis*) fest. Die Menschenähnlichkeit des Talus von AL 288-1 wird aber von LEWIS (1989) deutlich bestritten. LEWIS (1989) beurteilt die o.g. drei ersten Merkmale des Talus von Stw 573 bei AL 288-1 als großaffenähnlich (aber konträr zu der menschenähnlichen Beschreibung von LATIMER et al. 1987, u.a. auch für den Verlauf der Furche für den langen Großzehenbeuger).

Die Frage, ob ein Längsfußgewölbe bei den frühen Hominiden vorhanden war, ist ebenfalls strittig und überhaupt schwierig zu beurteilen. Für *A. afarensis* und OH 8 wird es von einigen Autoren bejaht (DAY & NAPIER 1964, SUSMAN 1983, LANGDON et al. 1991), während andere Untersucher dies für *A. afarensis* (SARMIENTO 1991) und OH 8 (LEWIS 1980) bestreiten. Das bei Stw 573 festgestellte mediale Längsfußgewölbe sollte deshalb als ein vorläufiges Ergebnis betrachtet werden, das einer Bestätigung durch andere Untersucher bedarf.

Glossar

arboreal: auf Bäumen lebend

Bipedie: Zweifüßigkeit, Gehen oder Laufen auf zwei Beinen

distal: vom Körper weg

habituell: gewohnheitsmäßig

lateral: seitlich, von der Mitte abgewandt

Lokomotion: Fortbewegung

medial: zur Mitte hin

Miozän: geologische Zeitepoche, Jungtertiär, obere Abteilung des Tertiär

multivariate Untersuchung: statistische Analyse, bei der mehrere Variablen gleichzeitig aufgearbeitet werden

OH: Abkürzung für Olduvai Hominid

postcranial: hinter dem Schädel gelegen, nicht zum Schädel gehörend

proximal: zum Körper hin

Stw: Abkürzung für Sterkfontein, West Pit

Die Fußknochen von *Australopithecus* und *Homo habilis* können als Ausdifferenzierung innerhalb eines Grundtyps gedeutet werden.

Mit der von CLARKE & TOBIAS (1995) festgestellten menschlichen Morphologie des Talus von Stw 573 läßt sich der Teilfuß aus Sterkfontein nicht leicht in eine phylogenetische Abstammungslinie zum Menschen kurz nach der Trennung der Hominiden von der zum Schimpansen führenden Linie einordnen. Multivariate Untersuchungen des OH 8-Talus (*Homo habilis*) und des Talus TM 1517, der *Australopithecus robustus* zugeordnet wird, weisen auf die größte Ähnlichkeit mit dem Orang-Utan unter den rezenten Primaten hin (LISOWSKI et al. 1974, 1976). LEWIS (1980) betont auf der Basis morphologisch-funktioneller Analysen eine Schimpansenähnlichkeit des OH 8-Talus (und des Talus von AL 288-1). Daraus ergibt sich, daß mit Stw 573 eine *Australopithecus*-Spezies (*A. africanus*?) vor 3-3,5 Millionen Jahren in einem sehr wichtigen Fußknochen (Sprungbein) an eine bipede Fortbewegung besser angepaßt gewesen ist, als ihre wesentlich späteren Nachkommen *A. robustus* (1-1,2 Millionen Jahre) und *Homo habilis* (1,8 Millionen Jahre). Mindestens ebenso plausibel erscheint die Deutung, daß diese frühen Hominiden (Stw 573, AL 288-1, TM 1517, OH 8) nicht eine phylogenetische Abstammungsgemeinschaft, sondern Ausdifferenzierung eines Grundtyps darstellen.

Unbestritten besitzen die genannten frühen Hominiden bipede Anpassungen. Die Deutung dieser Merkmale als einen deutlichen evolutionären Schritt hin zur menschlichen Bipedie ist aber fraglich. Multivariate Untersuchungen haben gezeigt, daß zahlreiche hominide postcraniale Knochen aus dem Plio-Pleistozän sich sowohl von denen der Großaffen als auch von denen des Menschen unterscheiden und keine intermediäre Position zwischen beiden einnehmen. In einer

Übersichtsarbeit zur Fortbewegung der frühen Hominiden zeigt BRANDT (1995), daß das Gesamtlokomotionsrepertoire der Australopithecinen und einiger Funde, die *Homo habilis* zugeordnet werden, auch als eine spezielle, heute nicht mehr beobachtbare Primatenanpassung verstanden werden kann.

Dank: Marion HÄBERLE danke ich für die Erstellung der beiden Abbildungen und Dr. Sigrid HARTWIG-SCHERER für Ratschläge und Verbesserungen.

Michael Brandt

Literatur

- BRANDT M (1995) Der Ursprung des aufrechten Ganges. Neuhausen-Stuttgart, Edition Pascal.
- CLARKE RJ & TOBIAS PV (1995) Sterkfontein Member 2 foot bones of the oldest South African hominid. *Science* 269, 521-524.
- DAY MH & NAPIER JR (1964) Hominid fossils from Bed I, Olduvai Gorge, Tanganyika. Fossil foot bones. *Nature* 201, 969-970.
- 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 hominides. Cah. Paléanthrop., CRNS, Paris, pp 159-167.
- LATIMER B, OHMAN JC & LOVEJOY CO (1987) Talocrural joint in African hominoids: Implications for *Australopithecus afarensis*. *Am. J. Phys. Anthropol.* 74, 155-175.
- LEWIS OJ (1980) The joints of the evolving foot. Part III. The fossil evidence. *J. Anat.* 131, 275-298.
- LEWIS OJ (1989) Functional morphology of the evolving hand and foot. Clarendon, Oxford.
- LISOWSKI FP, ALBRECHT GH & OXNARD CE (1974) The form of the talus in some higher primates: A multivariate study. *Am. J. Phys. Anthropol.* 41, 191-216.
- LISOWSKI FP, ALBRECHT GH & OXNARD CE (1976) African fossil tali: Further multivariate morphometric studies. *Am. J. Phys. Anthropol.* 45, 5-18.
- OLIWEINSTEIN L (1995) New foot steps into walking debate. *Science* 269, 476-477.
- SARMIENTO EE (1991) Functional and phylogenetic implications of the difference in the pedal skeleton of australopithecines. *Am. J. Phys. Anthropol. Suppl.* 12, 157-158.
- SUSMAN RL (1983) Evolution of the human foot: Evidence from the Plio-Pleistocene hominids. *Foot & Ankle* 3, 365-376.

Wie war „Lucy's“ Körperhaltung beim zweibeinigen Gehen?

Die „klassische“ Rekonstruktion von „Lucy“ (AL 288-1), einem zu 40% erhaltenen Teilskelett, zeigt diesen *Australopithecus afarensis*-Vertreter in einer menschlich aufrechten Körperhaltung (WEAVER 1985, LOVEJOY 1988). Auch in einer neuen Serie des „Spiegel“ (GROLLE 1995) zur Evolution des Menschen ist diese Rekonstruktion wiedergegeben. Sie ist durch (1) Hüftgelenke, die unterhalb

der Darmbein-Kreuzbein-Gelenke liegen und (2) eine aufrechte vordere Begrenzung der Lendenwirbelsäule, speziell des dritten Lendenwirbels, charakterisiert.

In einer neuen Untersuchung des Beckens von „Lucy“ auf der Basis verschiedener Rekonstruktionen kommt ABITOL (1995) zu dem Schluß, daß diese Konstellation nicht möglich ist.